



СИБИРСКИЙ  
ФЕДЕРАЛЬНЫЙ  
УНИВЕРСИТЕТ

SIBERIAN  
FEDERAL  
UNIVERSITY

Электронный учебно-методический комплекс

# Ботаника

Учебная программа дисциплины

● **Конспект лекций**

Лабораторный практикум. Часть 1. Анатомия и морфология растений

Лабораторный практикум. Часть 2. Альгология

Лабораторный практикум. Часть 3. Систематика высших растений

Лабораторный практикум. Часть 4. Микология

Методические указания по самостоятельной работе

**Банк тестовых заданий в системе UniTest**



Красноярск  
ИПК СФУ  
2009

УДК 581(075)  
ББК 28.5я73  
Б86

Авторы:

**Н. В. Степанов, И. Е. Ямских, Е. А. Иванова,  
И. П. Филиппова, О. Е. Крючкова**

Электронный учебно-методический комплекс по дисциплине «Ботаника» подготовлен в рамках реализации Программы развития федерального государственного образовательного учреждения высшего профессионального образования «Сибирский федеральный университет» (СФУ) на 2007–2010 гг.

Рецензенты:

Красноярский краевой фонд науки;

Экспертная комиссия СФУ по подготовке учебно-методических комплексов дисциплин

Б86 Ботаника [Электронный ресурс] : конспект лекций / Н. В. Степанов, И. Е. Ямских, Е. А. Иванова и др. – Электрон. дан. (4 Мб). – Красноярск : ИПК СФУ, 2009. – (Ботаника : УМКД № 1341-2008 / рук. творч. коллектива Н. В. Степанов). – 1 электрон. опт. диск (DVD). – Систем. требования : *Intel Pentium* (или аналогичный процессор других производителей) 1 ГГц ; 512 Мб оперативной памяти ; 50 Мб свободного дискового пространства ; привод *DVD* ; операционная система *Microsoft Windows XP SP 2 / Vista* (32 бит) ; *Adobe Reader 7.0* (или аналогичный продукт для чтения файлов формата *pdf*).

ISBN 978-5-7638-1642-6 (комплекса)

ISBN 978-5-7638-1737-9 (конспекта лекций)

Номер гос. регистрации в ФГУП НТЦ «Информрегистр» 0320902466 (комплекса)

Настоящее издание является частью электронного учебно-методического комплекса по дисциплине «Ботаника», включающего учебную программу дисциплины, лабораторный практикум (Ч.1–4), методические указания по самостоятельной работе, контрольно-измерительные материалы «Ботаника. Банк тестовых заданий», наглядное пособие «Ботаника. Презентационные материалы».

Приведены краткие теоретические сведения об анатомо-морфологическом строении растений, классификации, филогении и систематической структуре низших и высших растений и грибов, их взаимосвязи с окружающей средой.

Предназначен для студентов, обучающихся по направлению подготовки бакалавров 020200.62 «Биология» укрупненной группы 020000 «Естественные науки».

© Сибирский федеральный университет, 2009

Рекомендовано к изданию Инновационно-методическим управлением СФУ

Редактор В. Р. Наумова

Разработка и оформление электронного образовательного ресурса: Центр технологий электронного обучения Информационно-телекоммуникационного комплекса СФУ; лаборатория по разработке мультимедийных электронных образовательных ресурсов при КрЦНИТ

Содержимое ресурса охраняется законом об авторском праве. Несанкционированное копирование и использование данного продукта запрещается. Встречающиеся названия программного обеспечения, изделий, устройств или систем могут являться зарегистрированными товарными знаками тех или иных фирм.

Подп. к использованию 30.11.2009

Объем 4 Мб

Красноярск: СФУ, 660041, Красноярск, пр. Свободный, 79

## Оглавление

<b>ВВЕДЕНИЕ</b> .....	12
<b>МОДУЛЬ 1. ОСНОВЫ ЦИТОЛОГИИ И ГИСТОЛОГИИ РАСТЕНИЙ</b> .....	13
<b>ЛЕКЦИЯ 1. ПРЕДМЕТ, МЕТОДЫ И ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ БОТАНИКИ</b> ..	13
1. Отличительные особенности растений .....	13
2. Положение растений в системах органического мира.....	14
3. Значение растений .....	15
4. Основные разделы ботаники.....	15
5. Краткая история развития ботаники .....	16
6. Появление первых растений на Земле.....	18
Контрольные вопросы и задания .....	19
<b>Лекция 2. Строение растительной клетки</b> .....	19
1. Общая характеристика растительной клетки .....	20
2. Пластиды и их характеристика .....	21
3. Вакуоль и ее функции.....	22
4. Строение клеточной оболочки.....	23
5. Цитоплазматические включения в растительной клетке .....	25
6. Строение и функции ядра .....	25
7. Типы деления клетки .....	26
Митотическое деление ядра.....	26
Мейотическое деление ядра .....	27
Отклонения от нормальных делений.....	28
Контрольные вопросы и задания .....	28
<b>Лекция 3. Появление тканевого строения у растений.</b>	
<b>Образовательные, основные и покровные растительные ткани</b> ....	29
1. Основные пути эволюции низших растений.	
Появление тканевого строения.....	29
2. Ткани и принципы их классификации.....	31
3. Меристемы .....	31
4. Основные ткани .....	32
5. Покровные ткани .....	33
6. Всасывающие ткани .....	35
Контрольные вопросы и задания .....	35
<b>Лекция 4. Выделительные, механические и проводящие растительные ткани</b> .....	36
1. Секреторные ткани и их классификация.....	36
2. Механические ткани .....	38
3. Проводящие ткани.....	39
4. Типы проводящих пучков.....	41
Контрольные вопросы и задания .....	42



<b>БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК К МОДУЛЮ № 1</b>	<b>43</b>
Основная литература .....	43
Дополнительная литература.....	44
<b>МОДУЛЬ 2. ВЕГЕТАТИВНЫЕ И ГЕНЕРАТИВНЫЕ ОРГАНЫ РАСТЕНИЙ. РАЗМНОЖЕНИЕ. РАСТЕНИЕ И ОКРУЖАЮЩАЯ СРЕДА</b>	<b>45</b>
<b>Лекция 5. Понятие органа в морфологии растений. Строение корня. Строение побега</b>	<b>45</b>
1. Вегетативные органы растений.....	45
2. Корень: функции, деление на зоны .....	46
3. Апикальное нарастание корня .....	46
4. Первичное строение корня .....	47
5. Вторичное утолщение корня .....	48
6. Типы корней и корневых систем.....	49
7. Строение побега .....	49
8. Типы ветвления осевых органов растений.....	49
9. Строение и деятельность апикальной меристемы побега .....	51
Контрольные вопросы и задания .....	52
<b>Лекция 6. Стебель и его функции. Лист и его функции</b>	<b>52</b>
1. Морфологическое строение стебля .....	53
2. Первичное строение стебля .....	53
3. Стелярная теория .....	54
4. Типы вторичных утолщений стебля.....	55
5. Строение стволов древесных растений .....	56
6. Строение стеблей однодольных .....	58
7. Лист и его функции .....	58
8. Морфологическое строение листа .....	59
9. Анатомия листа.....	63
10. Онтогенез листа .....	64
11. Разнообразие листьев .....	65
Контрольные вопросы и задания .....	66
<b>Лекция 7. Строение цветка</b>	<b>66</b>
1. Морфологические типы цветков .....	67
2. Строение околоцветника.....	67
3. Андроцей.....	68
4. Строение гинецея .....	69
5. Двойное оплодотворение и его значение .....	71
6. Типы отклонений от нормального оплодотворения у цветковых растений .....	72
7. Формула и диаграмма цветка.....	72
Контрольные вопросы и задания .....	73
<b>Лекция 8. Цветение и опыление растений. Типы соцветий.</b>	

Строение семян и плодов.....	73
1. Морфологическая характеристика соцветий .....	74
2. Классификация соцветий.....	75
3. Опыление растений .....	77
4. Строение семени .....	78
5. Строение и классификации плодов .....	81
6. Распространение плодов и семян .....	83
Контрольные вопросы и задания .....	85
<b>БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК К МОДУЛЮ № 2</b>	<b>86</b>
Основная литература .....	86
Дополнительная литература.....	87
<b>МОДУЛЬ 3. АЛЬГОЛОГИЯ</b> .....	<b>88</b>
Лекция 9. Предмет, задачи и методы изучения альгологии. Особенности строения клеток цианобактерий и эукариотических водорослей. Типы морфологической организации водорослей.....	88
1. Понятие об альгологии. Задачи альгологии.....	88
2. История развития альгологии. Методы изучения водорослей .....	89
3. Особенности строения прокариотической и эукариотической клетки .....	91
4. Эволюция таллома водорослей .....	94
Контрольные вопросы и задания .....	97
Лекция 10. Современные подходы в систематике водорослей. Основные системы водорослей. Царство bacteria.....	97
1. Принципы систематики водорослей. Основные таксоны .....	98
2. Морфологическая систематика.....	98
3. Понятие о геносистематике водорослей .....	100
4. Классификация водорослей.....	101
Царство Bacteria .....	102
Царство Eukarya .....	102
5. Общая характеристика прокариот .....	104
6. Классификация и особенности строения водорослей отдела Cyanobacteria (Cyanophyta) .....	105
7. Классификация и особенности строения водорослей отдела Prochlorophyta.....	107
Контрольные вопросы и задания .....	109
Лекция 11. Царство eukarya. характеристика отдела glaucophyta и отдела rhodophyta .....	109
1. Общая характеристика отдела Glaucophyta.....	109
2. Общая характеристика отдела Rhodophyta .....	110
3. Размножение красных водорослей.....	112
4. Характеристика и значение классов отдела Rhodophyta .....	113
Контрольные вопросы и задания .....	115

<b>Лекция 12. Характеристика отдела heterokontophyta. особенности строения водорослей классов chrysophyceae, parmophyceae, sarcinochrysidophyceae, xanthophyceae, eustigmatophyceae</b> .....	115
1. Общая характеристика отдела Heterokontophyta .....	115
2. Строение, размножение и значение класса Chrysophyceae .....	116
3. Строение, размножение и значение класса Xanthophyceae .....	117
4. Строение, размножение и значение класса Eustigmatophyceae .....	118
Контрольные вопросы и задания .....	118
<b>Лекция 13. Характеристика отдела heterokontophyta. Особенности строения водорослей классов bacillariophyceae, raphidophyceae, dictyochophyceae, phaeophyceae</b> .....	119
1. Особенности строения клеток и размножения водорослей класса Bacillariophyceae .....	119
2. Особенности строения клеток и размножения водорослей класса Raphidiophyceae .....	121
3. Особенности строения клеток и размножения водорослей класса Phaeophyceae .....	122
4. Значение представителей отдела Heterokontophyta .....	124
Контрольные вопросы и задания .....	124
<b>Лекция 14. Характеристика отделов dinophyta (динофлагелляты), prymnesiophyta (haptophyta) и cryptophyta</b> .....	125
1. Общая характеристика и классификация водорослей отдела Dinophyta	125
2. Строение, классификация и размножение водорослей отдела Cryptophyta .....	128
3. Особенности строения клеток водорослей отдела Prymnesiophyta (Haptophyta) .....	129
Контрольные вопросы и задания .....	130
<b>Лекция 15. Характеристика отделов euglenophyta и chlorophyta</b> .....	130
1. Общая характеристика, строение, размножение и значение водорослей отдела Euglenophyta .....	131
2. Классификация, строение и размножение водорослей отдела Chlorophyta .....	133
3. Филогенез зеленых водорослей .....	137
Контрольные вопросы и задания .....	138
<b>Лекция 16. Размножение и жизненные циклы водорослей. Происхождение и эволюция водорослей</b> .....	138
1. Виды размножения водорослей: вегетативное, бесполое, половое .....	138
2. Типы полового процесса. Гомоталлизм, гетероталлизм .....	140
3. Особенности жизненных циклов водорослей .....	141
4. Гипотезы происхождения прокариотических и эукариотических водорослей. Основные симбиогенезы .....	143
Контрольные вопросы и задания .....	145

Лекция 17. Экология, распространение, роль водорослей в природе.	
Экологические группы водорослей .....	145
1. Абиотические, биотические и антропогенные факторы, влияющие на распространение водорослей.....	145
2. Экологические группы водорослей по отношению к различным факторам среды обитания .....	146
3. Роль водорослей в природе .....	151
Контрольные вопросы и задания .....	152
<b>БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК К МОДУЛЮ № 3</b>	<b>153</b>
Основная литература .....	153
Дополнительная литература.....	153
Электронные и интернет–ресурсы.....	154
<b>МОДУЛЬ 4. СИСТЕМАТИКА ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ</b>	<b>155</b>
Лекция 18. Общая характеристика высших растений. Древнейшие представители .....	155
1. Понятие «высшее растение» .....	155
2. Высшие растения как таксономическая категория .....	155
3. Синдром «высшего растения» .....	156
4. Время появления высших растений.....	157
5. Половое и бесполое размножение растений.....	157
6. Гипотезы происхождения высших растений .....	159
7. Древнейшие высшие растения .....	159
Контрольные вопросы и задания .....	161
Лекция 19. Характеристика отдела <i>lycopodiophyta</i> . характеристика отдела <i>equisetophyta</i> .....	161
1. Общая классификация отдела Плауны .....	162
2. Классификация плаунов .....	162
Класс <i>Drepanophycopsida</i> .....	162
Класс <i>Lycopodiopsida</i> .....	163
3. Общая характеристика хвощей .....	168
4. Классификация хвощей.....	169
Контрольные вопросы и задания .....	170
Лекция 20. Отдел <i>bryophyta</i> . Характеристика класса <i>marchantiopsida</i> . Характеристика класса <i>bryopsida</i> .....	171
1. Общая характеристика отдела <i>Bryophyta</i> .....	171
2. Систематика класса Печеночных мхов .....	172
3. Систематика класса Бриевых мхов .....	174
Контрольные вопросы и задания .....	177
Лекция 21. Происхождение папоротников. Закономерности эволюции в отделе <i>polypodiophyta</i> . Систематика папоротников .....	177
1. Общая характеристика отдела <i>Polypodiophyta</i> .....	178
2. Древнейшие папоротники .....	179

3. Современные папоротники .....	181
4. Проголосеменные папоротники .....	184
Контрольные вопросы и задания .....	185
<b>Лекция 22. Отдел pinophyta: особенности строения, происхождение.</b>	
<b>Систематика голосеменных .....</b>	<b>185</b>
1. Общая характеристика отдела голосеменных растений .....	185
2. Классификация голосеменных растений .....	189
Контрольные вопросы и задания .....	194
<b>Лекция 23. Отдел magnoliophyta. Общая характеристика</b>	
<b>и происхождение. Филогенетические системы .....</b>	<b>195</b>
1. Общая характеристика отдела покрытосеменных растений .....	195
2. Гипотезы о происхождении цветка .....	197
3. Филогенетические системы магнолиофитов .....	198
Контрольные вопросы и задания .....	200
<b>Лекция 24. Роль биотического опыления в эволюции</b>	
<b>покрытосеменных. Энтомофильные линии эволюции</b>	
<b>в классе magnoliopsida .....</b>	<b>201</b>
1. Опыление. Агенты опыления. Аттрактанты .....	201
2. Энтомофильные подклассы в классе Двудольные .....	203
Контрольные вопросы и задания .....	207
<b>Лекция 25. Анемофильные линии эволюции в классе magnoliopsida.</b>	
<b>Происхождение однодольных. Характеристика класса liliopsida .....</b>	<b>208</b>
1. Анемофильная линия эволюции в классе Двудольные. Подкласс	
Hamamelididae .....	208
2. Сравнительная характеристика классов двудольных и однодольных ..	209
3. Происхождение однодольных .....	210
4. Систематика класса однодольных .....	212
Контрольные вопросы и задания .....	215
<b>БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК К МОДУЛЮ № 4</b>	<b>216</b>
Основная литература .....	216
Дополнительная литература .....	216
Электронные и интернет-ресурсы .....	217
Наглядные и другие пособия, методические указания и материалы по	
техническим средствам обучения .....	217
<b>МОДУЛЬ 5. МИКОЛОГИЯ .....</b>	<b>218</b>
<b>Лекция 26. Введение в микологию. Строение и вегетативные</b>	
<b>структуры грибов. Генеративные структуры грибов .....</b>	<b>218</b>
1. История развития микологии. Общая характеристика грибов .....	218
2. Строение грибов. Вегетативные структуры грибов .....	219
3. Некоторые особенности биохимии и физиологии грибов .....	223
4. Строение грибов. Генеративные структуры грибов .....	223



5. Фазы жизненного цикла грибов.....	226
Контрольные вопросы и задания .....	227
<b>Лекция 27. Место грибов в системе органического мира.</b>	
<b>Грибоподобные организмы.....</b>	<b>227</b>
1. Сходство грибов, животных и растений .....	227
2. Место грибов в системе органического мира.....	228
3. Основные группы грибоподобных организмов .....	229
Царство Эвгленобионты – Euglenobiontes	
Отдел акразиевые – Acrasiomycota.....	230
Царство Миксобионты – отделы Мухобонта (Amoebozoa) Отдел Настоящие	
слизевики – Мухомycota .....	230
Класс Миксогастровые – Мухогастеромycetes .....	231
Отдел Диктиостелиевые – Dictyosteliomycota .....	232
Царство Церкозоа – Cercozoa Отдел Плазмодиофоровые –	
Plasmodiophoromycota. Класс Плазмодиофоровые – Plasmodiophoromycetes.	232
Царство Страминопилы – Straminopila Отдел Лабиринтуловые –	
Labyrinthulomycota Класс сетчатые слизевики – Labyrinthulomycetes .....	232
Отдел Оомикота – Oomycota.....	233
Порядок сапролегниевые .....	233
4. Царство Настоящие грибы. Отдел Chytridiomycote .....	234
Царство Настоящие грибы – Fungi (Mycota) Отдел Хитридиомицеты –	
Chytridiomycota .....	235
Контрольные вопросы и задания .....	235
<b>Лекция 28. Царство настоящие грибы. Плесневые грибы.</b>	
<b>Отделы zygomycota и deuteromycota.....</b>	<b>236</b>
1. Настоящие грибы. Плесневые грибы.....	236
2. Отдел Zygomycota .....	237
Класс Гломеромицеты – Glomeromycetes .....	239
3. Отдел Deuteromycota .....	240
Класс Гифомицеты – Hyphomycetes .....	241
Класс Целомицеты – Coelomycetes .....	241
Класс Агономицеты – Agonomycetes .....	242
Контрольные вопросы и задания .....	242
<b>Лекция 29. Царство настоящие грибы. Отдел ascomycota. Общая</b>	
<b>арактеристика отдела. Подотдел эуаскомицеты – ascomycotina .....</b>	<b>243</b>
1. Общая характеристика отдела Ascomycota .....	243
2. Группа порядков Голосумчатые .....	246
Подотдел Тафриномицеты – Taphrinomycotina.....	246
Подотдел Гемияскомицеты – Hemiascomycotina Класс Сахаромицеты –	
Saccharomycetes.....	247
3. Группа порядков Плектомицеты .....	248
Класс Эуроциомицеты – Eurotiomycetes.....	248
4. Группа порядков Пиреномицеты.....	248
Класс Эризифомицеты – Erysiphomycetes .....	248

Класс Сордариомицеты – Sordariomycetes .....	249
Контрольные вопросы и задания .....	251
<b>Лекция 30. Отдел ascomycota. Подотдел зуаскомицеты – ascomycotina.....</b>	<b>251</b>
<b>1. Группа порядков Дискомицеты .....</b>	<b>252</b>
Класс Леоциомицеты – Leotiomycetes .....	252
Класс Пезизомицеты – Pezizomycetes.....	253
<b>2. Лишайники .....</b>	<b>254</b>
Класс Леканоромицеты – Lecanoromycetales .....	256
<b>3. Группа порядков Локулоаскомицеты .....</b>	<b>256</b>
Класс Дотидеомицеты – Dothideomycetes .....	256
Контрольные вопросы и задания .....	257
<b>Лекция 31. Царство настоящие грибы. Отдел basidiomycota. Класс holobasidiomycetes, подкласс hymenomycetidae. Группа порядков афиллофороидные грибы .....</b>	<b>258</b>
<b>1. Общая характеристика отдела Basidiomycota .....</b>	<b>258</b>
<b>2. Класс Холобазидиомицеты – Holobasidiomycetes. Подкласс гименомицетиды – Hymenomycetidae (группа порядков гименомицеты) ....</b>	<b>260</b>
<b>3. Афиллофороидные гименомицеты.....</b>	<b>261</b>
Контрольные вопросы и задания .....	263
<b>Лекция 32. Настоящие грибы. Отдел basidiomycota. Класс holobasidiomycetes. Подкласс hymenomycetidae. Группа порядков агарикоидные грибы. Подкласс gasteromycetidae. Класс heterobasidiomycetes. Класс teliobasidiomycetes .....</b>	<b>264</b>
<b>1. Подкласс Гименомицетиды – Hymenomycetidae .....</b>	<b>264</b>
<b>2. Подкласс Гастеромицетиды – Gasteromycetidae (группа порядков гастеромицеты).....</b>	<b>267</b>
<b>3. Класс Гетеробазидиомицеты – Geterobasidiomycetes .....</b>	<b>268</b>
<b>4. Класс Телиобазидиомицеты – Teliobasidiomycetes.....</b>	<b>269</b>
Контрольные вопросы и задания .....	272
<b>Лекция 33. Экология грибов. Роль грибов в природных экосистемах.....</b>	<b>272</b>
<b>1. Экологические группы грибов .....</b>	<b>273</b>
<b>2. Роль грибов в функционировании современных экосистем.....</b>	<b>276</b>
<b>3. Распространение грибов в природе .....</b>	<b>277</b>
<b>4. Эволюция грибов. Роль грибов в эволюции биосферы .....</b>	<b>278</b>
Контрольные вопросы и задания .....	279
<b>Лекция 34. Экология грибов. Роль грибов в хозяйственной деятельности человека.....</b>	<b>280</b>
<b>1. Роль грибов в хозяйственной деятельности человека.....</b>	<b>280</b>
<b>2. Охрана грибов.....</b>	<b>282</b>
Контрольные вопросы и задания .....	283

## **БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК К МОДУЛЮ № 5284**

Основная литература .....	284
Дополнительная литература.....	284
Электронные и интернет–ресурсы.....	285
Наглядные и другие пособия, методические указания и материалы по техническим средствам обучения.....	285



## ВВЕДЕНИЕ

Растения вездесущи. Они играют ключевую роль в жизни биосферы, определяют современный облик Земли, климатические условия на планете, запасы органических полезных ископаемых. Именно растительным миром обусловлен тот буфер экологических условий, который позволяет сдерживать наступление биосферного кризиса, продлить благоприятные для существования человечества условия. Растения – основа пищевых пирамид благодаря своей автономности в образовании органических веществ, уникальной способности к фотосинтезу. В течение длительного времени они определяли историю биосферы. Знать такие важные, ключевые в жизни Земли объекты нужно не только биологу, но и специалистам во многих прикладных областях науки, а также любому грамотному человеку.

Растения весьма разнообразны. Сотни миллионов лет насчитывает их история. За это время одни виды менялись до неузнаваемости, другие как будто оставались прежними. Каковы важнейшие черты растительного организма? Что влияло на изменение одних видов и стабильность других? Почему одни растения исчезали с лица планеты, другие оставались? Насколько велико разнообразие растительного мира, и чем это обусловлено? Вот некоторые из важнейших вопросов, которые рассматриваются ботанической наукой.

Ботаника – комплекс дисциплин, изучающих жизнь растений и грибов во всех ее проявлениях: от субклеточных единиц до биосферы. Эта наука сыграла немаловажную роль в становлении биологии, начиная с трудов Аристотеля и Теофраста. Сегодняшняя фундаментальная биология немыслима без ботанических составляющих. Это касается и теоретических аспектов биологии, и ее прикладных направлений, и полноценного биологического образования.

Знание ботанических объектов, закономерностей их жизнедеятельности позволяет более эффективно развивать и преподавать экологию, палеонтологию, биогеографию, биохимию, физиологию, эволюционное учение и другие разделы биологии. Ботаника имеет важное значение для формирования научного мировоззрения у человека.

Структурными единицами учебной дисциплины «Ботаника» являются 5 модулей. В модуле № 1 изучается строение клеток и тканей растений (клеточный и тканевой уровни организации), в модуле № 2 – строение вегетативных и генеративных органов (органный и организменный уровни). В модуле № 3 рассматриваются строение и систематика низших растений (водорослей), в модуле № 4 – высших растений, в модуле № 5 – грибов и грибоподобных организмов. Такая последовательность изучения модулей способствует лучшему усвоению материала, дает целостное представление об устройстве и разнообразии растительного мира.



# МОДУЛЬ 1. ОСНОВЫ ЦИТОЛОГИИ И ГИСТОЛОГИИ РАСТЕНИЙ

## ЛЕКЦИЯ 1 ПРЕДМЕТ, МЕТОДЫ И ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ БОТАНИКИ

### План лекции

1. Отличительные особенности растений.
2. Положение растений в системах органического мира.
3. Значение растений.
4. Основные разделы ботаники.
5. Краткая история развития ботаники.
6. Появление первых растений на Земле.

### 1. Отличительные особенности растений

*Ботаника* (гр. *botane* – росток, трава) – наука о растениях, их структуре, жизнедеятельности, распространении. Объектом изучения ботаники являются растения на разных уровнях их организации.

Растительный мир богат и разнообразен. На поверхности Земли насчитывается свыше 500 000 видов растений, из них 200 000 – цветковых. Среди этой большой группы встречаются одноклеточные водоросли, которые можно увидеть только в микроскоп, и гиганты растительного мира – секвойи и секвойядендроны, высота которых может достигать 112 м, а диаметр – 11 м.

Растения характеризуются рядом особенностей организации, которые позволяют выделить их в особое царство. Отличительными признаками этой группы являются такие:

1) преобладание *автотрофного* способа питания, т.е. способность создавать органические вещества из неорганических, используя энергию Солнца. В противоположность автотрофным растениям, животные питаются уже готовыми органическими веществами, усваивая их и используя связанную в них энергию. Поэтому их называют *гетеротрофными* организмами. Кроме животных, к гетеротрофам относятся также грибы, большинство бактерий. Однако и среди растений встречаются гетеротрофные организмы, например растения-паразиты (повилика, заразиха, раффлезия) и сапрофиты (орхидеи);

2) наличие жесткой углеводной клеточной оболочки, придающей клеткам растений определенную форму и прочность. Следовательно, для растений характерен осмотротрофный способ поглощения пищи (путем всасывания). Клеточные оболочки иного химического состава имеют также грибы и некоторые прокариоты;



3) малоподвижный («оседлый») образ жизни, причинами которого могут быть следующие:

- возможность получать необходимые для фотосинтеза вещества (углекислый газ, воду, энергию Солнца) на месте;
- получение минерального питания путем всасывания через корневые окончания;
- наличие жесткой клеточной стенки, так называемого наружного «скелета».

Однако нельзя сказать, что растения являются полностью неподвижными организмами, т. к. они растут, корневища продвигаются в почве, побег поворачивается к источнику света, лианы закручиваются вокруг опоры, цветки некоторых растений раскрываются и закрываются в определенное время и т.д. Кроме того, есть еще два признака:

- способность расти в течение всей жизни, т.е. это организмы с незавершенным открытым ростом;
- расселение с помощью зачатков – зооспор, спор, семян, связанное с «оседлым» образом жизни растений. Животные же чаще расселяются путем передвижения во взрослом или активном состоянии.

Вышеперечисленные признаки, отличающие растения от других организмов, обуславливают наличие у них структур, присущих только им, таких, как хлорофилл, хлоропласты, клеточная стенка, центральная вакуоль, ксилема, флоэма, корневая система и т. д.

## 2. Положение растений в системах органического мира

В настоящее время существует большое количество систем органического мира. Приведем одну из них, широко применяемую в России (Тахтаджян, 1973), см. [рис. 1](#).

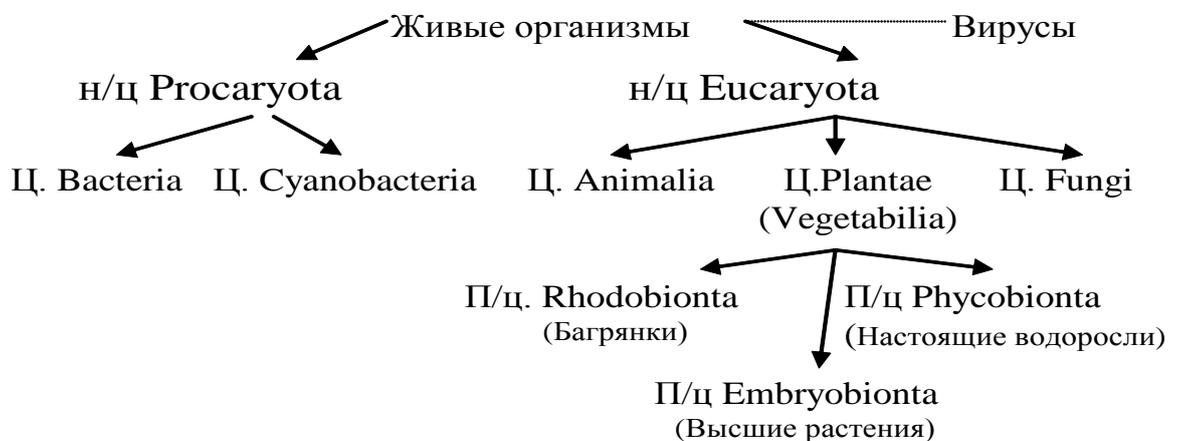


Рис. 1. Система органического мира (по А.Л. Тахтаджяну)

Согласно данной классификации *царство Растения относится к надцарству эукариотических организмов* и подразделяется на три подцарства: багрянок (красных водорослей), настоящих водорослей и высших растений. К высшим растениям относятся наземные и вторично водные организмы (мхи, плауны, хвощи, папоротники, голосеменные и покрытосеменные).

### 3. Значение растений

Роль зеленых растений в природе можно охарактеризовать следующим образом:

1) обеспечивают атмосферный воздух кислородом, необходимым для дыхания большинства организмов;

2) в процессе фотосинтеза, используя солнечную энергию, создают из неорганических веществ и воды огромные массы органических соединений, которые служат пищей самим растениям, животным и человеку;

3) в органическом веществе зеленых растений накапливается солнечная энергия, за счет которой развивается жизнь на Земле;

4) растения поддерживают природное равновесие кругооборота веществ и энергии в биосфере Земли.

**Исключительна роль растений в жизни человека.** Среди растений пищевого назначения в первую очередь следует назвать зерновые культуры, особенно пшеницу, рис, кукурузу. Широко используются в питании овощи, плоды, корнеплоды, ягоды, продукты, которые получают из сахароносных, жиромасличных, орехоплодных, пряновкусовых культур. Непрерывно возрастает использование человеком всех видов сырья, получаемого из леса. Деревья дают строительный материал и сырье для получения целлюлозы и бумаги, канифоли и скипидара, каучука и спирта, искусственного шелка и кожи, а также белка и сахара, медикаментов и витаминов. Особую группу составляют растения для промышленной переработки: прядильные, лубяные, каучуконосные. Современная медицина постоянно пополняется полученными из растений новыми лекарственными препаратами. Велика оздоровительная и эстетическая роль зеленых насаждений.

### 4. Основные разделы ботаники

В биологических науках сложилась концепция изучения жизни на качественно разных уровнях ее организации. Ботаника не является исключением. Различают молекулярный, клеточный, тканевой, органный, организменный, популяционный, видовой, биосферный уровни организации. По существу, эти уровни отражают ход эволюции живых организмов, их историческое развитие от простого к сложному. Каждый из этих уровней имеет свои закономерности, которые при переходе к следующему не исчезают, а вклю-

чаются в новые, более сложные закономерности. Поэтому для получения полного представления о биологических структурах или процессах требуется их изучение на разных уровнях. Этот принцип отражен в нашем курсе: сначала изучается клетка, затем – ткани, органы, целостный организм.

В связи с изучением растений на разных уровнях их организации исторически возник ряд разделов ботаники, каждый из которых решает свои задачи и использует собственные методы исследований. Выделяют следующие разделы ботаники:

*морфология растений* изучает внешнее строение растений, отдельных органов, их видоизменения в зависимости от условий среды;

*анатомия* исследует внутреннее строение растений, используя оптические приборы;

*цитология* изучает строение и функции растительных клеток;

*гистология* изучает ткани, их расположение, функциональные особенности;

*физиология* исследует жизненные процессы, присущие растениям (обмен веществ, рост, развитие и т. д.).

*Систематика* ставит перед собой несколько целей:

- описать все существующие виды;
- классифицировать их по более крупным таксонам;
- восстановить пути эволюционного развития растительного мира.

*Палеоботаника* изучает вымершие виды, дошедшие до нас в виде окаменелостей и отпечатков в горных породах, и тем самым помогает восстанавливать этапы развития растительного царства.

*Фитоценология* изучает растительные сообщества (фитоценозы) и взаимодействия между их компонентами.

*География растений* изучает распределение видов растений и фитоценозов по поверхности Земли в зависимости от климата, почвы и геологической истории.

*Экология* – исследует взаимоотношения растений друг с другом и с условиями окружающей среды.

Это далеко не полный перечень разделов ботаники. В последние годы появляются новые разделы, возникшие на стыке двух наук (например, экологическая анатомия, биохимическая систематика). А перечисленные основные разделы не всегда резко обособлены друг от друга, и их выделение в качестве самостоятельных научных дисциплин в значительной степени условно.

## 5. Краткая история развития ботаники

Человек рано осознал свою зависимость от растительного мира. С древнейших времен растения служили человеку источником питания, одеждой, кровом, лекарством. С развитием общества, в процессе расширения его

запросов, накапливались знания: человек научился культивировать растения, выводить новые сорта, начал отбирать для себя пищевые, лекарственные, технические растения.

Первые письменные трактаты о растениях принадлежат греческому ученому Теофрасту (372–287 гг. до н.э.), которого называют «отцом ботаники». Он описал свыше 500 видов растений, сделав попытку их классификации на основе жизненных форм. Из ботанических сочинений до нашего времени дошли две книги Теофраста, в которых обобщены сведения по морфологии, географии, медицинскому значению растений.

Дальнейшее развитие ботаники в античном мире, особенно в Древнем Риме, шло в прикладном направлении и касалось в основном земледелия и медицины. Древнеримский ученый Плиний Старший (23–79 гг. н.э.) написал первый учебник по ботанике, дошедший до наших дней.

В период средневековья развитие общества шло очень медленно и не способствовало развитию наук, т.к. потребности феодального общества были очень ограничены, что было связано с периодом инквизиции католической церкви, борьбой с ересями, научным познанием природы. В это время развитие ботаники приостановилось.

Переломный момент в истории ботаники наступил в конце XV века, в эпоху великих географических открытий. Из заморских стран стали привозить новые виды растений, возникла необходимость в их инвентаризации, т.е. описании, наименовании и классификации. В это время зарождаются и развиваются формы сохранения растений для их сравнительного изучения. В середине XVI века было положено начало гербаризации. Возникают первые ботанические сады в Италии (1540 г. – в Падуе, 1545 г. – в Пизе), Швейцарии (1560 г. – в Цюрихе). Немецкий художник Альбрехт Дюрер (1471–1528), иллюстрируя ботанические книги, создает великолепные гравюры растений. Таким образом, в этот период закладываются основы ботанической терминологии, достигает расцвета описательная морфология растений.

В 1583 г. итальянец Чезальпино сделал попытку классификации растений, в основу которой положил признаки строения плодов и семян (выделил 15 классов). Выдающийся английский естествоиспытатель Роберт Гук (1635–1703) усовершенствовал микроскоп и при рассмотрении среза пробки обнаружил, что она состоит из крохотных ячеек. В 1665 г. он описал растительные клетки и ввел термин «cellula», что на латыни означает «клетка». Марчелло Мальпиги (1628–1694) и Неемий Грю (1641–1712) положили начало анатомии растений, описав клетки, ткани различных видов и их значение. В 1671 г. они, независимо друг от друга, выпустили книги с одинаковым названием «Анатомия растений».

Систематика и описательная морфология XVIII в. достигла высшего развития в трудах шведского ботаника Карла Линнея (1707–1778). В 1735 г. Линней выпустил книгу «Система природы», где классифицировал растения по строению органа размножения – андроеца. Он выделил 24 класса. Эта система была искусственна, т.к. в ее основу было положено не родство рас-

тений, а сходство некоторых признаков. Однако система Линнея была очень удобной: согласно ей легко было найти растение по строению цветка. Важным нововведением Линнея в систематику была бинарная номенклатура. В ней каждый вид обозначался двумя словами (первое – название рода, второе – видовой эпитет).

Значительными успехами в ботанике был отмечен XIX век. Оформились и возникли такие разделы, как физиология, география и экология растений, геоботаника, палеоботаника, эмбриология и т.д. Во всех разделах ботаники был накоплен огромный фактический материал, что создало базу для обобщающих теорий. Важнейшими из них стали клеточная теория и теория эволюционного развития жизни.

В 1838 г. немецкий ботаник М.Шлейден установил, что клетка – это универсальная структурная единица в теле растений, а в 1839 г. зоолог Т.Шванн распространил этот вывод и на животных. Разработка клеточной теории оказала огромное влияние на дальнейшее развитие биологии и положила начало цитологии.

Появление эволюционной теории Чарльза Дарвина (1809–1882) стало началом новой эпохи в развитии всех биологических наук. Начался новый период для систематики – эволюционный (филогенетический), т.е. возникла необходимость объединять в одни таксоны виды, единые по происхождению, а не по внешнему сходству. Морфологи начали изучать то, какими путями и под влиянием каких причин исторически сложились организмы. Закономерности географического распространения организмов стали объяснять не только современными условиями, но и историческими причинами.

Новый прорыв в развитии ботаники, как и всей биологии, произошел в XX веке. Одной из его причин стал научно-технический прогресс, стимулировавший появление новых исследовательских инструментов и методов. В середине века были изобретены электронные микроскопы с высокой разрешающей способностью, что определило бурное развитие анатомии, цитологии, биохимии, молекулярной биологии, генетики.

## 6. Появление первых растений на Земле

Возраст Земли, как и всей Солнечной системы, составляет примерно 4,6 млрд лет. Около 3,8 млрд лет назад на Земле появились живые организмы. Первыми обитателями нашей планеты были прокариотические организмы, похожие на современных бактерий. Они являлись гетеротрофами (питались готовыми органическими и неорганическими веществами) и анаэробами (развивались в бескислородной среде), т. к. свободного кислорода в атмосфере еще не было. В связи с увеличением числа гетеротрофов в окружающей среде постепенно снижались запасы органики, поэтому преимущество получили организмы, способные сами синтезировать органические вещества из неорганических. В качестве источника энергии они использовали энергию

Солнца. Первыми фотосинтетиками были организмы, использующие в качестве источника  $H^+$  не воду, а сероводород ( $H_2S$ ). Жизнь тогда была представлена тонкой бактериальной пленкой на дне водоемов или во влажных местах суши (архейская эра).

Около 3,2 млрд лет назад появились синезеленые водоросли, выработавшие современный механизм фотосинтеза с расщеплением воды под действием света. Кислород при этом начал выделяться в атмосферу, которая постепенно приобрела азотно-кислородный характер. Часть кислорода в верхних слоях атмосферы под действием ультрафиолетовых лучей превращалась в озон. Озоновый слой стал поглощать ультрафиолет, губительный для всего живого, и организмы получили возможность поселяться на поверхности водоемов и на суше. Кроме того, примерно в то же время у некоторых организмов появляется кислородное дыхание, в процессе которого происходит расщепление и окисление богатых энергией углеродсодержащих молекул, полученных в процессе фотосинтеза.

Около 1,5 млрд лет назад на Земле появились первые эукариотические организмы.

### Контрольные вопросы и задания

1. Назовите отличительные особенности растений.
2. Каково положение растений в различных системах органического мира?
3. Какое значение имеют растения в природе и для человека?
4. Назовите основные разделы ботаники.
5. Каковы основные исторические вехи развития ботаники?

## ЛЕКЦИЯ 2 СТРОЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ

### План лекции

1. Общая характеристика растительной клетки.
2. Пластиды и их характеристика.
3. Вакуоль и ее функции.
4. Строение клеточной оболочки.
5. Цитоплазматические включения в растительной клетке.
6. Строение и функции ядра.
7. Типы деления клетки.

## 1. Общая характеристика растительной клетки

*Клетка* представляет собой основную структурную и функциональную единицу всех живых существ и обладает всеми признаками живого: ростом, обменом веществ и энергией с окружающей средой, делением, раздражимостью, наследственностью и др. Среди растений есть виды, представленные одной клеткой (некоторые виды водорослей), однако большинство является многоклеточными организмами. Строение клеток разнообразно и зависит от выполняемых ими функций.

По степени сложности внутренней организации клетки можно разделить на 2 типа: *прокариотические* и *эукариотические*. У прокариотов, в отличие от эукариотов, нет оформленного ядра, хромосом, пластид, митохондрий, эндоплазматического ретикулума, аппарата Гольджи, отсутствуют митоз и типичный половой процесс. Некоторые бактерии являются анаэробами, а отдельные группы прокариот способны к фиксации молекулярного азота.

К эукариотическим организмам, наряду с животными и грибами, относятся и растения. Они обладают сходным строением клеток, что связано с единым происхождением. В то же время клетки организмов различных царств Эукариота имеют ряд специфических черт. К важнейшим отличительным признакам растительной клетки, возникшим в результате приспособления к автотрофному питанию, относятся следующие: жесткая углеводная оболочка; пластиды; центральная вакуоль; плазмодесмы; основное вещество запаса – крахмал.

В типичном случае растительная клетка состоит из *протопласта* (живого содержимого) и окружающей его оболочки – *клеточной стенки*. Общий план строения растительной клетки приведен на [рис. 2](#).

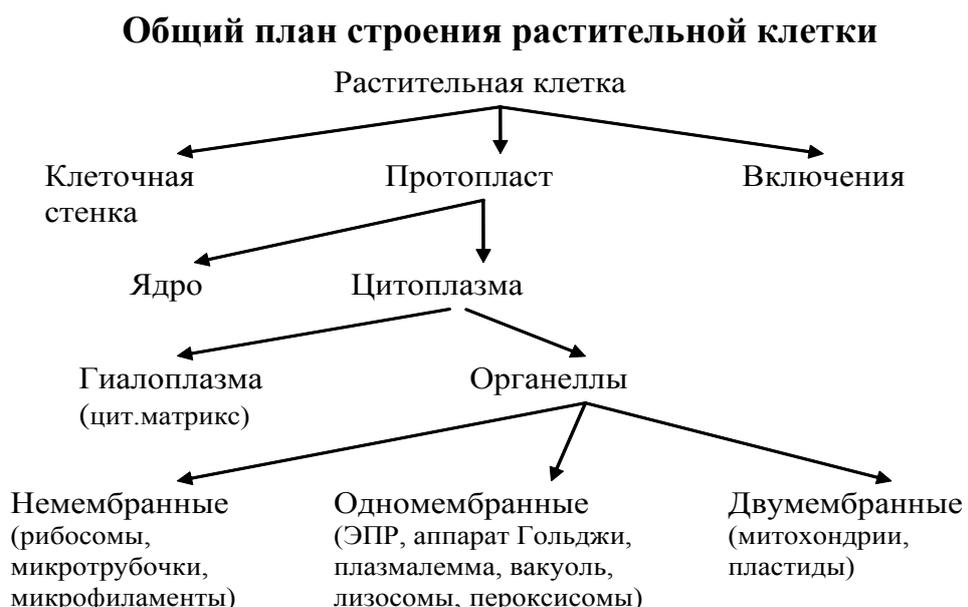


Рис.2. Общий план строения растительной клетки

Протопласт можно подразделить на *цитоплазму и ядро*. Цитоплазма состоит из *гиалоплазмы и органелл*. Гиалоплазма представляет собой непрерывную водную коллоидную фазу клетки и обладает определенной вязкостью. Она способна к активному движению за счет трансформации химической энергии в механическую. Гиалоплазма связывает все находящиеся в ней органеллы, обеспечивая их постоянное взаимодействие. Через нее идет транспорт аминокислот, жирных кислот, нуклеотидов, сахаров, неорганических ионов, перенос АТФ.

*Органеллы* – это структурно-функциональные единицы цитоплазмы. В клетке выделяют три типа органелл: *немембранные, одномембранные и двумембранные*. Рассмотрим строение органелл, присущих растительным клеткам.

## 2. Пластиды и их характеристика

Пластиды встречаются только в растительных клетках. Выделяют три типа пластид (хлоро-, лейко- и хромопласты), которые отличаются друг от друга составом пигментов (цветом), строением и выполняемыми функциями.

*Хлоропласты* имеют зеленый цвет и встречаются во всех зеленых органах растения (листьях, стеблях, незрелых плодах). Они содержат зеленый пигмент *хлорофилл*, который находится в хлоропластах в нескольких формах. Кроме хлорофилла в них содержатся пигменты, относящиеся к группе *каротиноидов*, в частности желтый (ксантофилл) и оранжевый (каротин), но обычно они маскируются хлорофиллом.

Хлоропласты, как правило, имеют линзовидную форму и сложное строение. Снаружи они ограничены оболочкой, состоящей из двух мембран. У хлоропластов, особенно высших растений, значительно развиты внутренние мембранные поверхности, имеющие форму плоских мешочков, называемых *тилакоидами* (ламеллами). На их мембранах находится хлорофилл. Тилакоиды могут располагаться одиночно, но чаще собраны в стопочки – *граны*. Внутренняя среда пластид называется *стромой*. В строме хлоропластов всегда встречаются *пластоглобулы* – включения жирных масел, в которых растворены каротиноиды, а также рибосомы, светлые зоны с нитями ДНК, а в некоторых случаях – крахмальные зерна, белковые кристаллы. Основная функция хлоропластов – фотосинтез. Кроме того, в них, как и в митохондриях, происходит процесс образования АТФ из АДФ, который называется *фотофосфорилированием*. Хлоропласты способны также к синтезу и разрушению полисахаридов (крахмала), некоторых липидов, аминокислот, собственного белка.

*Лейкопласты* – бесцветные мелкие пластиды, встречающиеся в запасящих органах растений (клубнях, корневищах, семенах и т. д.). Для лейкопластов характерно слабое развитие внутренней системы мембран, представленной одиночными тилакоидами, иногда трубочками и пузырьками. Остальные компоненты лейкопластов (оболочка, строма, рибосомы, ДНК,

пластоглобулы) сходны с описанными для хлоропластов. Основная функция лейкопластов – синтез и накопление запасных питательных веществ, в первую очередь крахмала, иногда белков. Лейкопласты, накапливающие крахмал, называют *амилопластами*, белок – *протеопластами*, жирные масла – *олеопластами*.

Пластиды, окрашенные в желтый, оранжевый, красный цвета, носят название *хромoplastов*. Их можно встретить в лепестках (лютик, одуванчик, тюльпан), корнеплодах (морковь), зрелых плодах (томат, роза, рябина, хурма) и осенних листьях. Яркий цвет хромoplastов обусловлен наличием каротиноидов, растворенных в пластоглобулах. Внутренняя система мембран в данном типе пластид, как правило, отсутствует. Хромoplastы имеют косвенное биологическое значение: яркая окраска лепестков и плодов привлекает опылителей и распространителей плодов.



Рис.3. Схема взаимопревращения пластид А.Шимпера: ХП – хлоропласты; ХрП – хромопласты; ЛП – лейкопласты

В молодых, меристематических клетках имеются *пропластиды* – органеллы, окруженные двумя мембранами и способные передвигаться подобно амебам. В онтогенезе, в зависимости от типа ткани и условий среды пропластиды могут развиваться в хлоропласты (на свету) или лейкопласты (чаще – без света, за исключением лейкопластов в эпидермисе), см. [рис.3](#).

### 3. Вакуоль и ее функции

**Вакуоли** содержатся почти во всех растительных клетках. Они представляют собой полости, заполненные клеточным соком и ограниченные от цитоплазмы мембраной – *тонопластом*. Для большинства зрелых клеток растений характерна центральная вакуоль. Она, как правило, настолько крупна (70–90 % объема клетки), что протопласт со всеми органеллами располагается в виде очень тонкого постенного слоя. Клеточный сок, содержащийся в вакуоли, представляет собой водный раствор различных веществ, являющихся продуктами жизнедеятельности протопласта. В его состав могут

входить углеводы (сахара и полисахариды), белки, органические кислоты и их соли, минеральные ионы, алкалоиды, гликозиды, танины и другие растворимые в воде соединения.

Вакуоли в растительных клетках выполняют две основные функции: накопление запасных веществ, отходов и поддержание тургора. На второй функции остановимся подробнее. Концентрация ионов и сахаров в клеточном соке вакуоли, как правило, выше, чем в оболочке клетки. Поэтому при достаточном насыщении оболочки водой последняя будет поступать в вакуоль путем диффузии. Такой однонаправленный транспорт воды через полупроницаемую мембрану носит название «*осмос*». Поступающая в клеточный сок вода оказывает давление на постенный протопласт, а через него – на оболочку, вызывая напряженное, упругое ее состояние, или *тургор*. Он дает сочным органам растения форму и положение в пространстве и является одним из факторов роста клетки.

Если клетку поместить в гипертонический раствор осмотически активного вещества (NaCl, KNO<sub>3</sub>, сахарозы), т. е. в раствор с большей концентрацией, чем концентрация клеточного сока, то начнется осмотический выход воды из вакуоли. В результате этого объем ее сократится, протопласт отойдет от оболочки по направлению к центру клетки, тургор исчезнет. Это явление обратимо и носит название «*плазмолиз*».

#### 4. Строение клеточной оболочки

**Клеточная оболочка** – структурное образование на периферии клетки, придающее ей прочность, сохраняющее ее форму и защищающее протопласт. Оболочка, как правило, бесцветна и прозрачна, легко пропускает солнечный свет. По ней могут передвигаться вода и растворенные низкомолекулярные вещества. Оболочки соседних клеток соединены пектиновыми веществами, образующими *срединную пластинку*.

Скелетным веществом оболочки клеток высших растений является *целлюлоза*. Молекулы целлюлозы, представляющие собой очень длинные цепи, собраны по несколько десятков в группы – *микрофибриллы*. В них молекулы располагаются параллельно друг другу и «сшиты» многочисленными водородными связями. Они обладают эластичностью, высокой прочностью и создают структурный каркас оболочки, а также погружены в ее аморфный матрикс, состоящий в основном из *гемицеллюлоз и пектиновых веществ*.

Молекулы матричных полисахаридов значительно короче молекул целлюлозы. Их цепи располагаются в оболочке достаточно упорядоченно и образуют многочисленные поперечные (ковалентные и водородные) связи как друг с другом, так и с целлюлозными микрофибриллами. Эти связи значительно повышают прочность клеточной оболочки. В зависимости от типа ткани, в состав которой входит клетка, в матриксе оболочки могут быть и

другие органические (лигнин, кутин, суберин, воск) и неорганические (кремнезем, оксалат кальция) вещества.

В образовании структурных элементов клеточной оболочки принимают участие плазмалемма, аппарат Гольджи и микротрубочки. На плазмалемме происходит синтез микрофибрилл целлюлозы, а микротрубочки способствуют их ориентации. Аппарат Гольджи выполняет функцию образования веществ матрикса оболочки, в частности гемицеллюлоз и пектиновых веществ.

Различают *первичную и вторичную клеточные оболочки*. Меристематические и молодые растущие клетки, реже клетки постоянных тканей, имеют первичную оболочку, тонкую, богатую пектином и гемицеллюлозой. Вторичная клеточная оболочка образуется по достижении клеткой окончательного размера и накладывается слоями на первичную со стороны протопласта. Она обычно трехслойная, с большим содержанием целлюлозы. Для многих клеток (сосуды, трахеиды, механические волокна, клетки пробки) образование вторичной оболочки является основным моментом их высокоспециализированной дифференциации. Протопласт клетки при этом отмирает, и основную функцию клетки выполняют за счет мощной вторичной оболочки.

**Плазмодесмы** присущи только растительным клеткам. Они представляют собой тонкие цитоплазматические тяжи, соединяющие соседние клетки. В одной клетке может содержаться от нескольких сотен до десятков тысяч плазмодесм. Стенки канала плазмодесмы выстланы плазмалеммой, непрерывной по отношению к плазмалемме смежных клеток. По центру канала проходит мембранный цилиндр – центральный стержень плазмодесмы, соединенный с мембраной ЭПР. Между центральным стержнем и плазмалеммой в канале находится гиалоплазма. Плазмодесмы выполняют функцию межклеточного транспорта веществ.

**Порами** называют неутолщенные места оболочки (углубления), на которых отсутствует вторичная оболочка. Они содержат тончайшие отверстия, через которые проходят плазмодесмы. По форме порового канала различают *простые и окаймленные поры*. У простых диаметр канала приблизительно одинаков на всем протяжении от полости клетки до первичной оболочки и канал имеет форму узкого цилиндра. У окаймленных (трахеальные элементы) канал суживается в процессе отложения вторичной оболочки; поэтому внутреннее отверстие поры, выходящее в полость клетки, значительно уже, чем наружное, упирающееся в первичную оболочку. В смежных клетках поры располагаются напротив друг друга. Это облегчает транспорт воды и растворенных веществ от клетки к клетке. Общие поры имеют вид канала, разделенного перегородкой из срединной пластинки и первичными оболочками (*закрывающая пленка поры*).

## 5. Цитоплазматические включения в растительной клетке

**Включения** – это локальная концентрация некоторых продуктов обмена в определенных местах клетки.

**Крахмальные зерна** образуются только в строме пластид живых клеток. В хлоропластах на свету откладываются зерна ассимиляционного (первичного) крахмала. Значительно большего объема достигают зерна запасного (вторичного) крахмала, откладывающиеся в лейкопластах (амилопластах). Различают простые, полусложные и сложные зерна.

**Липидные капли** накапливаются в гиалоплазме. Наиболее богаты ими семена и плоды, где они могут быть преобладающим по объему компонентом протопласта.

**Запасные белки** чаще всего откладываются в вакуолях в виде зерен округлой или овальной формы, называемых *алеуроновыми*. Бывают простыми и сложными (кристаллиты, глобоиды).

**Кристаллы оксалата кальция** – конечные продукты обмена; откладываются обычно в вакуолях. По форме различают одиночные кристаллы, друзы (шаровидные образования, состоящие из многих мелких сросшихся кристаллов), рафиды (мелкие игольчатые кристаллы, собранные в пучки), кристаллический песок.

## 6. Строение и функции ядра

**Ядро** представляет собой обязательный органоид живой клетки. Оно всегда располагается в цитоплазме. В молодой клетке ядро обычно занимает центральное положение. Иногда оно остается в центре клетки, и окружено цитоплазмой (т. н. *ядерный кармашек*), которая связана с постенным слоем тонкими тяжами.

Ядро отделено от цитоплазмы двумембранной ядерной оболочкой, пронизанной многочисленными порами. Содержимое интерфазного (неделяющегося) ядра составляют нуклеоплазма и погруженные в нее оформленные элементы – ядрышки и хроматин.

**Ядрышки** – сферические, довольно плотные тельца, состоящие из рибосомальной РНК, белков и небольшого количества ДНК. Их основная функция – синтез р-РНК и образование рибонуклеопротеидов (рРНК+белок), т. е. предшественников рибосом. Предрибосомы из ядрышка попадают в нуклеоплазму и через поры в ядерной оболочке переходят в цитоплазму, где и заканчивается их формирование.

**Хроматин** содержит почти всю ДНК ядра. В интерфазном ядре он имеет вид длинных тонких нитей, представляющих собой двойную спираль ДНК, закрученную в виде рыхлых спиралей более высокого порядка (суперспиралей). ДНК связана с белками-гистонами, располагающимися подобно бусинкам на ее нити. Хроматин, будучи местом синтеза различных РНК

(транскрипции), представляет собой особое состояние хромосом, выявляющихся при делении ядра. Можно сказать, что хроматин – это функционирующая, активная форма хромосом. Дело в том, что в интерфазном ядре хромосомы сильно разрыхлены и имеют большую активную поверхность. Такое диффузное распределение генетического материала наилучшим образом соответствует контролирующей роли хромосом в обмене веществ клетки. Следовательно, хромосомы присутствуют в ядре всегда, но в интерфазной клетке не видны, потому что находятся в деконденсированном (разрыхленном) состоянии.

## 7. Типы деления клетки

### Митотическое деление ядра

**Митоз** – основной способ деления ядра эукариотических клеток. Биологическое значение митоза состоит в строго одинаковом распределении генетического материала между дочерними клетками, что обеспечивает образование абсолютно идентичных клеток и сохраняет преемственность в ряду клеточных поколений. В процессе митоза условно выделяют 5 стадий: профаза, прометафаза, метафаза, анафаза и телофаза.

Важнейшие признаки *профазы* – конденсация хромосом, распад ядершка и ядерной оболочки и начало формирования веретена деления. На *прометафазе* наблюдается интенсивное движение хромосом, микротрубочки веретена вступают в контакт с хромосомами, а митотический аппарат приобретает форму веретена. На *метафазе* завершается образование веретена деления, хромосомы перестают двигаться и выстраиваются по экватору веретена, образуя однослойную метафазную пластинку. *Анафаза* характеризуется разделением каждой хромосомы на две дочерние хроматиды и их расхождением к противоположным полюсам клетки. *Телофаза* длится с момента прекращения движения хромосом до окончания процессов, связанных с реконструкцией дочерних ядер (деспирализация хромосом, образование ядершка и ядерной оболочки) и с разрушением веретена деления. Обычно за телофазой следует *цитокинез*, в течение которого происходит окончательное обособление двух дочерних клеток.

Процесс образования клеточной оболочки начинается на телофазе. В то время как в делящейся клетке происходит распад митотического веретена, по экватору клетки возникают многочисленные новые, относительно короткие микротрубочки, ориентированные перпендикулярно плоскости экватора. Такая система трубочек носит название «*фрагмопласт*». В его центральной части появляются многочисленные пузырьки Гольджи, содержащие пектиновые вещества. Считается, что микротрубочки контролируют направление движения пузырьков Гольджи. В результате постепенного слияния пузырьков в направлении от центра к периферии возникают длинные плоские ме-

шочки (мембранные цистерны), которые, сливаясь с плазматической мембраной, делят материнскую клетку на две дочерние. Так возникает межклеточная срединная пластинка. Сливающиеся мембраны пузырьков Гольджи становятся частью плазмалеммы дочерних клеток. Далее каждая клетка начинает откладывать свою клеточную оболочку.

Таким образом живая клетка проходит ряд последовательных событий, составляющих *клеточный цикл*. Продолжительность клеточного цикла варьируется в зависимости от типа клетки и внешних условий. Обычно клеточный цикл делят на *интерфазу* и пять фаз митоза.

Интерфаза – это период между двумя последовательными митотическими делениями. Ее можно разделить на три периода:

$G_1$  – период общего роста и деления органелл;

$S$  – период удвоения ДНК;

$G_2$  – период подготовки к делению (формирование веретена деления и других структур).

### Мейотическое деление ядра

**Мейоз** – редукционное деление ядра. Мейоз включает два следующих друг за другом деления, в каждом из которых выделяют те же фазы, что и в обычном митозе.

На *профазе первого деления* гомологичные хромосомы располагаются попарно: они соединяются, скручиваются, контактируя друг с другом по всей длине, т. е. *конъюгируют*, и могут обмениваться участками (*кроссинговер*). Хроматин конденсируется: выявляются хромосомы, исчезает ядрышко, начинает формироваться веретено деления. На *прометафазе № 1* окончательно фрагментируется ядерная оболочка и образуется веретено деления. На *метафазе № 1* гомологичные хромосомы образуют двухслойную метафазную пластинку, располагаясь по двум сторонам от экваториальной плоскости. Однако основное отличие от митоза наблюдается на *анафазе № 1*, когда гомологичные хромосомы каждой пары расходятся по полюсам деления без продольного разъединения на хроматиды. В результате на *телофазе № 1* у полюсов оказывается вдвое меньше хромосом, состоящих не из одной, а из двух хроматид. Распределение гомологичных хромосом по дочерним ядрам носит случайный характер.

Сразу без удвоения в образовавшихся дочерних ядрах начинается второе деление мейоза, которое полностью повторяет митоз с разделением хромосом на хроматиды. В результате этих двух делений образуются четыре гаплоидные клетки, связанные друг с другом (тетрада). При этом процесс удвоения ДНК между двумя делениями отсутствует; поэтому образуются гаплоидные клетки, несущие различную генетическую информацию. Двойной набор хромосом восстанавливается при оплодотворении.

Биологическое значение мейоза состоит не только в обеспечении постоянства числа хромосом у организмов из поколения в поколение. Благода-

ря кроссинговеру и случайному расхождению гомологичных хромосом на анафазе № 1 деления, возникающие гаплоидные клетки содержат различные сочетания хромосом. Это обеспечивает разнообразие хромосомных наборов и признаков у последующих поколений и, таким образом, дает материал для эволюции организмов.

Следует отметить, что мейоз может происходить на различных фазах жизненного цикла растений. Так, для большинства растений характерен *споровый* мейоз, приводящий к образованию гаплоидных спор. Для некоторых водорослей свойственны *гаметический* и *зиготический* (происходит в зиготе после оплодотворения) типы мейоза.

### Отклонения от нормальных делений

**Амитоз** – прямое деление интерфазного ядра путем перетяжки без образования структуры хромосом. Он может сопровождаться делением клетки либо ограничиваться делением ядра, что ведет к образованию многоядерных клеток. При этом типе деления наследственный материал не всегда равномерно распределяется между дочерними ядрами. Амитоз чаще встречается в клетках патологических или стареющих тканей.

**Эндомитоз** – это процесс многократного удвоения хромосомного материала в одном и том же ядре. Это происходит из-за нарушения митоза, когда в профазе ядерная оболочка не фрагментируется и количество хромосомного материала в одном ядре многократно удваивается. В результате ploидность клеток увеличивается в десятки и сотни раз. Эндомитоз характерен для клеток железистых волосков, члеников сосудов, склерейд и др.

**Полиплоидия.** В некоторых случаях образованию половых клеток не предшествует процесс мейоза и они остаются диплоидными. При оплодотворении клетки нового растения будут содержать  $3n$  или  $4n$  набор хромосом. Степень ploидности может быть больше четырех (8-, реже 16-, 32-кратной и т.д.). Такие клетки называют полиплоидными.

Растения-полиплоиды обычно имеют крупные размеры. Многие высокопродуктивные сорта растений являются полиплоидами (томаты, пшеница, кукуруза).

### Контрольные вопросы и задания

1. Какие отличия существуют между прокариотической и эукариотической клетками?
2. Назовите основные структурные элементы растительной клетки.
3. Какие типы пластид вы знаете? Охарактеризуйте их строение и выполняемые функции.
4. Назовите основные элементы клеточной оболочки, охарактеризуйте их строение, роль в придании механической прочности. Укажите отличительные особенности первичной и вторичной оболочки.



5. Каково значение плазмодесм и пор для функционирования растительной клетки?
6. Назовите типы цитоплазматических включений растительной клетки. Охарактеризуйте их локализацию, строение и значение.
7. Опишите строение клеточного ядра, его локализацию в клетке, морфологическое строение, функции.
8. Какие существуют типы деления растительной клетки? Дайте определения митоза и мейоза, охарактеризуйте стадии данных типов деления, укажите биологическое значение и место в онтогенезе растения.
9. Опишите возможные отклонения митоза и мейоза от нормального течения.

### **ЛЕКЦИЯ 3**

## **ПОЯВЛЕНИЕ ТКАНЕВОГО СТРОЕНИЯ У РАСТЕНИЙ. ОБРАЗОВАТЕЛЬНЫЕ, ОСНОВНЫЕ И ПОКРОВНЫЕ РАСТИТЕЛЬНЫЕ ТКАНИ**

### **План лекции**

1. Основные пути эволюции низших растений. Появление тканевого строения.
2. Ткани и принципы их классификации.
3. Меристемы.
4. Основные ткани.
5. Покровные ткани.
6. Всасывающие ткани.

### **1. Основные пути эволюции низших растений. Появление тканевого строения**

В царстве растений выделяют две большие группы: низшие и высшие растения. К низшим относят первично водные организмы – водоросли. У данной группы тело представлено либо одной клеткой (хлорелла, эвглена), либо цепочкой клеток (нитчатые водоросли), либо слоевищем или талломом. Самыми древними водорослями, давшими начало всем остальным группам, явились одноклеточные прокариотические организмы – цианобактерии (сине-зеленые водоросли).

Поскольку элементы питания растений ( $\text{CO}_2$ ,  $\text{O}_2$ ,  $\text{H}_2\text{O}$ ) равномерно распределены в окружающей среде, то в ходе эволюции растения потеряли подвижность и перешли к прикрепленному образу жизни. Как известно, расте-

ния поглощают и выделяют вещества через клеточную стенку. Следовательно, для увеличения скорости обмена требуется увеличение площади поверхности соприкосновения со средой. Поэтому в процессе эволюции наблюдается тенденция к увеличению площади поверхности тела растений. Это может быть достигнуто следующими путями:

- 1) увеличением размеров одноклеточного организма;
- 2) увеличением размеров организма за счет образования большого количества ядер и других органелл. Такие организмы могут иметь достаточно большие размеры. Например, водоросль каулерпа имеет длину 10–50 см, являясь одноклеточным многоядерным организмом. Такой тип организации является эволюционным тупиком, т. к. неклеточное строение не способствует дифференциации отдельных участков тела; кроме того, при поранении будет страдать все содержимое клетки;

- 3) многоклеточность – наиболее удачный путь, получивший дальнейшее эволюционное развитие. Только благодаря ей стала возможной дифференциация отдельных участков тела, а также приспособление их к выполнению определенных функций.

Многоклеточные водоросли могут иметь *нитчатую, разноритчатую, пластинчатую* форму. Однако их вегетативное тело еще не дифференцировано на ткани. Водоросли живут в относительно стабильных и благоприятных условиях: элементы, необходимые для их питания и развития, находятся непосредственно в воде и окружают их со всех сторон. Самый сложный уровень организации характерен для бурых водорослей, имеющих клетки, сходные с ситовидными элементами высших растений. Тип организации вегетативного тела, характерный для водорослей, называется *талломом*.

Важным событием в морфологической эволюции растительного мира был выход растений на сушу, т. е. приспособление крупных многоклеточных форм к жизни в воздушно-почвенной среде, что означало возникновение высших растений. Предполагается, что толчком к выходу растений на сушу послужило достаточное накопление в атмосфере свободного кислорода, а также усиление конкуренции в морях между организмами за источники питания и свободное место. Кроме того, немаловажное значение имело появление озонового слоя, предохраняющего наземные растения от губительных ультрафиолетовых лучей.

С какими же трудностями сталкивается растение при переходе к наземному образу жизни? Главное – это проблема обезвоживания. Представьте, что произойдет с водорослью, если ее вынести из воды. Поэтому у высших растений появляются покровные ткани и кутикула, препятствующие излишнему испарению воды и защищающие от механических воздействий. Если в водной среде растение всасывало воду всей поверхностью, то на суше появилась необходимость образования корнеподобных структур для извлечения воды из почвы и прикрепления к субстрату. Полученную из влажной почвы воду и растворенные в ней минеральные вещества нужно поднять на высоту растения, поэтому появляются проводящие ткани.

Так как в воздушной среде резко возрастают механические нагрузки, то возникает потребность образования механических тканей для поддержания тела растения. Необходимость газообмена, которая в наземных условиях происходит с воздушной средой, а не с раствором, привела к образованию устьиц, расположенных в эпидермисе. Для обеспечения процесса фотосинтеза потребовалось образование ассимиляционной ткани. Таким образом, наземные растения выработали различные ткани, а клетки, слагающие их, подверглись сильной дифференциации, в результате чего стали выполнять более узкие функции лучше, чем недифференцированные клетки водорослей.

## 2. Ткани и принципы их классификации

**Ткани** – это устойчивые, т.е. закономерно повторяющиеся, группы клеток, сходные по происхождению, строению и приспособленные к выполнению одной или нескольких функций. Ткань называется *простой*, если все ее клетки одинаковы по форме и функциям (паренхима, склеренхима). *Сложные* ткани (покровные, проводящие) состоят из клеток, неодинаковых по форме, внутреннему строению и функциям, но связанных общим происхождением.

Все ткани растений можно разделить на две неравные по объему группы: недифференцированные *образовательные ткани*, или *меристемы*, и дифференцированные, или *постоянные* ткани.

По анатомо-физиологическому принципу выделяют образовательные, ассимиляционные, запасные, воздухоносные, покровные, всасывающие, секреторные, механические и проводящие ткани.

В различных тканях могут встречаться одноклеточные или многоклеточные структуры, резко отличающиеся по строению и функциям от клеток основной ткани и называемые *идиобластами*.

## 3. Меристемы

У взрослых растений образование новых клеток приурочено к определенным участкам – меристемам. Важная особенность меристем состоит в том, что одни ее клетки (*инициальные*) способны делиться неограниченное число раз, обеспечивая непрерывное нарастание массы растения; другие клетки, являющиеся производными от инициалей, делятся только ограниченное количество раз и затем переходят к специализации.

Меристемы состоят из плотно расположенных мелких клеток с большими ядрами и тонкими оболочками. По местоположению меристемы можно разделить на апикальные, краевые, латеральные, интеркалярные и раневые.

*Апикальные* (верхушечные) располагаются на верхушке побегов и на кончике всех молодых корешков и обеспечивают рост растения в длину. Топографически и онтогенетически с апикальной меристемой побега связано образование *краевой (маргинальной)* меристемы, формирующей пластинку листа.

*Латеральные* (боковые) способствуют росту растения в толщину и располагаются параллельно боковой поверхности того органа, в котором они находятся. Первичные латеральные меристемы (*прокамбий, перицикл*) возникают непосредственно под апексами и являются их производными. Вторичные меристемы (*камбий и феллоген*) образуются из тканей первичных меристем или из клеток постоянных тканей в процессе упрощения их структуры и приобретения свойств меристемы.

*Интеркалярные* (вставочные) располагаются обычно у основания междоузлий и обеспечивают рост растения в длину. Они имеют временный характер и превращаются в постоянные ткани.

*Раневые* (травматические) возникают в любой части растения при повреждениях. Клетки постоянных тканей, окружающие повреждение, дедифференцируются, приобретают способность к делению и образуют раневую ткань *каллус*. Клетки каллуса постепенно превращаются в клетки постоянной ткани (раневой пробки).

Расположение клеток разнообразно, что обусловлено различиями в характере их деления и роста. Если срединная пластинка перпендикулярна поверхности органа, такое деление называют *антиклинальным*. В результате образуется пластинчатая меристема (формирование листа). При заложении срединной пластинки параллельно поверхности органа возникает *периклиналиное* деление, формирующее колончатую меристему (образование древесины, пробки). Деление с заложением перегородки касательно окружности определяют как *тангенциальное*. Клеточное деление при этом происходит во всех плоскостях, и в результате образуется меристема массы (образование спор, эндосперма).

#### 4. Основные ткани

*Ассимиляционная ткань* (хлоренхима) расположена под эпидермисом в листьях, неодревесневших стеблях, незрелых плодах, чашелистиках, т.е. в зеленых частях растения. Ее основная функция – фотосинтез. Клетки ассимиляционной ткани обычно паренхимные, тонкостенные, с большим количеством хлоропластов и межклетниками.

*Запасные ткани* представлены паренхимными тонкостенными клетками, в которых могут откладываться такие вещества, как крахмал, белки, сахара, жиры, вода. Данный тип тканей может быть локализован в различных органах растения (в семенах, корнях, клубнях, луковицах, корневищах, стеблях, листьях).

**Воздухоносная ткань**, или аэренхима, характеризуется наличием больших межклетников, осуществляющих газообмен и сообщающихся с внешней средой, как правило, посредством чечевичек и устьиц (рис. 4). Аэренхима хорошо развита у водных растений, а также видов, произрастающих на уплотненных и заболоченных почвах, где затруднено поглощение кислорода корнями.

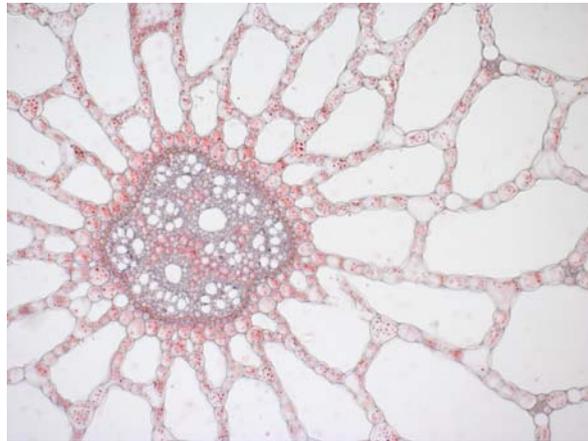


Рис. 4. Аэренхима в стебле рдеста  
(фото П.П.Силкина)

## 5. Покровные ткани

Покровные ткани защищают внутренние ткани растений от прямого влияния факторов внешней среды, регулируют испарение и газообмен.

**Эпидермис** является сложной первичной покровной тканью и располагается на поверхности листьев и молодых стеблей. Основные клетки эпидермиса относительно неспециализированны и слагают основную массу ткани. Это живые, бесцветные, плотно прилегающие друг к другу клетки. Боковые стенки основных клеток часто бывают извилистыми, что повышает прочность их сцепления. Наружные стенки эпидермальных клеток наиболее утолщены и покрыты кутикулой – гидрофобным веществом, препятствующим излишнему испарению воды. Поверх кутикулы обычно откладывается воск, придающий поверхности органа сизоватый оттенок. У некоторых растений (например, у хвойных) оболочки основных клеток одревесневают, а у хвощей – кремневеают.

**Устьица** являются высокоспециализированными эпидермальными клетками, выполняющими функцию газообмена и транспирации. У большинства наземных растений устьица располагаются на нижней стороне листа. Они представляют собой отверстия, ограниченные двумя замыкающими клетками. Рядом часто находятся *побочные клетки*, отличающиеся от основных клеток эпидермиса размерами и формой и участвующие в движении устьиц. Замыкающие и побочные клетки составляют *устьичный аппарат*.

Замыкающие клетки всегда живые и содержат много хлоропластов, митохондрий и рибосом. Открытие устьиц – процесс активный, он идет с затратой энергии. Движение устьиц обусловлено изменением тургорного давления в замыкающих клетках за счет активного транспорта в них ионов калия.

Одни ученые считают, что в процессе движения устьиц большую роль играет неравномерное утолщение клеточных стенок. У бобовидных клеток тонкие стенки растягиваются в тангенциальном направлении и тянут за собой толстые стенки, обращенные к устьичной щели. Цилиндрические клетки злаков остаются прямыми, но их тонкостенные концевые участки раздуваются. По другой гипотезе большее значение для движения имеет радиальное расположение микрофибрилл целлюлозы в оболочке замыкающих клеток (центр схождения – в районе устьичной щели), что доказано экспериментальным путем.

В целом же необходимо отметить, что движение устьичных клеток имеет очень сложный характер, так как зависит от различных условий (степень обеспеченности клетки водой, уровень освещения, концентрация  $\text{CO}_2$ , температура).

*Трихомы* (волоски) представляют собой одно- и многоклеточные выросты эпидермиса. Если в образовании выроста задействованы ткани, лежащие под эпидермисом, такие выросты называют *эмергенцами* (шипы розы, волоски хмеля).

Трихомы можно разделить на кроющие и железистые. Кроющие волоски – обычно мертвые образования, заполненные воздухом и покрывающие стебли и листья многих ксерофитов. Железистые волоски – живые структуры, выделяющие смолы, сахара, эфирные масла, слизи. К основным функциям трихомов относятся защита органов растений от перегрева, выведение токсичных солей из тканей листа, а также механическая и химическая защита от насекомых.

***Перидерма.*** Продолжительность жизни эпидермиса различна у разных видов и их органов. Например, на листьях и стеблях травянистых растений эпидермис сохраняется до конца их жизни. В стеблях и корнях, которые разрастаются в толщину путем вторичного роста, возникает вторичная покровная ткань – *феллема* (пробка). Вместе с феллогеном (пробковым камбием) и феллодермой она входит в состав *перидермы*, относимой в последнее время к особой анатомо-топографической зоне.

*Феллоген* представлен меристематической тканью, формирующей перидерму. На срезе он выглядит как слой, состоящий из прямоугольных клеток, уплощенных по радиусу органа. Феллоген внутрь откладывает клетки феллодермы, снаружи – пробки. *Феллодерма* представлена одним или несколькими слоями радиально расположенных паренхимных живых клеток, изнутри примыкающих к феллогену, и выполняет функцию его питания. Молодые клетки *феллемы* (*пробки*), отложенные феллогеном, имеют тонкие оболочки. Затем возникают вторичные оболочки, содержащие ламеллы су-

берина и воска, вследствие чего их клеточная стенка опробковевает, теряет живое содержимое и заполняется воздухом. Пробка защищает растение от потери влаги, резких колебаний температуры, механических повреждений, микроорганизмов.

Лежащие под пробкой живые ткани испытывают потребность в газообмене. Поэтому в перидерме формируются *чечевички* – участки, через которые происходит газообмен. На поверхности молодых побегов деревьев и кустарников просматриваются бугорки. Выполняющая чечевичку ткань образуется у побегов первого года еще до появления сплошного слоя феллогена в результате деления паренхимных клеток, лежащих под устьичным аппаратом. В последующие годы выполняющую ткань продуцирует и дополняет ее новыми слоями феллоген. С наступлением холодов феллоген откладывает под выполняющей тканью замыкающий слой из опробковевших клеток, который разрывается весной под напором новых клеток.

**Корка (ритидом)** приходит на смену гладкой перидерме у некоторых древесных растений и состоит из чередующихся слоев перидермы и мертвой паренхимы, т. е. имеет сложный гистологический состав. Она предохраняет растение от механических повреждений, резких колебаний температуры, пожаров.

## 6. Всасывающие ткани

**Всасывающие ткани** обеспечивают поступление в растение воды и растворенных в ней веществ. Они различны по структуре и распространению среди растений. Наиболее типична *ризодерма* – наружный слой клеток молодых корешков с корневыми волосками. Через него происходит всасывание воды и минеральных веществ. Остальные типы всасывающих тканей, как правило, связаны с определенными условиями или приурочены к какому-то таксону. Всасывающая ткань *гаусторий* (присосок) хорошо развита у растений-паразитов (заразиха, повилика), губчатая ткань *веламен* – на воздушных корнях орхидных. Поглощающие ткани развиваются в прорастающих семенах (например, на щитке у зародышей злаков) и в водопоглощающих волосках листьев. У некоторых водных растений известны *гидроподы* – клетки или группы клеток на поверхности листьев, избирательно поглощающие растворенные в воде вещества.

## Контрольные вопросы и задания

1. У каких растений впервые появилось тканевое строение? Дайте определение растительных тканей.
2. Какие типы меристем вы знаете? Охарактеризуйте локализацию, строение клеток меристем. Назовите основные типы делений меристематических клеток.

3. Какие ткани относят к группе основных? Назовите особенности их строения, выполняемые функции, опишите локализацию в теле растения.
4. Назовите основные функции эпидермиса. Укажите типы клеток, входящих в его состав и выполняемые ими функции.
5. Опишите строение перидермы и корки, укажите их локализацию, основные функции.
6. Какие типы всасывающих тканей вам известны?

## ЛЕКЦИЯ 4 ВЫДЕЛИТЕЛЬНЫЕ, МЕХАНИЧЕСКИЕ И ПРОВОДЯЩИЕ РАСТИТЕЛЬНЫЕ ТКАНИ

### План лекции

1. Секреторные ткани и их классификация.
2. Механические ткани.
3. Проводящие ткани.
4. Типы проводящих пучков.

### 1. Секреторные ткани и их классификация

Секреторными (выделительными) тканями принято называть структуры, выделяющие терпены, полисахариды, соли, воду и другие вещества. Иногда эти вещества представляют собой конечные продукты обмена, иногда – выполняют функцию защиты от насекомых, от поедания животными, предохраняют от загнивания древесины. Различают наружные и внутренние выделительные ткани.

Перечислим наружные секреторные ткани.

1. *Железистые волоски* представляют собой трихомы, или эмергенцы (производные эпидермиса и лежащих под ним тканей), и являются обычно многоклеточными структурами. Выполняют выделительную и защитную функцию.

2. *Гидатоды* выделяют воду и соли на поверхность листа из его внутренних частей. Этот процесс называют *гуттацией*. Гидатоды обычно располагаются по краю листа. Гуттация происходит при временном избыточном поступлении воды и затрудненной транспирации (по утрам – у земляники, манжетки).

3. *Нектарники* выделяют сахаристую жидкость, привлекающую насекомых. Обычно располагаются в цветках.

4. *Осмофоры* – желёзки, продуцирующие аромат у многих растений. Выделяют летучий секрет, представленный в основном эфирными маслами. Служат для привлечения насекомых-опылителей.

5. *Пищеварительные желёзки* встречаются у насекомоядных растений и выделяют пищеварительные ферменты, кислоты и другие вещества, с помощью которых перевариваются пойманные животные.

Перечислим внутренние секреторные ткани.

1. *Секреторные идиобласты* – выделительные клетки, рассеянные среди других тканей и накапливающие различные вещества (оксалат кальция, терпены, слизи, танины). Оболочка выделительных клеток утолщается, в ней для изоляции ядовитого секрета от окружающих клеток откладывается суберин. Эфирномасляные идиобласты встречаются у лавровых, перечных.

2. *Вместилища выделений* встречаются у растений разных систематических групп, они разнообразны по форме, величине, происхождению. По происхождению выделяют лизигенные и схизогенные вместилища.

*Лизигенные* возникают в результате растворения группы клеток, обособившихся внутри какой-либо ткани. Их деление приводит к образованию небольшого очага мелких клеток, вырабатывающих секрет. Впоследствии оболочки растворяются – и на их месте формируется полость, заполненная секретом. Лизигенные вместилища встречаются в кожуре цитрусовых, листьях эвкалипта.

*Схизогенные* возникают из межклетников при отделении клеток друг от друга. При этом клетки, прилегающие к вместилищу, становятся эпителиальными, т. е. вырабатывают и выделяют в полость экскреторное вещество. Эпителий изолирует секрет от живых тканей. Схизогенные вместилища хорошо развиты у хвойных (смоляные ходы), некоторых сложноцветных, зонтичных.

3. *Млечники* – клетки или ряды клеток, содержащие в вакуолях млечный сок (латекс). Он может содержать смолы, каучук, эфирные масла, алкалоиды. Млечники бывают двух типов: *членистые* и *нечленистые*.

Первые возникают из нескольких отдельных млечных клеток, которые в местах соприкосновения друг с другом растворяют оболочки. Их протопласты и вакуоли сливаются в единую разветвленную систему. Членистые млечники найдены у сложноцветных, маковых и многих других. Нечленистые млечники представляют собой одну гигантскую клетку, которая непрерывно растет, удлиняется и ветвится. Такими млечниками обладают молочайные, тутовые.

## 2. Механические ткани

Механические ткани обуславливают прочность растения. Стенки клеток, слагающих эти ткани, утолщены. Механические ткани чаще всего выполняют свое назначение в сочетании с остальными тканями растения, образуя их арматуру. К данному типу тканей относятся колленхима и склеренхима.

**Колленхима** – это механическая ткань, являющаяся первичной и служащая для укрепления молодых стеблей и листьев во время роста. Клетки колленхимы живые, с неравномерно утолщенными неодревесневшими стенками, вследствие чего они способны растягиваться при росте органа. В зависимости от характера утолщения стенок различают *угловый* (оболочка утолщается в углах, где сходятся 3–5 клеток), *пластинчатый* (тангенциальные стенки утолщаются сплошными параллельными слоями) и *рыхлый* (утолщение оболочек происходит на участках, примыкающих к межклетникам) типы колленхимы.

**Склеренхима** состоит из мертвых клеток с равномерно утолщенными и, как правило, лигнифицированными оболочками. Ее слагают два типа клеток: склеренхимные волокна и склереиды.

*Склеренхимные волокна* образованы мертвыми прозенхимными клетками с острыми концами и толстыми оболочками, имеющими простые поры.

*Склереиды* представляют собой мертвые клетки разнообразной формы с очень толстыми оболочками, пронизанными поровыми каналами. Клеточные стенки склереид одревесневают, в них откладываются известь, кремнезем, суберин, вследствие чего протопласт отмирает. Встречаются в плодах, листьях, стеблях, где располагаются поодиночке или группами (например, в мякоти плода груши). Склереиды, располагающиеся плотно, без межклетников, образуют косточки плодов сливы, вишни, абрикоса, скорлупу грецкого ореха.

Наряду с волокнами и склереидами, составляющими склеренхиму, в проводящей ткани высших растений имеются клетки, также специализирующиеся на выполнении опорной функции. Это *древесинные* (волокна либриформа) и *лубяные* волокна. Они отличаются от волокон типичной склеренхимы происхождением; поэтому рассматриваются как структурные элементы тех тканей, в которых образовались.

Высшие растения в процессе эволюции выработали способность противостоять различным механическим нагрузкам. Механические ткани выполняют свою функцию только в сочетании с другими. В соответствии с теорией В.Ф.Раздорского (1883–1955), тело растения можно сравнить с сооружением из железобетона, в котором оба материала – железо и бетон – дополняют друг друга.

Железная арматура (каркас) препятствует разрыву, а бетон (заполнитель) препятствует раздавливанию и не допускает смятия арматуры. Таким образом, вся конструкция обладает значительно большей прочностью, чем

железо и бетон, взятые порознь. В теле растения роль арматуры выполняют тяжи колленхимы и склеренхимы, а заполнителем являются остальные ткани, что придает растительным органам удивительную прочность.

Стебли подвергаются изгибам в различных направлениях; поэтому механическая ткань в данном органе отнесена к периферии, а центр занят либо запасующей паренхимой, либо полостью. Корень выполняет другую механическую функцию: он «заякоривает» растение в почве и противодействует силам, стремящимся выдернуть его, т. е. противостоит разрыву. Поэтому в корне целесообразно размещение механических тканей в центре.

### 3. Проводящие ткани

Проводящие ткани выполняют функцию транспортировки по растению питательных веществ. Они образуют в теле растения непрерывную разветвленную систему, соединяющую все его органы. Ткань, по которой передвигаются вода и растворенные в ней минеральные вещества, называется *ксилемой*. Транспорт продуктов ассимиляции осуществляет второй тип проводящей ткани – *флоэма*.

*Ксилема*, так же, как и флоэма, является сложной тканью и включает три типа клеток: трахеальные элементы, механические волокна и клетки паренхимы.

*Трахеальные элементы* (трахеиды, сосуды) – это мертвые клетки вытянутой формы с неравномерно утолщенными лигнифицированными оболочками, пронизанными порами. Одревеснение оболочек происходило постепенно и способствовало укреплению стенок водопроводящих элементов. У примитивных организмов на тонкостенных оболочках сначала появлялись кольчатые, затем спиральные утолщения и возникали кольчатые и спиральные трахеальные элементы.

В процессе эволюции одревеснение распространилось почти на всю оболочку, но в ней сохранились тонкостенные участки (поры), имеющие округлую или продолговатую форму. Так возникли точечные и лестничные трахеальные элементы, являющиеся разновидностями порового типа утолщения. *Трахеиды* являются основными водопроводящими элементами плаунов, хвощей, папоротников, голосеменных растений. Первичная клеточная оболочка на клеточных оболочках у них не нарушена; поэтому передвижение воды осуществляется путем фильтрации через поры.

Сосуды характерны для покрытосеменных растений. *Членики сосудов* располагаются один под другим, образуя длинную полую трубку. Основное отличие сосудов от трахеид состоит в том, что их поперечная перегородка имеет сквозные отверстия (перфорации), вследствие чего значительно увеличивается скорость передвижения воды.

Членики сосудов возникают из живых клеток, которые имеют тонкие оболочки и растут в длину и ширину. Затем начинает откладываться вторичная оболочка (не откладывается в местах образования пор и перфораций).

Поперечные стенки члеников сосудов в местах перфораций растворяются, начинается проведение воды.

Сосуды являются важнейшим эволюционным приобретением растений. Они начали появляться в независимых эволюционных группах (у селягинеллы, орляка, эфедры) и окончательно закрепились у покрытосеменных, явившись важным фактором их процветания и приспособления к сухопутным условиям. Скорость передвижения воды по сосудам у некоторых высоких деревьев может достигать 8 м/ч (в среднем – 1 м/ч).

*Древесинные волокна* (волокна либриформа) выполняют опорную и защитную функции для трахеальных элементов и паренхимы. Они эволюционно возникли из трахеид, их преобразование шло в направлении потери проводящей функции, преобразования окаймленных пор в простые и повышения механической прочности.

*Древесинная паренхима* часто окружает трахеальные элементы. Она регулирует поступление и скорость движения растворов и запасает питательные вещества. Собранные в горизонтальные полосы участки паренхимных клеток образуют так называемые *древесинные лучи*, передающие растворы в радиальном направлении. Рассеянная среди трахеальных элементов паренхима, в виде вертикальных тяжей тянущаяся вдоль осевых органов, называется *древесинной, или тяжевой*. Клетки паренхимы могут образовывать выросты в полость сосудов – *тиллы*. Тиллообразование усиливает механическую прочность центральной части стволов деревьев.

По происхождению и заложению различают первичную и вторичную ксилемы. Первичная возникает из прокамбия. В ней выделяют *протоксилему* и появляющуюся позже *метаксилему*. Первичная часто состоит из трахеальных элементов примитивного строения (с кольчатым, спиральным утолщением клеточных оболочек). Вторичная образуется из камбия и называется *древесиной*.

Формирование элементов в первичной ксилеме из прокамбия может идти тремя путями:

1) центростремительно (первые элементы протоксилемы образуются на периферии, а метаксилема – в центре). Этот тип образования первичной ксилемы называется *экзархным*;

2) центробежно (вычленение клеток ксилемы из прокамбия идет от центра к периферии). В этом случае выделяют две его модификации:

*центрархный* тип (прокамбий расположен в виде одного пучка в центре и откладывает проводящие элементы наружу);

*эндархный* (прокамбий расположен в виде колечка).

3) *мезархный* (первые элементы ксилемы закладываются в центральной части прокамбиального тяжа, а последующее появление других элементов идет и к центру, и к периферии).

*Флоэма* – это ткань сосудистых растений, проводящая органические вещества. Первичная флоэма, которую подразделяют на *протофлоэму* и *ме-*

*тафлоэму*, дифференцируется из прокамбия, вторичная (луб) является производной камбия. В состав флоэмы входят ситовидные элементы, клетки-спутницы, лубяные волокна и клетки паренхимы.

*Ситовидные элементы* – это живые прозенхимные клетки, выполняющие проводящую функцию. На их стенках находятся ситовидные поля – участки клеточной оболочки, пронизанные многочисленными отверстиями, через которые посредством плазмодесм сообщаются протопласты соседних ситовидных элементов. Различают два типа ситовидных элементов: *ситовидные клетки* (длинные с заостренными концами, ситовидные поля – по продольным стенкам, лишены клеток-спутниц, ядро уменьшено или фрагментируется) и *ситовидные трубки* (состоят из коротких члеников, расположенных друг над другом, ситовидные поля – на поперечных стенках, образующих ситовидную пластинку, имеют клетки-спутницы и в зрелом состоянии лишены ядра). Ситовидные трубки функционально более совершенны, чем ситовидные клетки, и характерны для покрытосеменных растений.

Рассмотрим гистогенез ситовидной трубки. Клетка меристемы, дающая начало членику ситовидной трубки, делится продольно на две клетки разных размеров. Большая клетка превращается в членик ситовидной трубки, меньшая – в клетку-спутницу (или в 2–3 клетки в случае дополнительного деления). Клетка ситовидной трубки растягивается, ее оболочка утолщается, но не одревесневает. На концах образуются ситовидные пластинки с перфорациями на месте плазмодесм. На стенках этих отверстий откладывается полисахарид *каллоза*. По окончании деятельности трубки она закупоривает перфорацию. В протопласте появляются округлые тельца флоэмного белка (Ф-белка); позже тельца теряют округлые очертания и образуют тяжи, проходя через перфорации из клетки в клетку. Ф-белок способствует проведению веществ из одной клетки в другую. Далее разрушаются тонопласт и ядро, клеточный сок смешивается с гиалоплазмой, однако ситовидная трубка остается живой и проводит ассимиляты.

Важная роль в проведении органических веществ принадлежит *клеткам-спутницам*, имеющим многочисленные плазматические связи с ситовидными трубками. Кроме того, предполагается, что клетки-спутницы участвуют в регуляции метаболизма ситовидных трубок, лишенных в зрелом состоянии ядра. В клетках *лубяной паренхимы* протекают обменные реакции и запасаются некоторые эргастические вещества. Лубяная паренхима подразделяется на две системы: вертикальную и горизонтальную (лубяные лучи).

#### 4. Типы проводящих пучков

В большинстве случаев ксилема и флоэма расположены рядом и образуют проводящие пучки. Выделяют несколько типов пучков ([рис. 5, а–е](#)). Наиболее распространены *коллатеральные открытые пучки*, в которых между

флоэмой и ксилемой залегает камбий (большинство двудольных), причем в стеблях флоэма обращена к периферии, в листьях – к нижней стороне пластинки. *Биколлатеральный открытый* проводящий пучок (например, у тыквы) обладает добавочно внутренней флоэмой. *Закрытые пучки*, напротив, лишены камбия и характерны для растений, не имеющих вторичного утолщения (однодольных). В *концентрических пучках* или ксилема окружает флоэму (*амфивазальные пучки*), или наоборот (*амфикрибральные*). В *радиальных пучках* флоэма и ксилема лежат по разным радиусам и разделены паренхимой.

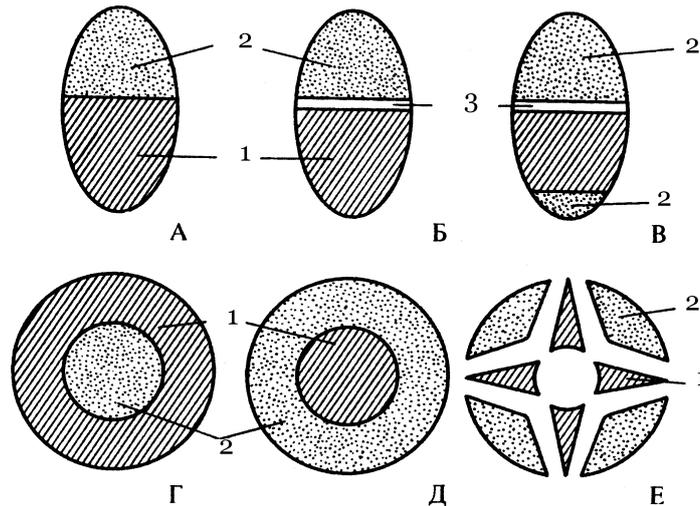


Рис. 5. Схемы типов проводящих пучков (по: Лотова, 2007): *a* – коллатеральный закрытый; *б* – коллатеральный открытый; *в* – биколлатеральный; *г* – концентрический амфивазальный; *д* – концентрический амфикрибральный; *е* – радиальный; 1 – ксилема; 2 – флоэма; 3 – камбий

### Контрольные вопросы и задания

1. Какие ткани относят к секреторным? Охарактеризуйте наружные и внутренние секреторные ткани.
2. Какие типы механических тканей вы знаете? Назовите отличительные особенности колленхимы и склеренхимы.
3. Какова функция проводящих элементов? Какими общими чертами обладают ксилема и флоэма?
4. Опишите строение трахеальных элементов. Чем отличаются трахеиды и членики сосудов? Почему появление сосудов считается крупным ароморфозом в эволюции растений?
5. Назовите ткани, входящие в состав ксилемы.
6. Опишите строение ситовидных элементов. В чем отличие ситовидных клеток от ситовидных трубок?
7. Назовите основные этапы формирования ситовидной трубки.
8. Какую функцию выполняют клетки-спутницы?
9. Укажите основные типы проводящих пучков.

# БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК К МОДУЛЮ № 1

## Основная литература

1. Ботаника: лаб. практикум / И. Е. Ямских, Е. А. Иванова, И. П. Филиппова [и др.]. – Красноярск : ИПК СФУ, 2009. – 220 с. (Ботаника: УМКД № 1341 / рук. творч. коллектива Н. В. Степанов).
2. Ботаника [Электронный ресурс]: электрон. учеб.–метод. комплекс по дисциплине / Н. В. Степанов, И. Е. Ямских, Е. А. Иванова [и др.]. – Электрон. дан. – Красноярск: ИПК СФУ, 2009. – (Ботаника: УМКД № 1341 / рук. творч. коллектива Н. В. Степанов). – 1 электрон. опт. диск (DVD).
3. Ботаника: Презентационные материалы. Версия 1.0 [Электронный ресурс]: нагляд. пособие / Н.В.Степанов, И.Е. Ямских, Е.А. Иванова [и др.]. – электрон.дан. – Красноярск : ИПК СФУ, 2009. – (Ботаника: УМКД № 1341 / рук.творч.коллектива Н.В.Степанов). – 1 электрон. опт. диск (DVD).
4. Ботаника. Банк тестовых заданий. Версия 1.0 [Электронный ресурс]: контр.–измер. материалы / И. П. Филиппова, И. Е. Ямских, Е. А. Иванова [и др.]. – Электрон. дан. – Красноярск : ИПК СФУ, 2009. – (Ботаника: УМКД № 1341 / рук. творч. коллектива Н. В. Степанов). – 1 электрон. опт. диск (DVD).
5. Ботаника: орг. – метод. указания / сост.: И. Е. Ямских, И. П. Филиппова, Е. А. Иванова [и др.]. – Красноярск : ИПК СФУ, 2009. – 64 с. (Ботаника: УМКД № 1341 / рук. творч. коллектива Н. В. Степанов).
6. Ботаника: метод. указания по самост. работе / И. Е. Ямских, И. П. Филиппова, Е. А. Иванова [и др.]. – Красноярск : ИПК СФУ, 2009. – 80 с. (Ботаника: УМКД № 1341 / рук. творч. коллектива Н. В. Степанов).
7. Бавтуто, Т.А. Атлас по анатомии растений / Т.А. Бавтуто, В.М. Еремин, М.П. Жигар. – Минск : Ураджай, 2001. – 146 с.
8. Практикум по анатомии и морфологии растений : учеб. пособие для студентов вузов / В.П. Викторов, М.А. Гуленкова, Л.Н. Дорохина [и др.] / под ред. Л.Н. Дорохиной. – М. : Академия, 2001. – 176 с.
9. Ботаника: учеб. для вузов : в 4 т. / П. Зитте, Э.В. Вайлер, И. В. Кадерайт, [и др.]. – М. : Академия, 2007.
10. Лотова Л.И. Ботаника: Морфология и анатомия высших растений : учеб. / Л.И. Лотова. – Изд. 3-е, испр. – М. : КомКнига, 2007. – 512 с.
11. Ботаника с основами фитоценологии: Анатомия и морфология растений : учеб. пособие для вузов / Т.И. Серебрякова, Н.С. Воронин, А.Г. Еленевский и [и др.]. – М. : Академкнига, 2006. – 543 с.
12. Тимонин, А.К. Ботаника: учеб. для студентов вузов. в 4 т. Т. 3. Высшие растения / А.К. Тимонин. – М. : Академия, 2007. – 352 с.

13. Ямских, И.Е. Ботаника: Анатомия и морфология растений: учеб. пособие / И.Е. Ямских, И.П. Филиппова. – Красноярск : Изд-во Краснояр. ун-та, 2004. – 86 с.
14. Ямских, И.Е. Ботаника с основами экологии растений : учеб. пособие / И.Е. Ямских. – Красноярск : Изд-во Краснояр. ун-та, 2005. – 104 с.

### Дополнительная литература

15. Бавтуто, Т.А. Ботаника: Морфология и анатомия растений / Т.А. Бавтуто, В.М. Еремин. – Минск : Вышэйш. шк., 1997.
16. Грин, Н. Биология : в 3 т. Т. 1–3 / Н.Грин, У.Стаут, Д.Тейлор. – М. : Мир, 1990.
17. Жизнь растений: в 6 т. Т. 2–6 / под ред. Л.А. Тахтаджина. – М. : Просвещение, 1974–1982.
18. Лотова Л.И. Словарь фитоанатомических терминов: учеб. пособие / Л. И. Лотова, М.В. Нилова, А.И. Рудько. – М. : Изд-во ЛКИ, 2007. – 112 с.
19. Рейвн, П. Современная ботаника: в 2 т. / П. Рейвн, Р. Эверт, С. Айкхорн. – М. : Мир, 1990.
20. Эзау, К. Анатомия семенных растений / К. Эзау. – М., 1980.

## МОДУЛЬ 2. ВЕГЕТАТИВНЫЕ И ГЕНЕРАТИВНЫЕ ОРГАНЫ РАСТЕНИЙ. РАЗМНОЖЕНИЕ. РАСТЕНИЕ И ОКРУЖАЮЩАЯ СРЕДА

### ЛЕКЦИЯ 5 ПОНЯТИЕ ОРГАНА В МОРФОЛОГИИ РАСТЕНИЙ. СТРОЕНИЕ КОРНЯ. СТРОЕНИЕ ПОБЕГА

#### План лекции

1. Вегетативные органы растений.
2. Корень: функции, деление на зоны.
3. Апикальное нарастание корня.
4. Первичное строение корня.
5. Вторичное утолщение корня.
6. Типы корней и корневых систем.
7. Строение побега.
8. Типы ветвления осевых органов растений.
9. Строение и деятельность апикальной меристемы побега.

#### 1. Вегетативные органы растений

**Орган** – часть организма, служащая для обеспечения его жизни и в связи с этим имеющая своеобразное строение. Основными вегетативными органами семенных растений являются *корень и побег*. Побег, в свою очередь, подразделяется на стебель, лист и почку. Они выполняют функции питания и обмена веществ с внешней средой.

Низшие растения – водоросли – имели просто устроенное вегетативное тело (таллом), не дифференцированное на ткани. При выходе растений на сушу их тело оказалось в двух существенно различающихся средах. Воздушной и почвенной. Контрастные условия окружающей среды были основной движущей силой адаптивной специализации растений, т. е. часть вегетативного тела высших растений, находящаяся в почве, приспособилась к обеспечению процесса водоснабжения и минерального питания и постепенно превратилась в корневую систему, а надземная часть, обеспечивающая процесс фотосинтеза, впоследствии стала побегом.



## 2. Корень: функции, деление на зоны

**Корень** – основной вегетативный орган высших растений, служащий для прикрепления к субстрату, поглощения из него воды и минеральных веществ. Кроме того, корень может выполнять функции запасаания, синтеза различных веществ, взаимодействия с другими организмами (бактериями, грибами, корнями других растений).

**Корень** – осевой орган растения, обладающий, как правило, цилиндрической формой, радиальной симметрией и неограниченным ростом за счет деятельности верхушечной меристемы. Он морфологически отличается от побега тем, что обладает положительным геотропизмом (растет вниз), эндогенным ветвлением, радиальным проводящим пучком в первичном строении. Его верхушечная меристема всегда прикрыта корневым чехликом, и на нем не формируются листья и почки (за исключением придаточных).

Эффективность минерального питания зависит от площади поглощающей поверхности корней, которая увеличивается благодаря обильному ветвлению, образованию корневых волосков и придаточных корней, постоянному нарастанию и передвижению всасывающих окончаний в новые участки почвы.

При изучении строения молодых корешков можно выделить следующие зоны. На кончике корня располагаются клетки апикальной меристемы, обеспечивающие рост в длину и слагающие *зону деления*. Ее длина составляет в среднем 1–5 мм. Снаружи меристема прикрыта *корневым чехликом*, выполняющим защитную функцию и облегчающим продвижение корня в почве. Корневой чехлик также способствует ориентации корня в почве. За зоной деления следует *зона растяжения* (роста). В ней клеточные деления уже почти отсутствуют, а объем корня увеличивается за счет обводнения клеток и появления больших вакуолей. В расположенной выше *зоне всасывания* (поглощения) клетки прекращают рост и начинают дифференциацию. На поверхности образуются корневые волоски, выполняющие функцию всасывания воды и минеральных веществ. Эта зона непрерывно передвигается в почве по мере нарастания корневого окончания. *Зона проведения* обладает хорошо развитой проводящей тканью и передает почвенные растворы выше по органу. В ней также появляются боковые корни.

## 3. Апикальное нарастание корня

Апикальная меристема откладывает клетки не только внутрь, как у побега, но и наружу, пополняя чехлик. У споровых растений (хвои, плауны, папоротники) инициальная клетка одна. Она имеет тетраэдрическую форму и дает начало всем клеткам корня. У покрытосеменных растений инициали, как правило, расположены в три слоя. Однако строение и функционирование апикальной меристемы у однодольных и двудольных растений различно.



У двудольных растений нижний ряд инициалей впоследствии дает начало корневому чехлику и ризодерме, средний слой – клеткам коры, а верхний слой образует проводящую систему. Следовательно, уже в зоне деления обнаруживается четкое разграничение на три зоны: наружную – *дерматоген* (производную зону нижнего ряда инициалей), среднюю – *периблему* (производную среднего ряда инициалей) и внутреннюю – *плерому* (производную верхнего слоя). У однодольных растений апекс отличается лишь тем, что инициали нижнего слоя дают начало только корневому чехлику, а ризодерма формируется из наружного слоя периблемы.

Представление о происхождении тканей было заложено в *теории гистогенов* Дж. Ганштейна (1868). Согласно этой теории тело растения развивается из массива меристемы, состоящей из трех слоев (гистогенов): дерматогена, периблемы и плеромы.

#### 4. Первичное строение корня

Рассмотрим поперечный срез корешка, сделанный в зоне всасывания. Такое первичное строение корня характерно большинству семенных растений.

Снаружи корня расположена *ризодерма* – всасывающая ткань, через которую происходит поглощение воды и минеральных веществ, а также взаимодействие с живым населением почвы. В ней различают два типа клеток: *трихобласты*, образующие корневые волоски, и *атрихобласты*.

Под ризодермой находится *первичная кора*, выполняющая защитную, проводящую, запасающую и другие функции. Наружный слой первичной коры после отмирания корневых волосков и сбрасывания ризодермы дифференцируется в *экзодерму*, а из внутреннего слоя развивается *эндодерма*.

Эндодерма в своем развитии может пройти три ступени. На первой ее клетки расположены плотно, без межклетников, и характеризуются наличием на радиальных и поперечных стенках утолщений в виде рамок, опоясывающих клетки (*поясков Каспари*), в которых откладываются гидрофобное вещество, сходное с суберином, и лигнин. Пояски соседних клеток смыкаются – и создается их непрерывная цепь вокруг стелы. Пояски Каспари непроницаемы для растворов; следовательно, вещества из коры в стелу и обратно могут пройти только по симпласту, т.е. через живые протопласты клеток эндодермы.

Таким образом, функция эндодермы – контроль за проведением веществ. У многих растений эндодерма получает вторичное и третичное развитие. На второй ступени развития субериноподобные вещества откладываются по всей внутренней поверхности стенок эндодермы. Однако при этом эндодерма не становится абсолютно непроницаемой для растворов, поскольку в ней имеются пропускные клетки, сохранившие первичное строение. Третья

ступень характеризуется сильным утолщением и одревеснением боковых и внутренних стенок и отмиранием протопластов. Пропускные клетки сохраняются и осуществляют физиологическую связь между первичной корой и центральным цилиндром.

В центре корня располагается *центральный цилиндр* (стела). Он имеет следующее строение. Сразу под эндодермой находится *перицикл* – ткань, образующая боковые корни. Клетки прокамбия формируют первичные проводящие элементы. Флоэма начинает развиваться раньше ксилемы. Клетки протопфлоэмы примыкают к перициклу. Метафлоэма расположена ближе к центру.

Ксилема формируется позже. Протоксилема возникает вплотную к перициклу, метаксилема образуется ближе к центру корня, т. е. ксилема и флоэма в корне закладываются экзархно и развиваются центростремительно. На поперечном срезе ксилема выглядит, как звезда, число лучей которой – от одной (папоротники) до тридцати. Радиальные пучки, имеющие по одному тяжу ксилемы и флоэмы, называют *моноархными*, по два – *диархными*, по три – *триархными*, по несколько – *полиархными*. Между этими лучами располагаются участки флоэмы. Такой тип проводящей системы облегчает поступление растворов в сосуды, т.к. лучи ксилемы подходят к периферии стелы.

## 5. Вторичное утолщение корня

У двудольных и голосеменных растений наблюдается вторичное утолщение корня, связанное с деятельностью камбия и феллогена.

Оно начинается с закладки участков камбия между лучами флоэмы и ксилемы. Эти участки имеют вид вогнутых внутрь дуг, растущих в направлении перицикла. Когда камбиальные дуги достигают перицикла, его клетки тоже начинают делиться, соединяя отдельные дуги и образуя сплошной слой латеральной меристемы. Клетки перицикла становятся камбиальными и впоследствии дают начало радиальным лучам. Камбий откладывает внутрь вторичную ксилему, наружу – вторичную флоэму. Феллоген образуется из производных клеток перицикла и начинает откладывать перидерму. После формирования пробки первичная кора, лишенная связи с центральным цилиндром, отмирает и под давлением нарастающей изнутри массы сбрасывается. Перидерма становится покровной тканью корня.

Для корней, выполняющих запасную функцию, возможны отклонения от нормального вторичного утолщения. Например, у свеклы разрастание в толщину осуществляется за счет аномального роста (закладывается не один, а несколько слоев камбия). Добавочные слои возникают снаружи центрального цилиндра, вследствие чего образуется несколько колец проводящих элементов и запасной паренхимы. Между ними расположены тяжи радиальной паренхимы.

## 6. Типы корней и корневых систем

**Корневая система** – это совокупность всех корней одной особи. В состав корневых систем могут входить корни различной морфологической природы. Среди них различают:

- 1) *главный корень*, развивающийся из зародышевого корешка;
- 2) *боковые корни*, всегда возникающие на корне и образующиеся обычно в зоне проведения из перцикла (т. е. они не мешают корню расти);
- 3) *придаточные корни*, возникающие на стеблях, листьях из меристем, сердцевинных лучей и других тканей. Образуются при черенковании, поранениях.

Выделяют такие типы корневых систем:

*аллоризная* (стержневая), составленная из хорошо развитого главного и боковых корней. Такой тип корневой системы характерен для голосеменных и покрытосеменных двудольных растений;

*первично гоморизная* (плауны, хвощи, папоротники), представленная только придаточными корнями;

*вторично гоморизная* (мочковатая), при которой главный корень закладывается, но рано отмирает или вообще не развивается, а корневая система представлена придаточными корнями. Характерна для однодольных растений.

## 7. Строение побега

**Побег** – это основной орган семенных растений, выполняющий функцию воздушного питания. Состоит из оси (стебля) с расположенными на ней (нем) листьями и почками.

В отличие от корня, побег расчленен на междоузлия и узлы с одним или несколькими листьями, прикрепленными к каждому узлу. Угол между стеблем и листом в месте его отхождения называют *листовой пазухой*. Междоузлия могут быть длинными, и тогда побег называют *удлиненным*; если же междоузлия короткие, побег называют *укороченным*.

Побег, развивающийся из зародышевого стебелька, называют *главным*. В узлах расположены боковые почки, из которых формируются боковые побеги. Образуется система побегов.

## 8. Типы ветвления осевых органов растений

Ветвление необходимо растениям для увеличения площади соприкосновения со средой: водной, воздушной или почвенной. Оно возникло в ходе эволюции еще до появления органов. Уже древнейшие представители назем-

ной флоры имели два принципиально разных способа ветвления: *верхушечное* (дихотомическое) и *боковое* (моно- и симподиальное). Верхушечное ветвление связано с расщеплением конуса нарастания, а боковое – с продолжительностью жизни растения. Рассмотрим основные типы ветвления осевых органов растений ([рис. 6](#)).

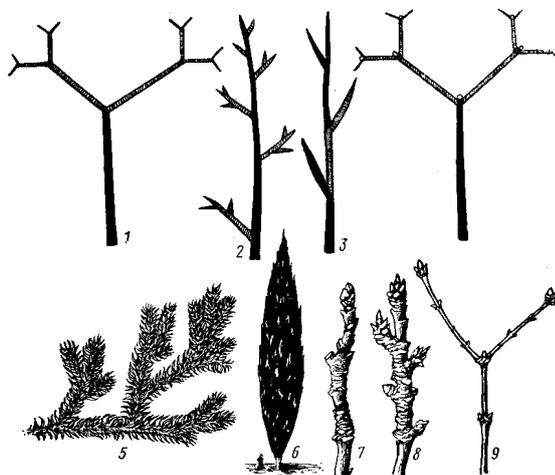


Рис. 6. Типы ветвления осевых органов (по: Тутаюк, 1972): 1,5 – дихотомическое; 2, 6 – моноподиальное; 3, 7, 8 – симподиальное; 4, 9 – ложнодихотомическое

1. При *дихотомическом ветвлении* рост оси осуществляется двумя инициалами верхушечной меристемы, растущими под углом в разные стороны. В результате верхушка побега вильчато раздваивается, образуя две оси второго порядка, и т.д. Различают равно- (изотомное) и неравнодихотомическое (анизотомное) ветвление. Оно характерно для водорослей, псилофитов, плаунов, папоротников и некоторых голосеменных.

2. При *моноподиальном ветвлении* имеется главная ось, возникающая из зародыша семени. Ее верхушка растет в течение всей жизни. От главной оси отходят боковые оси второго порядка, дающие оси третьего порядка, и т. д. У древесных растений при этом типе ветвления возникает полисимметричная крона и прямой, равномерно утолщенный ствол. Такой тип ветвления характерен для голосеменных, некоторых пальм, травянистых растений.

*Симподиальное ветвление* возникает из моноподиального; при этом боковая ветвь перерастает и сдвигает в сторону главную ветвь, принимает ее направление и внешний вид. Конус нарастания главной оси, так же, как и всех последующих осей, замещающих друг друга, функционирует в течение ограниченного времени. Осевой орган растения (ствол, ветвь, корневище) формируется в результате деятельности нескольких или многих верхушечных меристем последовательных порядков, сменяющих друг друга по принципу «перевершинивания».

Симподиальное ветвление появилось на относительно высокой ступени эволюции растительного мира и имеет большое биологическое значение. У многих растений со слабо развитыми боковыми почками, не способными замещать главную, повреждение верхушки ствола приводит к гибели расте-

ния (некоторые пальмы). В связи с этим в экстремальных условиях существования растения имеют преимущественно симподиальное нарастание. Оно встречается у большинства покрытосеменных растений.

Особой формой симподиального ветвления является *ложнодихотомическое*. При таком типе ветвления апикальная почка отмирает или образует генеративный побег, а рост продолжают две боковые почки, супротивно расположенные непосредственно под верхушечной почкой. Это ветвление встречается у сирени, конского каштана, омелы, многих гвоздичных.

По направлению роста выделяют побеги *ортотропные* (направлены вертикально), *плагиотропные* (стелющиеся) и *анизотропные* (приподнимающиеся).

Побеги, вырастающие из почек за один вегетационный период, называют *годичными*. Для тропических растений характерно образование нескольких побегов за один вегетационный период. Такие побеги, образующиеся за один цикл роста несколько раз в году, называют *элементарными*.

## 9. Строение и деятельность апикальной меристемы побега

Нарастание побега осуществляется за счет апикальных меристем. Апекс побега отличается от апекса корня отсутствием чехлика и наличием листовых зачатков (примордиев). Гладким остается лишь кончик апекса, который называется *конусом нарастания*.

В апексе побега имеются инициальные клетки, делящиеся непрерывно. У многих споровых имеется лишь одна инициаль тетраэдрической формы. У семенных растений апекс, как правило, представлен массивом инициальных клеток. В апексе цветковых растений выделяют два участка инициалей. На дистальном конце апекса хорошо выделяются два (реже 1–4) слоя клеток, делящихся антиклинально (перпендикулярно поверхности) и обеспечивающих рост апекса в поверхность. Эта зона инициальных клеток называется *туникой*. Несколько слоев клеток, лежащих под туникой, делящихся во всех направлениях и увеличивающих объем апекса, называют *корпусом*.

Там, где должен возникнуть листовый зачаток, деление клеток усиливается, они становятся периклинальными; стираются границы между внутренним слоем туники и корпусом. Эта меристема называется *периферической* (область инициального кольца). В центре оси апекса обособляется *стержневая меристема*, образующая сердцевину.

Теорию «туники и корпуса» сформулировал немецкий ботаник А.Шмидт (1924). Из наружного слоя туники возникает *протодерма*, образующая впоследствии эпидермис. На уровне первых листовых зачатков (в пределах периферической зоны) между бугорком и осью закладывается *прокамбий*, дающий начало первичным проводящим тканям. *Основная меристема*, образующая ткани первичной коры, формируется либо из внутреннего слоя туники, либо из наружных слоев корпуса.

Протодерму, прокамбий и располагающуюся между ними основную меристему можно назвать *гистогенами*, т. е. уже специализированными меристемами, судьба которых predetermined: они порождают строго определенные типы тканей.

### Контрольные вопросы и задания

1. Назовите основные органы семенных растений.
2. Какие функции выполняет корень?
3. Назовите и опишите строение зон молодого корня.
4. Каковы особенности апикального нарастания корня у однодольных и двудольных растений? Укажите гистогены корня и ткани, формируемые ими.
5. Опишите первичное строение корня. Какую функцию выполняют пояски Каспари?
6. Назовите основные этапы формирования вторичных элементов в корне.
7. Опишите вторичное строение корня. Какие ткани относят к вторичной коре? Для каких корней каких растений характерна поликамбиальность?
8. Какие типы корней вы знаете? Назовите отличительные особенности боковых и придаточных корней.
9. Что такое корневая система, какие типы систем вам известны?
10. Какие органы входят в состав побега, какие функции они выполняют?
11. Назовите основные типы ветвления побега. Почему симподиальный тип считается эволюционно продвинутым?
12. Каковы особенности апикального нарастания побега?

## ЛЕКЦИЯ 6 СТЕБЕЛЬ И ЕГО ФУНКЦИИ. ЛИСТ И ЕГО ФУНКЦИИ

### План лекции

1. Морфологическое строение стебля.
2. Первичное строение стебля.
3. Стелярная теория.
4. Типы вторичных утолщений стебля.
5. Строение стволов древесных растений.
6. Строение стеблей однодольных.
7. Лист и его функции.
8. Морфологическое строение листа.

9. Анатомия листа.
10. Онтогенез листа.
11. Разнообразие листьев.

## 1. Морфологическое строение стебля

**Стебель** – это осевая часть побега растений, состоящая из узлов и междоузлий и имеющая неограниченный рост. Рост стебля в длину осуществляется за счет деятельности верхушечных и вставочных меристем. Стебель несет на себе листья, почки, генеративные органы и выполняет главным образом опорную, проводящую, листонесущую функции. Иногда стебель функционирует как запасующий орган, служит для прикрепления к опоре, размножения и т. д.

По направлению и способу роста стебли чаще бывают прямостоячими, реже приподнимающимися (клевер луговой), ползучими (клевер ползучий, костяника, земляника), стелющимися (огурец, кабачок), вьющимися (горец вьюнковый), цепляющимися (хмель, подмаренник цепкий), лазящими (горох) и т. д.

Стебель обычно имеет более или менее цилиндрическую форму и в поперечном сечении бывает округлым. Однако некоторые семейства или отдельные виды растений отличаются другой формой стебля, что является их систематическим признаком. Например, для семейства губоцветных характерен четырехгранный стебель, для осоковых – трехгранный, а для злаков – полый в междоузлиях стебель-соломина.

У древесных растений стебли многолетние. Главный стебель дерева называется стволом, стебли кустарников – стволиками. У многолетних травянистых растений стебли, как правило, живут один год.

## 2. Первичное строение стебля

В стебле, имеющем первичное строение, различают эпидермис, первичную кору и стелу (центральный цилиндр). Эпидермис располагается снаружи. В состав первичной коры могут входить ассимиляционная, механическая, запасующая, выделительная ткани, аэренхима.

Стела имеет более сложное строение. Первичные проводящие ткани обычно собраны в один или несколько проводящих пучков различного типа. Расположение первичных проводящих элементов зависит от заложения и функционирования прокамбия. Если он закладывается участками, возникает пучковый тип, если сплошным слоем – непучковый.

В центре стебля обычно находится сердцевина или воздушная полость (например, у тыквы, злаков).

### 3. Стелярная теория

**Стела** – совокупность первичных проводящих пучков вместе с заключенными между ними прочими тканями и примыкающим к коре перидермой.

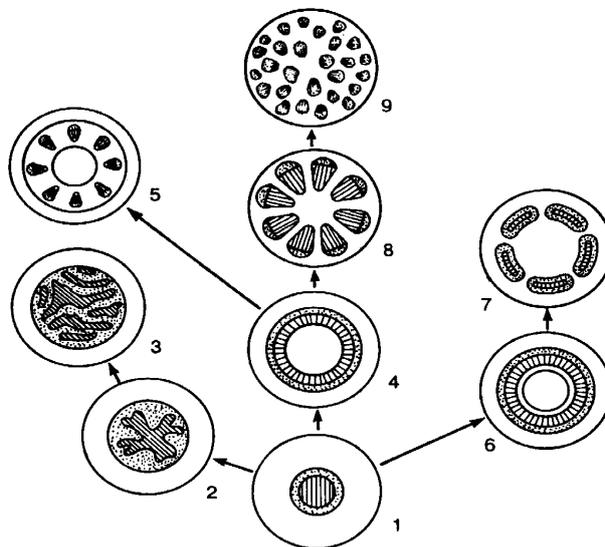


Рис. 7. Эволюция типов стелы (по Бавтуто, Еремин, 1996): 1 – протостела; 2 – актиностела; 3 – плектостела; 4 – эктофлойная сифоностела; 5 – арктостела; 6 – амфифлойная сифоностела; 7 – диктиостела; 8- эустела; 9 – атактостела

В 1886 году Ф. ван Тигем и А. Дулио впервые ввели понятие «стела», заложив основы *стелярной теории* – учения о типах строения и закономерностях эволюции центрального цилиндра всех высших растений (рис. 7).

Наиболее древний и примитивный тип стелы – *протостела* – присущ первым наземным растениям (риниофитам). Последующая эволюция стелы была связана с увеличением поверхности проводящих тканей.

Из протостелы развилась *актиностела*, ксилема которой на поперечном срезе имеет вид звезды. Данный тип стелы также характерен для примитивных растений (плауновидных, вымерших хвощевидных). Переход от протостелы к актиностеле связан с возникновением пучков, идущих в боковые органы; кроме того, в актиностеле проводящие ткани имеют большую поверхность соприкосновения с окружающими живыми тканями, что способствует лучшему проведению веществ. Результат дальнейшей специализации актиностелы – появление *плектостелы*, характерной для осевых органов плауновидных. В плектостеле ксилема представлена отдельными участками, расположенными параллельно или радиально друг к другу.

В процессе эволюции протостела дала также начало *сифоностеле*. Сифоностела имеет трубчатое строение и обладает сердцевинной. Возникновение сифоностелы обеспечило существование более крупных растений, т. к. расположение ксилемы на периферии сделало стебли более прочными. Возникновение сердцевины увеличило поверхность соприкосновения проводящих

тканей с живыми клетками, а также создало возможность запасания питательных веществ. Известны два типа сифоностелы: *эктофлойная* (флоэма охватывает ксилему снаружи) и *амфифлойная* (флоэма окружает ксилему снаружи и изнутри).

Дальнейшее эволюционное усложнение стелы связано с развитием крупных боковых органов (вай, листьев). В местах их отхождения от стебля в стеле, в области узлов, образуются большие листовые лакуны (прорывы), заполненные паренхимой. Вследствие этого сифоностела паренхимными полосами (радиальными лучами), идущими от сердцевины к коре в радиальном направлении, рассекается на отдельные пучки, сохраняющие общее положение по цилиндрической поверхности (на поперечном срезе – кольцом). Возникают диктиостела, артростела и эустела.

*Диктиостела* (характерна для папоротников, например для орляка, щитовника, кочедыжника) имеет вид сетчатой трубки. Она возникает из амфифлойной сифоностелы вследствие образования большого количества листовых прорывов. *Эустела* встречается у семенных растений и составлена из коллатеральных открытых пучков, расположенных по кругу. *Артростела* (характерна для хвощей) является разновидностью эустелы, представлена закрытыми пучками, расположенными вокруг центральной полости стелы и соединяющимися в узлах.

Последнее звено в эволюции стелы стебля представляет собой *атактостела* однодольных растений. Ей присущи закрытые коллатеральные пучки, сложная картина прохождения пучков по стеблю (дугообразные индивидуальные листовые следы) с их разбросанным расположением по всему поперечному сечению стебля. Эволюция типов стелы показана на [рис. 7](#).

#### 4. Типы вторичных утолщений стебля

Для большинства двудольных и голосеменных растений характерно вторичное утолщение стеблей. Это изменение связано с деятельностью камбия и феллогена. Возникновение камбия и интенсивность его работы неодинаковы у различных растений. Различают следующие типы вторичных утолщений.

1. При *пучковом типе* в обособленных прокамбиальных пучках сначала возникает пучковый камбий. Затем между его разобщенными прослойками появляются перемычки межпучкового камбия. Пучковый камбий начинает откладывать проводящие элементы, а межпучковый – паренхиму или механические элементы, вследствие чего проводящие пучки остаются хорошо различимыми (*Aristolochia-tip*).

2. При *переходном типе* в прокамбиальных пучках возникает пучковый камбий, затем между проводящими пучками появляются перемычки межпучкового камбия. После этого камбий на всем протяжении начинает откладывать проводящие элементы (*Ricinus-tip*). У некоторых растений с ши-

рокими первичными лучами отдельные участки межпучкового камбия образуют более мелкие вторичные проводящие пучки (*Helianthus-tip*).

3. При *непучковом типе* камбий закладывается как непрерывный слой (кольцо) из сплошного прокамбия и начинает откладывать на всем протяжении проводящие элементы (*Saponaia-tip*). У многих древесных растений первичные пучки тесно сближены, поэтому при вторичном утолщении возникают слои проводящих элементов, разделенные радиальными лучами (*Tilia-tip*).

## 5. Строение стволов древесных растений

Центральную часть стебля древесных растений занимает сердцевина. В ее клетках накапливаются запасные питательные вещества. Периферическая часть сердцевины – перимедуллярная зона – состоит из более мелких и толстостенных клеток, в которых откладывается крахмал ([рис. 8](#)).

Снаружи от сердцевины расположена древесина – сложная ткань, в состав которой входят трахеальные элементы (трахеиды или сосуды), древесинные волокна (волокна либриформа) и паренхима (подразделяется на горизонтальную, образующую радиальные лучи, и вертикальную).

Функционирующая древесина находится около камбия. Ее называют *заболонью*. Внутри нее расположена древесина, имеющая меньшую влажность, не проводящая воду (*спелая древесина*). Если она не отличается от заболони (осина, ель), то эти два типа древесины называют *спелодревесной*. У ряда других пород (сосна, дуб, вяз) внутренняя древесина имеет темную окраску и называется *ядровой*.

Между корой и древесиной находится слой образовательной ткани – *камбий*. Деление клеток камбия обеспечивает формирование проводящей системы ксилемы и флоэмы, а также рост стебля в толщину. Клетки камбия подразделяются на два типа: *веретеновидные инициалы* образуют вертикальную систему луба и древесины (проводящие, механические, паренхимные элементы), *лучевые инициалы* – радиальные лучи. Веретеновидные инициалы обращены плоской, широкой стороной к проводящим элементам. Остальными стенками они смыкаются со стенками клеток камбия.

Деление происходит тангенциально, т.е. параллельно плоским сторонам. Один слой инициалей делится постоянно, а производные клетки способны поделиться еще несколько раз и переходят к дифференциации. Из клеток, откладываемых внутрь, возникают элементы ксилемы, наружу – элементы флоэмы. Причем отложение клеток ксилемы происходит быстрее в 3–4 раза, чем флоэмы, поэтому ксилема занимает больший объем в стволе древесных и других растений. По мере утолщения стебля объем вторичной ксилемы увеличивается, а камбий растягивается на ее поверхности, т. к. его клетки иногда делятся радиально, увеличивая диаметр камбия.

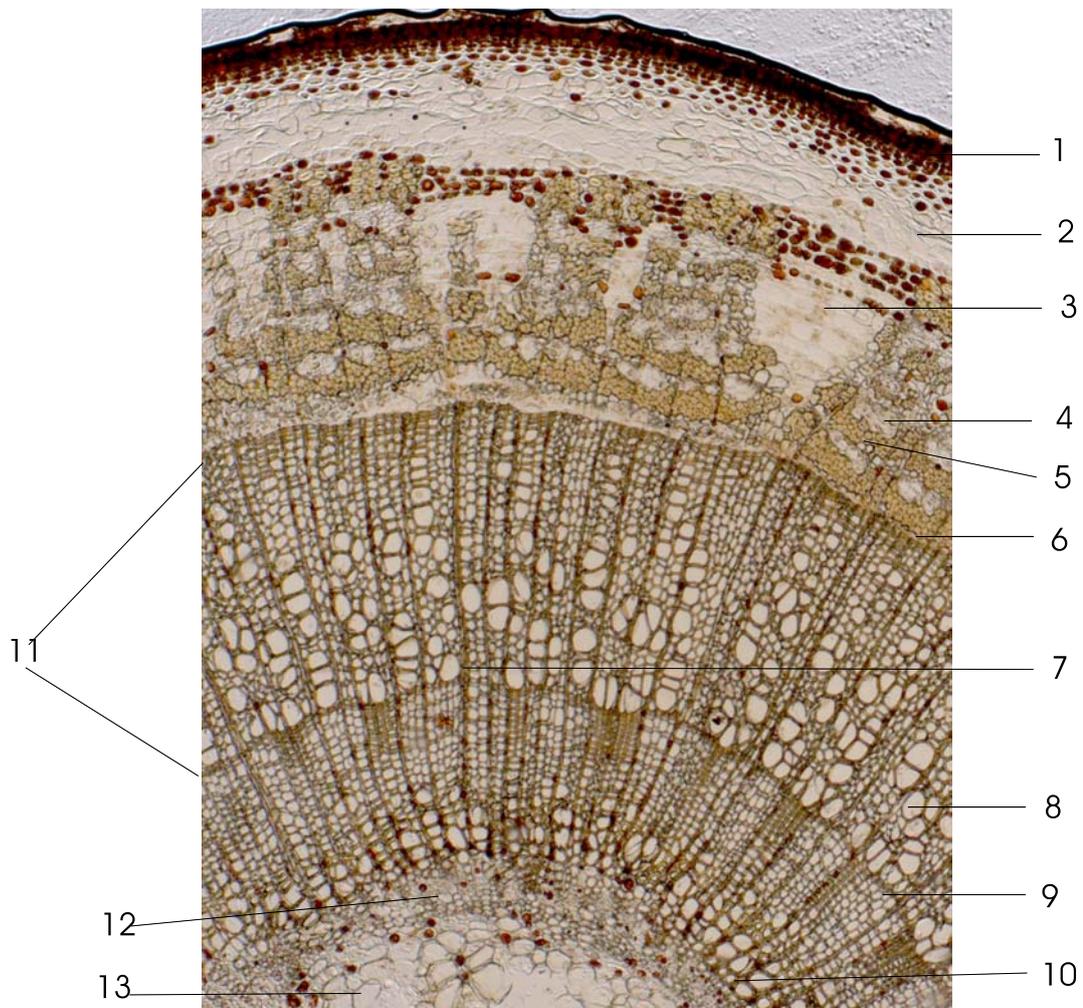


Рис.8. Поперечный срез ветки липы (фото П.П.Силкина): 1 – перидерма; 2 – паренхима вторичной коры; 3 – лубяной луч; 4 – мягкий луб; 5 – твердый луб; 6 – камбий; 7 – древесинный луч; 8 – весенняя древесина; 9 – осенняя древесина; 10 – первичная ксилема; 11 – годовичное кольцо; 12 – перимедуллярная зона; 13 – сердцевина

Деятельность камбия зависит от времени года. Весной он обладает наивысшей активностью и откладывает водопроводящие элементы с широкими полостями и тонкими стенками. Летом его активность снижается, и образуются узкие трахеальные элементы с толстыми стенками. К осени камбий прекращает свою работу. После осенне-зимнего покоя работа камбия возобновляется следующей весной. Так как переход от весенней (ранней) к летней (поздней) древесине постепенный, а от летней к весенней – резкий, то в древесине возникают годовичные слои с отчетливыми границами. На поперечном срезе эти слои видны как *годовичные кольца*. По их числу можно определить возраст растения, а по их ширине – судить о климатических условиях в разные годы. Образование годовичных колец характерно для растений, произрастающих в областях с резкой сменой сезонов.

На ширину годовичных колец влияют погодные условия. В благоприятные годы откладываются широкие слои, в неблагоприятные – узкие. Проанализировав керны нескольких деревьев, можно сделать выводы об изменении

климатических условий в течение длительного промежутка времени, выявить, когда были пожары, вспышки размножения насекомых и т.д. Этим занимаются науки *дендрохронология* и *дендроклиматология*.

Снаружи от камбия расположена сложная ткань – вторичная кора. Самая внутренняя часть коры – луб – образуется камбием. Луб состоит из элементов двух систем: вертикальной и горизонтальной. К вертикальной системе относятся ситовидные элементы, клетки-спутницы, вертикальные тяжи лубяной паренхимы и лубяные волокна. Горизонтальные элементы представлены лубяными лучами. Лубяные волокна чаще всего залегают в виде прослоек так называемого твердого луба, между которыми и под защитой которых находятся живые элементы мягкого луба. В состав последнего входят ситовидные элементы с клетками-спутницами и лубяная паренхима.

К лубу примыкает запасаящая паренхима, за которой следует перидерма. Наружный слой перидермы – пробка – надежно выполняет защитную функцию. На третий-пятый годы у большинства древесных растений на поверхности стебля начинает формироваться корка.

## 6. Строение стеблей однодольных

У однодольных имеются пучки закрытого типа. Однако многие однодольные (драцены, алоэ, пальмы) имеют толстые одревесневшие стволы. У этих растений утолщение осуществляется за счет клеток *меристематического кольца*, расположенного по периферии стебля в коре. У многих однодольных развит *рост усиления*. Апикальная меристема по мере роста увеличивается в объеме и стебель утолщается. Такой стебель имеет обратноконусовидную форму (старые пальмы).

## 7. Лист и его функции

*Лист* – это один из основных органов высших растений, занимающий боковое положение на стебле и выполняющий функции фотосинтеза, газообмена и транспирации.

Первые листовые органы – *семядоли* – возникают в результате дифференциации меристематического тела предзародыша. Все последующие листья возникают из экзогенных выростов (листовых примордиев) на апексе побега. Большинство листьев имеют более или менее плоскую форму и дорсо-вентральное строение, выражающееся в различии его верхней и нижней сторон. Различают листья:

1) *бифациальные* (двусторонние) – листья типичного строения, у которых верхняя и нижняя стороны различаются морфологически (характер жилок, опушение) и анатомически;

2) *эквивацциальные* – листья, обе стороны которых имеют одинаковое морфологическое и анатомическое строение (злаки);

3) *унифацциальные* (с одной поверхностью) – листья либо округлые в сечении (лук), либо уплощенные с боков (гладиолус, ирис), у которых вся поверхность пластинки соответствует лишь нижней стороне.

## 8. Морфологическое строение листа

Лист состоит из *листовой пластинки и черешка*. Место прикрепления листа к стеблю называют *основанием*. Листья, имеющие черешок, называют *черешковыми*. Листья без черешка называют *сидячими*.

У большинства однодольных и некоторых двудольных (зонтичные) основание листа разрастается, охватывая узел целиком, и образует трубку, называемую *влагалищем листа*. У некоторых видов растений (представители семейств бобовых, розоцветных и др.) у основания листа возникают парные выросты (прилистники), защищающие лист на ранних стадиях его развития.

Листья располагаются на стебле в определенном порядке. Он отражает симметрию в структуре побега. Различают четыре типа размещения листьев: спиральное, двурядное, супротивное и мутовчатое. *Спиральное* (очередное) листорасположение – это расположение листьев по спирали; при этом от каждого узла стебля отходит один лист. *Двурядное* (*супротивно-очередное*) листорасположение характеризуется тем, что листья располагаются по одному в каждом узле, но обязательно на противоположной стороне оси. При *супротивном* листорасположении листья сидят на каждом узле попарно, один против другого, при *мутовчатом* – на одном узле располагаются три листа и более. Обычно листья располагаются так, чтобы обеспечить наименьшую взаимную затеняемость. Это явление получило название *листовой мозаики*.

Листья морфологически очень разнообразны; поэтому нет признака, позволяющего их классифицировать. Существующие классификации искусственны, т.к. основаны только на внешнем сходстве.

Различают простые и сложные листья. *Простые* состоят из одной пластинки. *Сложные* имеют общий черешок (рахис), к которому прикреплены на черешочках несколько листовых пластинок, называемых листочками сложного листа. Сложные листья могут быть тройчато-, пальчато- и перистосложными (рис. 9). Перистосложные листья, имеющие на конце оси непарный листочек, называют непарноперистосложными, а листья с осью, переходящей в усик или шипик, – парноперистосложными. Если общий черешок разветвлен, образуются многократносложные листья: дваждыперистосложные, триждыперистосложные и т.д.

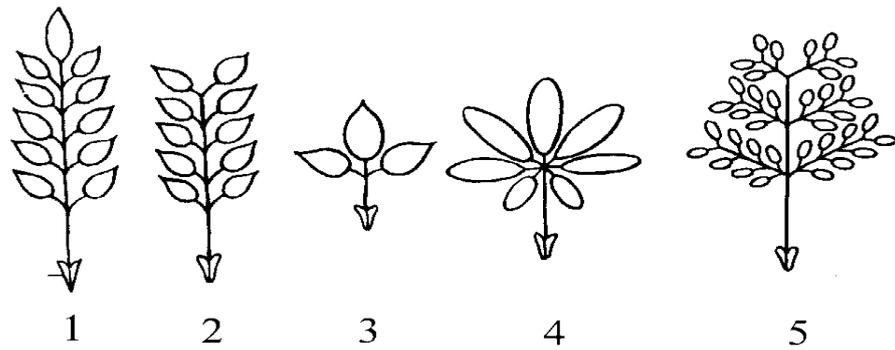


Рис. 9. Типы сложных листьев:

1 – непарноперистосложный; 2 – парноперистосложный; 3 – тройчатосложный;  
4 – пальчатосложный; 5 – дваждыпарноперистосложный

Форма, рассечение листовых пластинок простых листьев и листочков сложного листа могут быть весьма разнообразными. *Форма основания листовой пластинки* бывает клиновидной, округлой, сердцевидной, усеченной, стреловидной, копьевидной и т.д. (рис. 10). *Верхушка листа* может быть тупой, усеченной, острой, заостренной, остроконечной, выемчатой (рис. 11).

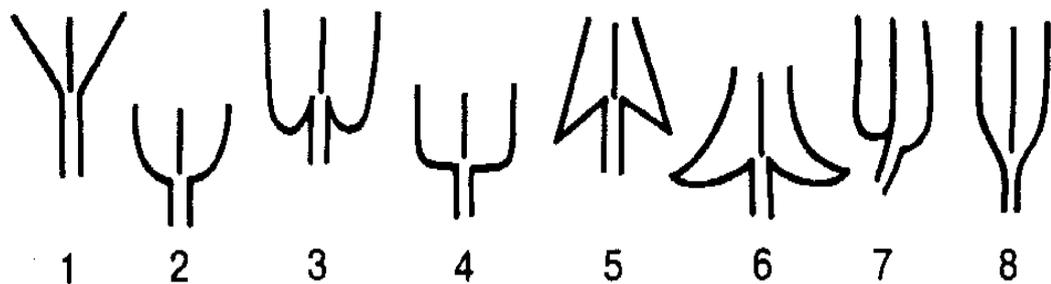


Рис. 10. Форма основания листовой пластинки:

1 – клиновидная; 2 – округлая; 3 – сердцевидная; 4 – усеченная; 5 – стреловидная;  
6 – копьевидная; 7 – неравнобокая; 8 – суженная

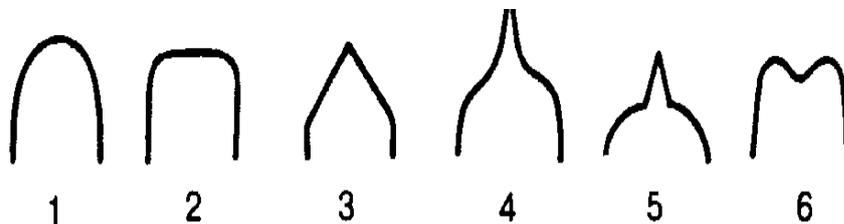
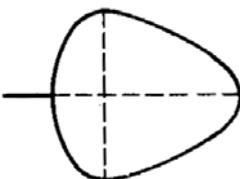
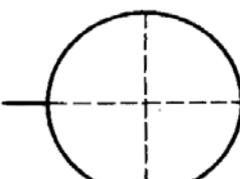
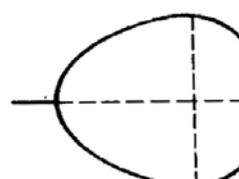
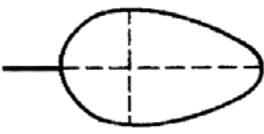
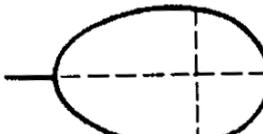
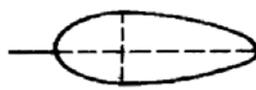
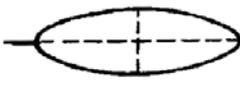


Рис. 11. Форма верхушки листовой пластинки:

1 – тупая; 2 – усеченная; 3 – острая; 4 – заостренная;  
5 – остроконечная; 6 – выемчатая

*Форма листовой пластинки* определяется соотношением ее длины и ширины и положением наиболее широкой ее части, см. табл. 1.

Таблица 1

Соотношение длины и ширины	Наиболее широкая часть		
	ближе к основанию листа	посередине листа	ближе к верхушке листа
Длина равна ширине или немного превышает ее	 Широкояйцевидный	 Округлый	 Обратно-широкояйцевидный
Длина превышает ширину в 1,5–2 раза	 Яйцевидный	 Эллиптический	 Обратнояйцевидный
Длина превышает ширину в 3–4 раза	 Узкояйцевидный	 Ланцетный   Продолговатый	 Обратно-узкояйцевидный
Длина больше ширины в 5 и более раз	 Линейный		

Как видно из [табл. 1](#), пластинки бывают округлыми, овальными, продолговатыми, ланцетными, линейными (если самая широкая часть листа находится посередине), широко- и узкояйцевидными (если наибольшая ширина смещена к основанию листовой пластинки), яйцевидными, обратношироко-, обратно- и обратноузкояйцевидными (если широкая часть находится ближе к верхушке листа).

Край листа имеет вырезки разной глубины. В тех случаях, если они не заходят глубже чем на  $1/4$  ширины полупластинки, лист называют цельным, а его край – изрезанным. *Край листовой пластинки* может быть зубчатым, пильчатым, двоякопильчатым, городчатым, выемчатым, волнистым. Листья с цельными краями называют цельнокрайними ([рис. 12](#)).

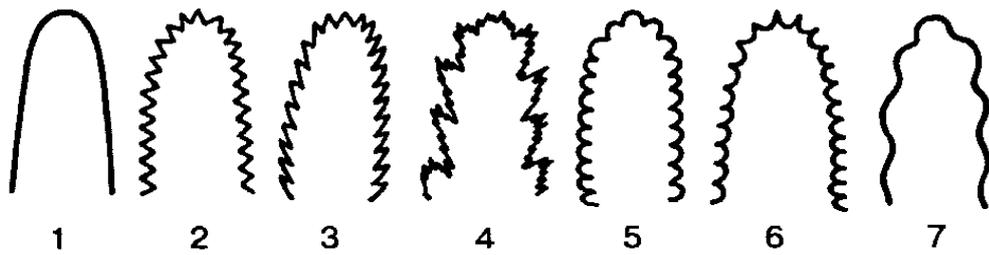


Рис. 12. Форма края листовой пластинки: 1 – цельнокрайний лист; 2 – зубчатый; 3 – пильчатый; 4 – дваждыпильчатый; 5 – городчатый; 6 – выемчатый; 7 – волнистый

Листья, вырезы края которых глубже  $1/4$  ширины полупластинки, называют *расчлененными*.

Расчленение может быть тройчатым, пальчатым и перистым (табл. 2). Если надрезы не превышают  $1/2$  ширины полупластинки, листья называют *лопастными*, если они более  $1/2$  ширины пластинки – *раздельными*; при надрезах, достигающих центральной жилки, листья называют *рассеченными*.

Таблица 2

Лист	Сочленение		
	тройчато-	пальчато-	перисто-
Лопастной		С лопастями 	
Раздельный		С долями 	
Рассеченный		С сегментами 	
Сложный		С листочками 	

Одним из важных морфологических признаков листа является *тип жилкования*. Жилками условно называют проводящие пучки листа вместе с сопровождающими тканями, которые хорошо заметны с нижней стороны. Листья с дихотомическим жилкованием редко встречаются у современных растений. Основные типы жилкования у двудольных растений – сетчатое с перистым расположением основных жилок (имеется главная жилка, от нее отходят соединяющиеся, более тонкие и многократно ветвящиеся боковые жилки) и сетчатое с пальчатым расположением основных жилок (они в виде лучей отходят из одной точки в основании листовой пластинки). Однодольным растениям свойственно дуговидное и параллельное жилкование.

### 9. Анатомия листа

Анатомическое строение листа определяется его главной функцией – фотосинтезом. Поэтому основной тканью листа является ассимиляционная, или *мезофилл*. Остальные ткани листа обеспечивают работу мезофилла и поддерживают связь с окружающей средой ([рис. 13](#)).

С верхней и нижней стороны лист покрыт эпидермисом, выполняющим функции защиты, газообмена и транспирации. Обычно эпидермис однослойный, бесцветный. Нижний и верхний эпидермис часто отличаются по опушению, характеру жилкования, цвету, расположению устьиц и другим признакам. На верхнем эпидермисе могут откладываться слои кутикулы и воска, снижающие испарение воды. Устьица у большинства наземных растений расположены с нижней стороны.

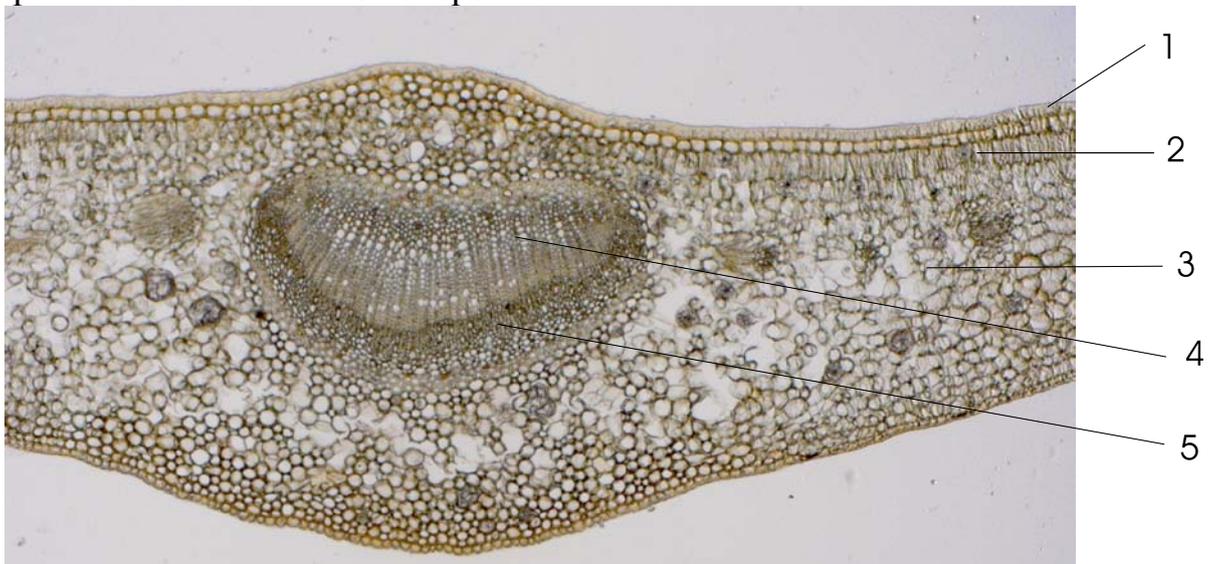


Рис.13. Поперечный срез листа камелии (фото П.П.Силкина):

- 1 – верхний эпидермис; 2 – столбчатый мезофилл; 3 – губчатый мезофилл;  
4 – ксилема; 5 – флоэма

Под эпидермисом находится мезофилл, представленный несколькими слоями ассимиляционной ткани, в котором происходят основные физиоло-

гические процессы: фотосинтез и дыхание растений. У дорсо-вентральных листьев мезофилл дифференцирован на *столбчатый* (палисадный) и *губчатый*. Столбчатый располагается в один или несколько слоев под верхним эпидермисом. Его клетки плотно сомкнуты, имеют вытянутую форму и содержат около 75% хлоропластов листа. Основная функция столбчатого мезофилла – фотосинтез. Губчатый мезофилл расположен под столбчатым (с нижней стороны). Он представлен округлыми клетками с большими межклетниками и выполняет функцию газообмена. Для унифациальных листьев характерен однородный мезофилл.

В листе проводящие ткани формируют закрытые коллатеральные пучки, причем ксилема всегда повернута к верхней стороне, а флоэма – к нижней. Флоэму и ксилему в крупных проводящих пучках окружают клетки склеренхимы, а в мелких – *обкладочные клетки*, контролирующие проведение веществ. Мезофилл листа густо пронизан жилками, образующими единую проводящую систему, которая связана с проводящей системой стебля.

Роль арматурных тканей в листе выполняют склеренхимные волокна, отдельные склереиды и тяжи колленхимы, существенно повышающие прочность данного органа.

По морфологическому и анатомическому строению листа различаются светолюбивые (гелиофиты) и тенелюбивые (сциофиты) растения.

У тенелюбивых тонкие листья с широкой листовой пластинкой располагаются горизонтально и имеют темно-зеленую окраску (высокая концентрация хлорофилла). Клетки эпидермиса крупные, с тонкими наружными стенками, кутикула развита слабо. Устьица крупные, лежат неглубоко. Столбчатый мезофилл либо однослойный (его клетки имеют трапециевидную форму), либо не выражен. Хлоропласты крупные, занимают постенное положение. У тенелюбивых растений механические и проводящие ткани развиты слабо.

Листья многих светолюбивых растений имеют толстую, жесткую пластинку с хорошо развитой многослойной столбчатой паренхимой, часто сильно рассеченной. Если лист освещается с двух сторон, то столбчатая паренхима располагается под верхним и нижним эпидермисом. Эпидермис состоит из мелких толстостенных клеток и покрыт мощным слоем кутикулы. Для листьев характерны большое количество устьиц погруженного типа, густая сеть жилок, хорошо развитые механические ткани или запасующая воду паренхима.

## 10. Онтогенез листа

Онтогенез листа включает внутри– и внепочечную фазы. В течение первой лист увеличивается за счет деления клеток и приобретает форму, характерную для взрослого листа, но остается миниатюрным. Во второй фазе



лист разворачивается и разрастается за счет деления и растяжения клеток. Его пропорции в процессе внепочечного роста сохраняются.

Лист закладывается внутри почки в виде меристематического бугорка (примордия). Сначала он растет одновременно во всех направлениях за счет верхушечных меристем. Затем у семенных растений верхушечный рост прекращается. Далее лист растет за счет *вставочных и краевых меристем*. Краевая закладывается в виде валиков по краю зачатка и образует пластинку листа. Неравномерность краевого роста приводит к формированию пластинок с различной степенью расчленения.

Достигнув определенных размеров, лист может жить в течение непродолжительного времени. Короткая жизнь листа связана с его активной метаболической жизнью и первичной структурой, которая быстро изнашивается.

Различают растения *листопадные и вечнозеленые*. У вечнозеленых новые листья разворачиваются тогда, когда еще не опали старые. Биологическое значение вечнозелености в сезонном климате состоит в том, что растение в любой момент может возобновить фотосинтез, не затрачивая времени и ресурсов на образование листовой.

К листопадным деревьям относятся в основном покрытосеменные. Осенью из листьев происходит отток питательных веществ в более молодые органы, в листе скапливаются выключенные из метаболизма отходы, разрушается хлорофилл, снижается интенсивность метаболизма. Видимый признак старения листа – его пожелтение или покраснение. У двудольных растений близ основания листа формируется *отделительный слой*, состоящий из легко расслаивающейся паренхимы. Вдоль этого слоя лист отделяется от стебля.

Сигналом к опадению листовой у листопадных деревьев служит сокращение длины светового дня. Также на этот процесс могут влиять температура, влажность. Биологическое значение листопада заключается в снижении испарения и вероятности поломки ветвей при снегопадах.

## 11. Разнообразие листьев

Листья могут различаться по форме, строению ( даже в пределах одного растения). Первыми листьями у двудольных растений являются *семядольные*. Остальные образуются как экзогенные выросты апекса. Они могут различаться по форме и образуют следующие листовые формации:

- *низовая формация* следует за семядолями. Листья еще слабо рассечены, бывают чешуевидными (*катафиллы*);
- *серединая формация* (листья приобретают форму, характерную для нормально развитых растений);
- *верховая формация* (прицветные листья), при которой листья располагаются обычно перед соцветиями или цветами.

Разнообразие форм листьев на одном и том же растении носит название *гетерофиллии*. Это явление часто выражено у водных растений, побеги

которых имеют погруженные и надводные части (стрелолист, водяной лютик). *Анизофиллией* называют различия в форме и размерах ассимилирующих листьев на одном и том же узле побега (при супротивном или мутовчатом листорасположении). Чаще всего анизофиллия наблюдается у плагиотропных побегов.

### Контрольные вопросы и задания

1. Каковы основные функции стебля?
2. Какие морфологические классификации типов стеблей вам известны?
3. Опишите первичное строение стебля.
4. Назовите основные типы стелы высших растений. В каком направлении шла их эволюция?
5. Какие типы вторичных утолщений стеблей вам известны?
6. Каковы особенности функционирования камбия древесных растений?
7. Опишите строение древесины покрытосеменных растений на примере липы.
8. В чем особенности строения луба древесного растения?
9. Назовите особенности строения стеблей однодольных растений.
10. Какие функции выполняет лист?
11. Какие типы листорасположения существуют?
12. Чем отличаются друг от друга простые и сложные листья? Назовите основные типы сложных листьев.
13. Какие признаки положены в основу морфологических классификаций листьев?
14. Опишите анатомическое строение листа.
15. Назовите различия в строении листа свето- и тенелюбивых растений.
16. Опишите основные стадии онтогенеза листа.
17. Каково биологическое значение листопада?
18. Для каких растений характерна гетерофиллия?

## ЛЕКЦИЯ 7 СТРОЕНИЕ ЦВЕТКА

### План лекции

1. Морфологические типы цветков.
2. Строение околоцветника.
3. Андроцей.



4. Строение гинецея.
5. Двойное оплодотворение и его значение.
6. Типы отклонений от нормального оплодотворения у цветковых растений.
7. Формула и диаграмма цветка.

## 1. Морфологические типы цветков

**Цветок** – это высокоспециализированный орган полового и бесполого размножения покрытосеменных растений. В цветках происходят процессы микро– и мегаспорогенеза, микро– и мегагаметогенеза, опыления, оплодотворения, образования плода и семени. Абсолютное большинство цветковых растений имеют обоеполые цветки.

Цветок состоит из стерильной и фертильной частей. К стерильной части относится *околоцветник*, к фертильной – *андроцей и гинецей*. *Цветоножка* представляет собой междоузлие под цветком и соединяет его со стеблем. Цветки, не имеющие цветоножек, называют *сидячими*. На цветоножке могут располагаться листочки, называемые прицветниками. *Цветоложе* – это расширенная часть цветоножки, к которой прикрепляются части цветка. Чаще всего оно бывает плоским, реже – выпуклым (лютик, малина) или вогнутым.

Части цветка могут размещаться на цветоложе по спирали (*спиральное расположение*) или по кругу (*циклическое расположение*). Иногда может быть смешанное (*гемциклическое*) расположение, когда, например, части околоцветника располагаются по кругу, а тычинки и пестики – по спирали.

Для некоторых групп ветроопыляемых растений характерны *раздельнополые цветки*, состоящие из одних тычинок (мужские, или тычиночные) или из одних пестиков (женские, или пестичные). Такие цветки обычно имеют редуцированный околоцветник или лишены его. Раздельнополые цветки могут развиваться на одной и той же особи. Такое растение называется *однодомным*. Если цветки образуются на разных особях, растение называется *двудомным*.

В зависимости от симметрии различают цветки *актиноморфные* (правильные, многосторонне симметричные), *билатерально-симметричные* (с двумя осями симметрии), *зигморфные* (с одной осью симметрии) и *асимметричные*. Симметрия цветка определяется в основном структурой околоцветника.

## 2. Строение околоцветника

Околоцветник бывает простым (*гомохламидным*) и двойным (*гетерохламидным*). В случае отсутствия околоцветника цветок называют *ахламидным*. Двойной околоцветник дифференцирован на чашечку и венчик.



**Чашечка** в основном выполняет защитную функцию, состоит из чашелистиков, окрашенных обычно в зеленый цвет. Они могут быть свободными или сросшимися (как у бобовых) и образуют спайную или колокольчатую чашечку, на верхушке которой находятся зубцы. В некоторых группах чашечка редуцируется (зонтичные) или видоизменяется в волоски, щетинки (сложноцветные).

Предполагается, что чашечка произошла от листьев верховой формации, о чем свидетельствуют морфологическое и анатомическое сходство, одинаковое число проводящих пучков. Кроме того, у некоторых растений, например пиона, наблюдается постепенный переход от листьев верховой формации к чашелистикам.

**Венчик** имеет разнообразную окраску и по размерам обычно значительно превосходит чашечку. Он состоит из *лепестков*. У некоторых растений (гвоздика, мыльнянка) верхняя (расширенная) часть лепестка называется пластинкой, или отгибом, нижняя (суженная) – ноготком. Лепестки венчика могут быть одинаковыми или различаться между собой. У многих растений венчик является сростнолепестным. При этом различают трубку венчика и отгиб, который обычно заканчивается зубцами, или лопастями. Место перехода трубки в отгиб называется зевом.

Предполагается, что венчик произошел от видоизмененных тычинок, о чем свидетельствуют яркая окраска и сходство анатомического строения (один проводящий пучок). У представителей семейства кувшинковых отмечается постепенный переход от тычинок к лепесткам.

Простой околоцветник состоит из одинаковых листочков и характерен для представителей однодольных растений и некоторых двудольных (например ветрениц, купальницы). Он чаще бывает венчиковидным (ярко окрашенным), иногда – чашечковидным (зеленым).

### 3. Андроцей

**Андроцей** – это совокупность тычинок в цветке. Их количество варьируется от одного (орхидные) до нескольких сотен. Тычинки могут быть свободными или срастаться, могут иметь неодинаковую длину. Тычинка состоит из *тычиночной нити и пыльника*. Прикрепление тычиночной нити к пыльнику также может быть разнообразным. Пыльник имеет две половинки (*теки*), отделенные друг от друга *связником*. Каждая тека содержит по два *пыльцевых гнезда*, являющихся гомологами микроспорангиев.

На поперечном срезе пыльника можно увидеть следующие ткани. Снаружи располагается эпидермис, за ним следует *эндотеций*, клетки которого часто имеют разнообразные утолщения, способствующие вскрыванию пыльника. Под эндотецием располагаются 1–3 средних слоя, состоящих из паренхимных клеток. Самый внутренний слой стенки пыльника (*манетум*) снаб-

жает спорогенную ткань питательными веществами, однако после образования микроспор его клетки, как правило, разрушаются.

В пыльцевом гнезде находится спорогенная ткань, формирующая *микроспоры* (пыльцевые зерна), причем при их образовании происходит процесс мейоза. Пыльцевое зерно имеет две оболочки: наружную (*экзину*) и внутреннюю (*интину*). В нем развивается *мужской гаметофит*, который очень редуцирован и состоит из двух клеток: *сифоногенной* и *генеративной*. Генеративная заменяет антеридий и дает начало двум *спермиям*.

Многие ученые считают, что тычинки произошли от микроспорофиллов голосеменных растений (листоподобных структур, эволюционировавших параллельно с листом) в результате значительной редукции последних. Следовательно, наиболее примитивными считаются тычинки *Degeneria vitiensis* (представителя порядка магнолиецветных), имеющие листовой характер. В процессе дальнейшей эволюции цветка произошла дифференциация тычинок на тычиночную нить и пыльник, расположенный на верхушке тычинки.

#### 4. Строение гинецея

**Гинецей** – это совокупность *плодолистиков*, образующих один или несколько пестиков.

Плодолистик состоит из стерильной и фертильной (*семязачатков*) частей. У примитивных растений гинецей состоит из несросшихся плодолистиков. Такой тип называют *апокарпным*. Плодолистик может быть плоским, а также с не полностью или полностью сращенными краями.

По современным представлениям плодолистик произошел от мегаспорофиллов древних голосеменных растений. Вначале он был несомкнутым, затем сложился вдоль, далее началось срастание его краев. Для дегенерии, например, характерен незамкнутый плодолистик, края которого срослись только в базальной части. В дальнейшем произошло полное срастание краев плодолистика, а семязачатки, расположенные внутри, получили большую защиту.

В процессе эволюции плодолистки срослись и образовали *ценокарпный* гинецей трех основных типов ([рис. 14](#)). В результате срастания замкнутых плодолистиков своими боковыми поверхностями формируется *синкарпный гинецей*. *Паракарпный гинецей* возникает в процессе размыкания отдельных плодолистиков и срастания их между собой краями, а *лизикарпный* – в результате разрушения боковых стенок синкарпного гинецея. Количество плодолистиков, образовавших ценокарпный гинецей, можно определить по числу столбиков на одной завязи, количеству лопастей рыльца, числу гнезд завязи.

**Пестик** дифференцируется на *завязь*, *стилодий* (оттянутая верхушка плодолистика) и *рыльце*. Сросшиеся стилодии нескольких плодолистиков называют *столбиком*. В зависимости от типа цветоложа завязь может занимать разное положение по отношению к другим органам цветка. *Верхняя за-*

вязь не срастается с околоцветником, свободно располагается на цветоложе, а части околоцветника и тычинки прикрепляются под ней. Цветок в этом случае называют *подпестичным*. *Нижняя завязь* полностью срастается с вогнутым цветоложем, основанием частей околоцветника и тычинок. Она находится как бы под околоцветником и тычинками. Цветок, обладающий нижней завязью, называют *надпестичным*. *Полунижняя (или средняя) завязь* частично срастается с цветоложем и чашечкой.

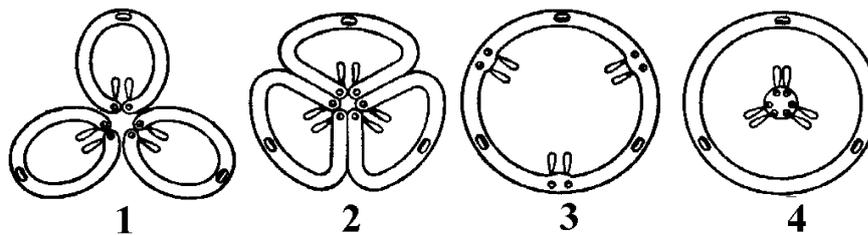


Рис. 14. Основные типы гинецея:

1 – апокарпный; 2 – синкарпный; 3 – паракарпный; 4 – лизикарпный

Место прикрепления семязачатка к завязи называют *плацентой*, а расположение плацент в завязи – *плацентацией*. В зависимости от того, как располагаются плаценты внутри завязи, различают следующие типы плацентаций:

1) *ламинальная*, т. е. семязачатки прикреплены ко всей внутренней поверхности завязи (магнолия, дегенерия). Является самым примитивным типом плацентации;

2) *сутуральная (краевая)*, т. е. семязачатки расположены вдоль шва.

- *Краевая* – расположение семязачатков в 2 ряда вдоль брюшного шва.

Такой тип плацентации характерен для апокарпного гинецея.

- *Центрально-угловая* – синкарпный гинецей.

- *Париетальная (постенная)* – паракарпный гинецей.

- *Центрально-осевая (колончатая)* – лизикарпный гинецей.

Внутри завязи располагаются семязачатки, число которых может варьироваться от одного до нескольких миллионов. *Семязачаток* – многоклеточное образование семенных растений, из которого развивается семя. Семязачаток состоит из *нуцеллуса* (мегаспорангия), окруженного одним или двумя *интегументами* (покровами), которые на верхушке не смыкаются, образуя узкий канал – *микротиле*. Через этот канал пыльцевая трубка проникает к зародышевому мешку. Основание нуцеллуса, от которого отходят интегументы, называется *халазой*. Семязачаток прикрепляется к плаценте с помощью *фуникулуса* (семяножки). Место прикрепления семязачатка к семяножке называют *рубчиком*.

Семязачаток возникает на плаценте в виде небольшого бугорка. После достижения им определенной величины у его основания возникают интегументы в виде одного-двух кольцевых валиков, а в апексе вычленяются одна или несколько археспориальных клеток. Далее одна из археспориальных

клеток (материнская клетка мегаспор) делится путем мейоза и образует четыре гаплоидные *мегаспоры*. Этот процесс носит название *мегаспорогенеза*. Дальнейшее развитие обычно получает только одна (чаще нижняя) мегаспора, которая дает начало *женскому гаметофиту* (*зародышевому мешку*), а три другие мегаспоры дегенерируют.

Выделено 16 типов зародышевых мешков. Наиболее распространен зародышевый мешок *Polygonum*-типа, описанием которого мы и ограничимся (рис. 15). При формировании данного типа гаметофита в мегаспоре трижды происходит митоз. Образуется восемь свободных ядер; по три ядра отходят к разным полюсам клетки, окружаются собственной протоплазмой и образуют клетки, покрытые сначала лишь мембраной, а позднее и тонкой оболочкой. Три верхние клетки называют *яйцевым аппаратом*. Средняя из них становится *яйцеклеткой*, две другие – *синергидами*. Три клетки, расположенные на халазальном полюсе, – *антиподы*. Два ядра, оставшихся в центральной части зародышевого мешка, называют *полярными*. До или после проникновения пыльцевой трубки в зародышевый мешок они сливаются во вторичное (диплоидное) ядро.

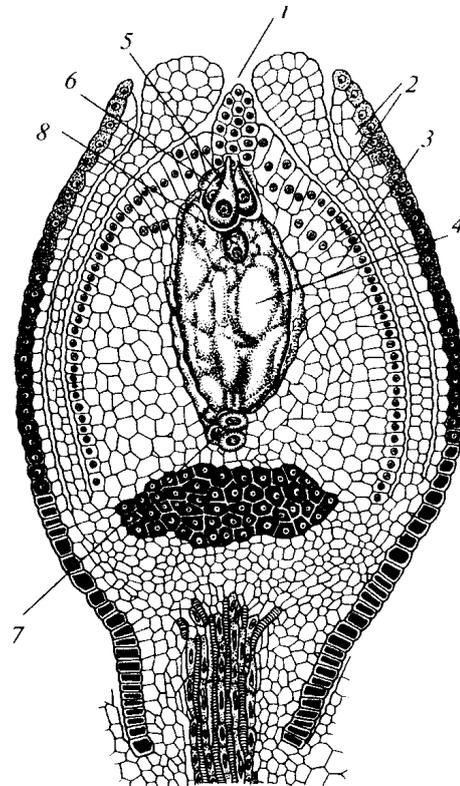


Рис. 15. Строение семязачатка *Polygonum* (по: Васильев и др., 1988):

- 1 – микропиле; 2 – интегументы;
- 3 – нуцеллус; 4 – зародышевый мешок;
- 5 – яйцеклетка; 6 – синергиды;
- 7 – антиподы; 8 – вторичное ядро

## 5. Двойное оплодотворение и его значение

Пыльцевое зерно, попав на рыльце пестика, начинает прорастать. При этом его содержимое выпячивается через поры экзины и образует *пыльцевую трубку*. Между опылением и оплодотворением проходит различное время. Ядро клетки пыльцевой трубки и два спермия находятся на растущем конце трубки. Достигнув завязи, пыльцевая трубка направляется к семязачатку и проникает в него чаще всего через микропиле (*порогамия*), в редких случаях – через халазу (*халазогамия*). Далее трубка растет по направлению к зародышевому мешку. Оболочка пыльцевой трубки растворяется – и спермии оказываются внутри зародышевого мешка. Один из них сливается с яйцеклеткой, другой – с диплоидной централь-

ной клеткой. В результате образуются диплоидная зигота и триплоидная клетка, которая дает начало *эндосперму*. Происходит так называемое *двойное оплодотворение* – характерный процесс покрытосеменных растений. Из оплодотворенного семязачатка впоследствии формируется семя. *Типичный способ оплодотворения называется амфимиксисом.*

## 6. Типы отклонений от нормального оплодотворения у цветковых растений

1. *Апомиксис* – формирование зародыша из неоплодотворенных элементов зародышевого мешка или семязачатка. Различают следующие его типы:

а) *партеногенез* – развитие зародыша из неоплодотворенной яйцеклетки с редукционным делением материнской клетки ( $1n$ ) или без него ( $2n$ );

б) *апогамия* – развитие зародыша ( $1n$  или  $2n$ ) из антипод или синергид;

в) *апоспория* – потеря мегаспорогенеза и развитие зародышевого мешка из вегетативной клетки нуцеллуса или интегумента с последующим вращением внутрь зародышевого мешка.

2. *Полиэмбриония* (многозародышевость):

а) *истинная* – развитие в одном зародышевом мешке нескольких зародышей из одной зиготы в результате ее неправильного деления или расщепления ее верхушечной клетки;

б) *ложная* – образование зародыша либо в результате развития в семязачатке не одной, а нескольких мегаспор (лилия, манжетка), либо в результате развития дополнительных зародышевых мешков из клеток нуцеллуса или интегумента.

## 7. Формула и диаграмма цветка

Для краткого условного выражения строения цветков применяют формулы. При их составлении учитывают симметрию цветка, число кругов в нем, а также число членов в каждом круге, срастание частей цветка и положение пестиков (верхняя или нижняя завязь).

**Формула цветка** составляется следующим образом. Актиноморфный (правильный) цветок обозначается звездочкой (\*), зигоморфный – стрелкой ( $\uparrow$  или  $\downarrow$ ), асимметричный –  $\curvearrowright$ . Простой околоцветник обозначается буквой **P**, чашечка – **K (Ca)**, венчик – **C (Co)**, андроцей – **A**, гинецей – **G**. У каждой буквы внизу ставится индекс, указывающий на число членов данной части цветка (например  $C_5$ ,  $A_5$ ). Если частей членов много, неопределенное число, то ставят знак бесконечности  $\infty$ . Если данные части цветка располагаются не в одном, а в двух кругах, то у буквы ставят две цифры, соединен-

ные знаком «+» (например  $P_{3+3}$ ). При сростании каких-либо частей цветка цифра, указывающая на их число, заключается в скобки ( $K_{(5)}$ ). Верхняя завязь отмечается чертой под цифрой, обозначающей число плодолистиков, которые образуют пестик ( $G_{(3)}$ ), нижняя завязь – чертой над цифрой ( $G_{(3)}$ ).

*Диаграмма* представляет собой схематическую проекцию цветка на плоскость, перпендикулярную оси цветка. При изображении диаграммы цветка чашелистики указываются в виде скобки с килем на спинке, лепестки – круглой скобкой. Для тычинок дается поперечный срез через пыльник (при большом числе тычинок возможно упрощенное изображение в виде овала), для гинецея – поперечный разрез завязи с плацентацией семязачатков. Диаграмма отражает также сростание органов, наличие нектарников, дисков и т.д.

### Контрольные вопросы и задания

1. Из каких основных элементов состоит цветок?
2. Назовите основные морфологические типы цветков.
3. Каковы строение и основные функции частей околоцветника?
4. Опишите морфологическое и анатомическое строение тычинки. Где происходят процессы микроспорогенеза, формирования мужского гаметофита, микрогаметогенеза у покрытосеменных растений?
5. Какие типы гинецея вы знаете? Назовите основные части пестика? Какое значение имеет появление завязи в эволюции растений?
6. Опишите строение семязачатка. Где происходят процессы мегаспорогенеза у покрытосеменных растений? Какое строение имеет женский гаметофит?
7. Какое биологическое значение имеет двойное оплодотворение у покрытосеменных растений?
8. Какие типы отклонений от амфимиксиса вам известны?
9. Каковы правила составления формулы и диаграммы цветка?

## ЛЕКЦИЯ 8 ЦВЕТЕНИЕ И ОПЫЛЕНИЕ РАСТЕНИЙ. ТИПЫ СОЦВЕТИЙ. СТРОЕНИЕ СЕМЯН И ПЛОДОВ

### План лекции

1. Морфологическая характеристика соцветий.
2. Классификация соцветий.
3. Опыление растений.



4. Строение семени.
5. Строение и классификации плодов.
6. Распространение плодов и семян.

## 1. Морфологическая характеристика соцветий

**Соцветие** – это система видоизмененных побегов, несущих цветки. Образование соцветий является высокой специализацией к опылению. Как при энтомофилии, так и при анемофилии вероятность опыления цветков в соцветиях возрастает. К тому же цветки в соцветиях распускаются не одновременно, а последовательно, что удлиняет период возможного опыления. В соцветиях повышается гарантия сохранения завязи при повреждении насекомыми и устойчивость к неблагоприятным факторам.

Для описания и морфологической характеристики соцветий используют четыре группы признаков: 1) характер олиственности; 2) порядок ветвления побегов; 3) способ их нарастания; 4) деятельность апикальной меристемы.

1. По наличию и характеру листьев на осях соцветия делят на *фрондозные*, *брактеозные* и *эбрактеозные*. На осях фрондозных соцветий имеются хорошо развитые зеленые прицветники (фуксия, фиалка трехцветная). Брактеозными называют соцветия, прицветники которых представлены чешуевидными листьями верховой формации – брактеями (ландыш, сирень). У эбрактеозных (голых) соцветий прицветники вообще редуцированы (пастушья сумка).

2. В зависимости от степени разветвленности выделяют *простые* и *сложные* соцветия. У простых на главной оси располагаются одиночные цветки, а у сложных – частные соцветия, т. е. ветвление достигает двух и более порядков.

3. Способ ветвления осей может быть моноподиальным и симподиальным. В случае моноподиального ветвления каждая ось формируется за счет деятельности одной верхушечной меристемы. Соцветия с такими осями называют *моноподиальными*, или *рацемозными*. Если оси ветвятся симподиально и являются составными, соцветия относят к *симподиальным*, или *цимозным*.

4. В зависимости от особенностей функционирования апикальной меристемы выделяют *открытые* и *закрытые* соцветия. В открытых соцветиях (*бокоцветных*, *неопределенных*) апикальная меристема не формирует цветки и обладает неограниченным ростом. Цветки возникают на боковых осях и распускаются снизу вверх (ландыш, черемуха). В закрытых соцветиях (*верхоцветных*, *определенных*) апикальная меристема расходуется на образование верхушечного цветка (чистотел, барбарис), а цветки распускаются сверху вниз.

## 2. Классификация соцветий

В основу общей морфологической классификации соцветий положены два признака: способ ветвления осей и степень их разветвленности. Соответственно выделяют рацемозные, цимозные, составные соцветия и тирсы.

**Рацемозные соцветия** могут быть *простыми* (цветки сидят непосредственно на главной оси соцветия) и *сложными* (цветки сидят на разветвлениях главной оси соцветий). К простым моноподиальным соцветиям относятся следующие ([рис.16](#)):

*кисть*, цветки которой расположены на удлиненной оси, имеют цветоножки (черемуха);

*колос*, сходный с кистью, но цветки сидячие (подорожник);

*початок* – колос с толстой, мясистой осью (кукуруза);

*головка*, сходная с кистью, но главная ось сильно укорочена, расширена, цветки сидячие или на коротких цветоножках (клевер);

*щиток*, у которого на укороченной оси развиваются нижние цветки на более длинных цветоножках, а верхние – на более коротких, благодаря чему все цветки расположены почти в одной плоскости (спирея);

*зонтик*, у которого главная ось сильно укорочена, цветоножки выходят из ее верхушки и имеют одинаковую длину (проломник);

*корзинка*, сидячие цветки которой расположены на очень уплощенном и расширенном конце укороченной главной оси (сложноцветные).

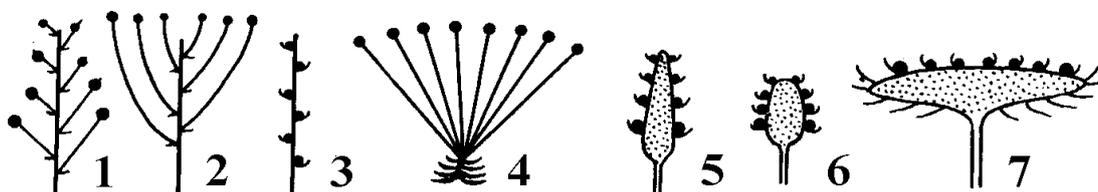


Рис.16. Типы простых рацемозных соцветий:

1 – кисть; 2 – щиток; 3 – колос; 4 – зонтик; 5 – початок; 6 – головка; 7 – корзинка

К сложным моноподиальным соцветиям относятся такие ([рис. 17](#)):

*сложный колос*, на главной оси которого сидят элементарные колоски (пшеница);

*двойная кисть*, на главной оси которой сидят пазушные простые кисти (донник);

*метелка*, отличающаяся от двойной кисти более обильным ветвлением, а также тем, что в нижней части она более ветвистая, чем в верхней (сирень);

*сложный зонтик*, главная ось которого укорочена, от нее отходит несколько осей, несущих на конце простые зонтики (укроп, борщевик).

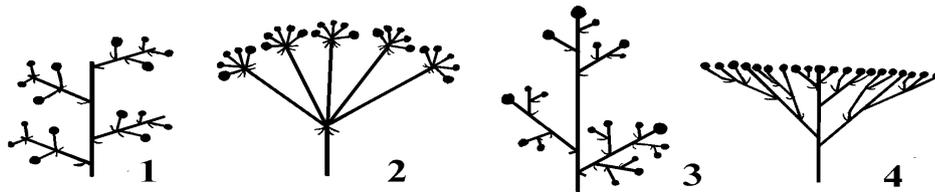


Рис.17. Типы сложных рацемозных соцветий:

1 – двойная кисть; 2 – сложный зонтик; 3 – метелка; 4 – сложный щиток

**Цимозные соцветия** характеризуются симподиальным ветвлением, относятся к сложным закрытым и представлены следующими типами (рис. 18):

- *монохазий* (ось первого порядка заканчивается цветком). Под цветком закладывается одна ось второго порядка, которая перерастает ось первого порядка и также заканчивается цветком, ниже закладывается следующая ось. В зависимости от порядка заложения боковых осей различают завиток и извилину. В завитке все цветки направлены в одну сторону (незабудка). В извилине боковые оси с цветком отходят поочередно в противоположные стороны (гладиолус);

- *дихазий* (ось первого порядка несет на верхушке цветок, под ним образуются, обычно супротивно, две боковые оси, также заканчивающиеся цветками). Под цветком на боковых осях могут закладываться по две оси третьего порядка и т.д. (герань, гвоздика);

- *плейохазий* (из каждой оси, несущей верхушечный цветок, выходит более двух ветвей, перерастающих главную ось).

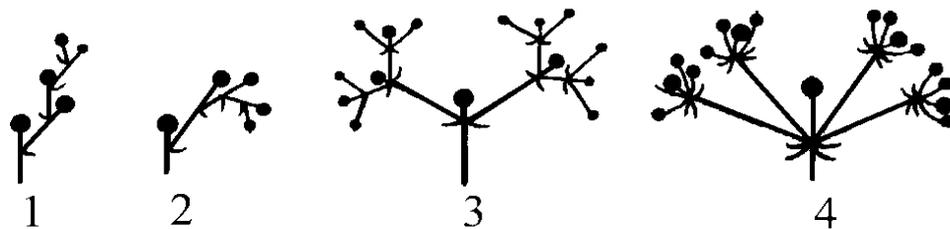


Рис.18. Схемы цимозных соцветий:

1 – извилина; 2 – завиток (монохазий); 3 – дихазий; 4 – плейохазий

К сложным относятся также *составные* (агрегатные) соцветия и *тирсы*. У *составных* характер ветвления главной и боковых осей различен. Например, если главная ось ветвится по типу кисти, а боковые частные соцветия представлены корзинками, то такое соцветие называется кистью корзинков. Наиболее распространенными типами составных соцветий являются такие: щиток корзинков, кисть корзинков, кисть зонтиков, метелка колосков и т.д.

**Тирс** – это соцветие, имеющее моноподиально ветвящуюся главную ось, несущую боковые цимозные соцветия (монохазии и дихазии). К тирсам относятся сережки березы, имеющие гибкую главную ось.

### 3. Опыление растений

**Опылением** называется перенос пыльцы на рыльце пестика.

Различают два основных типа опыления: *автогамию*, или самоопыление, при котором опыление происходит в пределах одного цветка, и *аллогамию* (перекрестное опыление) – перенос пыльцы с одного цветка на другой. Если цветки находятся на одном растении, перекрестное опыление называют *гейтоногамией*, если на разных – *ксеногамией*. Гейтоногамия генетически эквивалентна автогамии, однако требует тех или иных агентов для переноса пыльцы.

Перекрестное опыление встречается в природе гораздо чаще и обеспечивает генетически более разнообразное потомство. Самоопыление является резервной возможностью опыления в том случае, когда по каким-то причинам (погодные условия, отсутствие опылителя и др.) не произошло перекрестное опыление. В обоеполых цветках есть различные приспособления, препятствующие самоопылению. Обычно таким приспособлением служит *дихогамия* – разновременность созревания тычинок и пестика (более раннее созревание пыльцы называют протерандрией, рыльца – протерогинией).

У некоторых видов дихогамия сопровождается *гетеростилией* (разностолбчатостью): у одних цветков тычинки имеют короткие тычиночные нити, а столбик пестика длинный, у других – наоборот. Кроме того, приспособлениями к перекрестному опылению являются самостерильность (неспособность пыльцы прорасти на рыльце пестика того же цветка), раздельноплодность цветков, двудомность.

Агентами перекрестного опыления чаще всего выступают насекомые и ветер. Опыление с помощью насекомых называется *энтомофилией*. Растения привлекают насекомых прежде всего с помощью пыльцы и нектара, непосредственно используемых насекомыми в качестве пищи; поэтому их называют *первичными аттрактантами*. У многих специализированных энтомофильных растений имеются нектарники. У ряда растений они развиваются внутри длинных мешковидных выростов (шпорцев), развивающихся из лепестков или листочков околоцветника.

Окраска, форма и размеры цветков, а также запах служат для насекомых «указателями» на присутствие в цветках необходимых для них субстанций (нектара и пыльцы), однако сами по себе не используются насекомыми. Их называют *вторичными аттрактантами*. Для цветков энтомофильных растений характерны венчики, окрашенные в яркие цвета (красный, розовый, сиреневый, фиолетовый, синий).

*Анемофилия* – это опыление растений, осуществляемое с помощью ветра. К анемофильным растениям относятся голосеменные растения, многие покрытосеменные (береза, тополь, ива, осоки, злаки). У видов, специализированных на опылении ветром, цветки обычно мелкие, не имеют яркоокрашенного венчика; околоцветник у них невзрачный, чешуевидный или пленчатый, иногда почти полностью редуцирован. Пыльца легкая, мелкая,

гладкая, образующаяся в больших количествах. Рыльце пестика, часто разветвленное на тонкие лопасти, хорошо улавливает разносимую ветром пыльцу. Цветки часто собраны в соцветия. Многие анемофильные растения – двудомные (осина, крапива двудомная). Лесные анемофилы цветут весной до распускания листьев.

Кроме того, существуют еще другие способы опыления: *орнитофилия* (опыление с помощью птиц), *хироптерофилия* (опыление летучими мышами) и *гидрофилия*. Орнитофильные цветки обычно красные, имеют прочную структуру и выделяют большое количество нектара. Цветки, опыляющиеся с помощью летучих мышей, раскрываются ночью; они обычно белые и обладают сильным неприятным запахом. В них, как правило, содержится большое количество пыльцы и нектара. опыление с помощью воды (гидрофилия) характерно для водных растений (роголистник, наяда, элодея), у которых цветки погружены в воду или соцветия находятся над водой.

#### 4. Строение семени

Семя развивается из семязачатка после оплодотворения (в случае апомиксиса – без оплодотворения). Снаружи оно покрыто *семенной кожурой*, образованной из интегумента и выполняющей защитную функцию. *Эндосперм*, возникший из триплоидного ядра, содержит запасные вещества, питающие зародыш при прорастании. У некоторых растений запасную функцию может выполнять *перисперм*, образовавшийся из нуцеллуса. Из оплодотворенной яйцеклетки развивается *зародыш*.

Семена многих растений имеют придатки в виде сочных, мясистых, часто окрашенных выростов, богатых питательными веществами. Если эти выросты развиваются из семяножки (пассифлора, бересклет, мускатный орех), их называют присемянниками, или *ариллусами*, если из интегументов (хохлатка, клещевина) – *карункулами*, или *ариллоидами*. Они служат для привлечения животных, участвующих в распространении семян.

*Семенная кожура (спермодерма)* выполняет защитную функцию. На коже есть небольшое отверстие – *микротиле*, способствующее проникновению первых порций воды в начале набухания, и *рубчик* – место прикрепления семени к семяножке. Степень развития, твердость семенной кожуры определяются характером околоплодника: при невскрывающихся твердых околоплодниках она тонкая (вишня, дуб, сложноцветные); в противоположных случаях кожура твердая (виноград, калина). У граната – сочная семенная кожура.

*Эндосперм* возникает из триплоидного ядра, которое после оплодотворения начинает делиться первым. По характеру развития различают три основных типа эндосперма:

- *ядерный (нуклеарный)*, т. е. сначала образуется большое количество ядер, затем вокруг них формируются оболочки;
- *клеточный (целлюлярный)*, т. е. каждое деление ядра сопровождается цитокинезом;
- *гелобильный (промежуточный)*, т. е. после первого деления зародышевый мешок делится на две части: микропиллярную (большую) и халазальную (маленькую). В них происходит свободное деление ядер, а впоследствии возникают клеточные стенки.

В эндосперме запасаются крахмал, масла, белки. В покоящемся семени эндосперм твердый. При прорастании вещества эндосперма гидролизуются под действием ферментов и поглощаются зародышем; 85% покрытосеменных растений имеют эндосперм (магнолиевые, лилейные, пальмы), 15% – не имеют (бобовые).

**Перисперм** – запасаящая ткань, характерная для некоторых растений (перец, кувшинка, звездчатка, свекла) и возникающая из нуцеллуса ( $2n$ ).

По наличию запасящих тканей выделяют следующие типы семян:

- с эндоспермом (клещевина, злаки, пасленовые);
- с эндоспермом и периспермом (перец, кувшинка);
- с периспермом и без эндосперма (звездчатка, куколь, свекла);
- без эндосперма и перисперма (бобовые, орхидные).

**Зародыш** возникает из оплодотворенной яйцеклетки и состоит из меристематических тканей. Гетеротрофен. Часто расчленен. Зародыш представлен осью и семядольными листьями (два – у двудольных, один – у однодольных). Семядоли выполняют выделительную, запасящую, всасывающую функции.

На оси зародыша у некоторых растений формируется *почечка* с зачатками настоящих листьев. С другой стороны расположен корешок с корневым чехликом. Часть оси, к которой прикрепляются семядоли, называют *семядольным узлом*. Ниже семядолей на оси располагается *гипокотиль* (подсемядольное колено), выше – *эпикотиль*.

В семени злаков эндосперм занимает значительный объем, т. к. в нем откладываются запасные вещества. Он дифференцирован на два слоя. Наружный – алейроновый слой, в котором откладываются белки. Он расположен сразу под семенной кожурой. Ближе к центру находятся клетки с крахмальными зёрнами. Зародыш злаков состоит из одной семядоли, зародышевого корешка, зародышевого стебелька и почечки (рис. 19). Единственная семядоля (щиток) прилежит к хорошо развитому эндосперму. В центре почечки хорошо заметен конус нарастания стебля, прикрытый примордиями листьев. Наружный колпачковидный лист, окружающий почечку, называется *колеоптилем*. Зародышевый корешок окружен специальным многослойным чехлом (*колеоризой*), которая при прорастании набухает и развивает на поверхности всасывающие волоски. Иногда на стороне, противоположной

щитку, образуется чешуевидный вырост – *эпибласт*. Он расценивается некоторыми учеными как остаток второй семядоли.

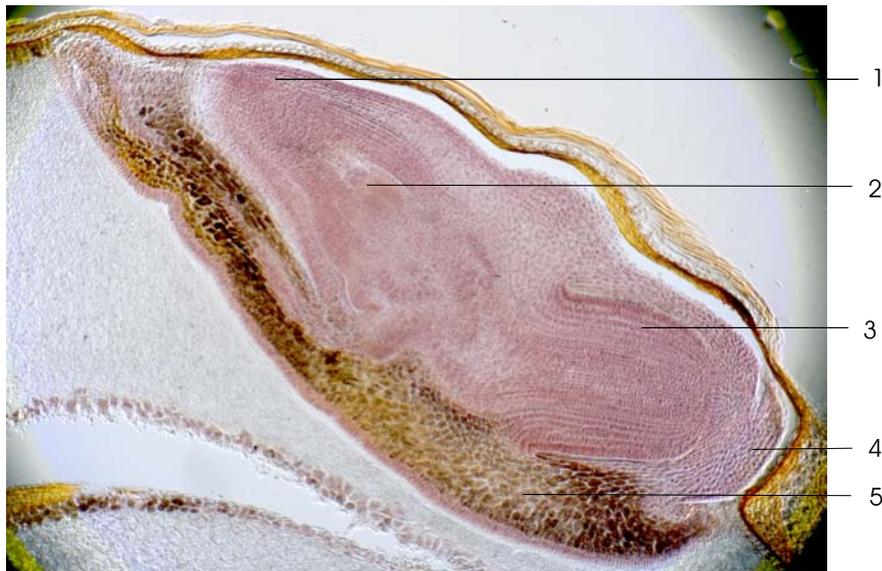


Рис. 19. Строение зародыша семени пшеницы (фото П.П.Силкина):  
1 – coleoptиль; 2 – почечка; 3 – зародышевый корешок; 4 – coleориза; 5 – щиток

Для прорастания семян необходимы определенные условия:

- наличие воды (ткани семян обезвожены и содержат 10–15% влаги);
- доступ воздуха (обеспечивает процессы дыхания);
- оптимальная температура (+25–35°);
- для некоторых семян – свет (табак, салат).

Однако не всегда семена прорастают при наличии всех благоприятных условий. Часто наблюдается *глубокий покой семян*, причины которого могут быть различны:

- недоразвитый зародыш (на дозревание семени женьшеня требуется три года), обуславливающий так называемый морфологический покой семян;
- водонепроницаемые (бобовые) или твердые (косточковые) покровы, механически препятствующие прорастанию;
- наличие веществ-ингибиторов, химически тормозящих прорастание (ясень);
- пониженная газопроницаемость внутренних слоев покровов (злаки, табак).

Последние три причины обуславливают органический покой семян. Покой семян характерен для многих семян умеренной зоны и является приспособлением к перенесению неблагоприятных условий (зима). Затем покровы разрушаются, перегнивают, ингибиторы прорастания вымываются, зародыш дозревает и семя прорастает.

Для ускорения процесса проращивания семян используют ряд специальных приемов. С помощью *стратификации* – выдерживания семян при низких положительных температурах – ускоряют прорастание плодовых,

лесных деревьев. При помощи *скарификации* – перетирания, пропускания через металлические щетки, действия кислот – разрушают покровы «твердокаменных» семян (косточковых, клевера, шиповника).

По скорости прорастания и сохранению всхожести можно выделить следующие типы семян:

- с длительным, глубоким покоем и длительно сохраняемой всхожестью (многие древесные растения, травы);
- прорастающие сразу или через некоторое время после опадения и сохраняющие всхожесть в течение нескольких лет (культурные злаки, овощные культуры);
- прорастающие сразу и быстро теряющие всхожесть (ива, тополь);
- прорастающие на материнском растении (авиценния).

Процессу прорастания предшествует набухание, связанное с поглощением большого количества воды и обводнением тканей семени. При этом кожа обычно разрывается. Начинается активная ферментативная деятельность, связанная с мобилизацией запасных веществ, которые начинают поглощаться зародышем. Зародыш увеличивается в размерах. Из разрыва кожуры или микропиле выходит корешок, укрепляющий растение в почве, и начинает самостоятельно всасывать воду (гипокотиль подталкивает корешок в почву). Далее возможны два типа прорастания семян:

- *эпигенное* (надземное) наблюдается у растений с небольшими семядолями (однодольные, некоторые двудольные); при этом сильно удлиняется гипокотиль, выносящий семядольные листья на поверхность. Вслед за семядольными появляются настоящие первые листья;
- *гипогенное* (подземное) встречается у растений с массивными семядолями, выполняющими запасную функцию (бобовые). При этом сильно удлиняется эпикотиль, семядоли остаются в земле, а на поверхность выносятся только первые листья. Такие растения обычно имеют хорошо сформированную почечку.

## 5. Строение и классификации плодов

**Плод** – характерный орган покрытосеменных растений. Его функция заключается в защите и распространении семян. Образуется обычно из стенок завязи. Иногда в образовании плода могут принимать участие цветоложе, цветоножка, части околоцветника.

Разнообразие плодов определяется четырьмя группами признаков:

- строение околоплодника;
- способ вскрывания;
- строение гинецея;
- особенности, связанные с распространением;

**Околоплодник (перикарпий)** представляет собой разросшуюся стенку завязи. Иногда в его образовании принимают участие и другие части цветка. У некоторых растений (вишня, слива) перикарпий четко дифференцирован на три зоны: экзокарпий (кожица), мезокарпий (съедобная мясистая часть) и эндокарпий (косточка, окружающая семя). В зависимости от консистенции околоплодника плоды делят на сухие (боб, коробочка, зерновка) и сочные (костянка, ягода).

**По типу вскрывания плодов** различают:

*невскрывающиеся плоды* (околоплодник разрушается под влиянием механического воздействия, деятельности микроорганизмов);

*вскрывающиеся* (сухие, многосемянные плоды). Вскрывание может происходить:

- продольными щелями (по брюшному шву или спинной жилке);
- разрывом по перегородкам (септицидные плоды);
- разрывом по гнездам (локулоцидные плоды).

Плоды могут вскрываться створками полностью или не полностью: зубчиками (гвоздичные), дырочками (мак), крышечкой (белена).

*Распадающиеся плоды* эволюционно более продвинуты. Выделяют две их группы:

*а) дробные* распадаются продольно в плоскости срастания плодолистиков. При этом образуются замкнутые односемянные *мерикарпии* (зонтичные, губоцветные, бурачниковые)

*б) членистые* распадаются поперечно в плоскостях, перпендикулярных продольной оси плодолистика. При этом образуются замкнутые членики с поперечными ложными перегородками (растения районов с засушливым климатом).

**Строение гинецея.** Существует классификация, основанная на взаимосвязи плодолистиков друг с другом и другими частями цветка. При этом различают простые, сборные плоды и соплодия. *Простые плоды* развиваются из одного пестика, представленного одним или несколькими сросшимися плодолистиками (фасоль, тюльпан). *Сборные* образуются из нескольких свободных плодолистиков, каждый из которых формирует пестик (малина, земляника, ветреница). *Соплодие* развивается из целого соцветия, опадающего целиком (ананас, инжир).

По типу гинецея различают апо-, син-, пара- и лизикарпные плоды. Основные типы плодов приведены в [табл. 3](#).

Хотя морфология плода является устойчивым для вида признаком, у некоторых видов на одном растении могут развиваться плоды, различающиеся по строению. Это явление называется *гетерокарпией*.

У многих растений также хорошо выражена *гетероспермия* – разносемянность. Например, у мари белой формируются семена трех типов: крупные светло-коричневые, более мелкие черные и самые мелкие – блестящие черные. Эти семена прорастают не одновременно, а группами. Если по ка-

ким-то причинам не прорастают крупные семена, прорастают средние, а мелкие остаются в покое.

Гетерокарпия и гетероспермия встречаются только в высокоразвитых семействах и часто характерны для сорных растений, отличающихся высокой экологической пластичностью и жизнеспособностью.

Таблица 3

Верхние, развивающиеся из верхней завязи		Нижние, развивающиеся из нижней завязи	
сухие	сочные	сухие	сочные
1	2	3	4
<b>Апокарпные плоды</b>			
Многолистовка (магнолиевые, лютиковые) Многоорешек (лютиковые, розоцветные), в т.ч. фрага земляники и цинародий шиповника Сухая костянка Боб	Костянка (вишня) Многокостянка (малина)	–	–
<b>Синкарпные плоды</b>			
Гемисинкарпная коробочка (нигелла) Коробочка (тюльпан) Крыночка (белена) Ценобий (бурачниковые) Двукрылатка (клен)	Ягода (виноград) Гесперидий (цитрусовые)	Коробочка (иван-чай) Желудь (дуб) Орех (лещина) Вислоплодник (зонтичные)	Яблоко Гранатина Ягода (банан)
<b>Паракарпные плоды</b>			
Коробочка (мак) Стручок и стручочек (крестоцветные) Зерновка (злаки)		Коробочка (орхидные) Семянка (сложноцветные)	Ягода (смородина) Тыква (огурец)
<b>Лизикарпные плоды</b>			
Коробочка (гвоздичные) Орешек (свинчатковые)			Ягодообразный плод (омела)

## 6. Распространение плодов и семян

Единицами распространения могут служить разные части растений, называемые *диаспорами*. Карпологические диаспоры представляют собой семена, высыпающиеся из вскрывшегося плода, целые невскрывающиеся сухие и сочные плоды, части плодов – мерикарпии, отдельные членики.

Единой классификации способов распространения семян и плодов нет; обычно указывают главный фактор, обеспечивающий этот процесс.

1. **Автохория** – наиболее простой способ распространения, осуществляемый без посредников. При этом происходит либо активное разбрасывание семян при вскрывании с помощью особых структур (недотрога, бешеный огурец), либо самопроизвольное опадение под действием собственного веса (**барохория**). Барохория характерна для плодов пальм, каштана, дуба.

2. **Баллистохория** – разбрасывание семян с помощью раскачивающихся вегетативных органов (гвоздичные, колокольчиковые).

3. **Анемохория** – распространение с помощью ветра. Анемохорные виды характеризуются высокой семенной продуктивностью.

- Мелкие семена орхидей, грушанок распространяются слабыми конвекционными потоками.

- Специальные приспособления – летучки, волоски, крылатки – облегчают парение семян и плодов в воздухе. Иногда такую функцию выполняет сохраняющийся при плоде прицветный лист (липа). Семена-летучки характерны для ивы, тополя, кипрея. Плоды-летучки образуются у одуванчика, осота, прострела. Плоды-крылатки имеются у таких растений, как береза, ольха, хмель, щавель. Иногда летательные приспособления помогают не только передвижению плодов с помощью ветра, но и зарыванию их в землю, как это наблюдается у ковыля, аистника.

- Особый случай – растения «перекати-поле», распространенные в степях или пустынях. При созревании семян отламываются от подземной части и в виде шариков или комков перегоняются ветром на большие пространства, постепенно рассеивая семена (верблюжья колючка, клоповник, качим).

4. **Гидрохория** – распространение с помощью воды. Семена защищены от смачивания и, как правило, обладают плавучестью. У многих водных и болотных растений (кувшинка, частуха, осоки) плоды имеют специальные воздухоносные приспособления, позволяющие им держаться на поверхности воды некоторое время и переноситься с помощью водных течений и ветра. Уникальный пример – плоды тропической энтады, которые разносятся морскими течениями и даже обнаружены в северных морях.

У некоторых растений (вероника, очиток едкий) плоды приспособлены к вымыванию из них семян дождевой водой.

5. **Зоохория** – распространение с помощью животных (птиц, млекопитающих, насекомых и др. групп). Она осуществляется тремя способами.

- **Эндозоохория**, т. е. животные поедают диаспоры, не переваривая семена, которые проходят через пищеварительный тракт и выводятся наружу. Обычно это сочные плоды, семена которых защищены от переваривания либо каменистым эндокарпием (косточковые), либо твердой семенной кожурой.

- **Синзоохория**, т. е. растаскивание диаспор и отложение их про запас. Так распространяются ореховидные диаспоры, которые животные уносят в

гнезда или в специальные «кладовые» для запаса кормов. Агентами синзоохории являются птицы (кедровки, сойки, дятлы) и грызуны (белки, бурундуки, мыши).

Прогрессивной формой синзоохории является *мирмекохория*. Муравьи распространяют семена растений с мясистыми придатками – элайосомами (разновидность ариллусов – фиалки, ожика, чистотел). Элайосомы богаты маслами и другими питательными веществами. Выделяют летучие вещества, привлекающие насекомых.

- *Эпизоохория* – случайный перенос диаспор, снабженных различными прицепками, крючками, цепляющимися за шерсть животных (репейничек, лопух, липучка).

б. *Антропохория* – распространение диаспор с помощью человека. Так, благодаря трансконтинентальным перевозкам в Европу были завезены бодяк, элодея, овсюг, а в Америку – подорожник. С каждым годом растет количество заносных сорных растений, составляющих мощную конкуренцию культурным.

### Контрольные вопросы и задания

1. Каково биологическое значение соцветий?
2. Какие признаки используют для описания и классификации соцветий?
3. Назовите основные типы простых, сложных и составных соцветий.
4. В чем преимущества перекрестного опыления перед самоопылением? Какие приспособления используют растения для предотвращения самоопыления?
5. Какие агенты могут выступать в качестве переносчиков пыльцы?
6. Чем характеризуются цветки энтомофильных растений?
7. Опишите строение цветка анемофильного растения.
8. Из каких основных частей состоит семя покрытосеменного растения? Какие элементы семязачатка участвуют в формировании семени?
9. Опишите строение зародыша двудольного и однодольного растений.
10. Какие условия необходимы для прорастания семян?
11. Что такое покой семян, и каковы его причины?
12. Опишите основные этапы прорастания семени.
13. Из каких элементов развивается плод покрытосеменных растений, и каково его строение?
14. Какие признаки положены в основу морфологических классификаций плодов?
15. Назовите основные типы апокарпных, синкарпных, паракарпных и лизикарпных плодов.
16. Какие способы распространения плодов и семян вам известны?

## БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК К МОДУЛЮ № 2

### Основная литература

1. Ботаника: лаб. практикум / И. Е. Ямских, Е. А. Иванова, И. П. Филиппова [и др.]. – Красноярск : ИПК СФУ, 2009. – 220 с. (Ботаника: УМКД № 1341 / рук. творч. коллектива Н. В. Степанов).
2. Ботаника [Электронный ресурс]: электрон. учеб.–метод. комплекс по дисциплине / Н. В. Степанов, И. Е. Ямских, Е. А. Иванова [и др.]. – Электрон. дан. – Красноярск : ИПК СФУ, 2009. – (Ботаника: УМКД № 1341 / рук. творч. коллектива Н. В. Степанов). – 1 электрон. опт. диск (DVD).
3. Ботаника: Презентационные материалы. Версия 1.0 [Электронный ресурс]: нагляд. пособие / Н.В. Степанов, И.Е. Ямских, Е.А. Иванова [и др.]. – Электрон.дан. – Красноярск : ИПК СФУ, 2009. – (Ботаника: УМКД № 1341 / рук.творч.коллектива Н.В.Степанов). – 1 электрон. опт. диск (DVD).
4. Ботаника. Банк тестовых заданий. Версия 1.0 [Электронный ресурс]: контр.–измер. материалы / И. П. Филиппова, И. Е. Ямских, Е. А. Иванова [и др.]. – Электрон. дан. – Красноярск : ИПК СФУ, 2009. – (Ботаника: УМКД № 1341 / рук. творч. коллектива Н. В. Степанов). – 1 электрон. опт. диск (DVD).
5. Ботаника: орг. – метод. указания / сост. : И. Е. Ямских, И. П. Филиппова, Е. А. Иванова [и др.]. – Красноярск : ИПК СФУ, 2009. – 64 с. (Ботаника: УМКД № 1341 / рук. творч. коллектива Н. В. Степанов).
6. Ботаника: метод. указания по самост. работе / сост.: И. Е. Ямских, И. П. Филиппова, Е. А. Иванова [и др.] – Красноярск : ИПК СФУ, 2009. – 80 с. (Ботаника: УМКД № 1341 / рук. творч. коллектива Н. В. Степанов).
7. Бавтуто, Т.А. Атлас по анатомии растений / Т.А. Бавтуто, В.М. Еремин, М.П. Жигар. – Минск : Ураджай, 2001. – 146 с.
8. Практикум по анатомии и морфологии растений : учеб. пособие для студентов вузов / В.П. Викторов, М.А. Гуленкова, Л.Н. Дорохина [и др.]; под ред. Л.Н. Дорохиной. – М. : Академия, 2001. – 176 с.
9. Ботаника : учеб. для вузов: в 4 т. / П. Зитте, Э.В. Вайлер, Й.В. Кадерайт [и др.]. – М. : Академия, 2007.
10. Лотова, Л.И. Ботаника: Морфология и анатомия высших растений: учеб. / Л.И. Лотова. – Изд. 3-е, испр. – М. : КомКнига, 2007. – 512 с.
11. Ботаника с основами фитоценологии: Анатомия и морфология растений : учеб. пособие для вузов / Т.И. Серебрякова, Н.С. Воронин, А.Г. Еленевский [и др.]. – М. : Академкнига, 2006. – 543 с.
12. Тимонин, А.К. Ботаника: учеб. для студентов вузов : в 4 т. Т. 3. Высшие растения / А.К.Тимонин. – М. : Академия, 2007. – 352 с.

13. Ямских, И.Е. Ботаника: Анатомия и морфология растений : учеб. пособие / И.Е. Ямских, И.П. Филиппова. – Красноярск : Изд-во Краснояр. ун-та, 2004. – 86 с.
14. Ямских, И.Е. Ботаника с основами экологии растений : учеб. пособие / И.Е. Ямских. – Красноярск : Изд-во Краснояр. ун-та, 2005. – 104 с.

### Дополнительная литература

15. Бавтуто, Т.А. Ботаника: Морфология и анатомия растений / Т.А. Бавтуто, В.М. Еремин. – Минск : Вышэйш. шк., 1997.
16. Грин, Н. Биология: в 3 т. Т. 1–3 / Н.Грин, У.Стаут, Д.Тейлор. – М. : Мир, 1990.
17. Жизнь растений: в 6 т. Т. 2–6 / под ред. А.Л. Тахтаджяна. – М.: Просвещение, 1974–1982.
18. Лотова, Л.И. Словарь фитоанатомических терминов : учеб. пособие / Л.И. Лотова, М.В. Нилова, А.И. Рудько. – М. : Изд-во ЛКИ, 2007. – 112 с.
19. Рейвн, П. Современная ботаника: в 2 т. / П. Рейвн, Р. Эверт, С. Айкхорн. – М. : Мир, 1990.
20. Эзау, К. Анатомия семенных растений / К. Эзау. – М., 1980.

## МОДУЛЬ 3. АЛЬГОЛОГИЯ

### ЛЕКЦИЯ 9

## ПРЕДМЕТ, ЗАДАЧИ И МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ АЛЬГОЛОГИИ. ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ КЛЕТОК ЦИАНОБАКТЕРИЙ И ЭУКАРИОТИЧЕСКИХ ВОДОРΟΣЛЕЙ. ТИПЫ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ВОДОРΟΣЛЕЙ

### План лекции

1. Понятие об альгологии. Задачи альгологии.
2. История развития альгологии. Методы изучения водорослей.
3. Особенности строения прокариотической и эукариотической клетки.
4. Эволюция таллома водорослей.

### 1. Понятие об альгологии. Задачи альгологии

Водоросли представляют собой продуцирующие кислород, фотосинтезирующие, бессосудистые, слоевищные организмы, репродуктивные органы которых одноклеточные и лишены специальных покровов. Понятие «водоросли» является не систематическим, а скорее ботаническим и по принятой в ботанике традиции эта группа включает как прокариотические, так и эукариотические формы. Наука, которая занимается изучением водорослей, называется альгологией (>от лат. *algae* – «морская трава»). Термин «водоросли» (*algae*) первым применил шведский ботаник Карл Линней в 1753 г. к одной из групп растений. Эта группа включала печеночники и некоторые мхи, а также в течение более пятидесяти последующих лет открываемые многочисленные новые виды водорослей. Таким образом, **альгология** – наука о водорослях, которая рассматривает вопросы происхождения, строения, морфологии, жизненных циклов и систематики водорослей.

В **задачи** данной науки входят:

- изучение строения клетки, морфологии таллома, жизненных циклов и размножения водорослей;
- изучение современной классификации водорослей;
- овладение, а также использование современных методов изучения водорослей и знакомство с представителями основных отделов, классов и родов водорослей;
- формирование представления об экологических группах водорослей и их значении для природы и человека.



## 2. История развития альгологии. Методы изучения водорослей

История альгологии как науки неоднозначна. Выделяют несколько этапов развития, разных по продолжительности и насыщенности открытиями.

*Первый*, самый длинный, этап развития ведет свой отчет с трудов древних греков (Теофраст, Диоскорид); этот этап закончился в конце XVIII века. Хотя первые письменные сведения о водорослях обнаружены в древнекитайской классике, так как водоросли с древних времен использовались в пищу в приморских странах, но именно древние греки заложили основы этой науки. Латинское слово *fuscus* происходит от греческого *phykos* (водоросль). Поэтому за рубежом альгология называется фикологией. Однако правильное начало данного этапа надо считать вышедшую в 1753 г. работу К. Линнея «Система природы», в которой он ввел порядок *Algae* и объединил в своей искусственной системе водоросли с грибами и лишайниками, считая, что у них отсутствует половое размножение.

*Второй этап* (1800–1875) начался с работ Дж. Стакхауса (1801), который заложил настоящую основу альгологии. Он изучил прорастание зиготы у водорослей и описал процесс оплодотворения. Совершенствование микроскопии и данное открытие обеспечили бурное развитие альгологии. Много родов описали шведы отец и сын Агарды (К.А. Agardh, I.G. Agardh), немецкий исследователь Ф. Кютцинг, известный своим 20-томным атласом, содержащим до двух тысяч таблиц с изображениями морских и пресноводных водорослей. Лингби, Воше, Харви и другие исследователи описали подавляющее большинство известных в настоящее время родов водорослей; их имена стоят после соответствующих родовых названий. Этот этап носил описательный характер. Именно в этот период были заложены основы морфологической таксономии и систематики.

Однако в середине XIX в. наряду с чисто описательной, классификаторской, ботаникой, когда большинство водорослей было описано, наступил *третий этап* в развитии науки. Началось бурное развитие нового направления, заключающегося в изучении клеточного строения растений и особенно их онтогенеза. Этому направлению дали наименование «научная ботаника»; 40–50-е гг. XIX века ознаменовались крупнейшими открытиями в области онтогенеза водорослей, важная составная часть которого – бесполое и половое размножение.

В России онтогенетическое направление в изучении водорослей успешно развивали И. Н. Горожанкин и его ученики. Работа Де Тони, который 35 лет писал «Сводку водорослей», обобщила таксономию и номенклатуру. Критические исследования Штитца по красным водорослям, Куккука и Чельмана по бурым, Вилле по зеленым, открытие жизненных циклов водорослей многими авторами привели к совершенствованию классификации и возникновению новых гипотез о происхождении отдельных групп и родств-

венных связей между ними. Большой материал, накопленный в ходе изучения цитологии и онтогенеза водорослей, подготовил почву для перехода альгологии к новому периоду ее истории который начинался с самых первых лет XX века. В области систематики он ознаменовался, во-первых, разработкой учения о происхождении различных групп водорослей из разных групп окрашенных жгутиковых и, во-вторых, объяснением явления параллелизма в развитии отдельных классов и типов водорослей. Разработка этих вопросов неразрывно связана с именем чешского альголога А. Пашера. Он, по существу, и создал морфологическую систематику водорослей.

С 1945 г. начинается современный, *четвертый, этап* в истории альгологии. Для него характерны, во-первых, использование электронной микроскопии для изучения ультраструктуры водорослей, во-вторых, бурное развитие методов искусственного выращивания пресноводных и морских водорослей в условиях культуры.

Новая информация по ультраструктуре водорослей, в свою очередь, тесно коррелирует с усовершенствованием методов электронной микроскопии. Первый «взрыв» информации такого рода наблюдался в конце 40-х и начале 50-х годов, когда для изучения жгутиков различных водорослей был применен метод напыления. Следующий «взрыв» информации в конце 50-х годов связан с усовершенствованием микроскопической техники и внедрением ультрамикротомов для получения ультратонких срезов, позволяющих изучать детали внутреннего строения клетки.

С середины 60-х годов введение техники замораживания скалывания сделало также возможным изучение поверхностей клеток, стенок мембран и органелл. В последние годы большое развитие получили сканирующая электронная микроскопия (СЭМ) и трансмиссионная электронная микроскопия (ТЭМ), ставшая важным орудием исследования панцирей диатомовых водорослей, поверхностей клеток десмидиальных, динофлагеллят и многих других водорослей.

Один и тот же объект нередко изучался комплексно, с привлечением всех вышеназванных методов. Если в ходе первых двух десятилетий исследования тонкой структуры водорослей носили описательный характер, то в последующее время данные электронной микроскопии широко использовались для расшифровки функций клетки и органелл.

Новейший, *пятый, этап* развития альгологии связан с появлением молекулярно-генетических методов. В начале XXI века в альгологию прочно вошли молекулярно-генетические методы идентификации водорослей. Для экспрессного выявления доминирующих видов и идентификации видовой принадлежности остальных видов в сообществах используется денатурирующий градиентный гель-электрофорез фрагментов гена 16S РНК. Надежность метода достаточно высокая. Особенно полезен этот метод для выявления видовой принадлежности водорослей, относящихся к фитопикопланктону, которые из-за маленьких размеров трудно идентифицировать с помощью световой микроскопии.

В течение последних десятилетий в развитии альгологии произошел качественный скачок, выдвинувший ее в ряд передовых наук современности. Особое значение для развития альгологии имело усовершенствование электронно-микроскопической техники и методов биохимического анализа, а также разработка способов выделения аксенических культур и создание в разных странах коллекций штаммов водорослей.

Все это стимулировало развитие экспериментальных работ. Расширение объема исследований привело к существенному увеличению информации. В результате произошла дальнейшая дифференциация альгологии и на стыке альгологии с другими науками возникли новые научные направления (палеоальгологическое, радиобиологическое и др.). В недалеком будущем следует ожидать вычленения из альгологии дисциплин, аналогичных тем, которые уже выделились из раздела ботаники, посвященного высшим растениям.

### 3. Особенности строения прокариотической и эукариотической клетки

Вегетативное тело водорослей – **таллом** (слоевище). Оно не расчленено на стебель, листья и корни, как у высших растений, и состоит в основном из одного типа клеток, если это многоклеточные водоросли, или из одной клетки, если водоросли одноклеточные. Лишь у некоторых морских водорослей есть органы, внешне напоминающие стебель и листья, однако по своей внутренней организации эти низшие растения не имеют ничего общего с высшими сосудистыми растениями, так как лишены сложного анатомического строения, присущего последним.

В организменной форме организации живого, исходя из современных данных, целесообразно прежде всего выделять **доклеточный** (в частности вириодный), **прокариотический** и **эукариотический** уровни организации и в их пределах различать свои иерархические ряды строения живых объектов. Большинство водорослей относят к эукариотическому уровню организации, или ступени эволюции, и только представителей цианобактерий (по старой классификации их называли синезелеными) и первичных зеленых водорослей – к прокариотическому. Главное различие этих двух групп организмов состоит в том, что прокариоты не имеют четко оформленного ядра, у них нет внутренних мембранных структур, которые в эукариотической клетке называются органеллами.

**Строение** клетки, тела, **способы размножения** различны у отдельных представителей низших растений, и подробности этого строения мы будем рассматривать при изучении отделов водорослей. Но в строении эукариотических водорослей есть черты сходства со строением высших растений. Клетки большинства водорослей имеют клеточную оболочку (стенку), но встречаются клетки, содержимое которых окружено лишь тонкой пограничной мембраной. Клеточные оболочки водорослей разнообразны по строению

и химическому составу. Их основой является белково-углеродный комплекс, который может включать целлюлозу, кремнезем, агар-агар и др. Оболочкам свойственны неоднородность, слоистость. Слои отличаются один от другого толщиной, плотностью, химическим составом. Нередко клеточные стенки пропитываются органическими и минеральными соединениями. В клеточной оболочке имеются особые отверстия – поры. Оболочки клеток многих водорослей снабжены различного рода выростами: щетинками, шипиками и чешуйками.

У водорослей, помимо цитоплазматической мембраны и клеточных стенок, наблюдается *большое разнообразие клеточных покровов*. Их можно распределить по двум группам: формирующиеся под цитоплазматической мембраной и находящиеся снаружи от нее. К первым относятся: перипласт криптофитовых, пелликула эвгленовых водорослей и тека динофлагеллят; ко вторым – различного рода чешуйки, образующие покров снаружи от цитоплазматической мембраны, особенно характерные для золотистых и гаптофициевых водорослей, но встречающиеся и у зеленых. Особые покровы – панцири диатомовых водорослей; неполные оболочки – домики золотистых и эвгленовых водорослей.

В протопласте эукариотической клетки различают *ядро* и *цитоплазму*. У большинства водорослей в клетке имеется только одно ядро, но иногда их бывает два, три и более. Формы, размеры и местоположение ядра в клетке у различных водорослей варьируются. В ядре у водорослей имеются те же структуры, что и в ядрах других растений: ядерная оболочка, ядерный сок, ядрышко, хроматин.

*Цитоплазма* состоит из основного вещества (гиалоплазмы) и погруженного в него органелл, т. е. эндоплазматической сети, аппарата Гольджи, митохондрий, пероксисом, вакуоли, двигательного аппарата (жгутиков), стигмы, хлоропластов и других включений. Отличительной особенностью клеток водорослей является слабое развитие эндоплазматической сети. В хлоропластах находятся еще тельца, богатые белковыми веществами, известные как пиреноиды. Они окружены обкладкой в виде кольца или отдельных пластинок обычно крахмальной природы.

В хлоропластах водорослей содержится зеленый пигмент хлорофилл, существующий в нескольких формах (а, в, с, d, е). Хлорофилл *а* – у всех водорослей без исключения; остальные формы наблюдаются в разных отделах водорослей, что и положено в основу классификации водорослей. Кроме хлорофиллов водоросли содержат и другие пигменты, которые часто своим присутствием маскируют зеленую окраску. Наиболее характерны следующие пигменты: каротины (желто-оранжевые), ксантофиллы (желтые), фикоцианы и аллофикоцианины (синие), фикозитрины (красные), фукоксантин (бурый). Пигменты фикоцианы, аллофикоцианины и фикозитрины растворимы в воде и встречаются у цианобактерий, криптофитовых, рафидофитовых и красных водорослей, придавая таллосу цвет от синего до красного. Фукок-

сантин присутствует у золотистых, диатомовых и бурых водорослей, придавая таллому цвет от золотистого до бурого.

Различная окраска водорослей имеет приспособительное значение. Дневной свет к водорослям, погруженным в воду, доходит всегда в измененном составе. Вода сравнительно хорошо пропускает синие и зеленые и сильно поглощает красные и желтые лучи. На больших глубинах, помимо хлорофилла, зеленые лучи активно собирает красный фикоэритрин. Поэтому на глубинах в основном распределены красные водоросли.

От высших растений водоросли отличаются *наличием жгутиков*. Они встречаются у представителей большинства отделов водорослей, за исключением цианобактерий, первичных зеленых и красных водорослей (у диатомовых водорослей подвижными являются гаметы). Движение жгутиковых форм осуществляется с помощью жгутикового аппарата – сложной системы, состоящей из собственно жгутиков (ундулиподий), базальных тел (кинетосом) и корней жгутиков.

Среди водорослей чаще всего встречаются одно– и двухжгутиковые формы, реже трех–, четырех– и восьмижгутиковые; лишь у некоторых зооспор число жгутиков достигает нескольких десятков. По соотношению длины жгутиков в пределах одной клетки водоросли разделяют на две группы: равно– и разножгутиковые. У последних жгутики часто занимают неодинаковое положение по отношению к клетке и имеют различия в частоте и интенсивности биений: длинный жгутик направлен вперед и работает энергичнее, чем короткий, который обращен в сторону или назад по ходу движения клетки.

Жгутик окружен мембраной, являющейся продолжением плазмалеммы клетки. Внутри жгутика находятся матрикс, аналогичный матриксу клетки (гиалоплазма), и аксонема – осевая структура, изгибанием которой и обусловлено биение жгутика. Аксонема представляет собой сложный комплекс микротрубочек (внутренний диаметр равен 25 нм), образованных белком тубулином, и связанных с ними других белков. Аксонема состоит из девяти пар периферических микротрубочек и двух центральных. Структура «9+2» характерна для жгутиков и ресничек почти всех эукариотических организмов, хотя имеются и отклонения. Центральная пара заключена в центральную капсулу, образованную тонкими загнутыми белковыми отростками, прикрепленными к микротрубочкам.

Поверхность жгутиков может быть гладкой или опушенной за счет латеральных выростов, или мастигонем, длиной 2–3 мкм, имеющих вид тонких волосков, диаметр которых варьируется у разных видов водорослей от пяти до 17–19 и даже до 25 нм (некоторые желтозеленые водоросли). Число рядов, длина мастигонем и их расположение могут различаться у жгутиков одной клетки. Как правило, у равножгутиковых водорослей оба жгутика опушены; у разножгутиковых опушен преимущественно двигательный, передний, жгутик. У некоторых зеленых и бурых водорослей жгутик оканчивается тонким бичеподобным выростом – акронемой. Поверхность жгутиков у ряда ви-

дов зеленых, золотистых и бурых водорослей покрыта плотными неминерализованными чешуйками различной формы.

Базальные тела, или кинетосомы, жгутиков идентичны по своей структуре центриолям и во многих случаях могут превращаться друг в друга. Центриоли обычно представлены парами, члены которых расположены под прямым углом друг к другу. Каждая центриоль состоит из девяти триплетов микротрубочек. Новая пара центриолей образуется по соседству с уже существующей, и этот процесс протекает сходным образом у всех эукариотических организмов. Одной из основных функций центриоли является образование жгутиков.

Водоросли отдела *Haptophyta*, помимо двух неравных жгутиков, имеют направленный вперед вырост между ними с расширением на конце – гаптонему. Функции гаптонемы до сих пор четко не установлены. Существует по крайней мере три мнения по этому вопросу: во-первых, предполагают, что она может служить для прикрепления водоросли к субстрату; во-вторых, считают, что с ее помощью идет поглощение питательных веществ, в-третьих, считают, что она может выполнять роль чувствительного органа. По длине гаптонема может быть короче, равна или длиннее жгутика. Она состоит из шести микротрубочек.

В последнее время выделяют филогенетическую группу *Stramenopiles*, часто используемую как синоним терминов «разножгутиковые» (*heterokonts*) и «окрашенные» (*chromists*) (Cavalier-Smith 1981, 2002; Paterson 1989). Она объединяет такие систематические группы, которые имеют на жгутике трехчастные трубчатые волоски (*stramenopiles*). Они представлены только на переднем (двигательном) жгутике *страменопил* и состоят из базальной части, прикрепляющей волосок к жгутику, длинного полого ствола и двух или трех терминальных нитей. Водоросли отдела *Cryptophyta* имеют сходные трубчатые волоски на переднем жгутике, но они двухчастные и, в отличие от трехчастных, не имеют базальной части. Эта весьма большая филогенетическая группа включает более десяти классов водорослей (*Bacillariophyceae*, *Bolidophyceae*, *Chrysophyceae*, *Dictyocophyceae*, *Eustigmatophyceae*, *Pelagophyceae*, *Phaeophyceae*, *Phaeothamniophyceae*, *Pinguiophyceae*, *Raphidophyceae*, *Schizocladophyceae* и *Xanthophyceae*), простейших (*bicosoecids*, *labyrinthulids*, *thraustochytrids* и *opalids*), группу, ранее относимую к грибам (*oomycetes*), и сравнима со всей родословной зеленых растений, включая зеленые водоросли и наземные растения. Монофилия *Stramenopiles* все еще вызывает споры.

#### 4. Эволюция таллома водорослей

Понимание организации таллома крайне важно при рассмотрении эволюции и классификации водорослей. Морфологическая эволюция разных отделов водорослей шла параллельно. Вероятно, предки, имеющие однокле-

точную организацию могли дать начало представителям с колониальной, нитчатой и другими формами таллома.

**Монадная (жгутиковая)** организация характеризуется активной подвижностью с помощью жгутиков. Она присуща прежде всего одноклеточным жгутиконосцам, которые являются начальными звеньями эволюции многих отделов водорослей. Разновидность монадной организации – подвижные (с помощью жгутиков) колонии и ценобии (колонии водорослей, в которых число клеток постоянно на протяжении всей жизни). У высокоорганизованных водорослей, например бурых, монадной структурой обладают лишь клетки, служащие для размножения: бесполого (зооспоры) и полового (гаметы). Примеры: *Chlamydomonas*, *Euglena* и др.

**Ризоподальная (амебоидная)** организация наблюдается у некоторых лишенных твердой оболочки клеток, у которых отсутствуют (или временно исчезают) жгутики, а голый протопласт движется амебоидно. Они образуют цитоплазматические выросты (псевдоподии и ризоподии). Характерны для золотистых и желтозеленых водорослей, например *Chrysoamoeba radians*.

**Гемимонадная (пальмеллоидная)**, или капсальная, организация представлена неподвижными, покрытыми оболочками или голыми клетками, погруженными в общую слизь. Клетки имеют сократительные вакуоли, стигмы и другие органеллы, характерные для монадных форм. Слизистые талломы имеют различные размеры и очертания (*Asterococcus*).

**Коккоидная** организация характеризуется неподвижными в вегетативном состоянии, покрытыми оболочками клетками, одиночными или соединенными в колонии и ценобии (хлорелла, целяструм, диатомовые водоросли и др.).

**Нитчатая (трихальная)** организация представлена клетками, соединенными в простые нити. У эукариотических водорослей такую организацию таллома можно вывести из подвижных или неподвижных одиночных форм, у которых модифицировались ориентация веретена деления, цитокинез и образование стенки. Клетки нити делятся поперечными перегородками, обуславливая этим ее нарастание в длину. Встречаются как свободноживущие, так и прикрепленные к субстрату нитчатые водоросли. У цианобактерий простая нить называется трихомом (*Anabaena*, *Ulothrix*).

**Разнонитчатая**, или **гетеротрихальная**, организация сложнее предыдущей и характеризуется двумя системами нитей (в связи с разными выполняемыми функциями: стелющимися по субстрату и отходящими от них вертикальными нитями (у зеленых, бурых, красных, желтозеленых водорослей)).

**Псевдопаренхиматозная (ложнотканевая)** организация характеризуется образованием крупных, объемистых слоевищ в результате срастания нитей (например у красных водорослей).

**Паренхиматозная (тканевая)** организация также легко выводится из нитчатой: в результате деления клеток нити не только в поперечном, но и в

продольных направлениях образуют объемные слоевища с тканями, выполняющими разные функции; подобная тканевая структура представлена у бурых, красных и зеленых водорослей.

**Сифональная**, или **сифоновая**, организация отличается отсутствием поперечных клеточных перегородок, поэтому талломы часто имеют крупные размеры. Ядерные деления не сопровождаются цитокинезом, и в результате возникает ценоцитный многоядерный таллом, представляющий собой одну гигантскую клетку с непрерывной вакуолью, содержащей клеточный сок, и большим количеством ядер. В этом случае часто говорят о неклеточном строении. Примеры – желтозеленые (вошерия) и зеленые водоросли (каулерпа).

Перегородки в таком слоевище могут появляться лишь при его повреждении или образовании репродуктивных органов. В обоих случаях процесс образования перегородок отличается от известных способов их формирования у многоклеточных растений.

Возникновение этого типа структуры привело к формированию крупных таксонов, представители которых, особенно в минувшие геологические эпохи, получили широкое распространение в морях и океанах всего мира. Однако это направление морфологической эволюции водорослей оказалось тупиковым, не выдержавшим конкуренции с магистральным эволюционным путем, возникшим на основе деления клеток и приведшим к появлению тканей.

**Сифонокладальная** организация отличается от сифоновой тем, что образующийся вначале сифоновый таллом рано или поздно делится на многоядерные участки, или сегменты. Основным признаком сифонокладального типа структуры является способность к образованию сложно устроенных слоевищ, состоящих из первично многоядерных сегментов, из первичного неклеточного слоевища (в результате сегрегативного деления). Характерной особенностью такого деления, лежащего в основе формирования сифонокладального слоевища, является разобщенность процессов митоза и цитокинеза. Сифонокладальный тип структуры есть лишь у зеленых водорослей (кладофора, акросифония, микродиктион). Направление морфологической эволюции, возникшее на базе сегрегативного деления, хотя и привело к формированию новых крупных таксонов и завоеванию новых биотопов и экологических ниш, все же оказалось еще одной побочной, тупиковой, ветвью морфологической эволюции растений.

Перечисленные ступени организации таллома наиболее полно представлены у зеленых, золотистых, желтозеленых и динофитовых водорослей. В этих таксонах типы организации таллома положены в основу деления на порядки, последовательность которых в каждом отделе отражает действительную картину его филогенетического развития. Для эвгленовых водорослей, кроме монадной, пока не установлены другие ступени дифференцировки таллома. Наоборот, у бурых водорослей неизвестны примитивные подвижные и неподвижные одноклеточные и нитчатые представители. У них

преобладают высшие ступени морфологической дифференцировки таллома: гетеротрихальная, псевдопаренхиматозная и паренхиматозная.

Поскольку начальные ступени эволюции многих отделов водорослей представлены довольно сходно устроенными монадами, различающимися, однако, окраской, продуктами метаболизма и строением жгутиков, параллельный ход эволюции разных отделов водорослей объясняется параллельным развитием из монадной остальных типов морфологической организации таллома.

Усложнение строения и переход к многоклеточности сопровождалось потерей подвижности в вегетативном состоянии. Исходная монадная организация сохранялась только у репродуктивных клеток, и то не всегда. При этом подвижная монадная стадия, все более сокращаясь, удержала основные черты родоначальной формы. Вот почему монадные репродуктивные клетки водорослей из разных отделов столь полно воспроизводят признаки, присущие одноклеточным монадным представителям данного отдела.

### Контрольные вопросы и задания

1. Назовите этапы развития альгологии с древнейших времен до К. Линнея
2. Какие выдающиеся открытия в альгологии в XVII–XIX вв. позволили ей сформироваться как науке?
3. Каких ученых, внесших вклад в развитие и становление альгологии, вы знаете?
4. Какие методы изучения характерны для альгологии?
5. Какие открытия позволили выделить современный этап развития данной науки?
6. Какие типы таллома характерны для водорослей, и чем они различаются?

## ЛЕКЦИЯ 10

### СОВРЕМЕННЫЕ ПОДХОДЫ В СИСТЕМАТИКЕ ВОДОРΟΣЛЕЙ. ОСНОВНЫЕ СИСТЕМЫ ВОДОРΟΣЛЕЙ. ЦАРСТВО BACTERIA

#### План лекции

1. Принципы систематики водорослей. Основные таксоны.
2. Морфологическая систематика.
3. Понятие о геносистематике водорослей.
4. Классификация водорослей.
5. Общая характеристика прокариот.

6. Классификация и особенности строения водорослей отдела *Cyanobacteria* (*Cyanophyta*).
7. Классификация и особенности строения водорослей отдела *Prochlorophyta*.

## 1. Принципы систематики водорослей. Основные таксоны

Термин «водоросль» не является систематической единицей, а скорее всего имеет биологический смысл. Он объединяет несколько систематических отделов низших растений, имеющих различное происхождение, но характеризующихся сходным образом жизни и автотрофным типом питания.

**Систематика** – биологическая наука, изучающая разнообразие всех существующих и вымерших организмов. Она, как единая широкая наука, включает в качестве разделов номенклатуру, классификацию и филогенетику. **Номенклатура** изучает перечень названий организмов и категорий, употребляемых в систематике. **Классификация** занимается составлением классификационных систем, определяет место вида в системе органического мира. **Филогенетика** изучает историческое развитие мира живых организмов и его закономерности как в целом, так и таксонов разного ранга.

**Основные таксономические категории**, используемые при классификации живых организмов и, в частности, фотосинтезирующих организмов, следующие: царство (kingdom) – отдел (division) – класс (class) – порядок (order) – семейство (family) – род (genus) – вид (species). Эти таксономические категории отражены в Международном кодексе ботанической номенклатуры и были утверждены на Международном ботаническом конгрессе в 1952 году. Этот Кодекс был подтвержден в 1983 году. В нем четко прописаны все правила присвоения названий таксонов. Для названия вида используется бинарная номенклатура, введенная К. Линнеем в 1753 году (латинское название, состоящее из двух слов). После каждого таксона стоят латинские буквы (в сокращенном виде), указывающие имена первооткрывателей – альгологов.

## 2. Морфологическая систематика

До недавних пор использовали **морфологическую альгологическую систематику**, для которой характерно множество разнообразных систем. Этой классификацией до сих пор пользуются альгологи, гидробиологи, изучающие водоросли в экосистемах, так как морфологические признаки оказались удобными для идентификации водорослей. Основу такой систематики составляли основные морфологические признаки, характерные для тех или иных групп водорослей. Первые попытки классифицировать водоросли базировались на внешних признаках таллома. Например, все нитчатые водо-

росли, независимо от их окраски, относили к так называемым членистым водорослям. Первым выдвинул окраску таллома в качестве фундаментального признака английский ученый В. Гарвей. Его правота подтвердилась позже наличием тех или других пигментов, что часто лежало в основе деления крупных таксонов (набор пигментов).

Позднее выделялись такие важные таксономические признаки, как строение клеточных стенок, особенности внутреннего строения клеток водорослей, запасные питательные вещества, особенности размножения. В конце XX века особенное внимание уделяли строению жгутиков. Даже на самых высоких таксономических уровнях царств (надцарств, подцарств), отделов и классов систематики не могут прийти к единому мнению.

Надо сказать, что количество царств, по мнению разных ученых, разное. Например, в 1-м томе [9] выделяют пять (в основу положена классификация Лиин Маргелис и Карнеги Шварца 1982):

Надцарство *Procatyota*  
Царство *Monera* – Бактерии  
Надцарство *Eucaryota*  
Царство *Protista* – Протисты  
*Animalia* – Животные  
*Fungii* – Грибы  
*Planthae* – Растения

В состав двух царств входила нетаксономическая группа: царство *Monera* – синезеленые и прохлорофитовые и царство *Protista* (все остальные водоросли, относящиеся к группе фотосинтезирующих протистов).

В книге «Основы альгологии» [8], в которой использовалась классификация водорослей по Паркеру (1982), водоросли относили к царству *Planthae*, хотя сам Паркер относил их к *Protista*.

Многие альгологи России до сих пор пользуются системой, построенной на основе фенотипических признаков (морфологических, цитологических, биохимических и др.). Такая классификация удобна в практической деятельности: на основе ее составлены многие определители водорослей. Последний вариант этой классификации можно найти в книге [17].

Таким образом, для систематики водорослей характерно наличие множества систем, различающихся в большей или меньшей степени даже на самых высоких таксономических уровнях. Различный таксономический ранг придается диатомовым, желтозеленым, золотистым, рафидофитовым и многим другим группам водорослей. Причины нестабильности альгологической систематически кроются в неразработанности общей теории систематики как науки, в частности в отсутствии общепринятого понимания сущности основных таксономических категорий. Международный кодекс ботанической номенклатуры утверждает лишь название таксонов, но не дает толкования их сущности, их оперативных определений.

### 3. Понятие о геносистематике водорослей

До появления геносистематики подавляющее большинство диагнозов таксонов и таблиц для их определения, входящих в общеизвестные пособия для идентификации водорослей, базировались на морфологических данных, полученных на субклеточном, клеточном и индивидуальном уровнях, иногда сопровождаемых некоторыми другими сведениями и обычно не опирающихся на результаты математического анализа. При построении схем, отражающих вероятные пути исторического развития водорослей, альгологи особое значение придают данным о составе пигментов фотосинтетического аппарата водорослей, представлениям об основных формах строения их тела, явлениям параллелизма, особенностям онтоморфогенеза, т. е. рядам морфологического прогресса и др. Этот подход (при посильном учете экологических и палеоальгологических сведений) используется и сейчас.

Однако в наши дни в процессе классифицирования и построения филогенетических схем водорослей исследователи все чаще стремятся к использованию новейшей информации о водорослях, полученной разными методами и прежде всего – в результате электронно-микроскопических и биохимических исследований.

При классифицировании диатомовых и динофитовых водорослей все чаще используют методы сканирующей микроскопии; при классифицировании и построении филогенетических схем зеленых водорослей стремятся к учету сведений о тонком строении подвижных стадий, а также клеток в состоянии деления и в интерфазе; при исследовании генетических связей прокариотических водорослей учитывают сведения о гомологической последовательности РНК; в ряде случаев основываются на результатах электрофоретического анализа и др. Филогения водорослей уже изучается на молекулярном уровне.

Внедрение новых методов исследования, в первую очередь электронной микроскопии, цитофотометрии, авторадиографии, микрохимии, спектроскопии, иммунохимии и особенно методов молекулярной биологии, способствовало прогрессу в области систематики и филогении водорослей. Полагают, что наиболее надежными являются молекулярно-генетические методы, позволяющие познать генетические особенности видов и сформировать естественные группы водорослей независимо от их морфологии. Сейчас появился термин «*геносистематика*».

Однако не все так гладко в данной области. Результаты исследований на молекулярном уровне в значительной степени зависят от состава и количества исследованных объектов, выбора эволюционного маркера и аутгруппы, метода селекции и анализа дендрограмм [4,16]. Нередко дендрограммы, полученные при исследовании разных молекул или генов, бывают противоречивыми. Тем не менее было доказано эндосимбиотическое происхождение эукариот. Считается, что клетки эукариот содержат, по меньшей мере, три неродственных генома: ядерный, пластидный и митохондриальный. Сейчас в

качестве основного маркера для идентификации водорослей используется рибосомальная РНК пластид или митохондрий, которые оказались наиболее перспективными.

Все современные системы водорослей в той или другой степени отражают филогению пластид, а отделы объединяют водоросли, родственные по эндосимбионту. Согласно данным филогенетического анализа сиквенсов малой субъединицы рРНК цианобактерии и производные от них органеллы (пластиды эукариотических растений) хотя и имеют общее с бактериями происхождение, но составляют отдельную монофилетическую группу оксигенных фототрофов.

А вот хлорофилл *b* в процессе эволюции возникал неоднократно. Современная классификация основывается на интегральном подходе к данным, полученным с помощью молекулярно-генетических методов (эволюция пластид, митохондрий жгутиков и т.д.). Вместе с тем в систематических и филогенетических исследованиях водорослей продолжают использовать и традиционные методы, прежде всего – морфологические.

Систематики все более осознают необходимость комплексности критериев и установления корреляционных связей между признаками при классификации водорослей, что может содействовать созданию филогенетической системы этих организмов. Современные исследования позволяют построить новое филогенетическое древо на основе молекулярно-генетических данных.

#### 4. Классификация водорослей

В последнее время появилось много работ, основанных на молекулярно-генетических исследованиях. В них предлагается выделять не только царства, но и империи (домены), например: три домена на клеточном уровне, т. е. *бактерии*, *археи*, *эукариоты*, и один домен на неклеточном, т. е. *вирусы* [28]. Если проследить за тем, как формировались представления о царствах, то можно заметить, что в 1735 году К. Линней предложил всего два царства (*Vegetabilia*, *Animalia*). В 1977 году выделяли уже 6 царств (*Eubacteria*, *Archaeobacteria*, *Protista*, *Fungi*, *Plantae*, *Animalia*); те же авторы в 1990 году предложили выделить три домена (*Bacteria*, *Archaea*, *Eukarya*), построенных на основе сравнения рибосомальных генов. В учебниках /4,5/ только для водорослей указывается 5 империй (*Eubacteria*, *Excavates*, *Rhizaria*, *Chromalveolates*, *Plantae*) и 10 царств (*Gracilicutes*, *Euglenobiontes*, *Cercozoa*, *Straminopilae*, *Haptophytes*, *Cryptophytes*, *Alveolates*, *Glaucophytes*, *Rhodophytes*, *Viridiplantae*) [4].

Мы будем придерживаться классификации водорослей, опубликованной в /21/. Эта классификация построена согласно последним молекулярно-генетическим данным и теории эндосимбиогенеза и представлена следующими 10 таксонами [20].

## Царство Bacteria

**Отдел *Cyanobacteria* (*Cyanophyta*).** Прокариотические представители отдела содержат такие пигменты: хлорофилл *a*,  $\beta$ -каротин, *c*-фикоэритрин, аллофикоцианин, *c*-фикоцианин. Хлоропласты отсутствуют. Тилакоиды расположены свободно в цитоплазме; присутствуют фикобилисомы. Клеточные стенки – из пептидоглюкана муреина. Запасные вещества – цианофициновые гранулы. Жгутиков нет.

**Отдел *Prochlorophyta*.** Представители отдела содержат такие пигменты: хлорофилл *a* и *b*,  $\alpha$ -каротин, зеаксантин, криптоксантин. Хлоропласты отсутствуют. Тилакоиды расположены свободно в цитоплазме, собраны по двое и более. Клеточные стенки – из пептидоглюкана муреина. Запасное вещество – цианофициновый крахмал. Жгутиков нет.

## Царство Eukarya

**Отдел *Glaucophyta*.** Представители отдела содержат такие пигменты: хлорофилл *a*,  $\beta$ -каротин, зеаксантин,  $\beta$ -криптоксантин, аллофикоцианин, фикоцианин. Хлоропласт окружен двумя мембранами, между которыми есть слой муреина. Тилакоиды не сгруппированы, присутствуют фикобилисомы. Клеточные стенки могут и быть, и отсутствовать. Запасное вещество – крахмал. Два жгутика.

**Отдел *Rhodophyta*.** Представители отдела содержат такие пигменты: хлорофилл *a*,  $\alpha$ - $\gamma$ - $\beta$ -каротин, фикоэритрин, аллофикоцианин, *r*-фикоцианин. Хлоропласт окружен двойной мембраной. Тилакоиды не сгруппированы, присутствуют фикобилисомы. Клеточные стенки целлюлозные. Запасное вещество – багрянковый крахмал. Характерно полное отсутствие жгутиковых стадий.

**Отдел *Heterokontophyta*.** Представители отдела содержат такие пигменты: хлорофилл *a* и хлорофилл *c*,  $\alpha$ - $\gamma$ - $\beta$ -каротин, ксантофиллы (фукоксантин и ваушериаксантин). Хлоропласт окружен двойной мембраной и двумя слоями эндоплазматического ретикулума (ЭПР), объединяющими хлоропласт и ядро. Тилакоиды сгруппированы в группы по трое. Клеточные стенки разнообразные, часто включают кремний. Запасное вещество – хризоламинин. Два жгутика с трехчастными мастигонемами.

Этот отдел объединяет 9 классов: *Chrysophyta*, *Parmophyceae*, *Sarcinochrysidophyceae*, *Xanthophyceae*, *Eustigmatophyceae*, *Bacillariophyceae*, *Raphidophyceae*, *Dictyochophyceae*, *Phaeophyceae*, т. е. практически те классы, которые раньше относились к отделу *Chromista*.

**Отдел *Dinophyta* (динофлагелляты).** Представители отдела содержат такие пигменты: хлорофилл *a* и хлорофилл *c*,  $\beta$ -каротин, ксантофиллы, перидинин. Хлоропласт окружен тройной мембраной, но не связан с ЭПР. Тила-

коиды сгруппированы в группы по трое. Клеточные стенки – из целлюлозы с включением спорополленина. Запасные вещества – крахмал, масла. Жгутики локализованы в бороздках.

**Отдел *Pyrmnesiophyta (Haptophyta)*.** Представители отдела содержат такие пигменты: хлорофилл *a* и хлорофилл *c*,  $\beta$ -каротин, ксантофиллы (фукоксантин, фукоксантан). Хлоропласт окружен двойной мембраной и двумя слоями ЭПР, объединяющими хлоропласт и ядро. Тилакоиды сгруппированы в группы по трое, опоясывающих ламелл нет. Клеточные стенки – часто из целлюлозных чешуек, которые известкуются. Запасное вещество – хризоламинарин. Жгутиков обычно два, один – гладкий. Между ними располагается гаптонема.

**Отдел *Cryptophyta*.** Представители отдела содержат такие пигменты: хлорофилл *a* и хлорофилл *c*,  $\alpha$ -каротин, ксантофиллы (дитоксантин), фикоэритрин, фикоцианин. Хлоропласт окружен двойной мембраной и двумя слоями ЭПР, объединяющими хлоропласт и ядро. Тилакоиды сдвоены, фикобилины есть, но нет фикобилисом. Есть нуклеоморф (остатки от ядерного вещества симбиотической клетки). Есть *перипласт*. Запасное вещество: крахмал. Жгутиков обычно два с боковыми волосками (двухчастные мастигонемы).

**Отдел *Euglenophyta*.** Представители отдела содержат такие пигменты: хлорофилл *a* и хлорофилл *b*,  $\beta$ -каротин, ксантофиллы (астаксантан, антероксантан, диадиноксантан, неоксантан). Хлоропласт окружен тройной мембраной, но не связан с ЭПР. Тилакоиды сгруппированы по трое и более, но нет опоясывающей ламеллы. Белковая пелликула. Запасное вещество – парамилон. Жгутиков обычно два: один – длинный; другой – короткий и не видный.

**Отдел *Chlorophyta*.** Представители отдела содержат такие пигменты: хлорофилл *a* и хлорофилл *b*,  $\alpha$ - $\gamma$ - $\beta$ -каротин, ксантофиллы (лютеин, сифоноксантин, сифонеин). Хлоропласт окружен двойной мембраной. Тилакоиды сгруппированы по двое и более, организованы в псевдограны, граны, но нет опоясывающей ламеллы. Клеточная стенка целлюлозная. Запасное вещество – крахмал. Если жгутики есть, они равные (по 2, 4 или более, но обычно два). Имеется гаптонема, но отсутствуют трубчатые волоски в ней. Этот отдел включает 11 классов (*Prasinophyceae*, *Chlorophyceae*, *Ulvophyceae*, *Charophyceae*, *Cladophorophyceae*, *Bryopsipophyceae*, *Dasycladophyceae*, *Trentepoliophyceae*, *Pleurostrophyceae*, *Klebsormidiophyceae*, *Zygnematophyceae*).

Таким образом, та классификация, которой мы с вами будем придерживаться, построена на основе первичных и вторичных эндосимбионтов, по анализу структуры 16S рРНК пластидного генома и по особенностям строения жгутиков, включает два домена (бактерии и эукариоты) и 10 отделов (2 представляют прокариоты, 8 эукариоты).

## 5. Общая характеристика прокариот

**Царство *Bacteria*** включает все прокариотические организмы, к которым относят бактерии. Выделяют цианобактерии (синезеленые водоросли) и прохлорофиты. В клетках прокариот ядерный материал представлен в виде кольцевой ДНК и не организован в ядро, окруженное мембранами, отсутствует ядрышко, также нет пластид, митохондрий, аппарата Гольджи и других окруженных мембраной органелл. Осуществляющие аэробный фотосинтез прокариоты с хлорофиллом *a* (хл *a*) относятся к отделу *Cyanobacteria* или *Cyanophyta*, а с хлорофиллами *a* и *b* (хл *b*) – к *Prochlorophyta*.

**Отдел *Cyanobacteria* (*Cyanophyta*)** включает около двух тысяч видов, широко распространенных в разнообразных водных и вневодных биотопах. Эти организмы называют цианобактериями, цианопрокариотами, цианеями и часто используют термин «синезеленые водоросли», так как они, в отличие от других фотосинтезирующих бактерий, обладают кислородным фотосинтезом. Цианобактерии имеют коккоидный, трихальный, гетеротрихальный типы дифференциации таллома и бывают одноклеточными или многоклеточными, часто колониальны. Очень редко наблюдается определенная тенденция к пластинчатому, или объемному, расположению клеток. Водоросли могут быть прикрепленными и не прикрепленными к субстрату, неподвижными или способными к скользящему движению, однако жгутиков и ресничек никогда не образуют. Клетки обычно микроскопические, но длина колониальных индивидов у ряда видов (например у *Nostoc*) может достигать нескольких сантиметров.

Представители отдела содержат такие пигменты: хлорофилл *a*, β-каротин, с-фикоэритрин, аллофикоцианин, с-фикоцианин. Хлоропласты отсутствуют. Пигменты находятся в одиночных тилакоидах, расположенных свободно в цитоплазме по периферии клетки. Составным компонентом фотосинтетического аппарата цианобактерий являются фикобилисомы. Благодаря пигментам, имеющим синий и красный цвет, эти организмы и называются синезелеными водорослями. Однако их окраска может сильно варьировать в зависимости от комбинации пигментов (быть почти зеленой, оливковой, желтовато-зеленой и др.).

Клеточная стенка четырехслойная. Основу клеточной стенки составляет пептидогликан муреин, располагающийся поверх плазмалеммы. Многослойная клеточная стенка выполняет опорную и защитную функции и играет роль в обмене веществ. Часто вокруг клеточной стенки образуются слизистые чехлы или влагалища. Запасные вещества: цианофициновый крахмал – полисахарид, близкий гликогену, цианофициновые гранулы (соединение азота) и полифосфатные тела (соединения фосфора).

Преобладает бесполое размножение за счет деления клеток пополам, при этом внутренние слои оболочки клетки вырастают внутрь клетки (подобно закрывающейся ирисовой диафрагме). При вегетативном размножении особей происходит деление клеток пополам у одноклеточных представителей или с помощью гормогониев (коротких скользящих трихомов). У ряда представи-

телей образуются покоящиеся споры (акинеты). В отдельных случаях наблюдается множественное деление с образованием эндоспор. Митоза и мейоза нет. Истинное половое размножение отсутствует, хотя имеются сведения об изредка наблюдаемой генетической рекомбинации у некоторых видов.

## 6. Классификация и особенности строения водорослей отдела Cyanobacteria (Cyanophyta)

**Классификация** прокариот в последние годы весьма противоречивая. Многие исследователи выделяют только один класс *Cyanophyceae* с пятью порядками. Мы с вами рассмотрим старые два класса: *Chroococcophyceae* (включает современные порядки *Chroococcales*, *Pleurocapsales*) и *Hormogoniophyceae* (включает современные порядки *Oscillatoriales*, *Nostocales*, *Stigonematales*).

Основной принцип разделения – это морфология таллома. В первый класс попадают цианобактерии, имеющие коккоидный одиночный или колониальный таллом. Класс, включающий гормогониевые водоросли, чаще всего представлен особями с нитчатым талломом, который при вегетативном размножении распадается на несколько маленьких нитей – гормогонии. В порядках *Nostocales* и *Stigonematales* кроме вегетативных клеток имеются специальные клетки, называемые гетероцистами и акинетами. *Гетероцисты* – клетки, формирующиеся в нитях цианобактерий и выполняющие функцию азотфиксации.

У цианобактерий отсутствуют ядерная оболочка и митохондрии. ДНК кольцевого типа и расположена по центру клетки (нуклеоплазма). Их фотосинтетические тилакоиды не собраны в стопки и располагаются по периферии цитоплазмы, а не в окруженном мембраной хлоропласте. Они содержат хлорофилл *a* и фикобилипротеины (фикоцианин, аллофикоцианин и фикоэритрин), а также полиглюкановые гранулы (углеводы) и цианофициновые гранулы (связанный азот) в качестве запасных продуктов. Нередко встречаются газовые вакуоли.

К особым признакам цианобактерий относят способность фиксировать атмосферный азот в аэробных условиях (это происходит в специализированных клетках – гетероцистах), наличие акинет и трихомов, т. е. особых нитчатых форм, у которых весь ряд клеток одет общим внешним слоем стенки.

Цианобактерии сближает с другими прокариотами *способность к фиксации азота*. Имеются работы о включении азота и способности к восстановлению ацетилена в микроаэрофильных условиях у эукариотных зеленых водорослей из горячих источников, однако данных пока еще очень мало и они нуждаются в проверке.

В полевых условиях азотфиксация составляет за год в почвах 5–10, озерах – 8–30, океанах – до 40, а на пойменных участках – в среднем 26 кг/га. В почвах полярных и субполярных областей *Nostoc commune* в со-

стае лишайников на 1 м<sup>2</sup> за год фиксирует до 170 мг азота. Представители рода *Oscillatoria*, не имеющие гетероцист, фиксируют в тропической Атлантике до 100–200 мг/м<sup>2</sup> в день. Они встречаются на глубине 15–25 метров.

Установлен перенос фиксируемого азота из скоплений цианобактерий в растения. Полагают, что он может поступать туда из внеклеточных выделений или разрушенных клеток. Более 60 видов цианобактерий образуют гетероцисты, и многие данные свидетельствуют о том, что именно гетероцисты являются основным местом азотфиксации у этих видов, хотя данные по включению <sup>15</sup>N указывают на то, что вегетативные клетки тоже имеют нитрогеназу (вероятно, преимущественно в анаэробных условиях). Доказана возможность фиксации азота у ряда нитчатых цианобактерий, не имеющих гетероцист, и некоторых одноклеточных видов.

Способность последних к фиксации N<sub>2</sub>, определяемая по наличию нитрогеназной активности, зависит от условий и, в первую очередь, от содержания в среде связанного азота и молекулярного кислорода. Основное место действия обоих факторов — нитрогеназа. В первом случае источники связанного азота репрессируют синтез и ингибируют активность фермента, во втором – кислород быстро инактивирует его.

**Филогенез.** Цианобактерии, несомненно, одни из наиболее примитивных автотрофов: их ископаемые остатки известны с докембрия (3 млрд лет назад), а следы жизнедеятельности обнаруживаются в виде карбонатных, иногда вторично окремненных слоистых отложений – строматолитов. Они сформировались в результате накопления тонкого осадка, состоящего преимущественно из CaCO<sub>3</sub>, который попадал на пленку фотосинтезирующих микроорганизмов, образующих цианобактериальные маты.

Живые строматолитовые маты и по сей день обнаруживаются кое-где на мелководьях тропических морей (например, залив Шарк-Бей на северо-западном берегу Австралии) и в солоноватоводных местообитаниях. Вопрос о происхождении отдела *Cyanobacteria* до сих пор не решен. Наиболее вероятным является мнение о дивергентном происхождении бактерий и цианобактерий от неизвестных нам первичных прокариотических форм и более позднем историческом становлении отдела *Cyanobacteria* по сравнению с бактериями.

Остается неясным вопрос о том, как могли произойти фотосинтезирующие цианобактерии. Как считает Л.Н. Серавин (1999), первые организмы должны были быть автогетеротрофами или фотогетеротрофами. Это означает, что они использовали для построения своего тела органические молекулы, которые, скорее всего, в достаточно большом количестве имелись в первичных биотопах, какими бы они ни были, а в качестве энергии – лучистую энергию. На основе примитивной фотогетеротрофии у прокариот в дальнейшем формировался фотосинтез с участием хлорофиллов. На его раннее возникновение в истории жизни на Земле указывают палеохимические данные, согласно которым в осадочных породах возраста 3,5 млрд лет обна-

руживается повышенное содержание легкого изотопа  $^{12}\text{C}$  (известно, что фотосинтезирующие организмы легче усваивают  $^{12}\text{CO}_2$ , чем  $^{13}\text{CO}_2$ ).

Считают, что первыми (еще в архее) возникли одноклеточные кокковидные формы цианобактерий, из которых (вероятно в результате их незавершенного деления) образовались трихальные формы. Считается, что цианобактерии мало изменились за прошедший огромный период.

**Экология и значение.** Ныне живущие виды встречаются повсеместно и могут обитать в таких экстремальных биотопах, как горячие источники и каменистые пустыни. Весьма разнообразны планктонные, бентосные и свободноживущие формы в морях, пресных водоемах и почве. Известны цианобактерии, живущие в симбиозе с другими организмами. В частности они являются компонентами слоевища многих лишайников, сожительствуют с высшими растениями, например с водным папоротником *Azolla* и др.

Некоторые виды могут вызвать токсичное «цветение» воды в эвтрофных водоемах, представляющее собой опасность для человека и домашнего скота. Азотфиксирующие формы важны для всех биотопов, где они встречаются. Азотфиксирующие цианобактерии широко распространены в природе и встречаются в почвах (особенно обильно в тропических районах), горячих источниках, пресных и соленых водоемах со щелочным рН, на рисовых полях, реже – в морях. Они найдены также в северных областях, в Арктике, в Антарктике, часто – в симбиотическом состоянии в составе лишайников. В почвах нашей страны азотфиксирующие цианобактерии распространены повсеместно (более 100 видов). Преобладают *Nostoc*, *Anabaena*, *Cylindrospermum*, *Tolypotrix*, *Calothrix* (Штина, 1969). Естественно, что они имеют большое значение для обогащения этих мест азотом, а в экосистемах, бедных органическими веществами, но хорошо освещаемых, где гетеротрофные азотфиксаторы не могут развиваться, играют основную роль в связывании азота атмосферы.

## 7. Классификация и особенности строения водорослей отдела *Prochlorophyta*

Этот отдел не так давно описан Р. Луином. И до недавнего времени включал единственный род *Prochloron*. Сейчас известны три рода: *Prochloron*, *Prochlorococcus* и *Prochlorothrix*. Это прокариотные, одноклеточные организмы, облигатные симбионты морских асцидий. Они живут на поверхности или в клоаке некоторых асцидий.

*Prochlorophyta* привлекли значительное внимание эволюционистов. Это одноклеточные сферические водоросли, размножающиеся путем деления клетки экваториальной перетяжкой. Будучи прокариотными по своей природе, клетки этих водорослей содержат такие пигменты: хлорофилл *a* и *b* (у некоторых отмечены хлорофиллы *c* и *d*),  $\alpha$ -каротин, зеаксантин (характерные для *Chlorophyta*), криптоксантин. Но не имеют фикобили-

протеиновых пигментов цианобактерий. Хлоропласты отсутствуют, тилакоиды расположены свободно в цитоплазме, собраны по двое и более в группах, имеют сходство с высшими растениями.

Клеточные стенки – из пептидогликана муреина. Архитектура тилакоида сходна с наблюдаемой у зеленых водорослей и высших растений, а структура клеточной стенки – с наблюдаемой у синезеленых водорослей, причем подтверждено наличие в ней мурамовой кислоты. Газовые вакуоли не обнаружены. Запасное вещество – цианофициновый крахмал. Жгутиков нет.

Найдены образования, сходные с полиэдральными тельцами синезеленых водорослей и бактерий. При изучении с помощью светового микроскопа содержимое клеток кажется гомогенным или содержащим центральное тело, внешне напоминающее вакуоль.

Размножение идет посредством деления клеток пополам. Половой процесс не известен.

Р. Луин считал, что эти примитивные водоросли являются связующим звеном между прокариотами и зелеными водорослями. Гиббс полагал, что напоминающие *Prochloron* эндосимбиотические организмы дали начало хлоропластам *Chlorophyta*, тогда как хлоропласты красных водорослей могли произойти от коккоидной синезеленой водоросли.

**Филогенез.** Относительно сходства прохлорона с другими организмами нет единого мнения. Первоначально представителей рода *Prochloron* относили к «зоохлорелле», затем – к синезеленым водорослям, а начиная с 1976 г. – к особому отделу *Prochlorophyta*, установление которого, однако, некоторым авторам кажется преждевременным, что связано с различием во взглядах на принципы выделения отделов водорослей. Прохлорофиты несут черты разных групп организмов. Прокариотическое строение клетки роднит их с бактериями. Тот же признак и способность к выделению кислорода в процессе фотосинтеза (оксигенный фотосинтез) сближают с цианобактериями, наличие хлорофилла *b* при отсутствии фикобилинов – с зелеными эукариотическими водорослями и высшими растениями.

Промежуточные черты в строении и физиолого-биохимических особенностях клеток прохлорофитов уже дали основание для выдвижения разных, нередко альтернативных, филогенетических гипотез, касающихся происхождения и вероятностных путей дальнейшей эволюции водорослей *Prochlorophyta*. Одни ученые допускают, например, что эти водоросли могли произойти от цианобактерий в результате потери фикобилинов и приобретения хлорофилла *b*. Другие исследователи считают, что их историческое становление шло параллельно со становлением отдела *Cyanophyta*, и выводят их из каких-то фотосинтезирующих бактерий. Последние данные показывают, что все три рода не составляют единую группу по 16S рРНК, и их предложено разнести по разным порядкам цианобактерий. Так или иначе, но *Prochlorophyta* наиболее интересны именно с позиций решения проблемы эволюционного происхождения эукариотической растительной клетки.

### Контрольные вопросы и задания

1. Какие принципы заложены в основу систематики водорослей для выделения таксонов?
2. Что такое морфологическая систематика, и на каких критериях она основана?
3. На каких критериях основаны филогенетические связи между отделами водорослей?
4. Какие принципы лежат в основе геносистематики?
5. Каковы принципы выделения таксонов у водорослей?
6. Назовите особенности строения клетки прокариот.
7. Как появились прокариоты, и как проходила их эволюция?
8. Как распространяются по земному шару синезеленые и первичные зеленые водоросли?
9. Какие экологические условия способствуют развитию цианобактерий?
10. Как происходит азотфиксация у синезеленых водорослей?

### Лекция 11

## ЦАРСТВО EUKARYA. ХАРАКТЕРИСТИКА ОТДЕЛА GLAUCOPHYTA И ОТДЕЛА RHODOPHYTA

### План лекции

1. Общая характеристика отдела *Glaucophyta*.
2. Общая характеристика отдела *Rhodophyta*.
3. Размножение красных водорослей.
4. Характеристика классов отдела *Rhodophyta*.

Как уже отмечалось на 9-й лекции, большая часть водорослей включена в царство *Eukarya*. Как все эукариоты, клетки водорослей имеют четко оформленное ядро, окруженное двумя мембранами, митохондрии, хлоропласты и одномембранные органеллы, такие, как комплекс Гольджи, эндоплазматический ретикулум, лизосомы и другие компоненты. На этой лекции мы рассмотрим два отдела царства Эукариот: *Glaucophyta* и *Rhodophyta*.

### 1. Общая характеристика отдела *Glaucophyta*

Это небольшая группа пресноводных водорослей, включающих 9 основных родов: *Cyanophora*, *Glaucocystis*, *Gleochaete*, *Archeopsis*, *Glaucocystopsis*, *Petiania*, *Strobilomonas*, *Cyanoptyche*, *Chalarodora*. Хорошо изучены только 13 видов. Это одноклеточные и колониальные формы с монадным,

коккоидным и пальмелоидным типом организации таллома. Клетки имеют два жгутика с трехчастными мастигонемами.

*Хлоропласты* гликофитовых не похожи на хлоропласты других водорослей. Они окружены пептидогликановой оболочкой, то есть между двухслойной мембраной располагается тонкий слой муреина, что может указывать на родство с цианобактериями. Тилакоиды одиночные, не сгруппированы, присутствуют фикобилисомы. Представители отдела содержат такие пигменты: хлорофилл *a*,  $\beta$ -каротин, зеаксантин,  $\beta$ -криптоксантин, аллофикоцианин, фикоцианин. Присутствуют фикобилисомы, расположенные на поверхности тилакоидов.

*Клеточные стенки* могут присутствовать или отсутствовать. Под плазмалеммой у гликофитовых находятся уплощенные везикулы (альвеолы), которые могут содержать чешуеподобные структуры, или фибриллярный материал, или остаются пустыми. У коккоидных форм в состав клеточной стенки входит целлюлоза. *Запасное вещество* – крахмал, который образуется не в связи с хлоропластом.

*Размножаются* водоросли вегетативно с помощью митоза (но центриоли отсутствуют) и бесполом путем с помощью зооспор и автоспор. Половой процесс неизвестен.

Гликофитовые водоросли интересуют биологов-эволюционистов с точки зрения эволюции хлоропластов и эндосимбиозов.

**Филогенез.** Считается, что гликофитовые водоросли монофиличны. С помощью молекулярно-генетических методов обнаружено, что хлоропласты этой группы находятся эволюционно между тилакоидами цианобактерий и хлоропластами других водорослей. Прямое родство глаукофитовых больше с цианобактериями. Но есть мнение, что глаукофитовые очень рано отделились от ветви «красные водоросли – зеленые водоросли – стрептофиты» и развивались самостоятельно.

## 2. Общая характеристика отдела *Rhodophyta*

К этому отделу относятся около 4000 видов. Особенно много их в тропических и теплых водах, хотя многие виды обитают в холодных областях земного шара. Менее 100 видов обнаружено в пресных водах. Представители этого отдела чаще прикреплены к камням или другим водорослям; имеется несколько свободноплавающих, а также одноклеточных колониальных видов.

Традиционно отдел *Rhodophyta* подразделяют на два класса: класс бангиевых *Bangiophyceae* и класс флоридеевых *Florideophyceae* (по системе Килина). Каждый из них содержит по шесть порядков. Основная масса багрянок относится к классу флоридеевых: в нем 49 семейств. Принципы, положенные в основу классификации, – строение женских репродуктивных органов и процесс развития гонимобласта (специаль-

ные нити, несущие карпоспоры). Последнее время в системе G.R. Saurders и M.H. Hommersand (2004) красные водоросли рассматриваются в ранге подцарства, включая два отдела: Cyanidiophyta и Rhodophyta. Белякова дает систему красных водорослей в ранге отдела Rhodophyta и двух подотделов: Cyanidiophytina, включающий класс *Cyanidiophyceae*, и *Rhodophytina*, классы *Rhodellophyceae*, *Compsopogonophyceae*, *Bangio-phyceae* и *Rhodymeniophyceae* (*Florideophyceae*). Мы будем придерживаться традиционной классификации, включающей два класса.

Что касается *строения таллома*, то известны одноклеточные коккоидные формы (порфиридиум). У многих талломы гетеротрихальные и в виде разветвленных нитей, прикрепленных к субстрату с помощью ризоидов. Но подавляющее большинство имеет псевдопаренхиматозные талломы, возникающие в итоге переплетения и срастания боковых ветвей либо одной оси, неограниченно нарастающей с помощью верхушечной клетки (одноосевое строение), либо многих осей (многоосевое строение). У некоторых родов (*Porphyra*) обнаружена настоящая паренхима (ткань), из плотно упакованных клеток, как у высших растений.

*Клеточная стенка* красных водорослей состоит из жестких микрофибрилл целлюлозы (а у некоторых видов – из ксиланов и галактанов) и погружена в слизистый матрикс, например агар или каррагинан, что имеет большое значение для промышленности, а также делает красные водоросли гибкими и скользкими на ощупь. Слизь может составлять до 70 % сухого веса клеточной стенки.

Многие багрянки откладывают в своих клеточных стенках карбонат кальция; этот процесс наблюдается у семейства кораллиновых, что делает клеточные стенки очень жесткими и каменистыми благодаря извести. Кораллиновая водоросль найдена на глубине 268 м, что почти на 100 м ниже глубины, до которой доходит свет.

Специфической особенностью красных водорослей (класс *Florideophyceae*) является наличие поровых соединений, что важно для выделения порядков. Встречаются два типа поровых соединений: первичное и вторичное. Первичное формируется между двумя дочерними клетками при делении материнской, вторичное – при слиянии двух клеток. В образовании пробочек участвует эндоплазматическая сеть. Ее цистерны выстраиваются в септальной поре; в них и снаружи от них откладывается материал пробки. Внутри поровые пробочки заполнены белковым содержимым, шапочки частично состоят из полисахаридов.

Красные водоросли, или багрянки, возможно, более близки к сине-зеленым водорослям, чем к эукариотическим. Хлоропласты, по-видимому, произошли от симбиотических цианобактерий, с которыми они сходны биохимически и структурно. Имеются сведения о наличии у красных водорослей, как и у цианобактерий, биосинтеза ненасыщенных жирных кислот, отличного от наблюдаемого у зеленых водорослей. В клетках красных водорослей находятся простые хлоропласты, как правило париетальные, много-

численные, в виде зерен или пластинок, окруженных двойной мембраной с несобранными в стопки тилакоидами и фикобилипротеинами. Отсутствует хлоропластная эндоплазматическая сеть. У *Bangiophyceae* встречаются звездчатые хроматофоры с центральными пиреноидами.

Представители отдела содержат такие *пигменты*: хлорофилл *a*,  $\alpha$ - $\gamma$ - $\beta$ -каротин, фикоэритрин, аллофикоцианин, *r*-фикоцианин. От соотношения пигментов зависит окраска таллома, варьирующаяся от малиново-красной (преобладает фикоэритрин) до голубовато-стальной (при избытке фикоцианина). Благодаря красным и синим пигментам, красные водоросли приспособлены к поглощению зеленых, фиолетовых и синих лучей света, проникающих на большую глубину.

**Запасное вещество** – полисахарид «багрянковый крахмал», который под воздействием йода приобретает буро-красный цвет. Зерна «багрянкового крахмала» откладываются в цитоплазме всегда независимо от пиреноидов и хлоропластов.

### 3. Размножение красных водорослей

**Размножение.** Вегетативное размножение – путем фрагментации таллома. Особенно часто встречается там, где факторы среды неблагоприятны для размножения спорами.

Бесполое размножение осуществляется посредством неподвижных клеток, развивающихся из содержимого спорангия в количестве одной (моноспоры) или четырех (тетраспоры).

Половой процесс оогамный. Женский орган – карпогон; имеет вид колбы и состоит из расширенной базальной части – брюшка, – где находится яйцеклетка, и вытянутой верхней – трихогины (она есть у флоридеевых, а у багниофициевых отсутствует). Трихогина служит для улавливания сперматозоидов. Ядра не имеет. Карпогон развивается на особой карпогонной ветви из 3–4 клеток. Клетка, дающая начало карпогонной ветви, называется поддерживающей.

Антеридии (сперматангии) – мужские половые органы – обычно представляют собой мелкие бесцветные клетки, содержимое которых освобождается в виде мелких голых, лишенных жгутиков мужских гамет – сперматозоидов. Сперматозоид попадает на трихогину с током воды и прикрепляется к ней. В этом месте стенки трихогины и сперматозоидов растворяются – и мужское ядро проходит по каналу трихогины, сливается с женским ядром карпогона. После оплодотворения формируются нити гонимобластов, клетки которых превращаются в карпоспорангии ( $2n$ ), которые вместе с гонимобластами образуют карпоспорофит – диплоидное поколение.

В карпоспорангии формируются карпоспоры ( $2n$ ), которые прорастают в диплоидный тетраспорофит. На нем возникает еще один тип спорообразования – тетраспорангий, в котором происходит редукционное деление

(мейоз) и образуются гаплоидные тетраспоры (n). Прорастая, они дают раздельнополый гаметофит. Жизненный цикл большинства красных водорослей необычен. Он включает 3 этапа: гаплоидный (гаметофит), диплоидный (карпоспорофит) и еще один диплоидный (тетраспорофит). У большинства водорослей гаметофит, карпоспорофит, тетраспорофит очень схожи, т. е. являются изоморфными (описанный тип наблюдали у полисифонии, он так и называется полисифония-тип, и у кораллиновых). В то же время может встречаться гетероморфный цикл, когда тетраспорофиты имеют микроскопическую нитчатую структуру или пластинку.

#### 4. Характеристика и значение классов отдела Rhodophyta

Выделяют классы *Bangiophyceae* и *Florideophyceae*. Водоросли первого класса имеют клетки со звездчатым хлоропластом, содержащим пиреноид. Поры между клетками, как правило, отсутствуют. Карпогон без трихогины; после оплодотворения его содержимое непосредственно делится с образованием карпоспор. Размножение бесполое (обычно моноспорами). Самые распространенные роды – порфира и бангия. Порфира – важная промышленная культура; она высоко ценится, как продукт питания с высоким содержанием протеина и витаминов (А, В, С и др.), а также применяется в медицине.

Водоросли второго класса часто имеют клетки с париетальными хлоропластами без пиреноидов. Между клетками – поры. Карпогон с трихогиной; после оплодотворения зигота может перемещаться в специальную ауксиллярную клетку (особые вспомогательные клетки, развивающиеся из гонимобластов). Бесполое размножение идет с помощью тетраспор. Флориден имеет 6 порядков, в основу дифференциации на них положены детали развития карпоспорофита и строение таллома. Вот самые распространенные и важные для экологии водных систем роды:

- р. *Lemanea* (встречается в быстро текущих реках с холодной водой);
- р. *Gelidium* (обитатели теплых морей, важные промышленные водоросли, в Японии из них получают кантен, т. е. агар-агар);
- р. *Corallina* (водоросли этого рода играют важную роль в образовании коралловых рифов);
- р. *Ahnfeltia*, *Gracilaria* (из этих водорослей родов добывают агар-агар).

**Филогенез красных водорослей.** Красные водоросли представляют собой естественную весьма древнюю единую группу, несмотря на все их разнообразие. Останки их известны из силура и девона. Из всех эукариот они наиболее близки цианобактериям по набору пигментов, одиночному расположению тилакоидов, отсутствию жгутиковых стадий, но отличаются от них строением клетки и наличием полового процесса.

В последние годы красные водоросли рассматривают как сестринскую группу зеленых растений, рано обособившихся, обосновывая это строением

клетки и анализом данных, полученных молекулярно-генетическими методами.

**Значение.** Красные водоросли широко используются человеком в хозяйстве и быту. Многие багрянки съедобны. Из них готовят салаты, приправы, гарниры к мясу и рыбе, варят супы. Нередко едят сушеными или засахаренными. Первое место среди съедобных багрянок занимают родимения и порфира, распространенные во многих наших морях. К сожалению, в отличие от других приморских стран, в нашей стране употребление водорослей в пищу ограничено, охотнее других водоросли употребляют в пищу жители побережья Тихого океана. В Японии даже развито промышленное культивирование порфиры в естественных условиях — своего рода морское сельское хозяйство.

Промышленное использование красных водорослей основывается на присутствии в их оболочках фикоколлоидов – слизистых веществ из группы полисахаридов. Самый ценный продукт, получаемый из красных водорослей и имеющий очень широкое применение, агар-агар. В Японии он известен с 1760 года. До второй мировой войны его добывали почти исключительно из гелидиума. В настоящее время агар-агар производят из большого числа видов; только в Японии используют около 30 видов агарофитов. В России сырьем служит анфельция. Производство агар-агара организовано на Дальнем Востоке и на Белом море. К агароносным красным водорослям относится и *Gracilaria sp.*

По своим физическим свойствам агар-агар похож на животный желатин, но имеет совсем другое химическое строение. Преимущество его перед желатином в том, что он остается твердым при более высокой температуре. Агар-агар используют в микробиологии для приготовления сред при культивировании микроорганизмов. Его применяют как лекарство при расстройствах кишечника, добавляют вместо крахмала в хлеб для больных диабетом; из него делают капсулы и таблетки с антибиотиками, витаминами, сульфопрепаратами, особенно тогда, когда требуется их медленное рассасывание. Самое широкое применение находит это вещество в пищевой промышленности. На нем готовят желе, мармелад, мягкие конфеты, варенье, так как он предохраняет от засахаривания; его используют также при изготовлении мясных и рыбных консервов в желе, для очистки вин.

Из других фикоколлоидов багрянок известны каррагинин и агароид. Каррагинин получают главным образом из хондруса на побережье Атлантического океана. Первыми хондрус начали использовать жители Северной Ирландии; поэтому он известен под названием «ирландский мох». Агароид добывают в России из черноморской водоросли филлофоры, получают его и в ряде других стран. Кроме того, красные водоросли вместе с другими используют для производства водорослевой муки, которая идет на корм скоту и как удобрение.

## Контрольные вопросы и задания

1. Назовите особенности строения, характерные для глаукофитовых водорослей.
2. Какие виды красных водорослей вы знаете, и какое они имеют значение?
3. Каково распространение красных водорослей по водоемам земного шара?
4. Какое значение имеют красные водоросли для человека?

## Лекция 12

## ХАРАКТЕРИСТИКА ОТДЕЛА HETEROKONTOPHYTA. ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ВОДОРосЛЕЙ КЛАССОВ CHRYSOPHYCEAE, PARMOPHYCEAE, SARCINOCHRYSIDOPHYCEAE, XANTHOPHYCEAE, EUSTIGMATOPHYCEAE

## План лекции

1. Общая характеристика отдела *Heterokontophyta*.
2. Строение, размножение и значение класса *Chrysophyceae*.
3. Строение, размножение и значение класса *Xanthophyceae*.
4. Строение, размножение и значение класса *Eustigmatophyceae*.

1. Общая характеристика отдела *Heterokontophyta*

Этот отдел многие авторы называют *Ochromphyta* [5]. Для водорослей отдела характерны следующие особенности:

- 1) клеточные стенки разнообразные, часто включают кремний;
- 2) пигменты – хлорофилл *a* и хлорофилл *c*,  $\alpha$ - $\gamma$ - $\beta$ -каротин, ксантофиллы (фукоксантин и ваушериаксантин);
- 3) хлоропласт окружен двойной мембраной и двумя слоями хлоропластной эндоплазматической сети, объединяющей хлоропласт и ядро;
- 4) тилакоиды сгруппированы в группы по трое;
- 5) запасное вещество – хризоламинарин;
- 6) есть два жгутика с трехчастными мастигонемами

Этот отдел объединяет 9 классов: *Chrysophyceae*, *Parmophyceae*\* (включает часть порядков *Chrysophyceae*), *Sarcinochrysidophyceae*\*, *Xanthophyceae*, *Eustigmatophyceae*, *Bacillariophyceae*, *Raphidophyceae*, *Dictyochophyceae*\*, *Phaeophyceae*). Рассмотрим наиболее распространенные в природе и имеющие важное для человека значение классы (отмеченные звездочкой классы не рассматриваются).

## 2. Строение, размножение и значение класса Chrysophyceae

Данный класс насчитывает около 800 видов. Они распространены по всему земному шару, в водоемах разного типа, в основном – в пресных водах. Это одноклеточные, колониальные или многоклеточные организмы золотисто-желтого, буровато-зеленого, реже зеленовато-желтого цвета, есть бесцветные формы. Некоторые могут вызывать «цветение воды» (желто-коричневая окраска). Пример – виды *Mallomonas*, *Synura*, *Dinobryon*).

Клетки в большинстве случаев лишены *клеточной оболочки*, иногда покрыты лишь плазмалеммой, а часто – мелкими кремнеземными чешуйками, нередко срастающимися в панцирь. Реже выделяют домики. У некоторых видов имеется целлюлозная или целлюлозно-пектиновая оболочка, покрытая многочисленными известковыми тельцами – кокколитами, или кремнеземными чешуйками, и инкрустированными солями железа. Панцирь состоит из значительного числа кокколитов или кремнистых скорлупок.

Домики бывают разными. Их стенки состоят из клетчатки, пропитанной углекислой известью и солями железа (коричневые), иногда могут быть пропитаны кремнием. Могут иметь одно круглое отверстие, длинную шейку, трубочку, воротничок и т. д. Домики прикрепляются к субстрату подошвой или толстой слизистой ножкой. Клетки к стенкам либо не прикреплены, либо крепятся к внутренней стенке длинными стебельками.

Некоторые формы обладают особыми *стрекательными структурами* – дискоболоцистами, выполняющими защитную функцию.

Большинство золотистых водорослей представлены монадными формами, т. е. водорослями со жгутиками. Часто встречаются одно– или двужгутиковые формы со жгутиками разной длины. У тех видов, которые имеют 2 жгутика, длинный называется главным, более короткий – боковым. Если жгутик один (*Chromulina*), то он имеет перистое строение (с мастигонемами). Если жгутиков два (*Ochromonas*), один из них перистый с мастигонемами, другой бичевидный.

*Хлоропластов* в клетке может быть от одного до восьми. Цвет водорослей обуславливают такие пигменты: *хл а* и *хл с*; ксантофиллы, среди которых преобладает фукоксантин и  $\beta$ -каротин. Ультраструктура хлоропластов характеризуется следующими особенностями: сложная оболочка; трехтилакоидные ламеллы; локализованный генофор (ядро); у некоторых видов есть опоясывающая ламелла; в хлоропластах находятся пиреноиды (обычно голые). *Стигма*, или глазок, является частью хлоропласта, расположена на его переднем крае, непосредственно под боковым жгутиком, несущим фоторецептор.

**Размножение.** У золотистых водорослей известно бесполое и половое размножение. Бесполое может быть вегетативным, которое осуществляется с помощью специализированных клеток-амебоидов, зооспор и апланоспор. Вегетативное характерно для одноклеточных форм. Бесполое размножение с помощью амебоидов происходит у видов, имеющих домики.

Половой процесс редок и представлен в виде гологамии (*Dinobryon*) (слияние двух целых подвижных, лишенных клеточных оболочек вегетативных клеток), изогамии и автогамии (т. е. сначала идет мейоз, образуются четыре клетки, две из них разрушаются, а оставшиеся две сливаются, образуя зиготу, которая без периода покоя вырастает и превращается в цисту). Жизненные циклы у золотистых водорослей характеризуются тем, что образуются цисты.

### 3. Строение, размножение и значение класса Xanthophyceae

Этот класс объединяет около 600 видов в основном микроскопических размеров, хотя встречаются и макроскопические эукариотические водоросли, имеющие желто-зеленую, светло- или темно-желто-зеленую окраску, редко встречаются водоросли зеленого цвета и бесцветные; размеры – от 0,5–1,5 мкм до нескольких сантиметров (*Tribonema*).

Наиболее характерным является коккоидный *тип структуры*, реже монадный и ризоподиальный, нитчатый, пластинчатый, сифональный.

Клетки покрыты плотной целлюлозной *клеточной оболочкой*. Оболочка может быть цельной или двустворчатой. В ней обнаруживается кремний, придающий особую твердость, хрупкость и блеск. Клеточная оболочка может иметь различные выросты: шипы, бородавки, зубчики и т. д. У прикрепленных форм оболочка образует вырост – ножку с подошвой (прикрепительный диск). Могут встречаться виды с «голыми» клетками, которые находятся в домиках.

Окраску обеспечивают *пигменты хл а и хл с* и β- ε- каротины. В качестве основного ксантофилла выступает ваушериаксантин (есть еще диадиноксантин, диатоксантин, виолаксантин, антероксантин, зеаксантин и др.), фукоксантин отсутствует. Хлоропластов – от одного до нескольких сотен. Чаще их бывает два. Они лежат в цистерне эндоплазматической сети и вместе с оболочкой хлоропласта образуют четырехмембранную систему, связанную с ядром эндоплазматической сетью. В матриксе хлоропласта расположены трехтилакоидные ламеллы. Пиреноиды наблюдаются редко, они «голые». Бывают двух типов: полупогруженные с проходящими через них ламеллами; выступающие, сидящие на выросте внутренней поверхности хлоропласта. Имеется стигма (красная, оранжевая, коричневая), которая является частью пластиды у ксантофициевых, располагаясь на переднем конце, под оболочкой. Запасное вещество – волютин, жир, хризоламинарин (крахмала нет).

Монадные формы и стадии имеют жгутики. Обычно их два: более длинный (перистый с мастигонемами) при движении направлен вперед, второй (более короткий, гладкий) направлен назад.

**Размножение** желтозеленых водорослей идет преимущественно бесполом путем с помощью вегетативных или специализированных клеток.

Бесполое (вегетативное) размножение одноклеточных, лишенных клеточной оболочки, происходит делением клеток надвое (*Rizochloris*), у колониальных и многоклеточных водорослей – фрагментацией таллома или отчленением отдельных конечных клеток таллома (*Heteropedia*). У вошерии есть выводковые почки. У нитчатых известны акинеты.

Бесполое размножение у желтозеленых водорослей происходит с помощью специализированных клеток: амeboидов, зооспор, синзооспор, гемизооспор и гемиавтоспор, автоспор и синавтоспор, апланоспор и синепланоспор, гинноспор. Разнообразные типы спор образуются в одноклеточных спорангиях.

Рассмотрим половой процесс у рода вошерий (оогамия). Половые органы – оогонии и антеридии – могут быть на одном растении (однодомные) или разных (двудомные). Образующиеся в антеридии двужгутиковые сперматозоиды, проникая в оогоний, оплодотворяют яйцеклетку. Зигота или ооспора покрывается толстой многослойной оболочкой и после периода покоя прорастает далее. Это похоже на зиготический мейоз. Считают, что цикл развития *Vaucheria* – гаплофазный.

Цикл развития остальных желтозеленых водорослей, у которых отсутствует половой процесс, происходит без смены ядерных фаз. Нередко цикл развития усложняется у одного и того же вида различными формами бесполого размножения (например у *Tribonema*, *Botrydium* и т. д.).

#### 4. Строение, размножение и значение класса Eustigmatophyceae

В этом классе насчитывают более 15 видов из 10 родов и 4 семейств. В клетках водорослей есть глазок (оранжево-красные тела у переднего конца зооспоры). *Стигма* расположена вне связи с хлоропластом, что характерно для монадных форм в виде гранул, расположенных вне пластиды (функция фоторецептора). Другой характерный признак – утолщение жгута, перекрывающее стигму. Оно находится у проксимального конца. Гладкий жгутик, как правило, отсутствует. У эвстигматофициевых водорослей трехтилакоидные ламеллы образуют стопки наподобие гран; нет опоясывающей ламеллы. Из пигментов имеется хлорофилл *a*, виолоксантин, фукоксантин отсутствует. *Запасные вещества* – масло и неизвестного состава вещество, но не крахмал. *Размножение* вегетативное и бесполое с помощью зооспор или автоспор. Половой процесс не известен. Обитают данные водоросли на почве и в пресноводных водоемах.

#### Контрольные вопросы и задания

1. Назовите особенности строения водорослей отдела Heterokontophyta.
2. Назовите особенности строения клеток золотистых водорослей.
3. Назовите особенности строения клеток желтозеленых водорослей.

4. Какое практическое значение имеют представители изученных классов отдела Heterokontophyta?
5. Каково распределение мест обитания желтозеленых и золотистых водорослей ?

## ЛЕКЦИЯ 13

### ХАРАКТЕРИСТИКА ОТДЕЛА НЕТЕРОКОНТОРФЫТА. ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ВОДОРосЛЕЙ КЛАССОВ BACILLARIOPHYCEAE, RAPHYDIOPHYCEAE, DISTYCHOPHYCEAE, PHAEOPHYCEAE

#### План лекции

1. Особенности строения клеток и размножения водорослей класса *Bacillariophyceae*.
2. Особенности строения клеток и размножения водорослей класса *Raphydiophyceae*.
3. Особенности строения клеток и размножения водорослей класса *Phaeophyceae*.
4. Значение представителей отдела *Heterokontophyta*.

#### 1. Особенности строения клеток и размножения водорослей класса *Bacillariophyceae*

В данном классе насчитывается от 12 до 25 тыс. видов. Это одноклеточные и колониальные водоросли, имеющие коккоидный тип организации таллома и особую структуру – кремнеземный панцирь. Монадный тип есть только на репродуктивной стадии (одножгутиковая мужская гамета, у жгутика нет центральных микротрубочек).

Панцирь состоит из кремнезема ( $Si_2xH_2O$ ), с примесью металлов (алюминий, железо и магний). Панцирь состоит из двух частей: эпитеки и гипотеки. Эпитека надвигается своими краями на гипотеку (крышка – на коробку). Эпитека состоит из плоской или выпуклой створки (эпивальвы) и пояскового ободка (эпицингулюма). Гипотека состоит из гиповальвы и пояскового ободка – гипоцингулюма. Эпицингулюм и гипоцингулюм вместе составляют поясок панциря. Замкнутая часть створки называется ее загибом. В виде узкой ленты поясок обхватывает край загиба, но не срастается с ним.

У многих диатомей между загибом створки и пояском возникают вставочные ободки различной формы и количества. На вставочных ободках развиваются септы – неполные кремнеземные перепонки. Вставочные ободки обеспечивают увеличение объема клетки и ее рост за счет увеличения их числа или их раздвигания. Разрастание вставочного ободка в полость клетки

приводит к образованию септы. Существуют зигоморфные створки, которые могут иметь разные концы створок: одинаковые (изопольные), разные (гетеропольные). Концы створок имеют различную форму.

Панцирь имеет микроскопический рисунок, представленный порами разных типов (отверстия, т. е. поры, альвеолы, локулы) и штрихами. Пора – сквозное, открытое с обеих сторон отверстие. Локула – камера в толще кремнеземного панциря, закрываемая на наружной или внутренней стороне тонким перфорированным слоем кремнезема (велум). Альвеола – удлиненная камера или одна из серии камер, проходящих от осевого поля или центральной части створки к ее краю. Она открывается внутрь панциря большими отверстиями, а с наружной стороны закрыта тонким перфорированным слоем. Штрих – это ряд ареол или альвеол. Они отличаются по направлению на створке.

У большинства пеннатных диатомовых на створке имеется особое образование – шов (рафе), имеющий вид двух продольных, слегка изогнутых щелей в толще панциря. Такой шов называется щелевидным. В середине створки, где панцирь изнутри утолщен, образуя центральный узелок, обе ветви шва погружаются в две центральные поры в толще центрального узелка. У полюсов клетки шов заканчивается внутри полярных (конечных) узелков. Диатомовые, имеющие шов, способны к движению по типу скольжения.

Митохондрии диатомовых имеют трубчатые кристы; хорошо развит аппарат Гольджи, особенно диктиосомная сеть. В периферической части клетки диатомей находятся силикалемма – сложная система цистерн и трубочек, в которых обнаружены элементы кремнеземного панциря. Функция силикалеммы двойная: формирование панциря за счет их содержимого и образование новой плазмалеммы за счет мембран пузырьков Гольджи.

Водоросли окрашены в светло-желтый или желто-бурый цвет, благодаря наличию каротиноидов  $\beta$  - каротин, Е-каротин, неоксантин, фукоксантин, диадиноксантин, диатоксантин) и преобладанию их над хлорофиллами *a* и *c*. Хлоропласты париетальные (1–2) в виде пластинок или дисков. Матрикс хлоропластов пересекается трехтилакоидными ламеллами, есть опоясывающая ламелла, связанная с эндоплазматической сетью и ядерной оболочкой. Пиреноид центральный; тилакоиды либо пронизывают его, либо прерываются перед ним. Есть мембрана, окружающая пиреноид.

Основной способ размножения – вегетативное деление клетки надвое. Многократное вегетативное деление приводит к уменьшению размеров клеток диатомей. Восстановление максимальных размеров идет путем полового размножения и образования аукоспор.

Опишем половой процесс. Диатомовые в вегетативном состоянии – диплоидные особи ( $2n$ ). Половой процесс у пеннатных диатомей напоминает конъюгацию, когда сливаются протопласты вегетативных клеток. Ядро каждой из клеток делится мейозом (гаметический мейоз), а протопласт делится с образованием двух гамет. Гаметы сначала содержат по два ядра, а затем одно ядро дегенерирует. После этого створки конъюгирующих клеток расходятся

и одна из гамет каждой клетки переползает в соседнюю клетку. Там две гаметы сливаются (сингамия). Образовавшиеся две зиготы растут очень быстро и превращаются в аукоспоры. Они сначала двухъядерные, но затем происходит кариогамия, в результате зрелые аукоспоры содержат по одному диплоидному ядру. Достигнув максимальных размеров для данного вида, аукоспора образует панцирь с двумя створками: первая – толстая и выпуклая, вторая – плоская. Обычно после первого деления аукоспоры дочерние клетки приобретают признаки данного вида. Рассмотренный половой процесс – изогамный, т. к. гаметы одинакового размера (например *Gomphonema*). У видов родов *Nitzschia* и *Navicula* – анизогамный половой процесс (одна подвижная и одна неподвижная гамета).

У представителей центрических водорослей половой процесс – оогамия. Женская репродуктивная клетка (оогоний) производит одну яйцеклетку (*Stephanodiscus*, *Melosira*) или две, а мужская репродуктивная клетка (сперматогоний) образует две и четыре сперматозоида, оплодотворяющие яйцеклетку. Цикл развития диатомовых водорослей происходит в диплоидной фазе с гаметической редукцией.

## 2. Особенности строения клеток и размножения водорослей класса Raphydiophyceae

Этот класс объединяет около 20 видов. Среди них – небольшая группа жгутиконосцев. Они встречаются в пресных водах и в море. Клетки круглые, дорсо-вентральные, с бороздкой вдоль вентральной стороны. Покрыты плазмалеммой, под которой располагаются трихоцисты. От переднего конца в углублении отходят 2 неравных жгутика; один направлен вперед и покрыт двумя рядами трехчастных мастигонем, другой, гладкий, направлен назад и лежит в брюшной борозде. Характерной чертой корешковой системы жгутиков является сложный ветвящийся корешок, соединяющий кинетосомы с ядром (ризопласт). Ядро находится в центре клетки.

**Пигменты.** Клетки окрашены в светло-зеленый цвет, который обусловлен *chl a* и *chl c*, каротиноидами (у морских водорослей – фукоксантин, у пресноводных – вошериаксантин). Содержат мелкие многочисленные диско-видные или эллипсоидные париетальные хлоропласты без пиреноидов. Если хлоропластов один или два, может быть слабо развитый пиреноид, покрытый скорлупками крахмала. Стилма отсутствует.

**Запасное вещество** – масло, рассеянное по клетке в виде капель; у некоторых видов может быть крахмал (или лейкозин).

**Размножение** вегетативное. Клетки делятся продольно в подвижном или пальмеллоидном состоянии.

Встречаются в морях и пресноводных экосистемах. Могут вызывать локальное «цветение» воды.

### 3. Особенности строения клеток и размножения водорослей класса Phaeophyceae

Эти бурые водоросли преимущественно распространены в соленых водах морей и океанов, в холодных водах северных и южных широт и насчитывают около 1500 видов из 240 родов. Талломы могут быть микроскопическими (длина – несколько 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. Таллом самых простейших бурых водорослей – гетеротрихальный. Большинство имеет крупные компактные талломы псевдо- или паренхиматозного строения (пластинчатый).

*Оболочка клеток* двухслойная, внутренний слой целлюлозный. Однако целлюлоза бурых водорослей отличается от таковой у высших растений, и поэтому ее иногда называют альгулезой. Внешний слой оболочки пектиновый; состоит из альгиновой кислоты и ее солей. Благодаря этому оболочка водорослей может сильно набухать, превращаясь в слизистую массу, иногда значительного объема. У большинства бурых водорослей основой пектина является камедевидное вещество – альгин (растворимая натриевая соль альгиновой кислоты), у некоторых – фукоидин.

Общим высшим признаком бурых водорослей служит желтовато-бурая окраска их талломов, обусловленная наличием большого количества желтых и бурых пигментов. В хлоропластах обнаружены *хл а* и *хл 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).

*Хлоропласты* пристеночные, большей частью многочисленные, мелкие; окружены оболочками. Дополнительно окружены сложной системой мембран, находящейся в прямой зависимости от мембраны ядра – «хлоропластной эндоплазматической сетью». Матрикс хлоропласта пересекается параллельными трехтилакоидными ламеллами, окруженными одной или несколькими опоясывающими ламеллами. Пиреноид не пронизывается ламеллами, имеет почковидную форму и выступает из хлоропласта. Генофор хлоропласта – кольцевидный.

У высокоорганизованных бурых водорослей в многорядных слоевищах наблюдается специализация клеток с образованием тканей (паренхиматозный тип структуры тела). В простейшем случае различают кору из интенсивно окрашенных клеток, содержащих большое количество хлоропластов, особых вакуолей (физод), сердцевину, состоящую из бесцветных, часто более крупных клеток одинаковой формы. У более сложно организованных водорослей (ламинариевых и фукусовых) коровой слой достигает значительной толщины. Верхние четыре слоя, состоящие из мелких клеток, образуют меристодерму, т. е. делящуюся покровную ткань. Глубже, под меристодермой, лежит кора из более крупных окрашенных клеток. В центре находятся рыхло

или плотно расположенные нити с сильно вытянутыми клетками (сердцевина). Между ней и корой лежат крупные бесцветные клетки (промежуточный слой). Сердцевина бурых водорослей служит для транспорта продуктов фотосинтеза. Кроме того, она выполняет механическую функцию. В ней часто имеются также нити с толстыми продольными оболочками.

Среди бурых водорослей есть виды с эфемерными, однолетними и многолетними талломами. Монадными формами являются зооспоры и гаметы, в норме несущие два неравных жгутика, прикрепляющихся сбоку к клетке. Один жгутик – длинный, перистый (с мастигонемами), второй задний. Он короткий и гладкий. Обычно имеются стигмы, сходные по расположению и структуре со стигмами золотистых и желтозеленых водорослей.

У бурых водорослей встречается бесполое и половое размножение. Вегетативное размножение фрагментацией таллома наблюдается тогда, когда оторванные талломы попадают в более или менее защищенные места и продолжают там вегетацию. Такие растения, плавающие или лежащие на грунте (т. е. неприкрепленные), никогда не образуют органов полового и бесполого размножения. Например, колоссальные плавучие массы стерильных талломов саргассума наблюдаются в Саргассовом море, открытом еще Колумбом. Имеются такие специальные почки вегетативного размножения у видов рода *Sphacelaria*.

Бесполое размножение осуществляется зооспорами, образующимися помногу в одногнездовых спорангиях. У просто организованных бурых (*Ectocarpus*, *Sphacelaria* и др.) одногнездовые спорангии представляют собой шаровидные или эллипсоидные клетки, которые располагаются как боковые выросты ветвей. В спорангиях происходит редукционное деление ядра с последующими многократными митотическими делениями (одновременно с ядрами делятся хлоропласты). В результате образуется большое количество зооспор, которые выходят наружу через разрыв в оболочке на вершине. Недолго поплавав, они дают начало новому, внешне такому же, но уже гаплоидному растению. Некоторые бурые водоросли размножаются неподвижными, лишенными жгутиков спорами – апланоспорами. У видов порядка *Tilopteridales* наблюдаются моноспоры, у видов порядка *Dictyotales* – тетраспоры.

Половой процесс может быть представлен изо-, гетеро- и оогамией. Гаметы образуются обычно в многогнездовых гаметангиях по одной в каждой камере. Большинство бурых водорослей встречается в виде двух самостоятельных поколений: спорофита и гаметофита. Иногда есть и гаметоспорофит, т. е. один и тот же организм может давать начало зооспорам и гаметам. Это явление встречается у наиболее примитивных бурых (*Ectocarpales*, *Chordariales* и других), у которых смена форм развития носит нестойкий характер. Из спор, производимых спорофитом, могут развиваться слоевища гаметофитов, или гаметоспорофитов, или же спорофитов. Часто это в значительной степени определяется экологическими условиями. Но у данных бурых водорослей наблюдается изоморфная смена форм развития.

Гетероморфную смену форм развития с обязательным чередованием споро– и гаметофитов имеют водоросли порядка *Laminariales*. Их цикл развития характеризуется правильной сменой мощного спорофита и микроскопического гаметофита. Кроме того, существует целый ряд бурых водорослей, не имеющих смены поколений; у них происходит лишь смена ядерных фаз (семейства *Fucaceae*, *Sargassaceae*, *Cystoseiraceae*). Нормальное воспроизведение их возможно только половым путем (половой процесс – оогамия).

#### 4. Значение представителей отдела Heterokontophyta

Крупные бурые водоросли применяют широко в хозяйстве. Их используют как сырье для получения различного рода веществ: альгина (клеящее вещество), альгината натрия (стабилизатор растворов и суспензий), повышающего качество пищевых продуктов (консервов, мороженого и т.д.), разнообразных красящих веществ; манита, йода и микроэлементов, а также удобрения. Кроме того, они используются в пищу человеком.

Золотистые водоросли имеют практическое значение, т.к. накапливают значительное количество органического вещества, образуют ил (сапропель) и играют важную роль в цепи питания рыб; также они являются индикаторами качества воды. В то же время при массовом развитии они портят водопроводную воду. Данные растения играют важную роль в формировании осадочных пород.

Желтозеленые водоросли могут вызвать «цветение» поверхности почвы, а также бывают зооксантами в симбиозе с животными.

Диатомовые водоросли в альгофлоре морей и океанов составляют 80% и более от флоры. Они образуют 50% органического вещества океана, очень калорийны и являются пищей для животных. Диатомовые водоросли служат индикаторами загрязнения водоемов. Им принадлежит важнейшая роль в осадконакоплении, образовании диатомовых и сапропелевых илов. Они образуют диатомиты – слои мощностью в несколько сотне метров. Диатомовая земля – кизельгур – используется как полировочный материал, для тепловой изоляции, и приготовления динамита.

**Филогенез.** Происхождение этого отдела связано с красными водорослями. Оно представляет собой ряд вторичных эндосимбиозов по хозяйской клетке, в результате чего были утеряны фикобилины и приобретен хлорофилл *c*. Но этот отдел весьма гетерогенен и филогенез лучше проследить в каждом классе отдельно.

#### Контрольные вопросы и задания

1. Охарактеризуйте эволюционное значение диатомовых водорослей?
2. Каково строение панциря пеннатных диатомовых водорослей?



3. Каково строение водорослей класса *Raphydiophyceae* ?
4. Каково строение водорослей класса *Phaeophyceae*?
5. Какие экологические группы выделяют у водорослей класса *Phaeophyceae*, и каково их практическое значение?

## ЛЕКЦИЯ 14

### ХАРАКТЕРИСТИКА ОТДЕЛОВ DINOPHYTA (ДИНОФЛАГЕЛЛЯТЫ), PRYMNESIOPHYTA (НАРТОРНЫТА) И CRYPTOPHYTA

#### План лекции

1. Общая характеристика и классификация водорослей отдела *Dinophyta*.
2. Строение, классификация и размножение отдела *Cryptophyta*.
3. Особенности строения клеток водорослей отдела *Prymnesiophyta* (*Haptophyta*).

#### 1. Общая характеристика и классификация водорослей отдела *Dinophyta*

Ранее представителей этих отделов объединяли в отделы *Pyrrophyta* или *Chromophycota*. В основном проблема заключается в том, что выделяют в качестве признаков отдела или классов. Чаще всего определяющим признаком является пигментация, а у всех видов этих отделов содержатся *хл а* и *хл с*, *хл b* отсутствует. В другой классификации, которая рассматривается нами, за основу взята структура жгутика. Надо сказать, что это очень неоднородная группа водорослей. Вероятно, в дальнейшем она будет претерпевать еще не раз пересмотр таксономических единиц.

В этот отдел входят динофитовые водоросли, или динофлагелляты. Всего известны более 300 видов.

Отдел *Dinophyta* делится на 4 класса: *Syndiophyceae*, *Blastodiniphiceae*, *Dinophyceae*, *Blastodiniales*.

Таллом динофитовых разнообразный. Встречаются одноклеточные монадные, голые или покрытые амфиесмой (клеточный покров), преимущественно морские формы со жгутиками, отходящими от переднего конца клетки. Представитель – род *Procentrum*, который вызывает «цветение» воды. Монадные клетки дорсо-вентральные с поперечной и продольной бороздками, в которых располагаются жгутики.

Представители рода *Peridinium* и *Ceratium* широко распространены в пресных и морских водах. Виды рода *Goniaulax* – ядовитые, виды *Noctiluca* вызывают свечение моря. В этот класс входят представители паразитарных

форм. Таллом представлен у них монадной, ризоподиальной, коккоидной и нитчатой формами. Большинство представителей подвижной формы, но есть клетки неподвижные, а также встречаются бесцветные сапрофитные и даже паразитные формы. Встречаются они и в морях, и в пресных водах. Среди них есть виды (некоторые перидиней), приносящие вред и даже ядовитые. Некоторые нападают на личинок устриц. Есть виды перидиней, вырабатывающие токсины, смертельные для рыб. Они могут массово размножаться, вызывая «цветение» воды. После отмирания, разлагаясь, могут отравлять воду продуктами распада, вызывая замор рыб и других водных животных; кроме того, после употребления в пищу моллюсков может отравиться человек.

Особое строение имеют *клеточные покровы* динофитовых. Они носят название «амфиесма» и представляют собой совокупность цитоплазматической мембраны и ряда расположенных под ней амфиесмальных (текальных) везикул, уплощенных пузырей, окруженных одиночной мембраной. Их может быть несколько сотен (гимнодиниум) или два (процентрум). Расположение текальных везикул под плазмалеммой неодинаково. Пластинки могут быть толстыми и тонкими с разными выростами, шипиками и сетчатым узором. Пластинки вокруг клетки создают прочный целлюлозный панцирь. Везикулы у других динофит, клетки которых под микроскопом выглядят как голые, не содержат целлюлозных пластинок, а только заполнены аморфной массой.

В месте соединения соседних текальных пузырей (цистерн) их мембраны располагаются тесно, образуя шов. Рост пластинок происходит в двух областях. На панцире есть 2 бороздки: поперечная и продольная. В текальных пластинах есть особые отверстия (поры для трихоцист).

Иногда у отдельных клеток динофлагеллят наблюдается процесс сбрасывания панциря (экдизис). Верхняя часть – эпивальва; нижняя – гиповальва, средняя – поясok (цингулюм).

*Трихоцист* состоит из узкой области (шейки) и более широкой части (тела); шейка и тело окружены одной мембраной. Тело состоит из протеиновых субъединиц, упакованных в форме кубической решетки, шейка образована пучком спирально закрученных фибрилл. Трихоцисты выбрасываются при возбуждении через поры и представляют собой белковые (поперечнополосатые) нити.

*Жгутиков* обычно два; один «продольный», обычного строения. На мембране его во многих случаях в два ряда располагаются волоски; второй, «поперечный», длинный и включает, помимо спирально закрученной аксономы, еще исчерченный (параксильный) тяж. Оба жгутика несут односторонний ряд длинных волосков (мастигонемы). Часто эти мастигонемы формируются в аппарате Гольджи и с помощью везикул доставляются к жгутику.

Свободная часть жгутика одета цитоплазматической жгутиковой мембраной. Под ней находится матрикс, образованный белками. Весь жгутико-

вый аппарат пронизан пучком белковых фибрилл, или микротрубочек (аксономой). Жгутики закреплены в протопласте за счет «корней». Это группы полосатых волокон и микротрубочек. Благодаря диафрагмам переходная зона разделена на камеры. Жгутики расположены на брюшной стороне. Один располагается, опоясывая клетку обычно в бороздке, другой (гладкий) направлен назад.

У монадных форм динофитовых имеется *пузула* – органелла, служащая для регуляции осмотического давления. Это впячивание плазмалеммы в виде мешка или трубки глубоко в клетку, соприкасающееся с вакуолью клеточного сока. Содержимое пузулы изливается наружу через жгутиковые каналы.

Еще один органелла – это *стигма*, или глазок, расположенный у основания жгутиков, вне хлоропластов. Стигмы отличаются у динофитовых большим разнообразием: от простейшего глазка в виде массы глобул до сложной светочувствительной органеллы, состоящей из стекловидной линзы и пигментного тела.

Цвет у динофлагеллят обуславливают такие *пигменты*: хлорофилл *a* и хлорофилл *c*, β-каротин, ксантофиллы, перидинин. Каротиноиды преобладают над хлорофиллами, поэтому *хлоропласты* часто окрашены в бурый цвет. Оболочка перидининовых хлоропластов состоит из трех элементарных мембран, ламеллы – трехтилакоидные (т. е. тилакоиды группируются и образуют ламеллу); опоясывающая ламелла отсутствует. Хлоропласты имеют пиреноид с гранулированной белковой стромой. Пиреноиды различной формы: простой внутренний пиреноид, гранулированный матрикс которого не пересекается тилакоидами; сложный внутренний голый пиреноид пронизан параллельными ламеллами; пиреноид, выступающий из хлоропластов в виде почки; пиреноиды, сидящие на одной или многих ножках. *Продукты ассимиляции* – экстрапластидный (вне хлоропластов) крахмал, откладывающийся в цитоплазме, липиды и стеролы. Крахмал откладывается чаще у пресноводных водорослей, липиды и стеролы – у морских, увеличивая плавучесть водорослей.

У динофитовых уникальное клеточное ядро, носящее специальное название «*динокарион*». Для него характерно конденсированное состояние ДНК на протяжении всего клеточного цикла. Они содержат незначительное количество гистонов. Хромосомы имеют вид палочкообразных телец с полосатой структурой, без кинетохоров. Ядра обычно крупные и разнообразной формы: сферические, полукруглые, эллипсоидальные, четырехугольные, треугольные, почковидные. Они окружены ядерной оболочкой, имеют поры и ядрышко. Митоз закрытый и имеет ряд особенностей:

- 1) центриоли отсутствуют;
- 2) ядро при делении увеличивается;
- 3) ядерная оболочка не разрушается (интактная; закрытое веретено);
- 4) микротрубочки веретена проходят в каналах, ограниченных ядерной мембраной;
- 5) ядрышко сохраняется.

Митоз происходит за счет инвагинации ядерной оболочки. Хроматиды обычно прикреплены к оболочке, и ядерная оболочка перетягивается по экватору, разделяет ядро и ядрышко на две части. Аппарат Гольджи располагается по соседству с ядром и представлен стопками уплощенных мембран, вздутых на конце, с многочисленными везикулами.

*Размножение* вегетативное, бесполое, половое. Вегетативное осуществляется с помощью митоза, когда каждая дочерняя клетка получает один из жгутиков и часть теки, а затем в весьма сложной последовательности достраивает недостающие компоненты. Вегетативные клетки обычно гаплоидные (исключая ночесветки), единственная диплоидная стадия – зигота. Бесполое размножение идет с помощью покоящихся спор, цист или гипноцист. В ископаемом состоянии они известны как гистрихосфериды и относятся к группе акритарх (ископаемые цистоподобные). Некоторые неподвижные формы образуют зооспоры.

У динофлагеллят известен половой процесс; в основном это изогамия, иногда анизогамия (т. е. когда материнская клетка дает одну активную и одну пассивную гамету, их слияние дает две зиготы, развивающиеся в ауксоспоры).

**Филогенез.** Динофитовые происходят от древних монадных форм со своеобразным ядром и двумя жгутиками. Вероятно, они доминировали среди водорослей в палеозое. Их древнейшие останки известны со времен силура (435–460 млн лет назад). Очень часто ученые указывают на родство динофитовых с криптофитовыми.

## 2. Строение, классификация и размножение водорослей отдела Cryptophyta

Криптофитовые водоросли объединяют около 100 видов. Представители – типичные жгутиковые водоросли морских и пресноводных местообитаний. В основном у них монадная организация таллома. В отделе выделяют один класс *Cryptophyceae* и один порядок.

Клетка покрыта *перипластом* – покровом, образованным плазмалеммой, под которой располагается слой тонких пластинок или мембран (протеины). От кососрезанного переднего конца дорсо-вентральных уплощенных клеток отходит борозда, косая или спирально завитая, но она не доходит до конца. Узкий канал представляет собой глотку (но не для восприятия пищи). От глотки отходят жгутики, покрытые двухчастными волосками – мастигонемами. Под перипластом, выстилающим глотку, располагаются сильно преломляющие свет структуры – эжектосомы (напоминающие трихоцисты). Они представляют собой цилиндр, в котором находится намотанный по спирали лентовидный мембранный материал. При раздражении мембрана эжектосомы разрывается вместе с перипластом и свернутые ленты выбрасываются.

В хлоропластах криптофитов выявлены хлорофилл *a* и хлорофилл *c*,  $\alpha$ -каротин, ксантофиллы (дитоксантин), фикоэритрин, фикоцианин, которые отличаются от имеющихся у цианобактерий и красных водорослей тем, что локализованы во внутритилакоидных пространствах, а не в фикобилисомах. Хлоропласт покрыт двойной мембраной и двумя слоями ЭПР, объединяющими хлоропласт и ядро. Тилакоиды сдвоены. Окраска водорослей варьирует от синей, оливково-зеленой до бурой и красной. Бесцветные криптофиты содержат лейкопласты. В перипластидном пространстве имеется уникальная структура – нуклеоморфа.

Могут встречаться пиреноиды и глазок. *Стигма* обнаружена не у всех видов, не связана со жгутиковым аппаратом, но является частью хлоропласта. *Жгутиков* обычно два с боковыми волосками (двухчастные мастигонемы). Жгутики отличаются по длине незначительно. Кроме того, в передней части есть сократительные вакуоли, изливающие содержимое в бороздку. Запасной продукт – крахмал – откладывается между оболочкой хлоропласта и эндоплазматической сетью и свободно в цитоплазме.

В клетках имеется крупное сферическое ядро с ядрышком, находящимся у заднего полюса. При митозе ядерная оболочка разрушается. В экваториальной области образуется метафазная пластинка.

**Размножение.** Продольное деление клетки в подвижном и неподвижном состоянии. Половой процесс не известен. Могут развиваться цисты с гладкой оболочкой и зооспоры.

**Филогенез.** Проблема положения криптофитовых в системе водорослей до сих пор дискутируется. Их происхождение, возможно, связано с хризомонадами в качестве боковой ветви, а от криптофитовых А. Пашер выводил динофлагелляты. Б.Фогт считает, что их вообще лучше не относить к растительным филумам. От динофитовых они отличаются строением ядра, пигментным составом. Это не доказывает близкого родства, поэтому их и выделили в отдельный класс. Полагают, что пластиды криптофитовых произошли от красных водорослей в результате вторичного эндосимбиогенеза. Это подтверждает найденная нуклеоморфа.

**Значение.** В основном это планктонные организмы. Они могут встречаться в иле соленых озер. Некоторые виды могут жить в широком диапазоне рН. Очень часто они развиваются в сточных водах, вызывая «цветение» воды и тем самым способствуя очищению водоемов. *Cryptomonas erosa* – прекрасный кормовой объект для зоопланктона.

### 3. Особенности строения клеток водорослей отдела Prymnesiophyta (Haptophyta)

Известно более 500 представителей этого отдела с монадной формой организации таллома. Они содержат такие *пигменты*: хлорофилл *a* и хлорофилл *c*,  $\beta$ -каротин, ксантофиллы (фукоксантин, фукоксантан). Хлоропласт

окружен двойной мембраной и двумя слоями хлоропластной ЭПС, объединяющими хлоропласт и ядро. Тилакоиды сгруппированы только в группы по трое; нет опоясывающих ламелл. Имеется пиреноид, в который заходит ламелла с двумя тилакоидами.

*Клеточные стенки* часто из целлюлозных чешуек, которые известкуются. *Запасное вещество* – хризоламинарин. *Жгутиков* обычно два, они гладкие, с гаптонемой, отличающейся по строению от жгутиков (состоит из 5–6 микротрубочек).

Эти виды встречаются в основном в Мировом океане, участвуя в процессах создания первичной продукции. Известно, что данная группа водорослей вносит значительный вклад в циклы углерода и серы. Благодаря тому, что клеточные стенки содержат известь, в частности кокколитофориды, они могут создавать пласты мела и использоваться для реконструкции палеоклимата.

**Филогенез.** Примнезиофиты известны из мезозоя (юрского периода). Издавна эти водоросли связывали с золотистыми водорослями (они и вышли из этого отдела). Молекулярно-генетические методы показали различия в сравнении с гетероконтами: наличие гаптонемы, отсутствие жгутиков с трехчастными мастигонемами, отсутствие опоясывающей ламеллы, наличие периферической ЭПС под плазмалеммой и т. д. Считается, что примнезиофиты образуют самостоятельную ветвь, близкую к страменопилам.

### Контрольные вопросы и задания

1. Охарактеризуйте разнообразие водорослей этих отделов и их распространение по водоемам.
2. Каково практическое значение водорослей отдела Dinophyta?
3. Какие особенности строения и эволюционное значение водорослей отдела Prymnesiophyta?
4. Какие особенности строения и эволюционного значения имеют водоросли отдела Cryptophyta?

## ЛЕКЦИЯ 15

### ХАРАКТЕРИСТИКА ОТДЕЛОВ EUGLENOPHYTA И CHLOROPHYTA

#### План лекции

1. Общая характеристика, строение, размножение и значение водорослей отдела *Euglenophyta*.
2. Классификация, строение и размножение водорослей отдела *Chlorophyta*.
3. Филогенез зеленых водорослей.

### 1. Общая характеристика, строение, размножение и значение водорослей отдела Euglenophyta

Эвгленовые водоросли представляют собой группу низших организмов, стоящую на границе растительного и животного мира. Поэтому еще в XIX в. их называли порубежниками. Отдел объединяет свыше 900 видов микроскопических одноклеточных водорослей. Таллом представлен преимущественно монадной, реже ризоподиальной и капсальной, формами. Водоросли могут быть зеленого, редко красного, цвета; иногда бесцветные.

Отдел включает один класс *Euglenophyceae*.

Клетка имеет особый *покров* – пелликулу. Она состоит из расположенных под непрерывной плазмалеммой (цитоплазматической мембраной) опоясывающих клетку по спирали узких полос более плотного протеина, пелликулярные полосы различимы в световой микроскоп, краями они находят друг друга, соединяясь наподобие скелета. У мест перекрытия полос внутри располагаются слизевые тела, которые связаны с механизмом движения. Пелликула обычно штриховатая, штриховка разнообразная (от мелких точек до ребер). Пелликула выполняет защитную и опорную функции. Наклон штрихов отражает направление и степень скрученности клеток. Виды с тонкой и гибкой пелликулой не имеют постоянной формы, т. е. пелликулярные полосы гибки и подвижны одна относительно другой. Этим видам свойственна метаболия, т. е. изменение формы (эвгленоидное движение), пример – род *Euglena*. Уплотнение пелликулярных полос и их взаимное «цементирование» у многих видов ведет к отсутствию метаболии, пример – род *Phacus*.

Некоторые роды эвгленовых водорослей (*Trachellomonas*) имеют домики, в которых клетки расположены свободно. Кроме пелликулы также клетки образуют твердый минеральный домик, состоящий из солей, железа и марганца; домики снабжены отверстием, через которое выступает жгутик, а при делении клетки из домика выпадает одна из дочерних клеток.

Для эвгленовых характерно наличие пигментов *хл a* и *хл b*. В хлоропластах содержатся также  $\beta$ -каротин, антераксантин, неоксантин и другие ксантофиллы. *Хлоропласты* имеют вид дисков, или пластин, окруженных двойной мембраной и мембраной хлоропластной эндоплазматической сети, которая не переходит в ядерную мембрану. Ламеллы двухтрехтилакоидные, опоясывающая ламелла отсутствует. Генофор рассеян по матриксу хлоропласта. Пиреноид в виде почки на ножке выступает за поверхность пластины. Двухтрехтилакоидные ленты пересекают строму пиреноида.

*Запасное вещество* – полисахарид парамилон ( $\beta$ -1,3-глюкан). Он образует как бы экран вокруг пиреноида, но откладывается вне хлоропласта, в цитоплазме. Не окрашивается йодом. В качестве запасного вещества может откладываться хризоламинин. Считают, что парамилон, кроме энергетической функции, имеет определенное отношение к передвижению клетки.

*Стигма* расположена на переднем конце клетки, вне хлоропласта, прилегающая к спинной стороне глотки. Она представляет собой густое скопление оранжево-красных липидных капель; кроме того, обнаружены флавины, липиды, каротиноиды,  $\beta$ -каротин и т. д.; есть пигментные глобулы. Располагается недалеко от базального вздутия жгута, там, где, по-видимому, содержится фоторецептор, ответственный за распознавание клеткой интенсивности и направления света при фототаксисе. Функционирует как абсорбирующая свет ширма, служащая для затенения фоторецептора. На переднем конце клетки находится постоянная полость – глотка (с выводным отверстием наружу). Ее расширенная часть (резервуар), или главная (сборная) вакуоль, переходит в узкий выводной канал – глоточный канал.

Все клетки имеют по два базальных тельца с отходящими от них одним или двумя *жгутиками*. Изначально, вероятно, были двужгутиковые клетки. Один жгутик направлен вперед, другой – вбок или назад; они отходят от находящегося на переднем конце клетки углубления – глотки. Жгутики подобны жгутикам у динофитовых: по всей их длине проходит тяж, а фибриллярные волоски расположены вдоль них в один спиральный ряд.

*Клеточное ядро*, как и у динофитовых водорослей, мезокариотное, имеет хромосомы, сохраняющиеся в интерфазе в конденсированном состоянии. Митоз отклонен от нормы и происходит внутри интактной ядерной оболочки. Одновременно с делением ядра удваиваются жгутики.

*Размножение* происходит путем деления клетки надвое в подвижном, или пальмеллоидном, состоянии. Перед этим клетка обычно становится неподвижной, сбрасывая наружную часть жгутика, и часто выделяет вокруг себя слой слизи. Разделению клетки предшествуют деление ядра, образование нового жгутикового аппарата, деление хлоропластов, пиреноидов, стигмы. Деление подвижных особей происходит всегда продольно, от переднего конца клетки, за исключением *Colacium*, т. к. они прикреплены и деление начинается со свободного заднего конца тела.

Считается, что половой процесс у эвгленовых отсутствует. Цикл развития эвгленовых имеет две основные формы. Большинство представителей обычно вегетируют в двух состояниях: подвижном и временно неподвижном, пальмеллоидном. В последнем случае клетки округляются, теряют жгутики. Покоящиеся стадии представлены округлыми клетками с толстой, иногда слоистой оболочкой, из которой при благоприятных условиях возникает одна вегетативная клетка. У неметаболических видов есть только подвижные стадии.

**Филогенез.** Есть гипотеза о том, что эвгленовые произошли в результате вторичного эндосимбиоза с зеленой водорослью (наличие общих хлорофиллов и двух мембран хлоропластов). По другой гипотезе, исходя из наличия общих признаков с криптофитовыми, динофитовыми и рафидиофитовыми (отсутствие полового процесса, гетеротрофные формы, отложение запасных веществ вне хлоропластов, наличие глотки), эвгленовые относят к *Chromophycota*. Однако, как считают многие альгологи, нельзя их объеди-

нить в какую-либо группу, т. к. эвгленовые значительно отличаются от всех перечисленных отделов.

Хотя они и представлены одноклеточными формами, они высокоорганизованные и сложные организмы (строение митохондрий, жгутикового аппарата, организация хлоропластов, запасные вещества и т. д.).

Предполагают, что гипотетическими предками эвгленовых были сильно метаболические эвгленоподобные гетеротрофы. А далее линия эволюции шла в двух направлениях: в результате вторичных эндосимбиозов появились современные фотоавтотрофные и сапрофитные порядки *Euglenales*; специализация примитивных гетеротрофов привела к возникновению первичных голозойных форм с узкоспециализированным типом питания (порядок *Pernematales*).

**Значение и экология.** Эвгленовые водоросли распространены исключительно в пресных водах (озера, реки, водохранилища, лужи). Они интенсивно развиваются в водоемах замедленного стока и при повышенном содержании органических веществ. Участвуют в самоочищении пресных вод и в доочистке сточных вод различных предприятий (так как для них характерен миксотрофизм). Служат индикаторами загрязнения водоемов. Кроме того, их используют как модели в медицине. Среди эвгленовых встречаются виды, образующие на поверхности воды нейстонные пленки зеленого, желто-зеленого, бурого и красно-кирпичного цвета. Среди эвгленовых есть паразиты, живущие в кишечнике олигохет, нематод, копепод, амфибий, на жабрах рыб.

## 2. Классификация, строение и размножение водорослей отдела Chlorophyta

Объединяет свыше 20000 видов микро- и макроскопических эукариотических водорослей, по окраске напоминающих высшие растения.

Деление данных водорослей на классы – довольно сложная, и не до конца решенная задача. Выделяют 12 классов [21] : *Prasinophyceae*, *Chlorophyceae*, *Ulvophyceae*, *Charophyceae*, *Cladophorophyceae*, *Bryopsidophyceae*, *Dasycladophyceae*, *Trentepoliophyceae*, *Pleurastrorhynchophyceae*, *Klebsormidiophyceae*, *Zygnematophyceae*, *Charophyceae*.

Представители отдела стоят на самых разных ступенях морфологической дифференциации таллома: от монадной до паренхиматозной. Нет только ризоподиального таллома.

Строение клеточных покровов разнообразно. Большинство зеленых водорослей имеют поверх плазмалеммы целлюлозную оболочку. Целлюлоза – основной компонент клеточной оболочки. Но есть роды и виды, которые не содержат ее. Так, в состав клеточной оболочки рода *Chlamydomonas* входит гликопротеин. Протеин в оболочках других зеленых водорослей может составлять 10–69 % ее массы. У представителей прازیнофитовых оболочки

состоят из пектина, галактозы и арабинозы. У видов из порядков *Bryopsidales* в состав клеточных оболочек входят маннаны и ксиланы. У видов родов *Pediastrum* и *Chlorella*, кроме целлюлозного слоя, в клеточной оболочке обнаружен спорополлениновый слой.

Оболочки могут быть инкрустированы солями железа (*Phacotaceae*) или кальция (*Bryopsidales*). У видов рода *Oedogonium* на поверхности оболочки выделяется дополнительный твердый покров, состоящий из кутина: кутикула. Клеточная оболочка обычно цельная; на ее поверхности нередко образуются различные выросты, шипы, щетинки, гранулы, бородавки, выполняющие защитную функцию и облегчающие парение в воде. Оболочки имеют поры.

**Хлоропласты.** Травянисто-зеленая окраска водорослей обусловлена преобладанием в хлоропластах *хл а* и *хл b* над каротиноидами. Хлоропласты окружены оболочкой из двух мембран, хлоропластная эндоплазматическая сеть отсутствует, нет связи хлоропластов с ядерной оболочкой. Тилакоиды находятся в группах по 2–6 или в плотных стопках (гранах), напоминающих грани высших растений. Периферические ламеллы отсутствуют, генофоры рассеянные. Хлоропласты обычно содержат от одного до нескольких десятков погруженных пиреноидов, которые пронизаны тилакоидами. Пиреноид зеленых водорослей является ферментативным центром, продуцирующим энзимы, полимеризирующие молекулы глюкозы в крахмал – основной запасной продукт. Крахмал образует вокруг пиреноида сплошную или состоящую из отдельных зерен обкладку. Поэтому под микроскопом пиреноиды сильно преломляют свет и их легко можно увидеть.

В качестве запасных веществ, кроме крахмала, могут откладываться инулин и близкие полифруктозиды (например, у представителей семейства *Dasycladaceae*). Зеленые водоросли могут накапливать масло, иногда в большом количестве (*Botryococcus braunii*). Солелюбивая водоросль *Dunaliella salina* в больших количествах синтезирует глицерин.

У монадных форм имеется глазок (или *стигма*). Это часть хлоропласта, не связанная со жгутиковым аппаратом. Вместе с фоторецепторами стигма выполняет функцию фототаксиса. У монадных форм также имеются два или четыре жгутика. Они изоморфные (равные) и изоконтные (одинаковой длины), гладкие или покрытые тонкими мастигонемами, у некоторых есть субмикроскопические чешуйки. Чаще всего жгутики прикрепляются апикально к переднему концу клетки.

У водорослей монадной и гемимонадной структуры наблюдаются сократительные вакуоли, число и распределение которых в клетке видоспецифично, у остальных водорослей вакуоли с клеточным соком, ограниченные тонопластом, часто занимают в клетке центральное положение (*Spirogyra*).

Особое строение имеют харовые водоросли – вид кустовидно ветвящихся нитевидных или стеблевидных зеленых членисто-мутовчатых побегов, закрепленных на дне водоемов с помощью ризоидов. На основных побегах располагаются мутовки боковых побегов. Эти вегетативные части услов-

но называют «стебель» (основные ветвящиеся побеги) и «листья» – (мутовки боковых побегов). «Стебель» имеет неограниченный рост, «листья» ограниченный. Рост строго верхушечный. Места расположения мутовок называют узлами, участок между ними – междоузлиями. Каждое междоузлие – это многоядерная гигантская клетка длиной в несколько сантиметров, неспособная к делению. У нителлы она голая, у хары – покрытая специальной корой.

Междоузлие, а иногда и «листья», обрастают слоем специальных клеток, получивших название коры. Из базального узла растут две нити: одна – вверх, другая – вниз. Это коровые нити, которые прилегают к клетке междоузлия и растут вместе с ней, образуя кору. На начальных стадиях дифференциации клетки одноядерные, покрытые целлюлозной оболочкой, в наружных слоях которой откладывается карбонат кальция. Узел состоит из собранных в диск нескольких мелких одноядерных клеток, дифференцирующихся в процессе деления и образующих как боковые ветви «стебля», так и мутовку «листьев».

У всех видов *Chara* на стеблях при основании «листных» мутовок имеется венчик более или менее вытянутых и заостренных длинных или почти шаровидных «прилистников».

*Размножение* зеленых водорослей вегетативное, бесполое, половое. Имеются всевозможные циклы развития (гаплонты, диплонты, изогетероморфная смена поколений). У многих зеленых водорослей наблюдается свойственное высшим растениям правильное чередование поколений (половое и бесполое).

Бесполое (вегетативное) размножение у одноклеточных, лишенных клеточной оболочки, происходит делением клетки надвое (например у *Dunaliella*). Ценобиальные (*Volvox*, *Scenedesmus*, *Hydrodictyon*) образуют дочерние ценобии внутри клеток материнского ценобия. Многие размножаются с помощью акинет (*Pithophora*).

Собственно бесконечное размножение происходит с помощью специализированных клеток – спор. Иногда их образование является единственным способом размножения (*Chlorella*). Споры зеленых водорослей бывают подвижными (зооспоры) и неподвижными (апланоспоры). Наблюдается также образование автоспор, похожих на материнскую клетку, гипноспор (с утолщенными оболочками), гемизооспор, утративших жгутики, но сохранивших сократительную вакуоль и стигму, и гемавтоспор (автоспоры в оболочке по четыре штуки).

Споры бывают разной формы, с клеточной оболочкой или без нее. Зооспоры имеют 2 или 4 жгутика. У эвдогониевых и некоторых бриопсидовых зооспоры (андроспоры) имеют многочисленные жгутики. Споры образуются в спорангиях, которые бывают одноклеточными и чаще всего не отличаются от вегетативных клеток. Но иногда они образуются как выросты соматических клеток и выполняют только одну функцию (образования спор). Количество спор в спорангиях сильно варьируется: от одной (у *Oedogonium*) до нескольких сотен (у *Cladophora*).

Половой процесс представлен различными формами: гологамия (*Dunaliella*), т. е. слияние двух целых подвижных, лишенных клеточных оболочек вегетативных клеток; изогамия (*Chlamydomonas*); гетерогамия (*Eudorina unicocca*); оогамия (*Volvox*); конъюгация (*Conjugatophyceae*), т. е. слияние содержимого двух безжгутиковых вегетативных клеток, у которых образуется специальный конъюгационный канал. Есть формы полового процесса, промежуточные между изо- и гетерогамией (*Draparnaldiella*), гетеро- и оогамией (*Aphanochaete*). Наличие различных форм полового процесса в пределах одного рода, например у *Chlamydomonas* (изо-, гетеро- и оогамия), свидетельствует о том, что эволюция его происходила независимо от морфологической эволюции.

Половые органы одноклеточные и часто морфологически не отличаются от вегетативных клеток. Хотя встречаются виды с отличными гаметами, например *Coleochaete*, у *Draparnaldiella* – многокамерные гаметагии. Среди зеленых водорослей есть гомо- и гетероталлические (т.е. водоросли с выраженным полом или невыраженным) и одно- и двудомные виды. Очень редко наблюдается половой диморфизм (т.е. особи разного пола имеют морфологические отличия).

Многие водоросли из порядка *Chlorococcales* вторично утратили половой процесс. После слияния гамет образуется зигота. Зигота, образующаяся при голо-, изо- и гетерогамии, обычно проходит стадии планозиготы (подвижная и внешне похожая на вегетативную клетку) и гипнозиготы (т. е. неподвижная с толстыми оболочками, например у родов *Chlamydomonas* и *Ulothrix*).

При конъюгации и оогамии образуются неподвижные зиготы, проходящие стадию гипнозиготы (ооспоры, зигоспоры, например у родов *Oedogonium* и *Spirogyra*). Иногда, минуя стадии покоя, зиготы прорастают в новые растения (*Bryopsis*).

Половое размножение у хары происходит с помощью половых клеток, формирующихся в половых органах (мужских, т. е. антеридиях и женских, т. е. оогониях). Они образуются из особых клеток, отчленяемых некоторыми периферическими клетками листовых узлов, и могут возникать либо на одном талломе, если растение относится к однодомным видам, либо на разных талломах, если растение двудомное. После оплодотворения яйцеклетки сперматозоидом образуется зигота (ооспора). После периода покоя она прорастает, делится редукционно (зиготический мейоз), образуя четыре гаплоидные ядра. Перегородка отчленяет часть цитоплазмы с одним ядром – и образовавшаяся клетка дает начало растению, а другая часть с тремя ядрами выполняет питательную функцию. Таким образом, для харовых характерно чередование поколений, где доминирует гаметофит, а спорофит представлен в виде зиготы (ооспоры).

Циклы развития зеленых водорослей очень разнообразны. Наряду с цикломорфозом (жизненный цикл водорослей, у которых отсутствует половой процесс) наблюдается зиготический (*Oedogonium* и *Spirogyra*), спорический (*Ulva*), гаметический (*Codium*) и соматический (*Prasiola*, *Coleochaete*) мейоз. Смена поколений бывает изоморфной (*Ulva*, *Enteromorpha*) или гете-

роморфной (*Bryopsis*, *Monostroma*); с преобладанием гаметофита (*Bryopsis*), гаметоспорофита (*Monostroma*) или спорофита (*Halicystis*). Например, у хламидомонады – смена зигоспорофита и гаметофита, т. е. зигота в процессе созревания увеличивается в размере и может осуществлять фотоассимиляцию.

Циклы развития различных популяций одного вида могут сильно варьироваться и часто зависят от условий произрастания водорослей (*Bryopsis*). Вообще у зеленых водорослей нет единого цикла развития. Считают, что исходным циклом эволюции зеленых водорослей был неизвестный у ныне существующих видов цикл развития с нефиксированным поколением мейоза. В процессе эволюции в различных группах одновременно могли закрепиться зиготическая, спорическая и соматическая редукция. Наибольшее распространение получил спорический мейоз с дифференциацией на изо- и гетероморфные формы развития. Гаметическая редукция, связанная с более совершенной формой полового процесса (гаметогамия), имеет вторичное происхождение, и она не получила широкого распространения. Считают, что вершиной в эволюции циклов развития зеленых водорослей явилось возникновение дибионтов, т. е. организмов двойственной природы (т. е. спорофита с гаметофитом на нем). Пример – *Coleochaete*.

### 3. Филогенез зеленых водорослей

По составу фотосинтетических пигментов зеленые водоросли близки к *Euglenophyta*, *Prochlorophyta* и высшим растениям (*хл а* и *хл b*), хотя различия в строении клеточной оболочки, стигм, митотических ядер, продуктов ассимиляции и др. свидетельствуют о том, что прямых родственных связей с этими отделами нет. Не всегда и не всеми авторами принимается гипотеза о том, что древней формой таллома является монадная. Очень часто монады присутствуют во всех таксонах, в том числе и у зеленых.

Сходство зеленых водорослей и высших растений свидетельствует в пользу родственных связей этих двух групп, происхождения от общего предка. А у зеленых водорослей (у прازیоловых) найдены ископаемые предки, жившие около 600 млн лет назад, а возможно и 1400 млн лет назад. Самыми старыми ископаемыми отпечатками являются отпечатки ульвовых и харовых водорослей, датируемые около 400–500 млн лет назад. Сейчас, по данным сравнения последовательностей 18S рДНК у различных линий эукариот, внутри группы *Chlorophyta* имеются четыре независимые эволюционные линии, на основе которых некоторые авторы выделяют такие классы: *Chlorophyceae*, *Trebouxiophyceae*, *Ulvophyceae*, *Prasinophyceae*. Особое положение занимают харовые водоросли: они имеют большее молекулярно-генетическое сходство с высшими растениями, но рассматриваются как отдельный отдел или класс в группе зеленых водорослей. До сих пор система этих водорослей окончательно не разработана.

### Контрольные вопросы и задания

1. Каково разнообразие водорослей отдела Euglenophyta?
2. Какое практическое значение имеют эвгленовые водоросли?
3. Опишите особенности строения клеток эвгленовых водорослей.
4. Какие экологические группы водорослей можно выделить в отделе Chlorophyta?
5. Какие классы водорослей составляют отдел Chlorophyta?
6. Каково практическое значение зеленых водорослей?

## ЛЕКЦИЯ 16

### РАЗМНОЖЕНИЕ И ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ ВОДОРосЛЕЙ. ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ ВОДОРосЛЕЙ

#### План лекции

1. Виды размножения водорослей: вегетативное, бесполое, половое.
2. Типы полового процесса. Гомоталлизм, гетероталлизм.
3. Особенности жизненных циклов водорослей.
4. Гипотезы происхождения прокариотических и эукариотических водорослей. Основные симбиогенезы.

#### 1. Виды размножения водорослей: вегетативное, бесполое, половое

У водорослей с воспроизведением часто, помимо увеличения числа особей, связаны еще ряд функций: это механизмы, связанные с расселением, выживанием в неблагоприятных условиях, а также способствующие повышению приспособленности видов за счет генетической рекомбинации. Основные способы размножения водорослей – *бесполое* (вегетативное и собственно бесполое с помощью спор) и *половое*.

*Вегетативное* размножение – это размножение отдельными частями таллома или делением клетки на две новые (у одноклеточных водорослей). Если при таком делении клетки остаются связанными при помощи слизи, то образуются колонии. Бывает вегетативное размножение с помощью специализированных структур, например клубеньками у харовых водорослей. Клубеньки способны перезимовывать и весной прорастают в нить, называемую протонемой, на которой развивается взрослая особь хары. Ценобиальные и колониальные виды, например *Volvox*, *Hydrodictyon*, *Pediastrum*, формируют автоколонии. Некоторые клетки способны делиться внутри в колонии, как у *Volvox*, или в отдельных клетках колонии, как у *Pediastrum*, образуя дочерние колонии, отличающиеся от родитель-

ских только размером, но не числом клеток. Затем, после выхода через разрыв материнской особи, эти колонии дорастают до нужного размера.

Вегетативное размножение фрагментацией таллома известно во всех отделах водорослей. Некоторые синезеленые водоросли образуют гормогонии, представляющие собой короткие нити из недифференцированных клеток, возникающие в итоге распада трихома. Гормогонии покидают родительский трихом и формируют новую особь.

Собственно бесполое размножение осуществляется с помощью зооспор или неподвижных спор, возникающих внутри вегетативных клеток, или особых органов (*спорангиев* или *зооспорангиев*) путем деления их содержимого. Вскоре после выхода в воду через отверстия в стенке зооспорангия зооспоры сбрасывают жгутики, покрываются клеточной оболочкой и могут находиться в состоянии покоя, как и споры. После длительного или короткого периода покоя из них развивается зрелая водоросль.

Собственно бесполое размножение подразумевает механизм образования специализированных одноклеточных спор.

Споры – это гаплоидные клетки (хотя иногда встречаются и диплоидные). Они отличаются от гамет тем, что развиваются без сингамии, т. е. не сливаются с образованием зиготы. *Зооспоры* – подвижные жгутиковые споры. *Апланоспоры* – неподвижные споры, одевающиеся оболочкой внутри материнской клетки. Иногда апланоспоры сразу приобретают форму, подобную форме материнской клетки. Такие споры называются *автоспорами*. *Экзоспоры* возникают как вырост протопласта на вершине клетки (у синезеленых водорослей порядка хамецифоновых); по мере роста в длину появляются перетяжки, отчленяющие шаровидные споры. *Моноспора* образуется у эукариотических красных водорослей, когда все содержимое клетки высвобождается из оболочки и формируется одна неподвижная спора. *Тетраспоры* – это чаще всего четыре гаплоидные споры, связанные с половым процессом и образующиеся в тетраспорангиях бурых и красных водорослей. *Ауксоспора*, т. е. «растущая спора», встречается у диатомей и является спорой, которая при своем образовании сильно разрастается, а затем прорастает в клетку. Она резко отличается по размерам от исходной. Диплоидное ядро материнской клетки делится мейозом с образованием четырех ядер, два разрушаются, а два сливаются в одно диплоидное ядро, не покидая материнскую клетку. Затем из этой клетки формируется ауксоспора. Это нетипичный половой процесс, т. к. сливаются ядра одной материнской клетки. Считают, что ауксоспорообразование – процесс, приводящий к «омоложению» особей диатомей.

Споры обеспечивают выживание вида в неблагоприятных условиях. Кроме того, есть так называемые споры с модифицированными клеточными стенками и пониженной метаболической активностью. *Акинеты* – одиночные клетки, предназначенные для приспособления к неблагоприятным условиям. Они есть у представителей синезеленых водорослей. Формируются из вегетативных клеток, имеют утолщенные стенки и заполнены цианофицино-

вым крахмалом и цианофициновыми гранулами. *Цисты* образуются следующим образом: содержимое клетки водоросли округляется, и вокруг него вырабатывается твердая оболочка, содержащая кремнезем. При прорастании цисты образуется чаще всего одна особь. Цисты известны у золотистых, желто-зеленых, диатомовых и динофитовых водорослей. *Статоспоры* – покоящиеся окремненные цисты у золотистых водорослей. В процессе их формирования протопласт родительской клетки мигрирует в эту цисту, которая затем отделяется пробкой. *Гипноспоры* – это споры, формирующиеся по одной в клетке с особо утолщенными оболочками, но в отличие от акинет оболочка материнской клетки не участвует в образовании их оболочки. Зиготы тоже бывают покоящимися. В этом случае они называются гипнозиготами или зиготоспорами. *Гипнозиготы* образуются за счет того, что зигота вырабатывает толстую оболочку и впадает в период покоя, длящийся несколько месяцев.

## 2. Типы полового процесса. Гомоталлизм, гетероталлизм

При **половом** размножении образуются половые клетки (*гаметы*); после их слияния, формируется *зигота*, которая обычно после периода покоя, длящегося в зависимости от вида водорослей от нескольких недель до нескольких лет, начинает расти и дает в конечном итоге взрослую особь. Гаметы сильно варьируются по размерам, форме и подвижности. У некоторых водорослей мужская и женская гаметы структурно сходны, а у других четко различаются, т. е. представляют собой сперматозоиды и яйцеклетки. Половое воспроизведение включает два функциональных противоположных процесса:

– сингамия, т. е. двустадийный процесс (плазмогамия – цитоплазматическое слияние гамет);

– кариогамия – восстановление  $2n$  хромосом.

Сингамия бывает изогамной (если гаметы морфологически одинаковы), гетерогамной (если мужские гаметы меньше и подвижнее, чем женские) и оогамной (если женская гамета лишена жгутиков). Четвертый тип сингамии – *автогамия*, т. е. слияние двух гаметических ядер внутри одной особи. У некоторых зеленых водорослей половой процесс осуществляется в форме *конъюгации*. У одноклеточных жгутиковых водорослей (например некоторых вольвоксовых) половой процесс сводится к слиянию двух особей. Это *гологамия*. При гетеро- и оогамии мужские и женские гаметы могут развиваться на одной особи или колонии (обоеполые, или однодомные виды) или на разных (раздельнополые, или двудомные виды). Среди водорослей, для которых характерна изогамия, есть *гомоталлические* виды (у них сливаются гаметы из одного таллома или колонии) и *гетероталлические* (возможно слияние только гамет, произведенных разными особями), которые обозначаются знаками «-» и «+» ввиду отсутствия морфологических различий.

### 3. Особенности жизненных циклов водорослей

Мейоз у водорослей может происходить:

- при прорастании зиготы, являющейся единственной диплоидной стадией, в гаплоидное растение, на котором образуются гаметы (*зиготический мейоз*);
- при образовании спор, прорастающих затем в гаплоидное растение, которое, в свою очередь, образует гаметы путем митоза (*спорический мейоз*);
- при образовании гамет, которые являются единственной гаплоидной стадией (*гаметический мейоз*);
- при делении вегетативных клеток, за которыми не следует немедленного образования спор или гамет. В результате одна часть таллома является гаплоидной, а другая – диплоидной (*соматический мейоз*).

У одних водорослей одна и та же особь дает гаметы или споры в зависимости от возраста и условий окружающей среды. У других функции полового и бесполого размножения выполняют разные особи. В таком случае те растения, на которых развиваются органы бесполого размножения, называются *спорифитами*, а те, на которых развиваются половые органы – *гаметофитами*. Эти два поколения в цикле развития организма могут сильно отличаться по структуре или, наоборот, быть внешне очень похожими друг на друга. Половое размножение, несомненно, привело к увеличению разнообразия организмов и в целом ускорило процесс эволюции.

Цитологическую и морфологическую последовательность событий, происходящих при половом воспроизведении, обычно называют *жизненным циклом*. Многие жизненные циклы включают как бесполое, так и половое размножение, хотя строгое чередование поколений у водорослей происходит не всегда. Часто деление клетки надвое является единственным механизмом бесполого размножения. Полные жизненные циклы многих водорослей воспроизведены в культуре, но только для некоторых из них получены цитологические данные, включая уровень пloidности и место мейоза.

Жизненные циклы водорослей классифицируются в соответствии с местом мейоза, о чем говорилось выше, т. е. подразделяются на *зиготический, спорический, гаметический и соматический*.

*Зиготический жизненный цикл* обычно считают примитивным, т. к. он чаще всего встречается у одноклеточных таксонов и их колониальных или пальмеллоидных сородичей. При половом размножении сливаются протопласты с образованием зиготы. Диплоидная стадия (спорофит) у всех организмов бывает только в виде зиготы. Далее, после периода покоя, она обычно делится мейотически, давая начало новым вегетативным клеткам (гаметофит).

*Спорический жизненный цикл* включает обычно диплоидную фазу (спорофит), на которой путем мейоза образуются споры, прорастающие, как правило, в гаплоидную фазу (гаметофит). В нем, в свою очередь, путем митоза образуются гаметы. У подавляющего большинства водорослей гамето-

фиты и спорофиты представляют собой самостоятельные растения. В жизненном цикле гаметофит и спорофит периодически сменяют друг друга, хотя длительность этих фаз может быть различной. Периодическое их повторение друг за другом называют *чередованием поколений*. Если гаметофит и спорофит морфологически одинаковы, то это *изоморфная* смена развития (чередование поколений), если они морфологически различаются – *гетероморфная*. Возможно, лучше избегать употребления термина «чередование поколений» при обсуждении жизненных циклов водорослей, поскольку строгое чередование происходит далеко не всегда.

*Гаметический жизненный цикл*, который присущ также животным и оомицетам, встречается у водорослей нечасто и, по-видимому, возник в разных группах независимо от него. Например, у ночесветки при гаметогенезе ядро ( $2n$ ) делится мейотически, а затем – митотически (с образованием большого числа изогамет). Затем пары гамет сливаются, зигота после периода покоя прорастает в вегетативную особь. У диатомовых водорослей половое размножение гетерогаметное; у большинства диатомей, кроме генетической рекомбинации, при половом размножении происходит восстановление максимального размера клеток. Перистые диатомеи – изогамны, центрические – оогамны.

*Соматический жизненный цикл* с мейозом, происходящим в вегетативной клетке и непосредственно не ведущим к образованию спор или гамет, по-видимому, встречается в нескольких группах водорослей, но достоверно установлен только у прازیолы *Prasiolales (Chlorophyta)* и некоторых багрянок *Batrachospermales (Rhodophyta)*. У прازیолы клетки в верхней части пластины могут делиться мейотически, а затем митотически, давая мозаичные участки парных мужских и женских гаметангиальных зон. Это считалось свидетельством генотипического определения пола при мейозе. Однако у некоторых видов любая клетка, возникающая при мейозе, способна дать как мужские, так и женские гаметангии. Высвобождение гамет происходит разрушением гаметангиальных стенок. Сингамия оогамная: двужгутиковый сперматозоид оплодотворяет яйцеклетку. Один жгутик утрачивается, а другой сохраняется и перемещает зиготу перед ее оседанием и прорастанием в новый таллом.

В первую очередь, возможно, возник зиготический мейоз, давший начало двум другим его типам: гаметическому и спорическому. Гаметический привел к диплоидным организмам, а спорический – к чередованию поколений. Дальнейшая эволюция чередования поколений дала его изоморфный и гетероморфный типы. В последнем случае была возможность усовершенствования либо гаметофитного, либо спорофитного поколения. Мы с вами более подробно изучим все типы полового размножения и жизненные циклы у отдельных представителей отделов. А вот то, как возникли уникальные организмы – водоросли, рассмотрим сейчас.

#### 4. Гипотезы происхождения прокариотических и эукариотических водорослей. Основные симбиогенезы

Процесс развития этой группы охватывает большую часть известного периода существования жизни на Земле: с появления первых прокариот до нашего времени. Он связан с рядом главных событий ботанической эволюции: появлением фотоавтотрофных прокариот, эукариот, митоза, сингамии и мейоза, чередованием поколений, а также с адаптацией к наземной жизни.

Возраст прокариот приближается к возрасту древнейших известных нам горных пород, т. е. примерно 3,8 млрд лет. Первые автотрофные организмы, цианопрокариоты, появились примерно в середине архея (3,8–2,6 млрд лет назад), т. е. в раннем докембрии. В позднем докембрии, протерозое (2,6–0,58 млрд лет назад), они были распространены повсеместно; причем в ископаемых остатках этого периода, часто называемого «веком цианобактерий», известны представители большинства их современных порядков.

Клетки с оформленным ядром (эукариоты), возможно, появились около 1,4 млрд лет назад, мейоз и эукариотное разделение полов – по крайней мере 800 млн лет назад, но не исключено, что и на 530 млн лет раньше. Чередование поколений, получившее свое начало у водорослей, оказалось одним из приспособлений, существенных для жизни на суше и в конечном итоге сыгравшем важную роль в эволюции наземных растений (эмбриофитов). Широко распространено мнение о том, что предками последних были зеленые водоросли [8].

Предполагается, что возраст нашей планеты – 4–6 млрд лет; на протяжении примерно половины периода ее существования в атмосфере отсутствовал молекулярный кислород. Прокариоты развивались в течение биогенного периода 4,5–3,5 млрд лет назад, когда атмосфера содержала  $H_2$ ,  $CO_2$ ,  $H_2$ ,  $SO_2$ ,  $HCl$  и была практически лишена свободного кислорода. Первые прокариоты являлись предположительно водными анаэробами. Их ископаемые остатки встречаются в различных сланцах и строматолитах. Строматолиты – это плоские, выпуклые, колончатые или куполообразные осадочные структуры с внутренней слоистостью, возникшие в результате послойного захватывания, связывания и/или осаждения материала микробными сообществами (в основном цианобактерий), называемыми водорослевыми пленками. Строматолиты были наиболее широко распространены и обильны в позднем архее и в протерозое, когда на протяжении примерно 2,5 млрд лет прокариоты были доминирующей формой жизни на Земле (век прокариот). Предполагают, что цианобактерии возникли от эубактерий, одной из трех древних эволюционных линий прокариот (архебактерии, эукариоты и эубактерии), отделившихся, в свою очередь, от единого предка.

Л. Маргелис, основательница теории симбиогенеза, указывала, что предками цианопрокариот могли быть анаэробные фотосинтезирующие бактерии, представленные ныне живущими группами: зелеными и пурпурными серными и пурпурными несерными бактериями. Эти прокариоты – автотрофы с механизмом хемосинтеза, то есть кислорода они не образуют.

В период 3,5–2,0 млрд лет назад происходило широкомасштабное отложение полосчатых железистых формаций. Они состоят из мощных последовательностей сланцев, слои которых поочередно то богаты, то бедны железом; причем в первом случае оно находится в окисленном, трехвалентном, состоянии. При окислении и осаждении двухвалентного железа, растворенного в морской воде, должен был участвовать высвобожденный при фотосинтезе кислород. Следовательно, происхождение кислородного фотосинтеза или предшествовало, или совпадало во времени с появлением первых полосчатых железистых формаций. Это было 3,5 млрд лет назад. И единственными организмами, которые могли воспроизводить кислород, были цианобактерии. Когда его содержание в атмосфере достигло примерно 1% от современного уровня, у верхних ее границ сформировался слой, богатый озоном. Это событие предопределило появление эукариот. Предполагается, что кислород накапливался в атмосфере относительно быстро, если исходить из геологических масштабов времени.

Наибольший эволюционный скачок среди живых организмов – это *переход от прокариот*, у которых отсутствуют окруженные мембранами органеллы, нет жгутиков, организованных по схеме «9+2» и оформленного ядра, к эукариотам, обладающим всеми этими признаками (кроме багрянок, лишенных «9+2»-структур). Однако вплоть до 1960-х годов фундаментальные различия между прокариотами и эукариотами четко не осознавались. Скачок оказался не только морфологическим, но и биохимическим, и кандидатов на роль промежуточных форм нет, кроме, возможно, представителей *Prochlorophyta*.

За последние 20 лет был достигнут большой прогресс в поисках ответа на вопрос о том, когда и как появились эукариоты. Предполагают, что это произошло примерно 2 млрд лет назад, т. е. когда земная атмосфера содержала достаточно свободного кислорода.

Имеются две научные школы, резко различающиеся по взглядам на детали этого процесса. Одна предполагает экзогенное происхождение окруженных мембранами органелл через серию эндосимбиозов (К.С. Мережковский и Л. Маргелис), например митохондрий – от бактерий, хлоропластов – от синезеленых водорослей, жгутиков – от спирохет. Эта теория очень привлекательна тем, что хорошо известны симбиозы одних ныне живущих водорослей с другими и водорослей с животными.

Теоретики другой школы предполагают постепенную эволюцию окруженных мембранами органелл от неограниченных мембранами систем прокариотного предка в ходе аутогенного процесса (Кавалье-Смит). Т. Кавалье-Смит считает, что это наиболее правдоподобная альтернатива эндосимбиозу. Важнейшим этапом, согласно ему, была эволюция эндоцитоза (фагоцитоза и пиноцитоза), обеспечившего разделение клетки внутренними мембранами. Возможно, эндосимбиоз был бы одним из неминуемых следствий фагоцитоза, но не причиной эукариотного состояния. Способность к фагоцитозу дала предку эукариотных водорослей селективное преимущество перед цианобактериями, от которых он возник, позволив фото-

синтезировать на свету и фагоцитировать в темноте. Аутогенная теория предлагает механизмы эволюции ядра, митоза, мейоза, веретена, митохондрий и микротрубочек без привлечения эндосимбиоза.

Считается, что эволюция водорослей шла путем повторного симбиоза. А все современное разнообразие водорослей достигнуто за счет основных первичных и вторичных симбиозов пластид и ядра.

Конечно, до сих пор остаются неоткрытыми многие механизмы, приведшие в процессе эволюции к той или другой группе водорослей. Возможно, Вы станете их первооткрывателями.

### Контрольные вопросы и задания

1. Какие типы размножения водорослей вам известны?
2. В чем состоят отличия полового и бесполого размножения?
3. Какие типы жизненных циклов водорослей вы знаете?
4. Какие основные гипотезы происхождения прокариот и эукариот Вы знаете?
5. О чем говорит гипотеза симбиогенеза?
6. Какой вклад внесли русские ученые в теорию симбиогенеза?
7. О чем говорит аутогенная теория Кавалье-Смит?
8. Как проходила эволюция мейоза у водорослей?

## ЛЕКЦИЯ 17

### ЭКОЛОГИЯ, РАСПРОСТРАНЕНИЕ, РОЛЬ ВОДОРΟΣЛЕЙ В ПРИРОДЕ. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППЫ ВОДОРΟΣЛЕЙ

#### План лекции

1. Абиотические, биотические и антропогенные факторы, влияющие на распространение водорослей.
2. Экологические группы водорослей по отношению к различным факторам среды обитания.
3. Роль водорослей в природе.

#### **1. Абиотические, биотические и антропогенные факторы, влияющие на распространение водорослей**

Водоросли – настолько уникальная группа растений, что они освоили практически все местообитания, где только может идти фотосинтез: от полярных районов до жарких пустынь, от вершин гор до подземных пещер. Они вступают в различные симбиотические ассоциации с другими организмами. Ведущими факторами среды, влияющими на их рост и развитие, яв-

ляются: свет, температура, наличие капельно-жидкой среды, источники углеводов, минеральные и органические вещества.

Наиболее часто в водных экосистемах лимитирующими факторами являются наличие биологических веществ и температура. Кроме этих двух факторов к лимитирующим относят прозрачность, наличие течения, концентрацию  $O_2$  и  $CO_2$ . В наземных местообитаниях среди дополнительных лимитирующих факторов, влияющих на рост и развитие водорослей, выделяют влажность, свет, а также вид субстрата и его строение. В последнее время человек очень сильно влияет на развитие водорослей; поэтому кроме биотических и абиотических факторов выделяют антропогенный (промышленные выбросы, сброс в водоемы токсических и бытовых веществ, вырубки, строительство ГЭС и водохранилищ и др.).

## 2. Экологические группы водорослей по отношению к различным факторам среды обитания

В зависимости от занимаемых биотоков водорослевые сообщества подразделяются на:

- водоросли водных местообитаний;
- водоросли вневодных местообитаний.

Среди водорослей первой группы выделяют следующие экологические группы:

- 1) планктонные водоросли;
- 2) нейстонные водоросли;
- 3) бентосные водоросли (фитоперифитон);
- 4) водоросли экстремальных температур.

**Планктон** – совокупность особей, взвешенных в водной толще. Выделяют зоо-, бактерио- и фитопланктон. Совокупность свободно плавающих в толще воды мелких водорослей называют фитопланктоном, а каждый отдельный организм из состава фитопланктона – фитопланктером. Макро- и микроскопические водоросли, растущие хотя бы в начале жизни на дне водоема или на погруженных в воду предметах (камнях, других растениях или животных), называются фитобентосом (фитоперифитоном).

**Фитопланктон** – наиболее распространенная и хорошо изученная из всех экологических групп водорослей. Он встречается практически во всех водоемах, где плавает свободно и в значительной степени пассивно. Фитопланктонные водоросли преимущественно одноклеточные, хотя среди них много колониальных и нитчатых форм, особенно в пресных водах. Размеры составляют от менее 5 мкм у мелких жгутиковых и коккоидных видов до 500 мкм у колониальных, например *Volvox*.

Чтобы выжить, фитопланктонная популяция должна удерживаться в той части водной толщи, где освещенность обеспечивает уровень фотосинтеза, достаточный для роста и размножения. Плотность всех водорослей, за ис-

ключением синезеленых, образующих газовой вакуоли, больше, чем у воды, т. е. они неизбежно будут погружаться в глубину. Для подвижных клеток это не проблема, поскольку они могут активно плыть на свет, но многие другие организмы, например диатомовые или коккоидные формы из разных отделов, к этому не способны. Поэтому диатомеи накапливают липиды, у которых, плотность меньше, чем у воды ( $0,86 \text{ г/см}^3$ ), что снижает общую плотность клетки.

**Нейстонные водоросли** представляют собой очень своеобразное водорослевое сообщество, т. е. это организмы, которые существуют на границе раздела фаз вода – воздух: над пленкой воды – эпинеuston; под пленкой воды – гипонейстон. Обитают в лужах, прудах, заливах, морях и т. д. Иногда они развиваются в таком количестве, что покрывают воду сплошной пленкой. В этой группе встречаются и золотистые, зеленые, эвгленовые, желтозеленые, диатомовые водоросли. Чтобы удержаться в этой зоне, многие виды имеют специальные парашютики из слизи, которые и удерживают водоросли.

К **бентосным (донным) водорослям** относится совокупность организмов, приспособленных к существованию в прикрепленном или неприкрепленном состоянии на дне водоемов и на разнообразных предметах, живых и мертвых организмах, находящихся в воде. Для роста этих водорослей очень важны свет, температура, биогены и другие вещества, но главное – это темп поступления этих веществ в слоевище. Поэтому места с интенсивным движением воды часто отличаются пышным развитием бентосных форм (т. к. вода доставляет биогенные пигменты, смывает частицы грунта со слоевища). Выделяют бентосные реофильные водоросли, т. е. те, которые предпочитают места с постоянным течением. В озерах и морях, где нет сильных течений, важную роль играет волновое движение.

В полярных морях на развитие этих водорослей сильное влияние оказывает лед. Из-за движения льда водоросли могут быть просто стерты, поэтому их легче найти у берега, среди валунов и выступов скал. Температура оказывает очень сильное влияние на бентосные водоросли, она часто определяет географическую зональность их распространения. Некоторые таксономические группы водорослей особенно широко представлены в определенных географических областях. Ламинариевые (бурые) водоросли встречаются в основном в Северной Пацифике (северная часть Тихого океана), фукусовые – в Австралии. Диктиотовые и сифональные зеленые водоросли обычно растут в тропических зонах, там же особо много известковых форм. Очень часто считают, что в тропиках отсутствуют водоросли с крупными талломами из-за того, что их съедают рыбы-фитофаги. С продвижением в более высокие широты исчезают рыбы-фитофаги, а водоросли имеют крупные талломы (морская капуста). В зависимости от места произрастания среди бентосных водорослей различают следующие **экологические группы**.

**Эпилиты** – водоросли, растущие на поверхности твердого грунта (скалы, камни) и образующие корковидные покрытия или плоские подушечки. Они часто обладают особыми органами прикрепления – ризоидами.

*Эпипелиты* – водоросли, населяющие поверхность рыхлых грунтов (песок, ил), они часто не прикреплены, связывают и укрепляют субстрат. Это могут быть свободноползующие диатомовые золотистые, криптофитовые и т. д. Лишь харовые имеют хорошо развитые ризоиды и развиваются на илистом дне.

*Эндолиты* – сверлящие водоросли, внедряющиеся в известковый субстрат (скалы, раковины моллюсков и т.д.)

*Эндифиты* – водоросли, поселяющиеся в слоевищах других растений; но отличаются от паразитов нормальными хлоропластами, живут в ряске, в листьях сфагнома;

*Эпифиты* – водоросли, живущие на поверхности других растений.

*Паразиты* – водоросли, живущие в слоевищах других растений и не имеющие хлоропластов.

*Перифитон* – водоросли, которые живут на предметах, большей частью движущихся или обтекаемых водой. Могут поселиться на любых субстратах, мертвых и живых, например на планктонных организмах.

И четвертая группа – **водоросли экстремальных температур**. Они вегетируют при  $t = 35\text{--}53^\circ\text{C}$  (а порой от  $84^\circ\text{C}$  и выше); нередко при этом бывает повышенное содержание минеральных солей или органических веществ. Очень часто в данных условиях развиваются синезеленые, редко – диатомовые и зеленые.

**Водоросли снега и льда.** Снежные (криофильные) водоросли встречаются повсюду, где имеется постоянный или почти постоянный снежный покров. Среди них преобладают зеленые, синезеленые и диатомовые. Но чаще всего это хламидомонады. Считают, что истинно снежные водоросли оптимально растут при температуре ниже  $10^\circ\text{C}$ , в более теплых условиях существуют в пальмеллоидном состоянии; подвижные стадии *Chroomonas pichinchaе* – при температуре  $1\text{--}5^\circ\text{C}$ . Зиготы могут прорасти в снегу (или под снегом). Но все-таки экстремальные условия сказываются, и чаще всего вегетативная фаза снежных водорослей длится примерно неделю. Развиваясь в массовом количестве, водоросли могут вызывать «цветение». Например, *Chlamydomonas nivalis* вызывает красное «цветение» на открытых пространствах в горах выше лесного пояса. Считают, что окраску обуславливает избыточный синтез каротиноидов (следствие азотного голодания). Может быть зеленое «цветение», которое обнаруживается под покровом снега в лесу. Оранжевое «цветение» характерно для снега верхнего слоя близ деревьев.

**Водоросли льда** растут часто на нижней стороне льда в рыхлом слое и в канальцах с морской или талой водой (между кристаллами льда на поверхности). Наиболее часто встречаются диатомовые, динофлагелляты, криптофиты и зеленые жгутиковые. Водоросли адаптированы к низким температурам (около  $0^\circ\text{C}$ ) и низкой освещенности (50–100 лк). Считают, что у водорослей льда возможна факультативная гетеротрофность.

**Водоросли соленых водоемов** называются *галобионтами*, которые растут при повышенной концентрации в воде солей, достигающей 285 г/л в озе-

рах с преобладанием поваренной соли, 347 г/л – в глауберовых озерах. Очень высокую соленость могут переносить лишь немногие виды. В очень соленых озерах преобладают гипергалобы – в основном вольвоксовые. Клетки их лишены клеточной оболочки и окружены лишь плазмалеммой (*Dunaliella*, *Asteromonas* и др.). Клетки водорослей обладают высоким внутриклеточным осмотическим давлением и повышенным содержанием хлористого натрия в протоплазме. Водоросли также накапливают каротиноиды и глицерин. Могут вызывать «цветение» воды (красное или зеленое).

Таким образом, условия среды накладывают своеобразный отпечаток на группы водорослей, адаптированных к ним.

Кроме водной среды водоросли освоили вневодные местообитания. Главное, чтобы было хотя бы периодическое увлажнение. И тогда водоросли можно встретить везде: на коре деревьев, стенах, заборах, почве и т. д. Согласно классификации М.М. Голербаха и Э.А. Штины сообщества, образуемые **водорослями вневодных местообитаний**, подразделяют на аэрофильные, эдафофильные, литофильные.

**Аэрофильные водоросли.** Основной жизненной средой этих водорослей является окружающий их воздух. Типичные местообитания – поверхность различных внепочвенных твердых субстратов ( скалы, камни, кора деревьев и т. д.). В зависимости от степени увлажнения их подразделяют на две группы:

воздушные водоросли, обитающие в условиях только атмосферного увлажнения и испытывающие постоянную смену высыхания и влажности;

водно-воздушные водоросли, подвергающиеся постоянному орошению водой (брызги водопада, прибоя и т. д.).

Условия существования аэрофильных водорослей очень своеобразны и характеризуются частой и резкой сменой двух факторов: влажности и температуры. Водоросли вынуждены часто переходить из состояния избыточного увлажнения (после ливня) в состояние минимальной влажности в засушливые периоды. Водоросли этой группы представлены отделами *Cyanophyta*, *Chlorophyta*, очень немного *Bacillariophyta*. На коре деревьев в основном встречаются зеленые *Pleurococcus vulgaris*, *Trentepolia piceana*, есть *Chlorella*, *Chlorococcum*, *Trebouxia* и другие. Зато на скалах в основном преобладают диатомовые и синезеленые водоросли. На скалах водоросли образуют «горный загар». Например, у нас в заповеднике «Столбы» на скалах очень часто развиваются виды р. *Gloeocapsa*, образуя черные по цвету скалы.

**Эдафофильные водоросли** (почвенные). Основной жизненной средой этих водорослей является почва. Типичные местообитания – поверхность и толща почв. Находят водорослей даже там, куда не проникает свет глубже двух метров, в целинных и пахотных почвах (до 2,7 м глубины). Предполагают, что на таких глубинах водоросли переходят к гетеротрофному типу питания. В связи с таким местонахождением почвенные водоросли должны иметь способность к перенесению неустойчивой влажности, резких колеба-

ний температур и сильной инсоляции (интенсивности света). У них выработалась морфологическая и физиологическая адаптация:

- мелкие размеры по сравнению с водными водорослями;
- обильное образование слизи (слизистых колоний, чехлов и оберток);
- «эфемерность» вегетации т. е. способность быстро переходить из состояния покоя к вегетации, и наоборот;
- способность переносить колебания температуры почвы (от  $-200^{\circ}\text{C}$  до  $+84^{\circ}\text{C}$  и выше).

Например, почвенные водоросли являются важной частью растительности Антарктиды, т. к. они окрашены в черный цвет, а потому температура их тела выше температуры окружающей среды. Почвенные водоросли принадлежат к синезеленым, зеленым, есть представители желтозеленых и диатомовых. Среди эдафофильных водорослей, в зависимости от местонахождения, выделяют три группы сообществ:

- наземные, развивающиеся на поверхности почвы;
- водно-наземные, развивающиеся на поверхности почвы, постоянно пропитанной водой (например, пещерные);
- почвенные, населяющие толщу почвы.

**Литофильные водоросли.** Основной жизненной средой этих водорослей служит окружающий их непрозрачный плотный известковый субстрат. В зависимости от физиологических особенностей этой группы различают два сообщества:

- сверлящие водоросли, активно внедряющиеся в каменистый субстрат и заселяющие мелкие ходы и поры, проделанные ими в каменистой породе;
- туфообразующие водоросли, откладывающие вокруг своего тела известь и обитающие в периферических слоях отлагаемой ими среды в пределах, доступных для диффузии света и воды. По мере нарастания отложения эти ценозы отмирают.

**Симбиотические водоросли** очень часто вступают в симбиоз с другими организмами. Кроме «взаимовыгодных» или паразитических качеств они создают новые организмы. Выделяют ассоциации водорослей:

с беспозвоночными, например с моллюсками, с плоскими червями (*Convoluta*). Часто в них вступают зеленые водоросли – «зоохлореллы», динофиты – «зооксантеллы»;

с простейшими и кишечнополостными, например симбиозы кораллов, фораминифер;

с грибами, в итоге чего создаются новые организмы – всем известные лишайники (водоросли родов *Trebouxia* и *Pseudotrebouxia*);

со мхами и сосудистыми высшими растениями. Пример – ассоциации водорослей с антоцеротовыми и печеночными мхами, водным папоротником *Azolla*, саговниками (внутри специализированных коралловидных корневых клубеньков) и у семенного растения *Gunnera* (в основании листьев нити проникают в межклетники).

### 3. Роль водорослей в природе

**Значение водорослей.** Водоросли находят все более широкое применение в различных отраслях хозяйства: как пищевые продукты, как кормовые концентраты, для получения химических соединений, в том числе биологически активных веществ и медицинских препаратов.

Они могут использоваться в качестве индикаторов состояния водоема, являются биоиндикаторами, а также начальным звеном в трофической цепи экосистемы водоема.

Водоросли можно считать первичным источником пищи для всех водных животных. Благодаря присутствию хлорофилла они синтезируют из неорганических веществ органические. Водоросли служат кормом для водоплавающих птиц. Муку из водорослей используют на корм сельскохозяйственным животным.

Хозяйственное значение водорослей заключается в их непосредственном использовании в качестве пищевых продуктов или сырья для получения различных веществ, ценных для человека. Из многочисленных видов водорослей съедобными в настоящее время считаются восемьдесят. Порфира считается деликатесом во многих приморских странах. В Японии насчитывается более 300 наименований блюд из морской капусты. По статистическим данным, только сырых водорослей японцы съедают в год лишь в 35 раз меньше по весу, чем риса, который, как известно, в этой стране считается «блюдом номер один».

Бурые и красные водоросли – источник получения агар-агара, желеобразного вещества, употребляемого в кондитерской, бумажной, фармацевтической промышленности и в микробиологии.

Водоросли – ценное удобрение, и морские макрофиты с давних времен используются для подкормки растений. Водорослевые удобрения получили широкое распространение в Ирландии, Шотландии, Норвегии, Франции.

Почвенные водоросли могут во многом определять плодородие участка, а развитие на голых камнях лишайников считается первой стадией почвообразовательного процесса.

Зола водорослей – сырье для получения брома и йода. Со времени открытия йода (середина XIX века) Норвегия и Шотландия извлекали его почти исключительно из донных растений. Во время первой мировой войны, когда потребность в препаратах йода резко возросла, японские заводы, перерабатывавшие миллионы тонн сырых водорослей, получили около 600 т йода.

Диатомит применяется в составе абразивных порошков и фильтров, а также служит теплоизоляционным материалом, заменяющим асбест.

**Отрицательное воздействие водорослей.** Для человека водоросли могут быть очень полезными и очень вредными, вызывать ряд болезней, т. к. могут создавать серьезные проблемы, связанные с отравлением водоемов, нарушением работы гидротехнических сооружений, обрастаниями на судах

и т. д. Они загрязняют источники воды, часто придавая им неприятный вкус и запах.

Некоторые водоросли, особенно в периоды своего «цветения», портят места, отведенные для купания. Многие морские макрофиты во время штормов отрываются от субстрата и выбрасываются волнами и ветром на пляж, буквально заваливая его своей гниющей массой. В их плотных скоплениях могут запутываться мальки рыб. Несколько видов водорослей, попадая в организм животных, вызывают отравления, иногда смертельные. Другие оказываются сущим бедствием в теплицах или повреждают листья растений.

Несомненно, для человека важно здоровье. И среди водорослей встречаются возбудители болезней, о которых человек должен знать. Чаще всего это водоросли бесхлорофилльные, например водоросль *Prototheca*. Они вызывают прототекоз, который проявляется в поражении кожи, подкожных инфильтратах; иногда поражаются суставы. Встречается у собак, у крупного рогатого скота. Борьба с прототекозом сложная, т. к. водоросль устойчива к антибиотикам. Но все же она излечима (амфотерицин В + тетрациклин).

Возможны силикозы из-за вдыхания диатомовой земли. Кроме непосредственного влияния самой водоросли действуют и ее токсины. Попадая в организм, они вызывают отравление и даже смерть. Мы уже отмечали токсичность синезеленых водорослей, особенно вредное «цветение» воды. Очень опасно для животных и человека «цветение» воды с участием *Anabaena flos-aquae*, дающее тяжелые последствия (токсины могут вызывать некрозы печени, гастродуоденит, дерматит). Также есть токсичные водоросли среди *Dinophyta*, вызывающие «красные» приливы (гимнодинизм у берегов Флориды).

### Контрольные вопросы и задания

1. Какие факторы обуславливают развитие водорослей в разных водоемах?
2. Какие факторы лимитируют рост и развитие водорослей?
3. Каковы закономерности распространения водорослей по земному шару?
4. Назовите экологические группы водорослей?
5. Что такое «цветение» воды, вызываемое синезелеными водорослями, чем оно опасно?
6. Что такое «красные» приливы и какие водоросли их вызывают?

## БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК К МОДУЛЮ № 3

### Основная литература

1. Ботаника: лаб. практикум / И. Е. Ямских, Е. А. Иванова, И. П. Филиппова [и др.]. – Красноярск : ИПК СФУ, 2009. – 220 с. (Ботаника: УМКД № 1341 / рук. творч. коллектива Н. В. Степанов).
2. Ботаника: орг. – метод. указания / И. Е. Ямских, И. П. Филиппова, Е. А. Иванова [и др.]. – Красноярск : ИПК СФУ, 2009. – 64 с. (Ботаника: УМКД № 1341 / рук. творч. коллектива Н. В. Степанов).
3. Ботаника: метод. указания по самост. работе / И. Е. Ямских, И. П. Филиппова, Е. А. Иванова [и др.]. – Красноярск : ИПК СФУ, 2009. – 80 с. (Ботаника: УМКД № 1341 / рук. творч. коллектива Н. В. Степанов).
4. Белякова, Г. А. Ботаника: в 4 т. Т. 1. Водоросли и грибы / Г. А. Белякова, Ю. Т. Дьяков, К. Л. Тарасов. – М. : Академия, 2006. – 320 с.
5. Белякова, Г. А. Ботаника: в 4 т. Т. 2. Водоросли и грибы / Г. А. Белякова, Ю. Т. Дьяков, К. Л. Тарасов. – М. : Академия, 2006. – 314 с.
6. Дьяков, Ю. Т. Введение в альгологию и микологию: учеб. пособие для вузов / Ю. Т. Дьяков. – М. : Изд-во Моск. ун-та, 2001. – 192 с.

### Дополнительная литература

7. СТО 4.2–07–2008. Система менеджмента качества. Общие требования к построению, изложению и оформлению документов учебной и научной деятельности / разработ. : Т. В. Сильченко, Л. В. Белошапко, В. К. Младенцева, М. И. Губанова. – Введ. 09.12.2008. – Красноярск : ИПК СФУ, 2008. – 47 с.
8. Саут, Р. Основы альгологии / Р. Саут, А. Уиттик. – М.: Мир, 1990. – 595 с.
9. Рейвн, П. Современная ботаника: учеб: в 2 т. / П. Рейвн, Р. Эвэрт, С. Айкхорн. – М. : Мир, 1990. – 692 с.
10. Маргелис, Л. Роль симбиоза в эволюции клетки / Л. Маргелис. – М. : Мир, 1983. – 352 с.
11. Малахов, В. В. Основные этапы эволюции эукариотных организмов / В. В. Малахов // Палеонтолог. журн. – 2003. – № 6. – С. 25–32.
12. Кулаев, И. С. Происхождение эукариотических клеток / И. С. Кулаев // Сорос. образоват. журн. – 1998. – № 5. – С. 17–22.
13. Костяев, В. Я. Синезеленые водоросли и эволюция эукариотических организмов / В. Я. Костяев. – М. : Наука, 2001. – 126 с.
14. Жизнь растений: в 6 т. Т. 2–6 / под ред. А. Л. Тахтаджяна. – М. : Просвещение, 1974–1982.
15. Горбунова, Н. П. Альгология / Н. П. Горбунова. – М. : Высш. шк., 1991. – 256 с.

16. Водоросли: справ. / под ред. С. П. Вассера, Н. В. Кондратьевой, Н. П. Мясук [и др.]. – Киев : Наук. думка, 1989. – 608 с.
17. Антонов, А. С. Геномика и геносистематика / А. С. Антонов // Природа. – 1999. – № 6. – С. 19–26.
18. A tubular mastigoneme-related protein, ocm1, isolated from the flagellum of a chromophyte alga, *Ochromonas danica* / Y. Takahiro, M. Taizo, N. Chikako, [et al.]. // J. Phycology, 2007. – V. 43, № 3. – P. 519–527.
19. Maier, I. Sexual pheromones in algae / I. Maier, D. G. Muller // Biol. Bull. – 1986. – V. 170. – P. 145–175.
20. Hoek, C. van den. Algae an Introduction to Phycology / C. van den Hoek, D. G. Mann, H. M. Jahns. – Cambridge: Cambridge University Press, 1994. – 627 p.
21. Grzebyk, D. The mesozoic radiation of eukaryotic algae: the portable plastid hypothesis. / O. Schofield, C. Vetriani, P. G. Falkowski // J. Phycology. 2003. – V. 39. – P. 259–267.
22. The Evolution of Modern Eukaryotic Phytoplankton. / P. G. Falkowski, M. E. Katz, A. H. Knoll [et al.]. // Science. – 2004. – V. 305. – P. 354–360.
23. Bhattacharya, D. Algal Phylogeny and the Origin of Land Plants / D. Bhattacharya, L. Medlin // Plant Physiol. – 1998. – V. 116. – P. 9–15.

### Электронные и интернет-ресурсы

24. Ботаника. Банк тестовых заданий. Версия 1.0 [Электронный ресурс]: контр.-измер. материалы / И. Е. Ямских, Е. А. Иванова, И. П. Филиппова [и др.]. – Электрон. дан. – Красноярск : ИПК СФУ, 2009. – (Ботаника: УМКД № 1341 / рук. творч. коллектива Н. В. Степанов). – 1 электрон. опт. диск (DVD).
25. Ботаника [Электронный ресурс]: электрон. учеб.–метод. комплекс по дисциплине / Н. В. Степанов, И. Е. Ямских, Е. А. Иванова [и др.]. – Электрон. дан. – Красноярск : ИПК СФУ, 2009. – (Ботаника: УМКД № 1341 / рук. творч. коллектива Н. В. Степанов). – 1 электрон. опт. диск (DVD).
26. Унифицированная система компьютерной проверки знаний тестированием UniTest версии 3.0.0: руководство пользователя / сост. : А. Н. Шниперов, Б. М. Бидус. – Красноярск, 2008.
27. <http://hypnea.botany.uwc.ac.za>
28. <http://www.tolweb.org/Stramenopiles>

# МОДУЛЬ 4. СИСТЕМАТИКА ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

## ЛЕКЦИЯ 18

### Общая характеристика высших растений. Древнейшие представители

#### План лекции:

1. Понятие «высшее растение».
2. Высшие растения как таксономическая категория.
3. Синдром «высшего растения».
4. Время появления высших растений.
5. Половое и бесполое размножение растений.
6. Гипотезы происхождения высших растений.
7. Древнейшие высшие растения.

#### 1. Понятие «высшее растение»

Высшие растения, или *Embryobionta*, – зародышевые растения, или *Cormophyta*, *Cormobionta* – побеговые растения, или *Telomophyta*, *Telomobionta* – теломные растения. Это одно из двух подцарств растительного мира. Высшие растения объединяют свыше 300 тыс. видов следующих таксономических групп (отделов): риниевые (псилофиты), моховидные (печёночники и мхи), псилотовые (псилотум и тмезиптерис), плауны, хвощи, папоротники, голосеменные и цветковые, или покрытосеменные. В отличие от низших растений **высшие** представляют собой более сложные, дифференцированные многоклеточные организмы, которые приспособлены к жизни на суше (за исключением немногочисленных и явно вторичных водных форм), имеют правильное чередование двух поколений, т. е. полового (гаметофит) и бесполого (спорофит). На спорофитах у них развиваются многоклеточные спорангии, наполненные имеющими прочную оболочку неподвижными спорами, на гаметофитах развиваются многоклеточные половые органы (гаметангии). Однако у некоторых голосеменных (часть гнетовых) и у всех цветковых растений гаметангии в процессе эволюции исчезли.

#### 2. Высшие растения как таксономическая категория

Высшие растения имеют таксономический статус. Они в ранге подцарства высших (*Embryobionta*), наряду с низшими (*Thallobionta*), относятся к царству растений (*Vegetabilia*, *Chlorobionta*, *Plantae*), надцарству эукариот



(*Eucaryota*). Таким образом, их объединяют признаки таксонов ранга царства и надцарства. Как у эукариот, у высших и у низших растений присутствует оформленное ядро, снабженное типичной оболочкой (двойная мембрана) и ядрышком; есть внеядерный митотический аппарат в виде микротрубочек, митохондрии, аппарат Гольджи, кинетосомы, жгутики и другие органеллы; клеточная стенка включает хитин или целлюлозу; представлены половой процесс и смена ядерных фаз, гаплоидной и диплоидной.

Высших растений в настоящее время, по-видимому, значительно больше 300 тыс. видов. И они распределяются по основным отделам следующим образом: мхи – 26000–30000 видов; плауны – 1200 видов; хвощи – 29 видов; псилотовые – 12 видов; папоротники – 10000 видов, голосеменные – около 600 видов; покрытосеменные – 250–300 тысяч видов.

### 3. Синдром «высшего растения»

Высшие растения, берущие, очевидно, начало от водорослей, приспособляются к условиям суши, до этого эффективно не заселенной (конец силурийского периода палеозойской эры, около 420-440 млн лет назад). При этом у них возникают существенные особенности, имеющие ключевое значение для выживания в наземных условиях: тканевое строение (неслоевидное); наличие устьиц; трехлучевые споры с плотными, инертными оболочками; многоклеточные органы полового размножения, т. е. архегонии (женские) и антеридии (мужские); закономерное чередование в жизненном цикле полового и бесполого поколений при тенденции к преобладанию спорофита (у мхов – гаметофита); исходный уровень соматической организации – телом. В последующем появляются синтелом, предпобег и побег.

В условиях наземной жизни размножение спорами приобретает особое значение. На суше огромное количество спор попадает в неподходящие условия для прорастания и гибнет. Появляется необходимость в производстве очень большого количества спор, что требует накопления достаточного количества органического вещества. Это должно привести к увеличению размеров спорофита и площади его фотосинтезирующей поверхности. Кроме того, оно сопровождается его внешним и внутренним расчленением. Возрастающее расчленение сопровождается появлением проводящей системы и особыми многоклеточными вместилищами спор – спорангиев.

Уже самые примитивные растения из наземных были дифференцированы на элементарные органы: каулоид и ризомоид. Каулоид – ортотропная ось, ризомоид – плагиотропная ось. Вместе они составляют телом. Характерная черта теломов – локализованный верхушечный рост. Происхождение теломов связано с возрастающим дихотомическим ветвлением. Ризомоид – это не корневище, а лишь его аналог. В отличие от настоящего корневища (видоизмененный побег) ризомоид представляет собой первичный элементарный орган. Появление телома повысило пластичность и открыло более

широкие возможности для дальнейшего эволюционного развития. Терминальное положение спорангиев, характерное для телома, у риниофитов приводит к тому, что спорангии представляют собой видоизмененные верхушки веточек.

#### 4. Время появления высших растений

По имеющимся палеонтологическим данным, это произошло примерно 440 млн лет назад (силурийский период палеозойской эры). Известна точка зрения о том, что некие водоросли, жившие вблизи берега, сначала «высунули голову на воздух», затем заселили приливно-отливную зону, а потом, постепенно превращаясь в высшие растения, целиком вышли на берег. Впоследствии осуществилось постепенное завоевание ими суши. Однако против такой точки зрения позднее было выдвинуто серьезное палеонтологическое возражение.

Если процесс преобразования водорослей в высшие растения действительно происходил в прибрежных водах, то в этом случае условия для попадания в палеонтологическую летопись древнейших высших растений наиболее благоприятны. Однако при обилии палеоботанического материала мы не видим никаких его «промежуточных» стадий.

Этот парадокс привел к появлению необычной, на первый взгляд, гипотезы: а почему появление макроостатков высших растений в конце силура должно однозначно трактоваться как следы их выхода на сушу? Может быть, совсем наоборот – это следы переселения высших растений в воду? Во всяком случае, ряд палеоботаников (Г. Стеббинс, Г. Хилл и С.В. Мейен) придерживаются гипотезы о происхождении высших растений не от водных низших, а от каких-то наземных зеленых водорослей. Именно этим «неводным», а потому не имеющим реальных шансов попасть в геологическую летопись провысшим растениям могли принадлежать споры с трехлучевой щелью, которые весьма многочисленны в раннем силуре и даже в позднем ордовике и не соотносимы ни с какими известными в то время водными растениями.

#### 5. Половое и бесполое размножение растений

Гаметангии из примитивных, часто одноклеточных, характерных для подавляющего большинства водорослей, превращаются в многоклеточные; их стенки надежно защищают развивающиеся гаметы от неблагоприятных условий. В жизненном цикле первых наземных растений наблюдается закономерное чередование полового и бесполого поколений, как и у их предков. Гаплоидное, или половое, поколение называется гаметофитом, поскольку оно образует гаметы и «призвано» к половому размножению. Гаметы фор-

мируются в антеридиях (мужские) и архегониях (женские). В результате оплодотворения образуется зигота, из которой вырастает диплоидное бесполое поколение – спорофит. Он способен лишь к бесполому размножению посредством образования гаплоидных спор, которые дают начало гаметофитному поколению. Одно из этих двух поколений может преобладать над другим, и тогда на его долю приходится большая часть жизненного цикла высших растений. В становлении большинства высших сосудистых растений происходят постепенная редукция (уменьшение и упрощение) гаметофита и преобладание в жизненном цикле спорофита. Так, у плаунов, псилотовых, хвощей и папоротников гаметофит представлен маленьким (от нескольких миллиметров до 3 см) заростком, не расчлененным на органы, живущим несколько недель (у плаунов, некоторых папоротников и псилотов – несколько лет) независимо от спорофита.

На заростках в антеридиях развиваются мужские гаметы – сперматозоиды, которые во влажную погоду либо во влажных условиях, плавая в воде, достигают архегония и сливаются с яйцеклеткой. Благодаря мелким размерам гаметофитов, оплодотворение у хвощей, плаунов и папоротников может происходить даже при наличии ничтожно малых количеств воды, например капелек росы, тумана.

К концу силура развитие жизни на Земле ознаменовалось значительными успехами. Так, в древних морях и океанах, полностью к тому времени заселенных, уже были представлены все основные типы первично водных животных, включая рыб. Плотная заселенность всех благоприятных местобитаний, острая конкуренция между видами и внутри них, явление «избыточной» рождаемости привели к необходимости освоения новых местобитаний.

Одним из важных событий выхода растений на сушу было становление их тканевой организации. Развитие проводящих тканей, состоящих из ксилемы и флоэмы, решило проблему передвижения воды и органических веществ. От высыхания растения защищали покровные ткани; становление эпидермы привело к возникновению устьиц – высокоспециализированных образований, регулирующих газообмен и испарение воды растением. Усиление механической прочности у первых наземных растений произошло путем утолщения клеточной стенки и пропитывания ее лигнином, придающим жесткость ее целлюлозному остову.

Споры с химически инертными, прочными оболочками, присутствовавшие уже у водорослей, позволяли будущим высшим растениям переносить засушливые условия и могли распространяться ветром. В процессе дальнейшего приспособления к наземным условиям существования у высших растений сформировался прототип вегетативных органов (корень, стебель и лист) – телом, объединивший в себе строение и функцию всех этих будущих систем.

## 6. Гипотезы происхождения высших растений

Известны две группы гипотез, рассматривающих предковые корни высших растений: альгологическая и симбиогенетическая. По «водорослевым» гипотезам становление высших растений ведется от какой-то группы водорослей. На роль предков предлагались бурые, красные и зеленые водоросли. У представителей первых двух отделов развиты половые органы, более всего напоминающие таковые у высших растений. Однако, как было доказано эмбриологами, это сходство внешнее, не имеющее важного значения для понимания природы архегония и антеридия. Особенно бросаются в глаза их различия в физиологии, биохимии и цитологии.

В то же время зеленые водоросли весьма похожи на высшие растения составом пигментов, особенностями деления клетки, но отличаются весьма примитивными гаметангиями. Так, только у зеленых водорослей и высших растений присутствует «стандартный» набор пигментов: хлорофиллы *a* и *b*, астаксантин, лютеин, виолаксантин, неоксантин, зеаксантин. Другие признаки – наличие крахмала в качестве основного продукта ассимиляции и целлюлозы в клеточных стенках; осуществление синтеза лизина через диаминопимелиновую кислоту; двухмембранные пластиды; центрифугальный цитокинез; расположение тилакоидов в хлоропластах; уплощенные или пластинчатые кристы митохондрий; отсутствие фаготрофии. А это довольно значимые черты сходства. В эволюционном отношении состав пигментов, цитокинез, биохимия значительно более консервативны, нежели наличие – отсутствие сложно устроенных половых органов. По некоторым современным филогенетическим теориям красные и бурые водоросли относятся к особым, отдельным, царствам.

Другая группа гипотез представлена симбиогенетическими направлениями. Эти гипотезы не столько «противостоят» альгологическим, сколько их дополняют. Симбиоз водорослей с грибами увеличивает адаптационный потенциал организма. В отличие от похожего симбионта – лишайника, где доминирует гриб, у предков высших в симбиозе доминировала зеленая водоросль. Факт симбиоза известен почти у 80 % современных высших растений, зафиксирован у древнейших наземных растений.

## 7. Древнейшие высшие растения

Первые наземные растения относятся к отделу *Rhyniophyta*. Это один из самых примитивных и самый древний отдел из известных науке высших растений. Уровень соматической организации – телом. Спорофит очень примитивный, не разделен на органы (нет корней, стеблей и листьев). Для обозначения осевых частей растения можно использовать термин «телом», при необходимости отмечая его тип по прижизненному положению в пространстве: ортотропный (вертикальный), называемый также каулоидом; пла-

гиотропный (горизонтальный) – ризоид. Имеются ризоиды. Вегетативные и генеративные теломы внешне сходны и представлены зелеными осями, различным образом разветвленными. Спорангии терминальные, одиночные. Представлены несколькими классами. У *Rhyniopsida* спорангии шаровидные или яйцевидные; протоксилема центрархная. В порядке *Rhyniales* ветвление дихотомическое или трихотомическое, изотомическое или анизотомическое; теломы (оси) гладкие; споры округлые с отчетливой трехлучевой щелью. Основные представители следующие.

*Cooksonia caledonica* (Куксония каледонская). Самое древнее из известных высших растений. Встречалось в верхах силура в Западной Европе (Уэльс в Англии). Другие виды этого же рода произрастали на юге Средней Сибири, в пределах Минусинской котловины. Теломы только ортотропные: дихотомирующие каулоиды. Спорангии шаровидные или почковидные (около 3 мм в диаметре).

*Rhynia major* (Риния большая). Встречалась в нижнем девоне. Родовое название дано по названию географического пункта: деревня Райни графства Аберденшир в Шотландии. Характеризуется плагиотропными (ризоид) и дихотомирующими ортотропными (каулоид) теломами. Спорангии яйцевидной формы, до 10 мм длины и 3–4 мм в диаметре. Осевые части – теломы двух типов, голые, равнодихотомически ветвящиеся. Горизонтальные (плагиотропные) теломы – ризоиды; имеют ризоиды, играют важную роль в «захвате» новых территорий, вегетативном размножении и расселении ринии. Вертикальные (ортотропные) теломы – каулоиды. Эти органы необходимы для осуществления фотосинтеза и бесполого размножения. Высота растения – около 50 см, диаметр осей – около 5–6 мм.

Другой порядок этого класса – *Psilophytales* (*Trimerophytales*), или псилофиты. У них, в отличие от риниевых, можно наблюдать оси разных порядков, различным образом утолщенные; боковые ответвления упорядоченно расположенные; налицо группирование спорангиев на особых ответвлениях, т. е. сделан первый шаг в направлении синтелома; генеративные теломы анатомически отличаются от вегетативных; есть тенденция к уплощению осей; появляются листовидные органы энационнй природы. Основные представители следующие.

*Psilophyton princeps* (Псилофит первичный). Встречался в нижнем девоне. Известен по полуострову Гаспе в Восточной Канаде. Другие виды рода встречались до среднего девона от Евразии и Северной Америки до арктического побережья. Имеет неравномерно ветвящиеся оси, от которых отходят разветвленные оси более высокого порядка. Спороносные ветви вильчато делятся до семи раз и заканчиваются парами веретеновидных спорангиев. Толстые оси покрыты редкими эмергенцами, увеличивающими площадь фотосинтезирующей поверхности. Проводящая система протостелическая; протоксилема центральная, окружена массивной метаксилемой. Родовое название в переводе означает «голорос» (по характеру внешнего вида).

*Trimerophyton robustus* (Тримерофит мощный). Встречался в нижнем девоне в Северной Америке. Характеризуется особым типом ветвления: в каждом случае вбок отходят сразу три равнозначные ветви от более толстой главной оси. В дальнейшем каждая из ветвей повторно трижды разветвляется. Родовое название означает «трехмерное растение» (по характеру роста и ветвления).

В отделе Риниевых есть и еще один, весьма своеобразный класс. Это *Horneophytosida*, он известен только по одному роду. Плагиотропные теломеры отсутствуют. Ортотропные внизу заканчиваются клубневидными органами, покрытыми тонкими ризоидами, без проводящих тканей. Представитель – *Horneophyton lignieri*. Встречался в нижнем девоне в Великобритании. Ортотропные части дихотомически ветвистые, заканчивающиеся удлинненно-эллиптическими спорангиями. В спорангиях развита колонка – участок стерильной ткани в центре.

### Контрольные вопросы и задания

1. Назовите причины заселения растениями суши.
2. Опишите условия водных и наземных местообитаний.
3. В чем состоит синдром «высшего растения»?
4. Каковы пути образования архегониев, антеридиев, спорангиев и спор у высших растений?
5. Каковы гипотезы происхождения высших растений?
6. Опишите строение сомы у первых высших растений.
7. Дайте общую характеристику отдела *Rhyniophyta*.
8. Каковы особенности строения представителей отдела *Rhyniophyta*? Опишите их жизненный цикл?
9. Опишите систематику отдела *Rhyniophyta*, его представителей.

### Лекция 19

## ХАРАКТЕРИСТИКА ОТДЕЛА LYCOPODIOPHYTA. ХАРАКТЕРИСТИКА ОТДЕЛА EQUISETOPHYTA

### План лекции

1. Общая характеристика отдела Плауны.
2. Классификация плаунов.
3. Общая характеристика хвощей.
4. Классификация хвощей.

## 1. Общая классификация отдела Плауны

Плауны – одни из древнейших существующих высших растений. Появились в начале девона палеозойской эры от риниофитов или зостерофиллофитов. Расцвет плаунов по видовому многообразию и количественному обилию приходится на каменноугольный период. Плауны имеют синтеломный уровень организации. Уже у примитивных древних форм встречаются синтеломы двух типов: орто– и плагиотропные. Присутствуют придаточные корни. Спорангии находятся в стробилах или покрывают ортотропные оси (синтеломы). Это равно– и разнospоровые растения. Проводящая система – от протостелы до сифоностелы и плектостелы. Есть травянистые и вторично утолщающиеся древовидные представители. Функцию листьев выполняют филлоиды энационной природы. У древних примитивных форм «листья» – эмергенцы, либо микрофиллы (с центральной жилкой и без жилки), у совершенных – макрофиллы. На поперечных сечениях осей у древних плаунов впервые появляется листовая след.

По сравнению со своими предками плауны лучше приспособлены к использованию ресурсов среды: наличие корней, аналоги листьев – филлоиды (микрофиллы, а позднее и макрофиллы), совершенная проводящая система. По своей соматической организации плауны являются синтеломными растениями. Появление синтелома обусловлено сопряженными явлениями полимеризации и эмбрионизации теломов.

Качественные отличия синтелома от телома проявляются в скорости развития и степени интеграции элементов его строения. Появляется возможность специализации отдельных структур синтелома, что осуществляется в течение ближайших периодов палеозойской эры.

В жизненном цикле плаунов доминирует спорофит, причем наблюдается явная тенденция к его все большему и большему преобладанию. У наиболее совершенных и эволюционно преобразованных плаунов – *лепидокарповых*, *полушниковых*, *селягинелл* – появляется разнospоровость, а развитие гаметофитов происходит в результате небольшого количества делений.

## 2. Классификация плаунов

### Класс Drepanophycopsida

Древнейшие плауны. Некоторые представители были настолько примитивно устроены, что часто включались в отдел *Rhyniophyta*. Существовали в течение девонского периода. Спорангии расположены обособленно или в пазухах спорофиллов. Стробилы отсутствуют. Равноспоровые. Синтеломы орто– и плагиотропные, внешне схожие. Функцию фотосинтеза выполняют эмергенцы либо микрофиллы. Проводящая система – актиностела. «Листья» и «стебли» с многочисленными устьицами. Один из представителей – *Aste-*

*roxyton mackiei* (Астероксилон Маки). Встречался в нижнем девоне Западной Европы. Один из самых примитивных представителей плаунов, иногда относимый к псилофитам. В первичной коре развита аэренхима, указывающая на земноводные условия существования; заметны листовые следы. «Листья» представлены эмергенцами. Проводящий пучок – листовая след – подходит к основанию эмергенца, но не входит в него. Молодые синтеломы улиткообразно свернутые. Спорангии – на ножках; располагаются на ортотропных осях.

### Класс *Lycopodiopsida*

Современная, хотя и одна из древнейших групп плаунов, берущая начало от дрепанофиковых и очень сходная с ними. Впервые появляются в середине девона, существуют и сейчас. Отличаются от дрепанофиковых более расчлененной проводящей системой – плектостелой, появлением спороносных стробилов, у некоторых представителей – развитием специализированных клубневидных ризофоров.

Спорангии – на ножках, почковидные; расположены в пазухах спорофиллов либо непосредственно на них.

Спорофиллы отличаются от трофофиллов хорошо развитой пяткой в основании, формой и цветом. В составе класса наиболее представительным является порядок *Lycopodiales*. У видов этого порядка развиты орто- и плагиотропные синтеломы. Спорангии почковидные, собраны в стробилы. Впервые появляются в девонском периоде. Порядок включает единственное семейство с четырьмя современными родами (около 200 видов). К числу наиболее известных родов относятся следующие.

*Lycopodites* (Ликоподитес). Вымерший сборный род, принятый для фрагментарных остатков (ортотропные оси, покрытые микрофиллами), внешне сходных с современными плаунами. Известен с девонского периода.

*Lycopodium* (Плаун). Современный олиготипный род, включающий около 10 видов, распространенных в основном в Северном полушарии. Это многолетние вечнозеленые растения, имеющие линейно-ланцетные прижатые к оси или отклоненные микрофиллы. Спороносные стробилы плотные. Спорангии раскрываются на верхушке. Самыми распространенными в России являются голарктический (в пределах Голарктики Северного полушария), *Lycopodium clavatum* (плаун булавовидный), произрастающий в хвойных и смешанных лесах, на лесных опушках, по окраинам болот в лесной зоне, и евразийский *L. annotinum* (плаун годичный; можжуха), встречающийся в зеленомошных еловых, пихтовых, кедровых и сосновых лесах, а в горных регионах – по каменистым россыпям и в зарослях кустарников. Относительно более редкими являются *L. dubium* (плаун сомнительный) и *L. lagopus* (плаун куропаточий). Оба вида по общему распространению являются голарктическими и приурочены главным образом к арктическим и высоко-

горным (альпийским) тундровым местообитаниям. Реже встречаются также в лесотундре, сосновых лесах, на мшистых каменистых россыпях и скалах.

*Diphasiastrum* (Дифазиаструм). Современный небольшой род (около 25 видов), представители которого распространены по всему земному шару. Ортотропные синтеломы дихотомически ветвящиеся. Микрофиллы чешуевидные, часто дорсо-вентрально уплощенные. Стробилы терминальные, тупые. Два самых распространенных вида – *D. complanatum* (дифазиаструм уплощенный) и *D. alpinum* (дифазиаструм альпийский). Оба вида голарктические. Первый произрастает в лесных местообитаниях с моховым или лишайниковым покровом, на старых гарях, скалах, горных редколесьях и по окраинам болот, второй – в тундровых местообитаниях (встречается в горных регионах на альпийских лугах и в субальпийских редколесьях, на щебеночных склонах и во влажных хвойных лесах, а также в арктических тундрах).

В порядке *Huperziales* – травянистые растения без плагиотропных синтеломов. Ортотропные синтеломы дихотомически ветвящиеся, в основании укореняющиеся. Спороносные стробилы отсутствуют. Спорангии пазушные, раскрывающиеся одной щелью. Присутствуют специализированные органы вегетативного размножения: выводковые «почки». Включает единственное семейство, один род и около 150 видов, распространенных по всему земному шару. Наиболее известный вид – *Huperzia selago* (баранец обыкновенный). Встречается в кедровых и лиственничных редколесьях, в высокогорных тундрах, на щебнистых склонах, скалах, во влажных хвойных лесах Северного полушария.

Для порядка *Phylloglossales* характерными особенностями являются наличие клубневидного ризофора и редукция в развитии вегетативных и генеративных органов спорофита. Включает единственный вид – *Phylloglossum drummondii* (филлоглоссум Драммонда). Встречается в зарослях жестколистных вечнозеленых кустарников, в эвкалиптовых лесах и на участках с господством травянистых однодольных, а также на других территориях, подверженных частым пожарам. Ареал охватывает Юго-Западную Австралию, Тасманию и Новую Зеландию. Это растение высотой в несколько сантиметров. На верхушке однолетнего клубня развивается пучок узких языковидных листьев (длиной около 2 см). Благодаря их форме растение и получило свое название (от греческих слов, обозначающих в переводе «лист» + «язык»). От верхней части клубня отходят также 1–3 корня и особый орган – ножка, преобразующаяся в новый клубень в конце зимы – начале весны. У зрелых растений на верхушке клубня развивается укороченный стробил на длинной голой оси. Проводящая система в клубне представлена мезархной сифоностелой, в оси стробила распадающейся на отдельные пучки. Гаметофит цилиндрический, частично погруженный в субстрат, способный к фотосинтезу. Длина 2–6 мм. Растения имеют микоризу.

В классе *Protolpidodendropsida* представлены равноспоровые травянистые плауны, имеющие лигулу. Стела в поперечном сечении почти округлая, со слабо выраженными зубцами по периферии, к которым приурочены

протоксилемные пучки. Вегетативные и фертильные микрофиллы однотипные, пятилопастные или вильчатые. Спорофиллы собраны в фертильные зоны. Спорангии с короткой ножкой или без нее. *Protolapidodendron scharyanum* (протолепидодендрон Шари) произрастал в среднем девоне Северной Америки. Микрофиллы на верхушке дихотомические. Спорангии «лежат» на верхней поверхности спорофилла. Проблематичен вид, к которому отнесены плохо изученные остатки растений. Название рода образовано из сочетания слов: «первичный» + «лепидодендрон». Оно указывает на то, что данные представители являлись предками крупных древовидных плаунов – лепидодендронов. Представители класса дали начало крупной и прогрессивной линии плаунов – полушниковым.

Класс Полушники (*Isoetopsida*) – потомки протолепидодендроновых. Появились в конце девонского периода. Самые совершенные среди плаунов. Характеризуются наличием язычка и формированием разноспоровости. Также впервые появляются прямостоячий древовидный ствол, вторичные ткани, ризофор. Вторичный прирост идет главным образом за счет феллогена, а вторичный прирост древесины ограничен. Листовидные органы – макрофиллы – характеризуются значительно более крупными размерами, чем в предыдущих группах. Наблюдается разделение на трофо- и спорофиллы. После опадения «листа» на стволе остается рельефная листовая «подушка», на которой заметны останки проводящих пучков и лигула. Форма листовых «подушек» имеет таксономическое значение. Женский гаметофит не способен к фотосинтезу.

Представители порядка *Lepidocarpaceae*, семейства *Lepidocarpaceae* – крупные древовидные плауны высотой до 40 метров. Ствол прямой, у молодых особей неветвистый, с пучком макрофиллов на верхушке, а у взрослых экземпляров – выше 3/4 высоты, многократно вильчато-разветвленный. Ризофоры крупные, корневидные или ветковидные (стигмарины). На стигмарииях по правильной спирали развивались многочисленные корневидные аппендиксы, которые с возрастом опадали, подобно «листьям», за счет отделяющего слоя. «Листовые подушки», у многих представителей сближенные, образуют чешуйчатый рисунок. Это наиболее крупные древовидные плауны. Стволы в верхней части более или менее сильно разветвленные. После отпадения макрофиллов на стволах оставались «листовые подушки» правильной формы, в верхней части которых была лигула, а в средней – рубец с выходами воздухоносной ткани (парихнос) и «листовым» следом.

Род *Lepidocarpon* (Лепидокарпон) известен из среднего карбона Европы. Вероятно, это сборный таксон, объединяющий представителей с однополыми (женскими) стробилами. В мегаспорангиях – единственная мегаспора, иногда – зародыш. Края спорофилла образуют выросты, срастающиеся во круг мегаспорангия, они формируют интегументоподобное вместилище. Название происходит от слов «чешуйчатый» и «плод» (по особенностям строения генеративных органов (мегаспорангиев и спорофиллов)).

*Lepidodendron* (Лепидодендрон) – сборный таксон, объединяющий представителей, идентифицируемых по отпечаткам коры. Эти древовидные плауны имеют характерный рисунок из «листовых подушек», которые вытянуты вдоль ствола. Высота стволов – до 40 м, диаметр – до 2 м. Большая часть вторичного прироста (иногда до 90%) обусловлена приростом коры, а не древесины. Вторичной флоэмы не было. Длина макрофиллов – до 1 м. Они имеют единичную жилку. Около 55 видов встречались в среднем карбоне в Северной Америке и Евразии. Название рода образовано от слов «чешуйчатый» и «дерево» (по характерному рельефу коры).

*Stigmaria* (Стигмария) встречалась в каменноугольном и пермском периодах палеозойской эры в Европе и Северной Америке. Искусственный таксон, объединяющий фрагменты растений, крупные ризофоры или стигмарины. Ветвление дихотомическое. На более или менее тонких ответвлениях располагались корневидные аппендиксы диаметром до 1 см. На поперечном срезе заметна сердцевина, протоксилема выражена слабо, метаксилема иногда отсутствует, вторичная древесина.

Особое семейство *сигилляриевых* (Sigillariaceae), очевидно, представляет собой звено деградирующей линии *полушниковых*. Древовидные плауны имеют высоту до 20 м (редко до 30 м). У них почти неветвящиеся стволы. «Листовые» рубцы располагаются не на «листовых подушках», а непосредственно на коре. Стробилы однополые (на длинных ножках) располагались на стволах (ниже облиственной части). Ризофоры стигмариевидные. Кроме типового в семействе известны такие роды: *Mazocarpon*, *Crassispora*, *Stigmariopsis*, *Sigillariostrobus* и др.

*Плевромейевые* (семейство Pleuromeiaceae) происходят, вероятно, от чалонериевых и продолжают линию деградации *полушниковых*. Это растения высотой 1–2 м, до 10 см в диаметре. Встречались в Европе, Средней Азии, Сибири, Южном Приморье в пермском и триасовом периодах. Ствол неветвящийся. Ризофор клубневидный, лопастной, покрытый аппендиксами. Стебла округлая. Макрофиллы мясистые, узкотреугольные. Спорофиллы отличаются от трофофиллов. Спорангии – в стробилах. Вторичная ксилема отсутствует. В семействе несколько родов: *Pleuromeia* (Плевромейя), *Tomiostrobus* (Томиостробус), *Chinlea* (Хинлея) и др. Растения этих родов отличаются размерами и строением ствола, формой макрофиллов, типом спор.

Порядок *Isoetales* – заключительное звено эволюционной линии *полушниковых* по пути деградации. В своем происхождении, вероятно, связаны с *плевромейевыми*. Это небольшие растения, иногда с полностью редуцированным стволом. Ризофор клубневидный. Мегаспоры многочисленные, обычно 50–100. Сперматозоиды многожгутиковые. Гаметофит существует за счет запаса питательных веществ мегаспоры и не становится фотосинтезирующим. Известны с пермского периода. Некоторые представители как реликты сохранились до настоящего времени. Это водные или земноводные растения с 2–3-лопастным, клубневидным ризофором; микро- и макроспо-

рангии сидячие, прикрыты индузием. В порядке одно семейство, 2 современных рода и 77 видов, распространенных в водоемах земного шара.

Род *Nathorstiana* (Натхорстиана). Растение встречалось в начале мелового периода. Имело небольшой ствол высотой около 12 см с пучком макрофиллов наверху. Верхние макрофиллы несли спорангии.

Род *Stylites* (Стилитес). Современный. Открыт в 1956 году в Центральнопериуанских Андах на высоте 4750 м над уровнем моря на берегу ледникового озера. Внешне напоминает натхорстиану (развит стволик), но по анатомии ближе к полушникам. Известны два вида. *Stylites andicola* (стилитес андийский) имеет вильчато-ветвистый ствол высотой до 7 см, покрытый темной корой и останками отмерших «листьев». Макрофиллы длиной 5–5,5 см и шириной 0,5–0,8 см. В основании они черепитчато налегают друг на друга.

Род *Isoetes* (Полушник). Современный. Известны 75 видов, распространенных в умеренной и тропической зонах. Стерильные макрофиллы имеют шиловидную форму и располагаются в центре пучка; спорофиллы расположены по периферии. Некоторые виды внешне похожи на лук батун. В Сибири очень редко встречаются два вида. *Isoetes lacustris* (полушник озерный) имеет прямые макрофиллы шириной 1,5–2 мм и длиной 6–20 см. Мегаспоры складчато-морщинистые. Известен на Алтае и в Иркутской области. Внесен в Красную книгу России (1988). Другой вид – *Isoetes echinospora* (полушник колючеспоровый) имеет более мелкие дуговидно изогнутые макрофиллы шириной 0,1–1,5 мм и длиной 3–10 см, а также шиповатые мегаспоры. Встречается в озерах и реках Западной и Восточной Сибири.

Во время расцвета класса в каменноугольном периоде в Сибири были распространены очень необычные представители рода. Их отнесение к тому или иному порядку проблематично по причине отсутствия данных о генеративных структурах.

Род *Tomiodendron* (Томиодендрон). Известны около 6 видов, которые были распространены на юге Сибири, в Монголии и Казахстане в конце девона – начале карбона. Это небольшие (до нескольких метров в высоту и до 30 см в диаметре) древовидные неветвящиеся плауны. «Листовые подушки» удлиненно-ромбические. Макрофилл прикреплялся к верхней части «листовой подушки», а в его пазухе была лигульная ямка. Имеет протостелические формы.

Род *Angarodendron* (Ангародендрон). Более мелкие плауны. Стволы диаметром до 10 см. Были распространены севернее предыдущего таксона: от Южной Сибири до Тунгусского бассейна (в первой половине каменноугольного периода). «Листовые подушки» поперечно-ромбические или линзовидные. Спорангии вытянутой формы, мегаспоры крупные (до 9 мм в диаметре).

Класс *Selaginellopsida* – разноспоровые лигульные травянистые плауны, напоминающие внешне мхи. Вторичный рост отсутствует. Проводящий цилиндр в виде сплюснутой протостелы подвешен на трабекулярных нитях в полости. Ксилема экзархная. Микрофиллы не более пяти миллиметров длиной, диморфные или мономорфные. Трофофиллы и спорофиллы морфологически сходны или неотличимы. Мегаспоры – в числе 1–4. Женский гамето-

фит становится фотосинтезирующим. Сперматозоиды двужгутиковые. Ризофоры корневидные. В семействе *Miadesmiaceae* представлен вид *Miadesmia membranacea* (миадесмия перепончатая). Растение встречалось в нижнем карбоне Англии. Это травянистое растение, внешне напоминающее селягинеллу. Мегаспорофиллы были собраны в рыхлые колоски, в их пазухах развивалось по мегаспорангию с одной развитой мегаспорой. Спорофиллы имели лопастные выросты и почти полностью закрывали мегаспорангий, образуя подобие интегумента и микропиле.

Представители семейства *Selaginellaceae* – стелющиеся или вьющиеся растения с пазушными спорангиями в рыхлых стробилах. Все современные представители (около 800 видов) относятся к одному роду и распространены по всему земному шару. Род *Selaginella* (селягинелла) современный. Микрофиллы с одной жилкой, цельнокрайние или слабозубчатые. Большая часть видов распространена в дождевых тропических лесах. Произрастают в напочвенном покрове вместе с мхами.

У большинства видов синтеломы сплюснутые (дорсо-вентральные) за счет характерного расположения микрофиллов в сочетании с гетерофиллией (неодинаковость листьев). При этом более мелкие филлоиды двумя рядами покрывают верхнюю (спинную) часть оси; два других ряда состоят из более крупных, оттопыренных «листьев». В Сибири как очень редкие встречаются 5 видов. *Selaginella borealis* (Селягинелла северная) встречается только на юге региона: Тыва, Красноярский край, Прибайкалье. Растение имеет небольшие размеры (3–7 см в высоту) и образует рыхлые дерновинки. Растет на тенистых скалах. *Selaginella sanguinolenta* (Селягинелла кровяно-красная) имеет необычную для плаунов экологию: она встречается в довольно сухих местообитаниях (скалы, каменистые склоны, петрофитные степи). Распространена главным образом на юге Красноярского края и в Прибайкалье. *Selaginella selaginoides* (Селягинелла плауновидная) предпочитает, наоборот, переувлажненные местообитания. Этот вид дальше других проникает на север и встречается за Полярным кругом.

### 3. Общая характеристика хвощей

Для *отдела хвощей* (*Equisetophyta*), представители которого появились в конце девонского периода палеозойской эры, т. е. около 360 млн лет назад, как и для плаунов, характерна синтеломная организация. Предками хвощей, вероятно, были кладоксилеевые папоротники. Максимального видового разнообразия хвощи достигли в каменноугольном и пермском периодах палеозоя. В течение мезозоя и кайнозоя количество видов хвощей неуклонно падало.

В настоящее время отдел представлен двумя очень близкими родами и 29 видами. У видов обычно хорошо представлены и орто-, и плагиотропные оси. Характерным признаком является метамерное, или членистое, строение осевых органов. Имеются вставочные меристемы, которые обуславливают

более быстрое развитие спорофитов. Фотосинтезирующие структуры – микротеломы – являются результатом уплощения концевых частей синтеломов (теломов) предкового типа хвощей. Позднее микротеломы, располагаясь в узлах, приобрели защитное значение, прикрывая меристемы. Функция фотосинтеза у современных хвощей перешла к осевым органам. Спорангии собраны в особые образования – спорангиофоры. Проводящая система – от актиностелы до артростелы. Бывают равноспоровые и разноспоровые хвощи.

#### 4. Классификация хвощей

Таксон *Bowmanitiopsida* – древнейший класс хвощей. Характеризуется трехлучевой актиностелой (редко 4– или 6– лучевой). Ксилема экзархная. Протоксилема может разрушаться, оставляя лакуну. Иногда эти хвощи способны ко вторичному утолщению. Трахеиды вторичной древесины, лестничные и точечные. Возможно, есть сосуды. Синтеломы ребристые, ветвящиеся. Филлоиды, овальные, клиновидные, линейные, цельные или рассеченные, собраны в мутовки в числе, обычно кратном трем. Устьица сосредоточены на нижней стороне. Это равноспоровые окисления. Многие представители имеют стробилы. Иногда спорангиофоры расположены в пазухах филлоидов.

Представители класса *Equisetopsida* – потомки бовманитовых. Появились в начале каменноугольного периода. В ортотропных синтеломах идет образование сердцевинной полости. Проводящие пучки расположены концентрически вокруг сердцевины. На месте протоксилемы образуется каринальный канал. Древние представители были способны ко вторичному утолщению. Позднее эта особенность была утрачена.

*Calamostachyales* – более древний порядок класса. Это вымершие растения разной величины (от травянистых до лиан и древовидных форм). Древовидные имели интенсивное ветвление и мощную вторичную древесину. Поверхность осевых органов гладкая или ребристая. Выражена сердцевина, которая у крупных растений замещена полостью. В узлах имеются перегородки – диафрагмы. Нижние узлы осей несли мутовки придаточных корней. Стробилы состоят из чередующихся мутовок брактеей и спорангиофоров. Их проводящие пучки выходят из главной оси независимо. В порядок включаются два семейства: *Asterocalamitaceae* и *Calamostachyaceae*.

*Equisetales* – потомки каламостахиевых. Появились в каменноугольном периоде. Травянистые растения. Спорангиофоры находятся в терминальных стробилах или образуют фертильные зоны; не сопровождаются стерильными брактеей. У современного семейства *Equisetaceae* спорангиофоры – в терминальных стробилах. Спорангии в числе 5–10 располагаются под щитком спорангиофора в один ряд. Равноспоровые. Ортотропные синтеломы, как правило, ветвистые в узлах. Микротеломы бесхлорофилльные, сросшиеся во влагалище. Это многолетние растения с ползучими подземными плагиотропными синтеломами в виде «корневищ».

*Equisetum* (Хвощ). Современный род, включающий 29 видов. Подразделяется на два подрода, а иногда – рода. Для хвощей в узком смысле характерны такие признаки: синтеломы однолетние, мягкие, незимующие; стробилы – без остроконечия на верхушке. Наиболее распространенными видами в Сибири являются внешне схожие хвощ полевой (*Equisetum arvense*) и хвощ луговой (*Equisetum pratense*). Встречаются по берегам рек, на лугах, в залежах, зарослях кустарников, как сорняки в посевах. Хвощ луговой обычен также в лесных сообществах.

В Красноярском крае встречаются от южных границ до Заполярья, а хвощ луговой – даже до побережья северных морей бассейна Ледовитого океана. Другой распространенный вид – хвощ лесной (*Equisetum sylvaticum*). В большей степени приурочен к естественным местообитаниям. Часто встречается в лесах, на лугах, по окраинам болот.

Еще два вида – хвощ болотный (*Equisetum palustre*) и хвощ топяной (*Equisetum fluviatile*) – встречаются в достаточно сырых и переувлажненных местообитаниях и также широко распространены по всей Сибири. Хвощ топяной может образовывать чистые заросли и произрастать непосредственно в воде. Это один из самых крупных сибирских хвощей. Его высота порой достигнет полутора метров.

*Hippochaete* (Гиппохете). Современный род. Иногда включается в состав рода *Equisetum* в ранге подрода. Характерные особенности: двулетние, зимующие, жесткие синтеломы; стробил заканчивается стерильным остроконечием. У сибирских видов ортотропные неветвящиеся синтеломы. Такие виды, как *Hippochaete scirpoides* (гиппохете камышковая) и *Hippochaete variegata* (гиппохете пестрая), являются довольно распространенными в Сибири, особенно в северных районах. Это небольшие растения до 25–30 см высотой. Оба вида встречаются по берегам рек, а первый вид – чаще в тенистых, влажных хвойных лесах. Более редкий вид, растущий в южных районах Сибири, – гиппохете зимующая (*Hippochaete hiemalis*). Растения встречаются по берегам рек, в пойменных лесах, на кустарниках, в лугах; высота – более метра.

### Контрольные вопросы и задания

1. Охарактеризуйте происхождение отдела *Lycopodiophyta*.
2. Каковы принципы деления отдела на классы?
3. Какова филогения отдела *Lycopodiophyta*?
4. Каково строение представителей класса *Drepanophycopsida*?
5. Дайте общую характеристику класса *Lycopodiopsida*.
6. Каковы особенности жизненного цикла плауна булабовидного?
7. Внешнее и внутреннее строение чешуедревов?
8. Назовите направления эволюции класса *Isoetopsida*.
9. В чем особенности строения, каков жизненный цикл селягинеллы?
10. Назовите отличительные признаки отдела *Equisetophyta*.

11. Опишите стелярную организацию и организацию спороносных зон эквизетофитов.
12. Каковы особенности строения представителей вымерших семейств порядка *Хвоци*?
13. Каково соотношение спорофита и гаметофита у хвощей?
14. Опишите внутреннее строение синтелома хвоща.
15. Охарактеризуйте разнообразие и экологию хвощей.
16. Происхождение хвощей.

## ЛЕКЦИЯ 20 ОТДЕЛ BRYOPHYTA. ХАРАКТЕРИСТИКА КЛАССА MARCHANTIOPSIDA. ХАРАКТЕРИСТИКА КЛАССА BRYOPSIDA

### План лекции

1. Общая характеристика отдела *Bryophyta*.
2. Систематика класса Печеночных мхов.
3. Систематика класса Бриевых мхов.

### 1. Общая характеристика отдела *Bryophyta*

*Bryophyta* (мхи) – это растения, у которых в жизненном цикле преобладает половое поколение (гаметофит). Бесполое поколение – спорогон – имеет подчиненное значение. Уровень соматической организации спорофита – телом, гаметофита – таллом и листостебельный гаплобионт. Телом мхов представлен монотеломом. Спорофит мхов неветвистый; прикреплен к гаметофиту; его проводящая система редуцирована; настоящая ксилема и флоэма отсутствуют, вместо них развиваются лептоиды (аналог флоэмы) и гидроиды (аналог ксилемы). Спорангий (коробочка) более или менее шаровидный(ая) и имеет приспособления для вскрывания. Внутри спорангиев кроме спор могут развиваться стерильные образования – элатеры; центральная часть коробочки может быть представлена особым образованием – колонкой. Гаметофит в виде слоевища или разделен на «стебель» (каулидий) и «листья» (филлидии). Мхи подразделяются на два класса: печеночники и бриевые мхи. Антоцеротовые «мхи» в настоящее время рассматриваются как отдельный, совершенно обособленный таксон, имеющий, по меньшей мере, ранг отдела.

## 2. Систематика класса Печеночных мхов

Класс Печеночники – *Marchantiopsida*. Гаметофит представителей класса имеет дорсо-вентральное (очень редко радиальное) строение; при этом может быть слоевищным или «листочкостебельным» образованием. В клетках гаметофита имеются особые выделения – масляные тельца. В коробочке спорофита, кроме спор, развиваются стерильные одноклеточные образования – элатеры («пружинки»), способствующие рассеиванию спор. Колонка отсутствует. Спорофит без ножки или с тонкой, быстро увядающей ножкой; иногда развивается внутри гаметофита; вскрывается двумя-четырьмя створками или неправильными разрывами. Протонема почти не развита и представлена либо короткой нитью, либо пластинкой. Класс, в свою очередь, подразделяется на два подкласса.

У подкласса *Marchantiidae* – гаметофит в виде многослойного слоевища сложного строения: нижняя часть его образована бесцветными клетками, содержащими крахмал (основная, или запасаящая, ткань); в верхней части расположена ассимиляционная ткань, состоящая из богатых хлоропластами клеточных нитей или однослойных стенок с узкими промежутками или чаще широкими полостями (воздушными камерами) между ними; в последнем случае верхняя поверхность слоевища сетчатая, разделенная нечеткими или резко выраженными темноватыми линиями на многоугольные участки с устьищем в центре; нижняя поверхность слоевища с брюшными чешуйками и ризоидами двух типов (гладкими и язычковыми); органы размножения расположены на особых зонтиковидных или головчатых подставках, реже – непосредственно в верхней части слоевища.

Центральное положение в подклассе занимает порядок *Marchantiales*. Ассимиляционная ткань гаметофита состоит из воздушных камер, разделенных одноклеточными зелеными (с хлоропластами) стенками. Внутри, на дне воздушных камер, часто развиваются клеточные нити – ассимиляторы. Верхний эпидермис гаметофита – с дифференцированными устьищами. Архегонии расположены на особых подставках, возвышающихся над слоевищем. Спорогон – со стопой и короткой ножкой. Элатеры развиты или отсутствуют. У семейства *Marchantiaceae* антеридии и архегонии – на подставках с ножкой. Устьица на поперечных срезах через слоевище имеют бочонковидную форму. Вегетативное размножение осуществляется с помощью особых выводковых телец. Амфигастрии расположены в двух или более рядах. В составе семейства – 7 родов.

Род *Marchantia* (Маршанция). Это мхи с крупными слоевищами, на поверхности которых четко просматриваются границы воздушных камер. Основная ткань слоевища бесцветная. Амфигастрии мелкие, бесцветные или пурпуровые; расположены в 4–6 рядов. На поверхности слоевища развиваются выводковые корзинки. Архегонияльная подставка разделена на 8–11 лучей. Название рода дано по имени французского ботаника Н.Маршана. Род включает около 70 видов. Самый распространенный – *M. polymorpha* (М.

многообразная). Распространен на всех континентах, кроме Антарктиды и Австралии. Произрастает на влажных почвах: по берегам ручьев, озер, краям канав, в садах и огородах, иногда на скалах. Слоевища этого вида довольно крупные: могут достигать в длину 10 см, в ширину 2 см.

В семействе *Conocephalaceae* антеридии погружены в слоевище. Устьица простые. Амфигастрии ланцетной формы, с почти округлым или почковидным придатком. Коробочка разрывается на 4–8 лопастей. В составе семейства 2 рода.

Род *Conocephalum* (Коноцефалум). Слоевища крупные или средних размеров: до 10 см – длиной, 2 см – шириной; сверху ячеистые. Археогонимальная подставка закругленно-конической формы. Устьица окружены четырьмя-семью кольцеобразными рядами клеток. Включает 2 вида. Самый распространенный – *C.conicum* (К.конический). Встречается в умеренной полосе Северного полушария. Произрастает на влажной гумусированной почве, по берегам ручьев, на скалах. Мезогигрофит.

У видов порядка *Ricciales* – ассимиляционная ткань гаметофита без дополнительных ассимиляционных нитей. Устьица часто редуцированы или отсутствуют. Гаметангии и спорогонии погружены в слоевище, последние могут быть без ножки и стопы. Элатеры отсутствуют.

Род *Riccia* (Риччия). Растение водное или наземное. Ризоиды обильные. Амфигастрии мелкие, цельнокрайные, рано разрушающиеся, не содержат масляных телец. Назван по фамилии флорентийского ботаника П. Ф. Риччи. В роде около 100 видов. Один из наиболее известных – *R. fluitans* (Р.плавающая). Вид является гидрофильным космополитом. Встречается в мелких водоемах со стоячей или слабопроточной водой, на болотцах, в обсыхающих илистых местах по берегам водоемов.

Другой, крупнейший, подкласс печеночников – *Jungermanniiidae*. Гаметофит представителей расчленен на «стебель» и «листья» (или в виде слоевища простого, недифференцированного строения). Брюшные чешуйки – амфигастрии – отсутствуют или очень мелкие. Ризоиды только гладкие. Гаметангии и спорогонии всегда расположены непосредственно на поверхности гаметофита: или в терминальной части, или на спинной стороне. В составе подкласса 4 надпорядка.

У *птилидиевых* (порядок *Ptilidiales*, семейство *Ptilidiaceae*) амфигастрии крупные, сходные с боковыми «листьями». Ризоиды, как правило, развиваются у основания амфигастриев. Растения более или менее правильно, просто или дважды– и триждыперистоветвистые. «Листья» от двураздельных или двурассеченных до 4–5-рассеченных, без мешковидных образований при основании, по краям с характерными ресничками; часто несимметричные, почти поперечно прикрепленные, набегающие. Периантний образуется.

В составе семейства – род *Ptilidium* (Птилидиум). Это относительно более крупные растения: вегетативное тело гаметофита может достигать в длину 3–8 см. «Листья», резко несимметричные, с более крупной спинной

лопастью, состоят из изодиаметрических, сильноколленхиматических клеток.

В лесной полосе Южной Сибири широко распространен *P. pulcherrimum* (П.красивейший), часто произрастающий на коре деревьев хвойных пород и березы, гниющей древесине, скалах. Это мелкое растение длиной 0,7–2 см. «Листья» разделены на три доли (на 2/3–4/5 длины). Другой, более крупный, вид – *Ptilidium ciliare* (птилидиум реснитчатый) – распространен в горах юга Сибири, где представлен во влажных тундрах, в лесах на валежнике, на скалах. Встречается почти на всех континентах. «Стебель» достигает 2–6 см в длину. «Листья» на 1/3–1/2 разделены на 4–6 лопастей.

### 3. Систематика класса Бриевых мхов

Основным по видовому разнообразию и распространению в мире является класс *Bryopsida* – бриевые мхи. Гаметофит представителей класса имеет радиальное строение и никогда не бывает слоевищным. Спорофит усложненного строения, представлен коробочкой различной формы с колонкой внутри, обычно с дифференцированной крышечкой или раскрывающейся четырьмя створками. Элатеры в спорангии не развиваются. «Листья» расположены трех- или двухрядно на «стебле», часто имеют сложное анатомическое строение, в том числе жилку, не бывают отдельными или лопастными. Амфигастрии отсутствуют. Протонема в виде длинной разветвленной нити, редко пластинчатая. В составе бриевых мхов – три подкласса.

Подкласс *Sphagnidae*. Это крупные, беловато-зеленые, бурые или красноватые растения. Типичные болотные мхи, обычно образующие подушковидные дерновинки. «Стебель» ветвится пучками, вверху с более короткими ветвями, собранными в головку. Ризоиды отсутствуют. «Листья» состоят из клеток двоякого рода: крупных, бесцветных, лишенных содержимого (водоносные клетки), и узких, длинных, зеленых (хлорофиллоносные клетки). Спорофит на ложной ножке, шаровидный, темно-бурый, с недоразвитыми устьицами, без перстома, с крышечкой. Колпачок недоразвитый. Споровый слой в виде свода покрывает колонку.

*Protosphagnales* – примитивный, вымерший порядок. Разделения на «стеблевые» и веточные «листья» не наблюдается. В «листьях» имеется средняя жилка. В порядок входят несколько родов. *Protosphagnum nervatum* (Протосфагнум жилковый) – представитель вымершего рода. Встречался в перми в Западной Сибири.

Единственный современный порядок – *Sphagnales*. «Листья» дифференцированы на «стеблевые» и веточные, без средней жилки. Известны единственное семейство и род, в составе которых описано более 300 видов сфагновых мхов, распространенных по всему земному шару, из них 43 встречаются в пределах России.

*Sphagnum magellanicum* (Сфагнум магелланский). Довольно распространенный в лесной полосе Евразии торфообразующий мох. Проникает в арктическую и высокогорную тундры. Встречается также в умеренной полосе Северной Америки, в Южной Америке, Австралии, Новой Зеландии и на Азорских островах. Образует дерновинки красноватого, пурпурно-фиолетового, желтоватого или сизо-зеленого цвета высотой от 5 до 30 см. Произрастает предпочтительно на верховых болотах, иногда в других местобитаниях с избыточным увлажнением.

*Sphagnum fuscum* (Сфагнум бурый). Образует плотные, подушковидные дерновинки ржаво-бурого или зеленого цвета. Относительно распространенный вид умеренной зоны Северного полушария. Произрастает на верховых болотах, зыбких участках зарастающих озер, в зарослях субальпийских кустарников, в кочкарных тундрах.

Подкласс *Andreaeidae* – довольно однообразный и немногочисленный по видовому составу. Это мелкие, скальные мхи, образующие подушечки. Окрашены в цвета от красно-бурого до почти черного. «Листья» без жилки или с жилкой из однородных зеленых клеток. Спорофит на ложной ножке, имеет удлинненно-яйцевидную форму, раскрывается четырьмя-восемью продольными щелями, без перистомы, без устьиц. Колпачок конусовидно-шапочковидный, лопастной, небольшой. Споровый слой покрывает верхнюю часть колонки. В составе подкласса единственные порядок и семейство и два рода. Вид *Andreaea rupestris* (андрея скальная) – один из самых распространенных в роде. Встречается на всех континентах. Проникает в арктическую и антарктическую зоны. Произрастает на безызвестковых каменистых субстратах. Мелкое растение, имеющее «стебель» высотой 1-2 см.

Наиболее разнообразный, полиморфный и распространенный на планете подкласс – бриевые мхи (*Bryidae*). Это растения различного облика. Спорофит на собственной ножке, рано выступает из гаметангия и несет в верхней части развитый колпачок – остаток брюшка архегония. «Листья» с жилкой или без нее, разной формы и анатомического строения. Спорангий довольно сложно устроен: коробочка имеет перистом – особое образование, способствующее рассеиванию спор в благоприятные периоды в течение длительного времени. Споровый слой пронизан колонкой и окружен воздушной прослойкой. Очень полиморфный подкласс, включающий много различных порядков, около 85 семейств, 700 родов и 14000 видов.

*Polytrichales* – один из наиболее известных порядков. Это многолетние крупные мхи. «Стебли» и «листья» сложно дифференцированы. В «листьях» присутствует жилка, развиты ассимиляционные пластинки. В «стеблях» имеются проводящие пучки. Верхплодные. Коробочка прямостоячая или наклоненная. Перистом простой. Зубцы массивные, языковидные, в числе 16-32-64, вверху соединенные эпифрагмой. В порядок включаются два семейства.

*Polytrichaceae* – таксономически крупное семейство, представленное по всему земному шару, но преобладающее в умеренных и холодных облас-

тях. Охватывает 14 родов и свыше 350 видов. Род *Polytrichum* (кукушкин лен). Крупные, грубые, жесткие растения, образующие зеленые, сизовато- или буровато-зеленые дерновинки. На верхней (брюшной) поверхности «листьев» образуются многочисленные ассимиляционные пластинки, увеличивающие площадь поверхности. Пластинки представляют собой вертикальные (относительно поверхности «листа») выросты, располагающиеся параллельными рядами вдоль средней жилки. Наиболее распространенный вид – *P.commune* (кукушкин лен обыкновенный) встречается по всему земному шару, кроме Антарктиды. Произрастает на сырой почве в тенистых лесах, на болотах, лугах, в тундрах.

У представителей порядка *Dicranales* – коробочка удлинённая, чаще согнутая. Перистом простой, членистый, с 16-ю зубцами, цельными или расщепленными. «Листья» почти всегда с жилкой, узкие, от шиловидных до широколанцетных; клетки «листьев» от квадратных до прямоугольных, в углах основания «листа» – другой формы. В порядке 8 семейств, 86 родов и около 1500 видов. Большею частью это напочвенные, иногда скальные или эпифитные мхи. В качестве примера – вид *Ceratodon purpureus* (цератодон пурпуровый). В России встречается как единственный вид рода. Один из самых полиморфных и распространенных видов мхов на планете. Зарегистрирован на всех континентах, во всех климатических зонах, в самых различных местообитаниях. Часто поселяется и в антропогенных местообитаниях, рядом с человеком. Может произрастать на почве, скалах, валунах, стенах и крышах зданий, на гниющей древесине, разлагающихся животных останках, на пожарищах, в тундрах, на песчаных наносах в поймах рек, на высокогорных лугах. Наиболее любопытными были факты произрастания цератодона в общественном транспорте: в основании оконных стекол внутри автобусов. Это такие участки, где скапливается грязь, вполне достаточно света и тепла.

Порядок *Bryales* – «классический» в отделе, классе и подклассе. Многолетние мхи разнообразного облика: от мелких (высотой в несколько миллиметров) до довольно крупных, достигающих в высоту 30 см. Коробочка наклоненная или повислая, на длинной ножке. Перистом двойной, из 16-ти зубцов. Многообразны по типам вегетативного размножения. «Листья» с жилкой. Порядок охватывает 16 семейств, 62 рода и около 2000 видов. Преимущественно это лесные и болотные, напочвенные, реже скальные мхи Северного полушария. В Южном полушарии довольно разнообразны эпифиты.

Род *Bryum* (бриум) – самый крупный род семейства, включающий около 800 видов. В России встречается около 80 видов. Характерные особенности: «листья» окаймленные, темно- или желто-зеленые, с выступающей жилкой, на верхушке «побега» собраны в хохолок или равномерно распределены. Клетки «листа» толстостенные, широкоромбические. Среди бриумов встречаются повсеместно распространенные виды, имеющие широкую экологическую амплитуду. Например, *Bryum argenteum* (Бриум серебристый), который своим ареалом охватывает все континенты Земли, произрастает как в естественных (обнажения почвы, берега рек, тундры, скалы), так и в антро-

погенных местообитаниях (стены и крыши зданий, обочины дорог и троп и др.). Имеет беловатые, а в сухом состоянии – серебристые «листья». Некоторые сибирские виды бриумов являются чрезвычайно редкими и известны из единичных местонахождений: *Bryum planiusculum* (бриум плосковатый) известен только из района Подкаменной Тунгуски, а *Bryum sibiricum* (бриум сибирский) – только из района устья Нижней Тунгуски. Убедительных данных о повторных находках этих видов пока нет.

Таким образом, мхи многообразны, вездесущи, хотя и являются довольно древними растениями. Спорной является точка зрения, что мхи – «эволюционный тупик». Это процветающая, активная, меняющаяся группа, нашедшая свое место в «экономике» природы.

### Контрольные вопросы и задания

1. Каковы уровни соматической организации *Marchantiopsida*?
2. Общая характеристика отдела печеночных мхов.
3. Опишите систематику печеночных мхов.
4. Каково строение гаметофита и спорофита у маршанции многообразной как представителя печеночников?
5. Дайте характеристику другим представителям слоевищных печеночных мхов.
6. В чем отличия листостебельных печеночников от зеленых мхов?
7. Опишите вегетативное размножение у печеночников.
8. Класс бриевые мхи и особенности их строения.
9. Подкласс *зеленые мхи*: строение гаметофита и спорогона.
10. Типы перистома у бриид.
11. Опишите систематику подкласса Брииды.
12. Разнообразие представителей подкласса.
13. Подкласс *сфагновые мхи*: особенности гаметофита и спорогона.
14. Подкласс *андреевые мхи*: особенности гаметофита и спорогона.

## ЛЕКЦИЯ 21

### ПРОИСХОЖДЕНИЕ ПАПОРОТНИКОВ. ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭВОЛЮЦИИ В ОТДЕЛЕ POLYPODIOPHYTA. СИСТЕМАТИКА ПАПОРОТНИКОВ

#### План лекции

1. Общая характеристика отдела *Polypodiophyta*.
2. Древнейшие папоротники.

3. Современные папоротники.
4. Проголосеменные папоротники.

### 1. Общая характеристика отдела *Polypodiophyta*

Папоротники – *Polypodiophyta* – древняя группа, связанная по своему происхождению с псилофитами. Появились впервые в середине девонского периода палеозойской эры. Один из самых многовидовых отделов, причем таксономическое разнообразие проявляется уже в середине каменноугольного периода и сохраняется до наших дней. В настоящее время на Земле существует около 10 000 видов отдела. Для истории планеты именно папоротники имели важное эволюционное значение: все наиболее совершенные и многочисленные высшие растения (голосеменные и покрытосеменные) – их потомки.

Характерной особенностью папоротников является многообразие их вегетативных и генеративных структур и даже жизненных циклов. *Polypodiophyta* – один из самых контрастных отделов по степени эволюционной примитивности, т. е. продвинутости представителей. По этой причине единую лаконичную характеристику таксону дать невозможно. Соматический уровень организации характеризуется как сочетание синтеломного и предпобегового. Предпобег – вайя – возникает при кладификации (уплощении) ортотропных синтеломов. Это дает возможность для более эффективного фотосинтеза, ускорения индивидуального развития спорофита и представляет собой ароморфоз. Примечательно, что плагиотропные синтеломы почти не изменяются. Их изменение связано лишь с приспособительными тенденциями (освоение различных экологических ниш, т. е. идиоадаптаций). Оно проявляется в различной степени укорочения синтелома («длиннокорневищные» папоротники, «короткорневищные», розеточные и т.д.), «вертикализации» синтелома (появление древовидных ствольных форм).

Вайи папоротников в эмбриональном состоянии улитковидно свернутые (это лучшая защита меристематических тканей); они имеют недетерминированный верхушечный рост (как у побега), различную степень рассеченности; состоят из пластинки вайи (сегменты различных порядков и рахис), а также черешка. Проводящая система – от протостелической до наиболее совершенных типов: диктиостела и эустела, со всеми промежуточными вариантами. Представлены и необычные типы проводящей системы, когда ксилемные пучки имеют Х-, W-, Н-образную форму.

По характеру развития и строения спорангиев папоротники подразделяются на две большие группы, не имеющие четкого таксономического характера: зуспорангиатные и лептоспорангиатные. Первые – более примитивные – имеют более крупные, массивные, многоспоровые спорангии с многослойной стенкой и онтогенетически развиваются из группы клеток; вторые – более совершенные – имеют мелкие многочисленные спорангии с однослой-

ной стенкой, фиксированное количество спор (чаще 64) и развиваются по ускоренному варианту из одной клетки.

Спорангии также имеют приспособление для эффективного вскрывания и рассеивания спор: кольцо (горизонтальное, косое или вертикальное). У наиболее совершенных таксонов спорангии собраны в группы (сорусы) и защищены индузием (покрывальцем). У древних видов споры были трехлучевые, позднее появляются однолучевые. Кроме равноспоровых представителей богато представлены и разноспоровые, причем появившиеся конвергентно. Гаметофит у примитивных таксонов, как правило, массивный, многоклеточный, многолетний; обычно имеет микоризу и не способен к фотосинтезу; у молодых таксонов гаметофит в виде небольшой зеленой однослойной пластинки или нитей. Он имеет короткий срок жизни.

## 2. Древнейшие папоротники

Наиболее примитивный и древний класс папоротников – *Cladoxylopsida*. Появились в середине девонского периода палеозойской эры, т. е. около 370 млн лет назад. Исчезли в начале каменноугольного периода, просуществовав всего 40–50 млн лет. Несмотря на кратковременное существование, дали начало по меньшей мере двум крупным филогенетическим ветвям, что имело значительное эволюционное значение. Финалом одного из направлений сегодня являются современные папоротники, другого – два существующих ныне отдела высших растений, т. е. голосеменные и покрытосеменные. Произошли кладоксилосиды от псилофитов. Кладоксилеевые папоротники и внешне очень похожи на них: отсутствуют уплощения осевых органов; как следствие, у них – синтеломный уровень организации; имеются крупные терминальные спорангии; характерны более или менее сильные разветвления; иногда, кроме ортотропных, присутствуют и плагиотропные синтеломы. Особенности этой группы папоротников являются появление более или менее кладифицированных микротеломов, а главное – сложно расчлененная проводящая система осевых частей. Ксилема экзархная. В районе протоксилемы присутствуют периферические петли или протоксилемные лакуны. Важнейшие представители следующие.

*Pseudosporochnus nodosus* (Псевдоспорохнус узловатый). Ранее считался псилофитом. Встречался в середине девона в Западной Европе. Небольшое, высотой около одного метра, растение было представлено только ортотропными осями. Неразветвленный ствол в верхней части увенчан пучковидной «мутовкой» ветвей, в нижней части – пучок корней. Ветви сильно разветвленные. Конечные веточки были частично стерильными, частично – с двумя парными спорангиями. Проводящая система напоминает сильно расчлененную актиностелу либо «упорядоченную» плектостелу. В центре протоксилемы проходит тяж тонкостенных паренхимных клеток. Благодаря этому образуются периферические петли.

*Cladoxylon mirabile* (Кладоксилон удивительный). Встречался в начале карбона в Западной Европе. Достоверно к этому роду можно отнести только окаменелые фрагменты ортотропных осей. Близок к псевдоспорохнусу. Проводящая система – полистелического типа. Расположение лент ксилемы неупорядоченное. Появляется вторичная древесина. Диаметр стволов – до 4 см. На поперечном срезе присутствуют листовые следы, направляющиеся в афлебии. Название составлено из латинских слов, обозначающих «ветка» + «древесина», и указывает на разветвление ксилемных лент на поперечном разрезе.

*Protohyenia janovii* (Протогиения Янова). Встречалась в начале девона. Известна по ископаемым останкам с правого берега Енисея у г. Красноярска (Торгашино). Внешним обликом напоминает предыдущий таксон, но генеративные ветви, как у псилофитов. Спорангии раскрывались продольно с помощью верхушечной щели. Ортотропные синтеломы высотой до 10 см и около 5 мм в диаметре, плагиотропные – более длинные и диаметром до 1,5 см.

*Zygopteridopsida* – вымерший в середине пермского периода палеозойской эры таксон. Первые растения появились в конце девона. Предковой группой, очевидно, являлись кладоксилеевые папоротники. Класс объединяет довольно разнообразных представителей, часто контрастных по степени эволюционной специализированности и приспособленности. Это типичные эуспорангиатные растения. Спорангии располагались одиночно или группами, терминально (в особых по морфологической природе органах – в спорокладах, отделенных от вегетативных частей) или на нижней поверхности пластинки вайи. На стенках спорангия появляется дифференцированная группа клеток, способствующая их вскрытию. Споры трехлучевые. Характерны различная форма ксилемы в осевых органах (С-, V-, W-, I-, H- или X-образная), а также протостела или актиностела. У некоторых представителей в ксилеме развиваются периферические петли, как у кладоксилеевых папоротников. Зигоптерисовые папоротники – первое эволюционное звено в направлении всех современных папоротников кроме ужовниковых. Именно в рамках данного таксона у «папоротниковой» линии эволюции впервые, в начале карбона, появляются листовидные образования – вайи (предпобеги).

Необычен тот факт, что в другой эволюционной линии (проголосеменные и голосеменные) вайи появились значительно раньше.

Для зигоптерисовых характерно наличие особых дорсо-вентральных органов – филлофоров, промежуточных по своей природе между синтеломными корневищами и рахисами плосцветок и предпобегов. Филлофоры ответвлялись от плагиотропных синтеломов и росли разным образом. Так же, как и у синтелома, их рост был неограниченный. На них развивались перья, располагавшиеся либо в два, либо в четыре ряда. Класс включает единственный порядок.

Класс *Botryopteridopsida* – группа, берущая начало от зигоптерисовых папоротников. Появились в начале каменноугольного периода, вымерли к

концу пермского, просуществовав около 110–120 млн лет. В середине пермского периода от ботриооптерисовых произошли полиподиевые папоротники, наиболее многочисленные в настоящее время. Представители класса *Botryopteridopsida* по сравнению с относительно примитивными зигоптерисовыми папоротниками характеризуются лептоспорангиатностью, появлением сифоностелии, пазушным ветвлением, не известным у других папоротников, и многоспорангиальными сорусами. Для ботриооптерисовых характерно отсутствие упорядоченности в характере ветвления синтеломов, филлофоров и предпобегов: от вайи могут ответвляться филлофоры, от филлофоров – и вайи, и синтеломы; могут быть представлены только синтеломы и предпобеги. В пределах класса представлены все фазы становления папоротниковой вайи: от цилиндрических ветвящихся осей до типичной листовидной пластинки. Спорангии с выраженным кольцом могут быть собраны в «безлистные» агрегаты или располагаться на вегетирующих сегментах вайи. Класс включает единственный порядок.

### 3. Современные папоротники

Класс *Marattiopsida* – папоротники, появившиеся в середине каменноугольного периода палеозойской эры, и одна из немногих древних групп, сохранившихся до настоящего времени. Мараттиопсиды берут начало от зигоптерисовых папоротников, с которыми их сближают многие архаические черты: эуспорангиатность, наличие афлебиев, отсутствие приспособлений для раскрытия спорангиев или примитивное кольцо. Для современных мараттиевых характерны срастание спорангиев в синангии и их ламинальное расположение. Жизненную форму можно, вероятно, считать полудреводной (редукция древовидности). Синтелом в виде дорсо-вентрального корневища или клубневидного ствола отличается мясистостью. В молодых синтеломах имеется протостела, которая в дальнейшем преобразуется в амфифлоидную сифоностелу. В вегетативных органах мараттиевых развиты большие лизигенные ходы. Споры трехлучевые или однолучевые. В каждой спорангии их развивается от 1450 до 7500. Гаметофиты надземные, мясистые, темно-зеленые, сердцевидные или продолговатые, многолетние. Класс включает единственный порядок.

Класс *Polypodiopsida* появился, очевидно, в первой половине пермского периода палеозойской эры около 270 млн лет назад. Современный. Предковыми для полиподиевых папоротников являются ботриооптеридопсиды. Представители класса наиболее сложно организованы по сравнению с современными папоротниками и характеризуются лептоспорангиальностью, различными типами вай, самыми совершенными видами спорангиев, различными типами спороношений, высокоорганизованной проводящей системой. Включает несколько подклассов.

*Osmundidae* – группа примитивных папоротников, занимающих промежуточное положение между эуспорангиатными и лептоспорангиатными таксонами. Достаточно обособлена от всех подклассов полиподиопсид, очевидно вследствие ранней дивергенции от остальных таксонов полиподиевых папоротников. Спорангии крупные, без кольца. В синтеломных корневищах относительно сильно развита кора при тонкой стеле. Тип проводящей системы – диктиостела; при этом флоэма окружает «сетчатую» флоэму в виде сплошного цилиндра. Представители известны по ископаемым останкам пермского периода.

*Schizeidae* – своеобразная, достаточно древняя группа папоротников. Известна с каменноугольного периода палеозойской эры. Представители подкласса характеризуются комплексом достаточно примитивных черт: одиночные спорангии расположены по краю пластинки, созревают одновременно (симультанный тип); верхушечное поперечное кольцо, способствующее вскрытию спорангия; трехлучевые споры, дихотомическое жилкование в сегментах вай; диморфизм в строении генеративных и вегетативных вай или их частей.

Порядок *птерисовых* считается достаточно специализированным. Спорангии, вперемешку с парафизами, располагаются непрерывной или прерывистой линией вдоль края сегмента пластинки вайи, образуя так называемый ценосорус. Спорангии при этом прикрыты подвернутым краем пластинки. Индузий отсутствует. Созревание спорангиев неопределенное. Кольцо продольное. Споры трехлучевые или однолучевые (редко). Жилкование дихотомическое. Проводящая система – соленостела. Корневищеподобные синтеломы покрыты чешуями, реже волосками.

*Hymenophyllidae* – достаточно разнородная в отношении степени примитивности либо эволюционной продвинутости группа папоротников. Наблюдается различный характер развития синтелома: от развитого плагиотропного до редуцированного ортотропного у некоторых «короткокорневищных» папоротников. Спорангии собраны в градатные сорусы и имеют поперечное, косое или продольное кольцо. Созревание спорангиев – базипетальное. Индузий обычно хорошо развит. Споры трех– или однолучевые. Происходят, вероятно, от вымерших ботриоптерисовых. Известные представители следующие.

*Pteridium aquilinum* (Орляк обыкновенный). Один из самых распространенных папоротников Земли. Встречается на всех континентах, кроме Антарктиды. Чрезвычайно изменчив и в разных регионах представлен особыми географическими расами – подвидами. Произрастает в светлых смешанных лесах, а также в сосняках, темнохвойной горной тайге, на лесных полянах, по берегам рек, на остепненных лугах и др. Для орляка характерны длинные подземные синтеломы («корневища»), черно-бурые. Диаметр – 1–1,5 см. Глубина их залегания – от 5 до 60 см. Возраст синтеломов, определенный по оставшимся, неразложившимся частям, составляет более 50–70 лет. Вайи высотой 30–200 см, а в тропиках – до 4 метров. Примерно полови-

ну высоты вайи занимает черешок, а еще половину – крупная треугольная или яйцевидная пластинка. Молодые вайи более или менее густо покрыты коричневыми или белыми волосками; имеют промышленное пищевое значение. В Японии выращивается в культуре. В некоторых регионах – злостный сорняк, который засоряет пастбища, ядовит для скота. Используется в народной медицине, имеет техническое применение.

*Dryopteris filix-mas* (Щитовник мужской). Вайи продолговато-ланцетные, короткочерешковые, дваждыперистые. Произрастает в широколиственных, смешанных и темнохвойных лесах. Встречается в Европе, на Кавказе, в Южной Сибири, Средней Азии, Северной Америке. Сибирские местонахождения мужского щитовника представлены остаточными фрагментами ареала, изолированными от основных мест произрастания вида обширными разрывами (дизъюнкциями). В Сибири *Dryopteris filix-mas* является неморальным реликтом третичного периода кайнозойской эры.

***Polypodiidae*** – один из «молодых» в филогенетическом отношении подклассов. Лептоспорангиатные. Представители в значительной степени специализированы. Спорангии – в сорусах. Характерно отсутствие (за редкими исключениями) индузия. По своему происхождению связаны, вероятно, с вымершими представителями предыдущего подкласса. Характерные представители следующие.

*Polypodium* (Многоножка). Насчитывает 75 видов, являющихся некрупными эпифитами или наземными формами с перисторассеченными пластинками вай. Относится к типовому подсемейству *Polypodioideae*. Распространены в тропической, субтропической и умеренной зонах. В России встречаются 5 видов, из которых два достаточно широко представлены в Южной Сибири. *Polypodium sibiricum* (многоножка сибирская) распространен к востоку от Енисея. Имеет синтелом, покрытый темно-бурыми, почти черными чешуйками, более мелкие размеры вай (до 25 см в длину, 2–4 см в ширину), сорусы, несколько сдвинутые к краю пластинки. Другой вид – *Polypodium vulgare* (многоножка обыкновенная) – встречается к западу от Енисея (до Западной Европы и Северной Америки). Синтелом покрыт светло-бурыми чешуйками, вайи относительно более крупные (до 35 см в длину, 4–6 см в ширину), сорусы расположены в середине сегмента, «корневище» имеет сладкий вкус. Сибирские виды распространены в горных районах, где встречаются в лесной полосе, изредка – в высокогорьях. Произрастают на тенистых скалах, крупных мшистых валунах, иногда на колоднике, очень редко в основании стволов деревьев.

***Marsileidae*** – водные и земноводные разноспоровые папоротники. Известны с конца мелового периода мезозойской эры. Этот подкласс в систематическом отношении имеет изолированное положение и, по-видимому, происходит от циатейных папоротников, представителям которого близок по данным геномного анализа. Иногда сближается со схизейными папоротниками. Сорусы – в спорокарпиях, представляющих собой видоизмененный предпобег. Спорокарпии твердые сидячие или на ножках. В каждом сорусе

находятся мега- и микроспорангии. Многолетники с тонким, ползучим плагиотропным синтеломом и двурядно расположенными на нем вайями. Вайи специфической формы: нитевидные или похожие на лист клевера, но «четырехлисточковые». В подклассе – единственный порядок и семейство, три рода и около 80 видов, распространенных преимущественно в Восточном полушарии.

Сальвиниевые – *Salviniidae* – водные разнospоровые папоротники, конвергентные по отношению к марсилиевым. Известны с начала мелового периода. Произошли, очевидно, от гименофилловых папоротников. Растения свободноплавающие, лишь изредка могут развиваться на сырой почве. Микро- и мегаспорангии находятся в отдельных сорусах. Каждый сорус полностью покрыт индузием, образуя спорокарпий. В подклассе единственный порядок и два семейства. Это водные однолетние растения с тонкими синтеломами. Вайи – по трое в мутовках, видоизмененные и диморфные: две из них плавают на поверхности воды и имеют цельные, неперистые пластинки; одна погружена в воду и похожа на корни. Сорусы на ножках, полностью скрыты индузием. Микроспорангии содержат 9–14 микроспор; мегаспорангии с одной–двумя мегаспорами. В семействе один род.

#### 4. Проголосеменные папоротники

Представители класса *Aneurophytopsida* и двух последующих объединяются в естественную группу *Progymnospermae* (проголосеменные). Класс *Aneurophytopsida* и его потомки – *Archaeopteridopsida* – имели важное эволюционное значение: от них берут начало представители ныне господствующих на Земле отделов голосеменных и покрытосеменных растений.

*Archaeopteridopsida* – древний, вымерший класс, происходящий от аневрофитопсид. Появился в середине девона, а вымер в начале каменноугольного периода палеозойской эры. Является предком голосеменных. Древовидные представители класса характеризовались правильным спиральным расположением вай на стволе, разнospоровостью, эустелическим строением проводящей системы, появлением предпобега.

Ужовниковые – *Ophioglossopsida* – своеобразная группа современных растений, мало похожих на папоротники. Произошли, очевидно, от равноспоровых аневрофитопсид в палеозое. Есть три современных рода и более 80 видов. Многолетние травянистые растения, как правило, небольших размеров. Представлены эпифиты. Спорофиты не имеют механических тканей, мясистые. Синтелом, корневищеподобный, укороченный, имеет проводящую систему сифонстелического или диктиостелического типов. Ксилема экзархная или эндархная. Некоторые виды способны к вторичному росту (остаточному) и во вторичной ксилеме; имеют лучи. Трахеиды – окаймленнопоровые с торусом, как у голосеменных. Это равноспоровые зуспорангиатные растения. Спорангии содержат 1500–15000 спор. Вайи в эмбриональном

состоянии не свернуты улиткой. Гаметофиты мясистые, цилиндрические, ветвящиеся, многолетние, обычно подземные; эндомикосимбионты.

### Контрольные вопросы и задания

1. В чем отличие папоротников от других современных споровых растений?
2. Назовите новообразования в отделе папоротников.
3. Опишите строение вайи.
4. Опишите эволюцию морфоструктур папоротников.
5. Опишите эволюцию органов спороношения.
6. Каковы особенности строения классов проголосеменных папоротников?
7. Охарактеризуйте кладоксилеевые, зигоптерисовые и ботриоптерисовые папоротники.
8. Каковы особенности строения мараттиевых и полиподиевых папоротников?
9. Назовите жизненные циклы папоротников.

## ЛЕКЦИЯ 22

### ОТДЕЛ PINOPHYTA: ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ, ПРОИСХОЖДЕНИЕ. СИСТЕМАТИКА ГОЛОСЕМЕННЫХ

#### План лекции

1. Общая характеристика отдела голосеменных растений.
2. Классификация голосеменных растений.

#### 1. Общая характеристика отдела голосеменных растений

Отдел голосеменных (или *Pinophyta*) в настоящее время насчитывает около 800 видов древесных и кустарниковых растений. Травянистые формы известны среди ископаемых голосеменных. Эти растения играют важнейшую роль в формировании лесных ландшафтов и накоплении биомассы и углерода, особенно в северных регионах земного шара. Около 200 видов являются объектами лесного хозяйства. Многие отличаются скоростью роста, гигантизмом (высота – более 60 м), ценной древесиной; часть из них – источник пищевых продуктов, большинство декоративные, а потому повсеместно используются при озеленении и в ландшафтном дизайне.

Голосеменные появились более 300 млн лет назад, почти на 100 млн лет раньше первых покрытосеменных. Расцвет их приходится на значительный период, длившийся около 100–150 млн лет. Учитывая палеонтологические данные, в истории этих растений можно выделить 3 периода:

1) карбон – пермь: широко и повсеместно распространились семенные папоротники, на огромных территориях произрастали кордаитантовые растения, появились хвойные;

2) триас– юра: в этот период появились и исчезли кейтониевые и ряд ископаемых форм хвойных, широко были представлены беннетиттовые, гинкговые, цикадовые и чекановские;

3) меловой и третичный периоды: угасание гинкговых, цикадовых и чекановских, господство многих видов хвойных, особенно в Северном полушарии; к концу этого периода сложился близкий современному состав голосеменных.

Предками голосеменных, вероятно, являлись древнейшие разноспоровые папоротники, которые уже в девонский период дали начало примитивным семенным папоротникам, полностью вымершим в начале мелового периода.

Ныне живущие голосеменные представляют собой смесь разрозненных останков некогда процветавшей большой группы растений. У всех голосеменных имеется открытое микропиле, и при опылении пыльца попадает на поверхность нуцеллуса. Однако древность голосеменных и разобщенность ныне живущих представителей затрудняют создание классификации только по строению генеративных органов.

Предками их, вероятно, являлись древнейшие разноспоровые папоротники, от которых произошли примитивные семенные папоротники, появившиеся в девоне и вымершие только в начале мелового периода.

Все голосеменные относятся к эуспорангиатным растениям.

*Микроспорангии* развиваются из поверхностных клеток микроспорофиллов. Инициальные клетки микроспорангиев обычно расположены в один слой, но у некоторых видов (можжевельник обыкновенный) – в два слоя. Формирование стенки микроспорангия полностью заканчивается, когда спорогенные клетки начинают превращаться в материнские клетки пыльцы. У наиболее примитивных среди голосеменных (саговниковые и гинкго двулопастной) стенка многослойная. У более высокоорганизованных голосеменных наблюдается тенденция к уменьшению числа слоев стенки. Число слоев стенки, включая эпидермис и тапетум, различно. Так, самых внутренних, выстилающих, слоев у сосновых – 4–5, таксодиевых и кипарисовых – 3, гнетовых – 4, эфедровых – три.

*Тапетум* служит для питания материнских клеток пыльцы и развивающихся микроспор. Эта важная трофическая функция была обнаружена у покрытосеменных, образующих стерильную пыльцу вследствие нарушений тапетума. Существует два основных типа тапетума (секреторный и плазмодиальный), между которыми – переходные формы. У плазмодиального тапе-

тума происходит разрушение стенок клеток и внедрение протопластов между спороцитами. Для секреторного типа характерно то, что клетки остаются интактными и при созревании спор. У большинства голосеменных уже после стадии тетрады микроспор самые внутренние стенки клеток тапетума разрушаются, но протопласты сохраняют постенное положение. Это промежуточный тип тапетума: секреторно – плазмодиальный (Козубов, 1974). К моменту вылета пыльцы у большинства голосеменных, кроме гинкго, из всех слоев микроспорангия остается только эпидермис с утолщенными клеточными стенками. Открываются спорангии продольной трещиной.

Мейоз – важный этап в онтогенезе каждого организма, жизненный цикл которого связан с оплодотворением. У голосеменных, как и у всех высших растений, с него начинается стадия гаметофита, или полового поколения. Обобщив литературные данные, можно выделить у хвойных три типа прохождения мейоза:

- 1) мейоз начинается и завершается осенью: *Taxus*, *Cryptomeria*, *Juniperus*, *Cedrus*;
- 2) начинается осенью и заканчивается весной следующего года: *Larix*;
- 3) начинается и завершается весной: *Picea*, *Abies*, *Pinus*, *Keteleeria*, *Pseudolarix*, *Tsuga*, *Pseudotsuga*, *Juniperus*.

Разные типы мейоза встречаются даже у представителей одного рода. Общая продолжительность мейоза варьируется от 20–25 дней у сосны и ели до шести месяцев у лиственницы.

**Микрогаметофитогенез.** Микроспора, образуемая после окончания мейоза, является первой клеткой значительно редуцированного эндоспорового мужского гаметофита. Он происходит до определенной стадии для каждого вида внутри оболочки споры. У голосеменных никогда не образуется дефинитивный антеридий, как, например, у папоротников. Развитие микрогаметофита начинается в микроспорангии и может продолжаться вплоть до того, когда пыльцевое зерно попадет на нуцеллус семяпочки. В результате ряда митотических делений образуются, например у хвойных, пять клеток: две проталлиальные, клетка трубки, клетка-дислокатор и спермиогенная (сперматогенная) клетка. Последняя образует обычно две мужские гаметы, либо сперматозоиды (цикадовые и гинкго), либо спермии-клетки, либо свободные спермии-ядра.

Оболочка пыльцевых зерен – спородерма – состоит из интины и экзины. У некоторых голосеменных спородерма имеет еще один слой: перину. Перина образуется у кипарисовых, таксодиевых и тисовых. У многих хвойных пыльцевые зерна имеют воздушные мешки. Образуются они из экзины.

Сравнительное изучение мужского гаметофита голосеменных позволило проследить этапы эволюции мужского гаметофита семенных растений: 1) сокращение количества проталлиальных клеток, останков вегетативного тела гаметофита, вплоть до их исчезновения; 2) уменьшение количества гамет до двух; 3) появление спермиев (утрата жгутиков), что компенсирова-

лось образованием пыльцевой трубки, облегчающей продвижение гамет к архегониям; 4) сокращение числа митозов, ведущее к образованию гамет.

**Семяпочка.** Все семенные растения характеризуются наличием семян, развивающихся из семяпочек, или семязачатков. Гипотезы о происхождении семяпочки следующие: синангиальная и индузиальная. *Синангиальная гипотеза* гласит о том, что семяпочка произошла из мегасинангия. При этом фертильным остался один мегаспорангий, ставший нуцеллусом, а остальные мегаспорангии редуцировались и образовали стерильный интегумент. Подтверждение этому – находки примитивных семяпочек семенных папоротников. Так, интегумент у ископаемого семени *Physostoma* заканчивается 12-ю свободными волосками, расположенными по кругу и представляющими собой свободные концы стерильных спорангиев. Согласно *индузиальной гипотезе* интегумент образовался из индузии.

Семяпочка голосеменных имеет следующее строение: в центре находится нуцеллус (мегаспорангий), его окружает интегумент, который в верхней своей части формирует микропиле (пыльцевход). Нижняя часть семяпочки, где интегумент переходит в ткани семенной чешуи, называется халазой.

Нуцеллус семяпочки у большинства голосеменных во время опыления многоклеточный, с эпидермисом и большим количеством паренхимы. Интегумент – эволюционно новая структура, образовавшаяся лишь у семенных растений. Его функция – защита нуцеллуса на ранних этапах его развития. Интегумент зрелой семяпочки обычно дифференцируется на три слоя и в дальнейшем формирует семенные покровы. Наибольшего развития достигает интегумент у семяпочек, слабо защищенных спорофиллами и чешуей шишки (гинкго).

В отделе голосеменных наблюдается разная степень срастания нуцеллуса с интегументом, что позволяет судить о продвинутости таксонов. Свободный нуцеллус можно считать самым примитивным (араукариевые и торрея). В то же время переход от свободного нуцеллуса к сросшемуся – явление довольно древнее. Так, в палеозое, наряду с семенами со свободным нуцеллусом (тригонокарпус), встречались семена и со сросшимся нуцеллусом (лагеностома). У сосновых интегумент и нуцеллус остаются отдельными только у апекса.

Семяпочки голосеменных бывают прямыми (гинкговые, тисовые, таксодиевые, кипарисовые) и обращенными, когда пыльцевход направлен к основанию семенной чешуи (араукариевые, сосновые). Микропиле также различается по строению таксонов. Оно обеспечивает доступ пыльцы к нуцеллусу и после опыления закрывается. Для таксонов, как современных, так и вымерших, образующих сперматозоиды, характерна пыльцевая камера. Она образуется в апикальной части нуцеллуса в результате лизиса его клеток и имеет различный размер (в зависимости от уровня развития семяпочки). Во время опыления она заполняется сахаристой жидкостью. Жидкость для улавливания пыльцы выделяется и у некоторых хвойных.

**Мегаспорогенез.** У голосеменных, за некоторым исключением, закладывается только одна материнская клетка мегаспоры. После мейоза из четырех мегаспор три отмирают.

**Макрогаметофитогенез.** Развитие женского гаметофита начинается со стадии свободоядерных делений. Количество свободных ядер на этой стадии различно у разных таксонов, например: у сосны обыкновенной – 32 ядра, сосны сибирской – 80–100, диоона – до тысячи. Затем между ядрами образуются клеточные стенки и начинается клеточная стадия гаметофита. На ее верхушке образуются архегонии. Каждый архегоний развивается из одной инициальной клетки. Количество архегониев у голосеменных различно: от 2–5 у сосновых до двухсот у микроцикаса и кипарисовых. Большим количеством архегониев характеризуются таксодиевые: криптомерия – 8–15, секвойя – до 60-ти. У таксодиевых и кипарисовых имеются архегониальные комплексы, в них архегонии плотно прилегают друг к другу и имеют общий слой обкладочных клеток.

**Эмбриогенез.** После оплодотворения в зиготе начинаются свободоядерные деления, затем – образование клеточных стенок, далее формируется проэмбрио. У сосновых он состоит из 4-х слоев, всегда по четыре клетки в каждом. Сразу после выхода проэмбрио из архегония происходит кливаж – образование из одного проэмбрио четырех эмбриональных единиц, по 4 клетки каждая. Далее образовавшиеся эмбрио своими суспензорами проталкиваются в образующийся зародышевый канал, семядолями к халазальному концу женского гаметофита.

Для роста зародыша необходим контакт семядолей с эндоспермом, особенно их кончиков, т. к. зародыш питается через семядоли. Первый из развивающихся эмбрио настолько расширяет зародышевый канал, что остальные зародыши лишаются контакта с эндоспермом. В результате нарушается их питание и они отстают в развитии. Функцию эндосперма выполняет ткань женского гаметофита.

## 2. Классификация голосеменных растений

**Класс *Ginkgopsida*.** Платиспермическая линия эволюции. Порядок *Calamopityales*. Семена эллиптические в сечении. В каждой половине интегумента проходит по одному пучку. Нуцеллус срастается с интегументом почти на всю длину. Вегетативные вайи сложноперистые. Главный рахис вильчатый. Жилкование перышек веерное (как у археоптерисовых). Стволики тонкие, эустелические. По периферии сердцевины расположены несколько первичных пучков. Они, как и у археоптерисовых, делятся радиально, но уже наблюдается пазушное ветвление осей. К осевым пучкам примыкает вторичная древесина, сложенная трахеидами. Кора спорганового типа, т.е. по ее периферии расположены короткие радиальные склеренхимные пластины, идущие вдоль ствола и изредка анастомозирующие. После первого дихото-

мического деления рахиса в каждом из ответвлений проходит V-образный пучок с несколькими протоксилемными тяжами. Далее рахисы ветвятся перисто. В осях и черешках часто наблюдаются секреторные каналы. Предполагалось, что каламопитиевые – предки лагеностомовых, но, возможно, обе группы возникли независимо от древних голосеменных с варьирующей симметрией семени.

Порядок *Callistophytales*. Каллистофитовые по стелярной организации сходны с каламопитиевыми. Семена имеют свободный интегумент с полностью сформированным микропиле. По строению семян сходны с пельтаспермовыми. Строение и расположение синангиев напоминает мараттиевых. Ствол плагиотропный, есть вторичная древесина. Ветвление пазушное. В стеблях, как у каламопитиевых, отмечены кора спорганового типа, секреторные каналы и полости. Семена мелкие. Интегумент 3-слойный, уплощенный, с секреторными каналами. Семяпочки выделяют пыльцеулавливающую секреторную каплю. Формы из среднего карбона несли по одному семени на нижней лопасти перышек. Формы из позднего карбона имели филлоспермы с модифицированными перышками, несшими большое число семян. Синангии (на перышках) состояли из 5–9 спорангиев, сросшихся нижними частями. Микрогаметофит такой же, как у современных хвойных. Сходство в строении и онтогенезе пыльцы и микроспорангия каллистофитовых и хвойных – один из примеров параллелизма в эволюции растений.

Порядок *Peltaspermales*. Пельтасперовые схожи с каллистофитовыми, но отличаются от них тем, что семяносные листья преобразуются в кладоспермы, утрачивающие сходство с вегетативной листвой и приобретающие облик специализированных фертильных побегов. Кладоспермы более примитивных родов сходны с вегетативными листьями типом рассечения. У более продвинутых родов кладоспермы чаще всего пельтатные (пельтоиды) или купуловидные. Семяносный диск венчает ножку и несет снизу семени, окружающие ее.

Семенная пластинка может быть перистой с семенами, сидящими двумя рядами. Она может редуцироваться до купулы с единственным семенем (семейство *ункомасиация*). У семейства *кардиолепидация* края кладосперма в разной степени подвернуты вниз. При сильном подворачивании образуется почти закрытая капсула.

У мужских микроспорокладов редукция листовой пластинки шла гораздо быстрее. Синангии древнейших пельтаспермовых расположены перисто. У семейства *ункомасиация* сохраняется уплощенность пластинки, несущей спорангии. У остальных пельтаспермовых синангии сидят пучками у концов веточек, слегка сливаясь у основания. Для пельтаспермовых характерны секреторные каналы, или полости, что объединяет их с каламопитиевыми, каллистофитовыми и гинкговыми. Чаще всего листья перистые, с открытым жилкованием. Характерна вильчатость рахиса. Есть роды с цельными листьями и параллельным или веерным жилкованием. В порядке выделяют четыре семейства: *трихопитиация* (кладоспермы сохраняют листопо-

добность, делятся перисто или перисто-дихотомически, семена прикрепляются субапикально к конечным долям); *пельтаспермация* (характерны пельтоиды и кладоспермы); *кардиолепидация* (пельтатные капсулы почти замкнутые); *ункомасиация* (одиночные семена – в купуловидных вместилищах).

Порядок *Ginkgoales*. До настоящего времени сохранился один вид – гинкго двулопастной. Появился он около 200 млн лет назад. Это священное дерево высотой 30 м растет во многих парках, окружающих старинные храмы в Китае, Японии и Корее. Пикноксильная линия эволюции; эустела. Двудомное, листопадное растение. Листья с дихотомическим жилкованием расположены на двух типах побегов: брахи- и ауксибластах. Микростробилы сережковидные. На микроспорофиллах образуется по два (до четырех) микроспорангия. Зрелая пыльца 4-клеточная, с двумя проталлиальными клетками. Далее развитие мужского гаметофита гинкго продолжается после попадания пыльцы в пыльцевую камеру семяпочки, где при помощи гаустории гаметофит прикрепляется к стенке пыльцевой камеры. Развитие гаметофита завершается образованием двух сперматозоидов.

Макростробилы закладываются в пазухах листьев и несут по две семяпочки, из которых обычно одна образует семя. Оплодотворение у гинкго наступает через несколько месяцев после опыления, а окончательное развитие эмбрио заканчивается уже после опадения семян.

**Класс *Cycadopsida*.** Это радиоспермическая линия эволюции. Порядок *Lagenostomales*. Провести четкое разграничение лагеностомовых и каламопитиевых по анатомическим признакам стволов, веток и структур микроспорокладов трудно. Все это говорит о близости порядку из класса *гинкговых*. Вторичная древесина сложена трахеидами. Среди лагеностомовых описаны и протостелические, и эустелические формы.

У лагеностомовых в вайи направлялись или уплощенный V-образный листовый след с несколькими протоксилемными тяжами, или несколько самостоятельных листовых следов; причем оба типа могли наблюдаться у одного рода. V-образные следы проходят в стерильные вайи и полиспермы, а многопучковые – в микроспороклады.

От стеблей иногда отходили воздушные корни, как у папоротников. Микроспороклады чаще безлистные, иногда несут отдельные редуцированные перышки в нижних частях спороносных ветвей. Синангии могут быть рассеяны среди перышек облиственных вай. У наиболее древних форм свободные спорангии собраны группами на дихотомически ветвящихся осях. Синангии наиболее продвинутых форм сидят на верхушках осей, расширенных в виде подушечки. Синангии состоят из 4–8 сросшихся у основания спорангиев.

Для осей характерна кора спорганового типа. У других родов внешний слой коры диктиоксилонный, т. е. в нем располагаются радиально ориентированные и часто анастомозирующие склеренхимные пластины. По симметрии купулы лагеностомовые делят на группы BS (бирадиально-симметричные) и RS (радиально-симметричные). У древнейших лагеносто-

мовых – купула BS (*Archaeosperma*), у более продвинутых – RS (*Lagenostoma*, *Tyliosperma*, *Calathospermum*).

Порядок *Trigonocarpales*. Тригонокарповые отличаются от лагеностомовых нуцеллусом (с внутренним интегументом), свободным от интегумента внешнего или купулы, а также синангиями из полностью сросшихся спорангиев и своеобразной организацией стволов, имитирующих полистелию. На поперечных сечениях стволов первичные проводящие пучки разделены и каждый из них окружен своим массивом вторичной древесины рода *Medullosa*. Семена радиоспермические. У пахитесты они до 11 см в длину и до 6 см в поперечнике. Семена замещали перышки на вайях или прикреплялись к рахису перьев последнего порядка (филлоспермы). Микроспорангии срастались в очень разнообразные синангии. Более простые синангии – из 3–4 спорангиев. В других случаях спорангии срастаются в сложные колоколообразные структуры. Прикрепление синангиев у тригонокарповых произошло при переходе синангиев со специализированных безлистных побегов на облиственные вайи.

Порядок *Bennettitales*. Среди радиоспермических голосеменных нет других растений, кроме тригонокарповых, с которыми можно хотя бы косвенно связать происхождение беннеттитовых. Семена беннеттитовых радиоспермические, но в отличие от тригонокарповых иногда имеют свободную купулу. Микроспорофиллы листовидные. Семена сидят на расширенной верхушке бокового побега. Есть два семейства: семейство *беннеттитовых* и *вильямсониевых*.

Стволы первых толстые, колонно- или боченкообразные, до 60 см в диаметре. Если ствол ветвился, растение выглядело как несколько сросшихся ананасов. Центр ствола занят широкой сердцевинной, окаймленной кольцом мезархных пучков первичной древесины. Вторичная ксилема маломощная, сложенная лестничными трахеидами. Листовой след, вначале с – образный, вскоре делится на несколько пучков. Поверхность ствола покрыта плотным чехлом из оснований опавших листьев. По всему стволу разбросаны обополюе фруктификации. Микроспорофиллы были согнутыми. Синангии состояли из 20–30 удлинённых микроспорангиев, сидевших двумя рядами. Зрелые синангии раскрывались на две створки. Женская часть обополюе фруктификации состояла из расширенной верхушки побега, покрытой сотнями радиоспермических семян и межсеменных чешуек. В основании семян, возможно, была рудиментарная купула. Интегумент срастался с нуцеллусом. Фруктификации подстилались оберткой из перистых брактеев.

У семейства *вильямсониевые* стволы тонкие, интенсивно ветвящиеся. Эти растения, возможно, были кустарниками. Фруктификации сидели в развилках дихотомически ветвившихся веток или прикреплялись к боковым. Фруктификации были как однополюе, так и обополюе. В этом семействе объединены роды с купулой и без нее. Вполне возможно, что у бескупульных семян купула обращена во внешний интегумент, как у тригонокарповых, а у купульных семян, как у лагеностомовых. Микростробилы состоят из му-

товки микроспорофиллов, сросшихся в основании или на значительном протяжении в чашеобразный орган. Сами микроспорофиллы простые или перистые, покрытые рядами синангиев.

Порядок *Cycadales*. Сейчас этот порядок включает одно семейство с 120–130 родами. Появились эти цикадовые растения в конце палеозоя. Современные представители известны со времен верхнего мелового периода. Это двудомные растения. Генеративные органы представлены стробилами, кроме рода *Саговник* (*Cycas*). Микростробилы состоят из микроспорофиллов, несущих 25–700 микроспорангиев. Пыльца, переносимая ветром, обычно трехклеточная.

Фруктификации: кладосперм с 2–10 семяпочками (*саговник*) и сложный замиодный полисперм (шишка). Макростробилы разных размеров: от 80–90 см у *микроцикаса* до 5 см у *замии*. В семяпочках цикадовых интегумент срастается с нуцеллусом на всем протяжении. При прорастании пыльцы в пыльцевой камере образуется гаусторий. С его помощью мужской гаметофит прикрепляется к ткани нуцеллуса и получает из этой ткани необходимые для своего дальнейшего развития вещества. Сперматогенная клетка образует два очень крупных сперматозоида с бифаропластами, несущими около 20000 жгутиков.

Яйцеклетка цикадовых самая крупная среди растений (у диоона она достигает 500 мкм). Между опылением и оплодотворением проходит от 4 до 6 месяцев. Семена содержат эндосперм, богатый крахмалом, и очень крупный зародыш, часто занимающий 2/3 объема эндосперма. Рост зародыша продолжается и после опадения семян.

Цикадовые древовидные растения – это растения с подземными, полуподземными или надземными стволами высотой 18–20 м и диаметром до 1,5 м. Ветвление моно– или симподиальное. Представители маноксильной линии эволюции голосеменных.

В стволах обычны широкая сердцевина и мощная многослойная кора. У большинства родов деятельность камбия продолжается короткое время, а в дальнейшем утолщение стебля происходит за счет образования новых камбиальных колец в коре (полициклическая эустела). Однако есть и моноциклические представители: *замия*, *диоон*, *микроцикас*. В сердцевине встречаются слизевые каналы, в корнях симбиоз с синезелеными бактериями.

**Класс *Pinopsida***. Включает более 3/4 всех видов современных голосеменных. Это не только самые распространенные, но и величественные растения. Высота секвойи, секвойядендрона, агатиса и др. – более 60 метров. Большинство хвойных – вечнозеленые растения. Они имеют два типа побегов: брахибласты (укороченные и с пучком хвои) и ауксибласты (удлиненные). Генеративные органы представлены однополыми стробилами. Женская шишка или сложный конифероидный полисперм, по классификации Мейена [14], являются собранием макростробилов. Шишка состоит из расположенных по спирали семенных и кроющих чешуек (у некоторых они срастаются).

Кроющие чешуйки имеют листовое происхождение, а семенные – побеговое. Произошли хвойные, вероятно, от представителей класса *кордаитантовых*.

Порядок *Pinales*. Семейство делится на три трибы по наличию (*Lariceae, Pineae*) или отсутствию (*Abietae*) брахибластов. К *Pineae* относятся роды сосна и дюкампопинус, к *Lariceae* – лиственница, лжелиственница и кедр; к *Abietae* – пихта, ель, тсуга, псевдотсуга и катая. В семействе *сосновых* выделяют четыре наиболее крупных рода: сосна, ель, пихта и лиственница. У рода *сосна*, в отличие от трех других, оплодотворение и развитие семян происходят на следующий год после опыления, когда и завершается развитие женского гаметофита и архегония. Этот род делится на два подрода: стробус (*Haploxylon*) и пинус (*Diploxylon*). К подроду *стробус* относятся мягкие сосны со светлой древесиной, одним проводящим пучком в хвоинке (*P. sibirica, P. pumila, P. koraiensis, P. cembra, P. lambertiana* и др.), к подроду *пинус* – твердые сосны с двумя проводящими пучками в средней жилке листа (*P. sylvestris, P. nigra, P. palustris* и др.).

**Класс *Gnetopsida*.** Внешне представители трех порядков класса сильно отличаются друг от друга. Вельвичия – с двумя семядольными листьями, гнетум – с цельными, кожистыми, перистонервными листьями, эфедрa – с чешуевидными листьями и др. Однако, несмотря на целый ряд отличий, имеются и важные общие признаки, указывающие на единство этой группы и отличающие ее от других классов голосеменных. Это такие: а) наличие сосудов во вторичной древесине; б) дихазальное ветвление собраний стробилов, отсутствующее у современных голосеменных; в) наличие «покроволистиков», покровов вокруг стробилов; г) редукция гаметофитов, в особенности женского; д) признаки прошлой обоеполовости стробилов; е) микропиллярные трубки, образованные интегументом и улавливающие пыльцу.

### Контрольные вопросы и задания

1. Каково происхождение голосеменных?
2. Назовите этапы расцвета отдельных групп голосеменных.
3. Назовите гипотезы происхождения семяпочки.
4. Опишите строение семяпочки.
5. Каково развитие и строение мужских гаметофитов голосеменных? Опишите этапы их эволюции.
6. Опишите развитие и строение женских гаметофитов голосеменных, этапы их эволюции.
7. Опишите оплодотворение, кливаж, эмбриогенез.
8. Каково эволюционное значение появления семян у растений?
9. Охарактеризуйте класс *Ginkgopsida* и дайте его классификацию.
10. Охарактеризуйте класс *Cycadopsida* и дайте его классификацию.
11. Каковы особенности строения и систематика класса *Pinopsida*?
12. Назовите представителей семейства *сосновых*.

13. Дайте общую характеристику и систематику класса *Gnetopsida*.

## ЛЕКЦИЯ 23

### ОТДЕЛ MAGNOLIOPHYTA. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА И ПРОИСХОЖДЕНИЕ. ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СИСТЕМЫ

#### План лекции

1. Общая характеристика отдела покрытосеменных растений.
2. Гипотезы о происхождении цветка.
3. Филогенетические системы магнолиофитов.

#### 1. Общая характеристика отдела покрытосеменных растений

Отдел *Покрытосеменные* – обширная группа в подцарстве *Высшие растения*, включающая более 300 тыс. видов. Несмотря на очень большое разнообразие в строении вегетативных и генеративных органов, характере жизненных форм и т. д., эти растения имеют ряд важных общих признаков.

Главный морфологический признак – наличие цветка, обоеполого (у большинства) или однополого. *Цветок* – совокупность органов растения, структура которых сложилась в процессе длительного адаптивного отбора, определившего способ опыления, свойственный данному растению. Он состоит из: гинецея, андроцея, околоцветника, цветоложа, цветоножки. Охарактеризуем андроцей. Типичная тычинка большинства покрытосеменных состоит из пыльника, включающего микроспороангии, соединенные связником, и нити. У тычинки примитивных растений четкая граница между нитью и пыльником отсутствует. У примитивных древесных тычинка представляет собой расширяющуюся пластинку, не дифференцированную на стерильную и фертильную части. Микроспороангии не выступают над поверхностью такой тычинки, а располагаются в ее толще на абаксиальной (*Degeneriaceae*, *Annonaceae*) или адаксиальной (*Austrobaileya*, *Magnolia*) стороне.

Подобная тычинка могла образоваться в результате редукции широкой стерильной листовой пластинки при одновременном стягивании ее краев. Именно такой ход эволюции прослеживается у древесных (*Magnoliales*) и водных (*Nymphaeales*). Ткань связника, разделяющая микроспороангии, в листовидных тычинках достаточно массивная, но в ходе эволюции она постепенно редуцируется (так же, как и дистальный отросток связника, часто встречающийся у тех же порядков).

*Пестик* образует столбик, рыльце и завязь, внутри которой развиваются семязачатки. Поверхность рыльца предназначена для восприятия пыльцы и состоит из специализированных клеток, связанных с тканью столбика. Мор-

фология рыльца и столбика очень разнообразна и зависит от структуры цветка и типа опыления. Функции рыльца состоят в восприятии пыльцы, создании условий для ее прорастания, узнавании пыльцы (своя или чужая). Есть такие типы завязи: верхняя, нижняя и полунижняя. Нижняя завязь, как самый продвинутый тип, образуется срастанием оснований тычинок и венчика с поверхностью завязи. Типы гинецея таковы: апо-, син-, пара- и лизикарпный. Семяпочка состоит из нуцеллуса, интегумента(ов); также выделяются халаза, рафе и фуникулус. Существуют семяпочки с прямым нуцеллусом (ана- и атропные) и с изогнутым нуцеллусом (кампило- и амфитропные). Наиболее распространенный тип семяпочки – анатропная (204 семейства). С двойным интегументом – битегмические семяпочки, с одинарным – унитегмические; с толстым нуцеллусом – крассинуцеллятные семяпочки, с тонким – тенуинуцеллятные. Выделяют четыре типа плацтации: ламинальная, суртуральная, париетальная и свободная центральная.

У покрытосеменных в сильной степени выражена редукция гаметофитов, которые формируясь после мейоза, имеют небольшие размеры и состоят из малого числа высокодифференцированных клеток. **Микрогаметофит**, состоящий из генеративной клетки и клетки-трубки, образует два спермия. В **мегагаметофите** развивается одна яйцеклетка. У большинства покрытосеменных зародышевый мешок (ЗМ) состоит из семи клеток: яйцеклетка, две синергиды, центральная клетка и три клетки – антиподы. Этот тип ЗМ рассматривается как «нормальный», или *Polygonum*, тип. У этого типа ядра всех клеток, за исключением центральной, гаплоидные. Наибольшую изменчивость у цветковых проявляют клетки-антиподы, возникающие в халазальной части. Во многих таксонах двудольных они разрушаются во время созревания зародышевого мешка. У других видов они сохраняются даже во время формирования зародыша и эндосперма. У однодольных, особенно у злаков, они пролиферируют в ткань, состоящую почти из 100 клеток.

**Двойное оплодотворение.** Один спермий сливается с яйцеклеткой – образуется зигота ( $2n$ ). Другой спермий сливается с центральным ядром – образуется эндосперм ( $3n$ ). Таким образом, эндосперм у покрытосеменных не гомологичен эндосперму голосеменных. У последних по происхождению эндосперм является тканью женского гаметофита ( $1n$ ). У магнолиофитов различают следующие типы эндосперма: клеточный, гелобиальный и нуклеарный. Типы семян: хиларные, пахихалазальные, перихалазальные, эндопахихалазальные, кампилотропные, обкампилотропные и ортотропные.

**Апомиксис** есть у некоторых групп цветковых (сложноцветные, розоцветные, лютиковые и др.). Это развитие зародыша и семени без оплодотворения. Выделяют следующие его типы: партеногенез – развитие зародыша из неоплодотворенной яйцеклетки; апоспория – развитие зародыша из клеток нуцеллуса или интегумента; апогамия – развитие зародыша из других клеток зародышевого мешка. И напротив, половое размножение называется амфимиксисом.

Характерно большое разнообразие *жизненных форм*, из которых преобладают многолетние и однолетние травы. Для цветковых характерно также исключительное *разнообразие листьев*. У покрытосеменные появляются новый тип механической ткани (**колленхима**) и настоящие *сосуды*, что позволяет проводить воду с большей скоростью. Если у хвойных скорость тока воды по трахеидам составляет 1,2 м/ч, то у трав – 10–60 м/ч, у лиан – 150 м/ч. Характерно появление ситовидных трубок и клеток спутниц во флоэме.

## 2. Гипотезы о происхождении цветка

Первой была псевдантная гипотеза Веттштейна. По этой гипотезе самыми простыми (исходными) считались однополые, однопокровные, ветроопыляемые цветы (*буковых, березовых, ореховых, кузуариновых, крапиво-вых*). Приводились доказательства. Из голосеменных наиболее близкими к покрытосеменным были *эфедровые* с их набором признаков, включая наличие микропиллярной трубки для улавливания пыльцы, форму микроспорофилла, наличие чешуйчатых листочков вокруг спорофиллов и т. д. Веттштейн объяснил появление тычинки, околоцветника, обоеполого цветка.

Б. М. Козо-Полянский выступил с критикой этой гипотезы и доказал ошибочность признания однопокровности в качестве первичности. Он считал, что: а) ветроопыление у *Monochlamidae* есть на самом деле результат высокой специализации, с которой и связана редукция околоцветника; б) простые цветы собраны в сложные соцветия; в) нахождение в цветах рудиментов второго пола, следовательно раздельнополовость, вторично(а); г) древесные однопокровные отличаются поликамбиальностью, что указывает на их вторичное происхождение; д) халазогамия встречается в разных группах растений; е) нахождение представителей *Monochlamidae* в меловых отложениях говорит о том, что их специализация к анемофилии произошла уже на ранних этапах филогенеза.

Согласно стробильной (эвантовой) гипотезе Халлира, Арбера и Паркина примитивный цветок имел признаки сходства с вегетативным побегом, т. е. вытянутое цветоложе, отсутствие срастаний между частями цветка, неопределенное количество частей. Такие цветы есть у многоплодниковых (порядок *Magnoliales*). Предками были выбраны голосеменные с обоепыльми стробилами (проантостробил), т. е. *беннетиттовые*. Ошибки гипотезы: а) семязпочки у беннетиттовых находились на рецептакуле, а не на спорофилле; б) защита семязпочек осуществлялась специализированными, стерильными чешуйками; в) микроспорофилл имел очень сложное строение (с многочисленными микроспорангиями).

Следующей стала теломная гипотеза Л.М. Кречетовича. Согласно ей поскольку спорангий появился в ходе эволюции раньше, чем спорофилл (отдел *риниевые*), нельзя считать цветок метаморфизированным побегом. Листовое происхождение, по этой гипотезе, имеют только чашелистики. Плодо-

листик, как тычинки и лепестки венчика, имеет осевую природу. Плодолистик растет верхушечно, имеет некоторую стадию покоя, а затем продолжает свой рост, в то время как лист заканчивает рост окончательно. Тычинка похожа на телом, имеет протостель и верхушечные спорангии. Лепестки, стерильные тычинки не имеют мезофилла с хлоропластами и эпидермиса с устьицами, жилкование у них дихотомическое. Л. М. Кречетович создал гипотетическую схему обоеполого цветка. Сконструированный цветок абстрактен и не опирается на ископаемые остатки.

Гипотеза гамогетеротопии С.В.Мейена объяснила появление плодolistика путем переноса признаков одного пола на другой. Предками цветковых, по этой гипотезе, выступали *беннетиттовые*, имеющие обоеполые стробилы. *Вельтрихия* имела просто устроенные микроспорофиллы и семяпочки, сидящие на рецептакуле, т. е. спорофилл у беннетиттовых – признак мужского пола. Известно, что у растений смена пола происходит гораздо легче, чем у животных, и в меньшей степени детерминирована генетически. Если допустить, что вместо микросинангиев на спорофилле в ходе гамогетеротопии появятся семяпочки, то искомая структура плодolistика будет найдена.

Разнообразие покрытосеменных столь велико, что появляются мысли об их полифилетичности, т. е. происхождении от разных корней. Однако данные сравнительной морфологии и систематики приводят к выводу о том, что цветковые представляют собой монофилетическую ветвь развития. Общность происхождения классов, подклассов, порядков доказывается множеством общих морфологических признаков. Это общее строение тычинки, пыльника, эндотеция, наличие мегаспорофиллов с рыльцем, постоянство взаимного расположения гинецея и андроцея вдоль оси цветка, строение женского и мужского гаметофитов, стереотипность двойного оплодотворения, триплоидный эндосперм, ситовидные трубки и т. д.

Монофилетичность доказана и данными систематики. Например, даже самые обособленные порядки, *Casuarinales* и *Urticales*, далекие, на первый взгляд, от *Magnoliales*, связаны с ним через промежуточный порядок *Hamamelidales*. Таких примеров можно привести множество. Они показывают, что все те группы, которые кажутся изолированными и внушают мысль о полифилетичности, при тщательном изучении и более широком сравнении с другими группами магнолиофитов рано или поздно найдут себе естественное место в системе покрытосеменных.

### 3. Филогенетические системы магнолиофитов

Создание филогенетических систем – наиболее сложная и важная задача систематики. Выделяются две группы таких систем. Первая основывается на принципах псевдантовой гипотезы Веттштейна, в качестве исходной группы рассматриваются однопокровные. Вторая базируется на основе стро-

бильной (эвантовой) гипотезы. Филогенетическая система Веттштейна строится на принципе монофилетического происхождения цветковых. В качестве исходной группы автор принимал однопокровные (*Monochlamidae*). Среди них выделяет порядок (*Casuarinales*), группу порядков, основными из которых являются *Fagales*, *Myricales*, *Juglandales*, *Urticales*, вторую группу порядков (*Proteales*, *Santalales*) и условно еще несколько порядков, в числе которых – *Salicales*, *Piperiales*. Предками группы *Monochlamidae* Веттштейн считал представителей класса *Gnetopsida* (оболочкосеменные). От группы однопокровных, согласно ему, произошли раздельнолепестные двудольные (*Rosales*, *Myrtales* и др.), которые явились исходными формами для всех остальных двудольных и однодольных. От раздельнолепестных произошли более совершенные спайнолепестные двудольные (*Primulales*, *Cucurbitales* и т. д.). В качестве исходной группы для однодольных, относящихся к порядкам *Helobiae* и *Liliiflorae*, указывается *Polycarpicae* (многоплодниковые). От этих двух порядков однодольных произошли все остальные однодольные (*Cyperales*, *Pandanales* и др.).

Еще одна филогенетическая классификация, основывающаяся на псевдантовой гипотезе, была предложена А. Энглером. Самой примитивной группой, произошедшей от гнетовых, автор считает ветроопыляемые однодольные, беспокровные и однопокровные. От них, считает он, произошли однопокровные двудольные, с которыми автор связывает происхождение всех остальных двудольных. Эта система единственная, по которой однодольные стали первичной группой и дали начало двудольным. Система Энглера используется для размещения растений в коллекциях гербариев, поскольку детально разработана.

Большая часть филогенетических систем построены на основе стробильной гипотезы происхождения цветка и признания многоплодниковых (*Magnoliales*). Это самая примитивная, исходная гипотеза в филогенезе магнолиофитов. Первой стала система Ханса Халлира. Предками многоплодников, по мнению Халлира, были беннеттиты. Построена система в виде восходящих стволов.

Выделяется два крупных ствола. Группа *Protogenae* – простейшие цветковые: порядки *магнолиоцветные*, *перечноцветные*, *лютикоцветные*, *гамамелисоцветные* (до *аристолохоцветных* и *макоцветных*). Халлир считал, что от этой группы произошли однодольные. Филогения однодольных не представлена в этой системе.

Второй крупный ствол – *Saxifragenae* (настоящие двудольные) – от *магнолиоцветных* ведет к порядку *розоцветных* (важно семейство *камнеломковые*). Именно *камнеломковые* рассматриваются как родоначальники группы *серезжкоцветных* (*Amentaceae*) с порядками, названными Веттштейном однопокровными, через редукцию околоцветника. Самыми высокоорганизованными двудольными считаются валериановые, жимолостные, сложноцветные. При построении своей системы Халлир обобщил и учел различные палеоботанические и ботанические данные.

Значительным шагом вперед на пути познания филогенеза магнолиофитов стала система русского систематика Гроссгейма. Это система построена в виде кругов. В первом – порядки с примитивным типом цветка и структурой вегетативных органов (большое и неопределенное количество частей цветка, апокарпный гинецей, отсутствие специализации). Во второй – цветки с установившейся структурой (пяти-, четырех- и трехчленные), вегетативные органы с более продвинутыми признаками. В третьем – вторично специализированно-упрощенные, отличающиеся специализацией к опылению: энтомофильные (уменьшается количество тычинок), анемофильные (редукция околоцветника) и гидрофильные.

Характерна наиболее высокая специализация вегетативных органов. Гроссгейм впервые высказал мысль о том, что группа *Monochlamidae* создана Веттштейном искусственно, имеет вторично упрощенные цветки в связи с высокой специализацией к ветроопылению. Генетически эти порядки не связаны между собой, они относятся к разным филогенетическим стволам. В данной системе класс однодольных разделен на два обособленных филогенетических ствола.

В большей степени современному уровню филогенеза магнолиофитов отвечает система, разработанная А.Л. Тахтаджяном. Автор стремился учесть все достижения в области ботанических наук и положил в основу классификации данные анатомии, морфологии, эмбриологии, карпологии, кариологии, биохимии, генетики, экологии растений, палеоботаники, фитогеографии и др. В системе А.Л. Тахтаджяна разукрупнены многие порядки, внесены коррективы в ранее сложившиеся представления о генетических связях между таксонами покрытосеменных, выделены подклассы. Самым примитивным порядком признан *Magnoliales*. Выделены порядки, являющиеся филогенетическими узлами в эволюции двудольных (*Hamamelidales*, *Ranunculales*, *Violales*, *Saxifragales*). Однодольные рассматриваются как единая группа, берущая начало от древних *Magnoliales*, и признается роль филогенетического узла в эволюции однодольных *Liliales*. На высшей ступени эволюции находятся *Asterales*, *Lamiales*, *Orchidales* и *Poales*.

### Контрольные вопросы и задания

1. Назовите типы семяпочек у магнолиофитов.
2. Опишите гаметофиты покрытосеменных.
3. Каковы амфимиксис и апомиксис у покрытосеменных?
4. Опишите псевдантовую гипотезу Веттштейна. Ее плюсы и минусы.
5. Опишите стробильную (эвантовую) гипотезу Халлира, Арбера и Паркина. Каковы современные коррективы к ней?
6. Теломная гипотеза Л.М. Кречетовича и ее критика.
7. Гипотеза гамогетеротопии С.В.Мейена и вероятные предки покрытосеменных растений.
8. В чем состоят монофилетичность и полифилетичность происхождения?

дения магнолиофитов?

9. Представьте филогенетическую систему Веттштейна и принципы ее построения.
10. Представьте филогенетическую систему Энглера.
11. Представьте филогенетическую систему Халлира.
12. Представьте филогенетическую систему Гроссгейма.
13. В чем достоинства филогенетической системы А.Л. Тахтаджяна, и каковы признаки, положенные в ее основу?

## ЛЕКЦИЯ 24

### РОЛЬ БИОТИЧЕСКОГО ОПЫЛЕНИЯ В ЭВОЛЮЦИИ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ. ЭНТОМОФИЛЬНЫЕ ЛИНИИ ЭВОЛЮЦИИ В КЛАССЕ MAGNOLIOPSIDA

#### План лекции

1. Опыление. Агенты опыления. Аттрактанты.
2. Энтомофильные подклассы в классе Двудольные.

#### 1. Опыление. Агенты опыления. Аттрактанты

Внешне цветок первичных магнолиофитов, по-видимому, мало чем отличался от стробилов голосеменных. Как отмечал Паркин, насекомые сыграли выдающуюся роль не только в эволюции цветка, но и в самом происхождении его. Пыльца привлекала первых опылителей, которые не брезговали и семяпочками. Считается, что одна из причин возникновения замкнутых мегаспорофиллов – защита молодых и сочных семяпочек от повреждения грызущими и сосущими опылителями.

Кроме того, усовершенствование перекрестного опыления дало цветковым большие преимущества перед ветроопыляемыми голосеменными: перекрестное опыление обуславливает обмен генетической информацией и интеграцию мутаций, поддерживает единство и целостность вида. Самоопыление рассматривается как вторичное явление, вызванное крайними условиями среды, неблагоприятными для перекрестного опыления, и выполняет страховую функцию.

Способы ограничения и *предотвращения самоопыления*: 1) пространственный (двудомность, гетероморфизм); 2) временной (дихогамия); 3) самонесовместимость. Последний способ, безусловно, самый действенный. Он выражается в отсутствии прорастания пыльцы на рыльце пестика или в прекращении роста пыльцевых трубок в столбике при самоопылении. Различают гетеро– и гомоморфную самонесовместимость. Последняя наиболее

распространена у цветковых (100000 видов из 78 семейств) и не сопровождается морфологическими различиями в строении цветка. Если самонесовместимость сопровождается гетеростилией (разностолбчатостью), ее называют гетероморфной (у 56 родов из 23 семейств). Дихогамия – это функциональная раздельнополость. Она вызвана неодновременным созреванием и экспонированием пыльца и рыльца, вследствие чего последние выступают то в мужской, то в женской фазе. Существует два типа дихогамии: протоандрия (бобовые, зонтичные, сложноцветные и др.) и протогиния (крестоцветные, розоцветные, ситниковые, подорожниковые и др.). Гетероморфизм – наличие цветков разного строения на одном растении.

**Принципы биотического опыления** таковы: а) систематичность посещения; б) взаимная приспособленность; в) синхронность цветения и развития опылителя; г) аттрактанты; д) скульптурированная и липкая пыльца; е) липкая поверхность рыльца.

**Первичные аттрактанты** – то, ради чего посещаются цветки. Представим их. Пыльца – *ценный пищевой* продукт, который содержит 10 % жиров, 30 % белков и 1–10 % углеводов, а также аминокислоты, органические кислоты, витамины и микроэлементы. Очень важен нектар. Основные компоненты нектара – сахара (30–80 %), такие, как глюкоза, фруктоза и сахароза, соотношение которых варьируется у разных растений, а также другие углеводы, аминокислоты, витамины, белки и прочие органические и неорганические вещества. Нектара содержится в массе от следовых количеств до десятков миллиграммов (например, в одном цветке княжика его до 90 мг). Особенно много нектара образуется в цветках представителей тропической флоры. Одни виды растений выделяют наибольшее количество нектара в утренние часы (липа, яснотка, душица), другие – в дневные часы (кипрей), третьи – в вечерние часы (синюха, чина, медуница). Очень важны также масла и воска (клюзия), место для выведения потомства (жарки, юкка, фикус), ароматические, одурманивающие вещества, половые вещества, необходимые для привлечения растений другого пола, температурные условия, пищевые тельца, волоски (орхидеи, коровяк)

**Вторичные аттрактанты** служат рекламой для первичных. Среди них: а) визуальные, крупные, яркоокрашенные цветы или соцветия; б) выделение ароматических веществ; в) движения, колебания мелких цветов при дуновении ветра, что привлекает насекомых.

По степени специализированности к биотическому опылению выделяют аллофилию, гемифилию, эуфилию, полифилию, олигофилию, монофилию. По степени специализации опылителя выделяются: дистропия, аллотропизм, гемилектия, эулектия, полилектия, олиголектия, монолектия.

Первоначальной формой насекомоопыления была кантарофилия (опыление жуками). В пользу этого говорит также очень большая древность самих жуков. Впервые они появились в нижнем пермском периоде (Южная Сибирь и Урал), притом сразу в большом разнообразии. Первичные, неспециализированные опылители постепенно отступали на второй план, и веду-

щая роль перешла к высокоспециализированным для опыления высшим перепончатокрылым, чешуекрылым и двукрылым. Также таким переломом в энтомофилии явилось появление нектарников и выделение нектара, дополнительного пищевого ресурса для опылителей. Миофилия – опыление мухами; цветы имеют соответствующие цвет и запахи. Мелиттофилия – опыление пчелами. Психофилия – опыление дневными бабочками (цветы красных оттенков, с посадочной площадкой, без запаха). Фаленофилия – опыление ночными бабочками (цветы не имеют посадочной площадки, с сильным ароматом и окрашены в светлые цвета). Орнитофилия – опыление птицами (цветы окрашены в яркие, красные цвета, почти не имеют запаха). Хироптерофилия – опыление летучими мышами (цветы белые со специфическим запахом).

## 2. Энтомофильные подклассы в классе Двудольные

**Подкласс *Magnoliidae*.** большей частью древесные растения. Паренхимные ткани часто со сферическими эфиромасличными клетками. Сосуды у некоторых таксонов отсутствуют. Устьица часто парацитные. Цветки обоеполые или реже однополые, часто спиральные или спироциклические. Гинецей большей частью апокарпный, реже синкарпный или паракарпный. Семязачатки битегмические, крассиуцеллятные. Эндосперм целлюлярный или нуклеарный. Семена большей частью с маленьким или очень маленьким зародышем и обильным эндоспермом, иногда также с периспермом.

Подкласс *Magnoliidae* включает группу относительно наиболее архаичных порядков цветковых растений. Все они отличаются чрезвычайной гетеробатмичностью и, наряду с очень примитивными признаками, характеризуются большим или меньшим числом вторичных, производных, признаков. Магнолииды – это скорее всего «фрагменты» некогда процветавшей группы примитивных цветковых растений. Представим линии эволюции: *Magnoliales* – *Laurales* – *Piperales*. *Magnoliales* – *Aristolochiales* – *Rafflesiales*. *Magnoliales* – *Nymphaeales*. *Magnoliales* – *Nelumbonales*.

Порядок *Magnoliales* – самый примитивный порядок магнолиофитов, стоящий наиболее близко к исходной гипотетической группе, давшей начало ныне живущим примитивным порядкам. Порядок *Laurales* близок к магнолиецветным, но более продвинуто, произошел от каких-то древних бессосудистых представителей *Magnoliales*. Порядок *Piperales* обнаруживает явную связь с лавроцветными, отличается преобладанием трав, редуцированными анемофильными цветами и развитием перисперма. Порядок *Nymphaeales* произошел, вероятно, от вымерших бессосудистых представителей магнолиецветных. Отличается от *Magnoliales* вегетативными органами, редукция которых связана с водным образом жизни. Порядок *Nelumbonales* отличается наличием сосудов очень примитивного типа, отсутствием млечных трубок и идиобластов, трехбороздной пыльцой, своеобразным гинецеем, погруженным в разросшееся цветоложе, строением зародыша, отсутствием периспер-

ма, наличием специального дыхательного отверстия в околоплоднике и семенной кожуре.

**Подкласс *Ranunculidae*.** Большею частью травянистые растения. Паренхимные ткани без эфиромасличных клеток. Сосуды обычно с простой перфорацией. Устьица большею частью аномоцитные. Цветки обоеполые или реже однополые, спироциклические или циклические. Гинецей апокарпный, син- или паракарпный. Семязачатки большею частью битегмические, крассинуцеллятные или реже тенуинуцеллятные. Эндосперм целлюлярный или чаще нуклеарный. Семена с маленьким или крупным зародышем, с эндоспермом или без него. Представим линии эволюции: *Ranunculales* – *Berberiales* – *Papaverales*. *Ranunculales* – *Menispermals*.

Порядок *Ranunculales* связан с *Illiciales*, который произошел от *Magnoliales*. К нему относят семейство лютиковых, травы, лианы (княжик, ломонос). Листья простые, очередные, рассеченные. Цветы \*(актиноморфные),  $\uparrow\downarrow$  (зигоморфные), одиночные или в соцветиях, с простым или двойным околоцветником. Андроцей и гинецей (апокарпный) в неопределенном числе ( $\infty$ ) или кратен пяти. В этом порядке – плоды листовки, орешки, редко коробочки и ягоды. Свойственны энтомофилия и анемофилия (василистник). Характерно наличие алкалоидов, в том числе и берберина. В семействе прослеживается тенденция к уменьшению числа плодолистиков и приспособлений к энтомофилии. Эволюция нектарников идет от ямки до шпорца. Порядок *Berberiales* – деревья кустарники, редко травы. Цветы \*, одиночные или в цимозных соцветиях, циклические. Плод – ягода. Представители также синтезируют берберин и другие алкалоиды. Порядок *Papaverales* – травы. Цветы обоеполые, \*,  $\uparrow\downarrow$ , чашелистиков два, лепестков четыре в двух кругах. Андроцей в неопределенном числе, гинецей паракарпный, 2–4 плодолистика, завязь верхняя. Плод – коробочка. Образуют алкалоиды, близкие по структуре к алкалоидам барбарисовых.

**Подкласс *Dilleniidae*.** Деревья, кустарники и травы с простыми или реже сложными листьями с прилистниками или без них. Устьица разных типов. Сосуды – с лестничной или простой перфорацией. Цветки очень разных типов, обычно с двойным околоцветником, спиральным, спироциклическим или циклическим; лепестки свободные или реже сросшиеся. Гинецей апокарпный или чаще ценокарпный, со свободными или сросшимися стилодиями. Завязь верхняя или нижняя. Семязачатки битегмические или унитегмические, крассинуцеллятные или тенуинуцеллятные. Эндосперм нуклеарный или реже целлюлярный. Плоды разных типов. *Dilleniales* – связующее звено между *Magnoliales*, с одной стороны, и *Violales* и *Theales* – с другой. От *Violales* произошли *Malvales*, *Euphorbiales*, *Salicales*, *Begoniales*, *Cucurbitales*, *Capparales*. От *Theales* произошли *Ericales*, *Ebenales*, *Primulales*.

Представим линии эволюции:

*Dilleniales* – *Violales* – *Malvales* – *Euphorbiales*.

*Dilleniales* – *Theales* – *Ericales*.

*Dilleniales* – *Theales* – *Ebenales* – *Primulales*.



**Подкласс *Rosidae*.** Деревья, кустарники и травы с простыми или перисто- или реже пальчатосложными листьями, лишенными прилистников или с ними. Устьица разных типов. Сосуды большей частью с простой, реже с лестничной перфорацией. Цветки в разного рода соцветиях или одиночные, обоеполые или реже однополые, актиноморфные или зигоморфные, циклические, обычно с двойным околоцветником. Лепестки свободные или более или менее сросшиеся. Гинецей апокарпный или чаще ценокарпный. Завязь верхняя, полунижняя или нижняя. Семязачатки битегмические или редко унитегмические. Эндосперм нуклеарный или реже целлюлярный. Семена с эндоспермом или без него. Розиды имеют общее происхождение с дилленнидами и, вероятно, происходят вместе с ними от магнолиид. Порядок *Saxifragales* связан с *Dilleniales* и, вероятно, происходит от того же предка. Это исходная группа для многих других порядков. Порядок *Rosales* связан с *Dilleniales* и с примитивным *Saxifragales* через подсемейство *спирейные* и имеет общее происхождение с *Saxifragales*.

Представим линии эволюции: *Saxifragales* — *Rutales* – *Geraniales* – *Polygalales*. *Saxifragales* – *Fabales* – *Apiales*. *Saxifragales* – *Nepentales*.

У порядка *Saxifragales* цветы обоеполые, актиноморфные (\*), с двойным околоцветником. В него входят семейства *крыжовниковые* (смородина, крыжовник), *толстянковые* (очиток, родиолла), *камнеломковые* (камнеломка, бадан).

В порядке *Rosales* – деревья, травы, кустарники. Листья очередные, реже супротивные, простые, сложные. Цветы циклические, пятичленные. Андроец от  $\infty$  до 5. Гинецей апокарпный, реже синкарпный. Плоды разных образных.

В порядке *Fabales* – деревья, кустарники, травы. Листья очередные, пальчато- или перистосложные. Цветы – в соцветиях, обоеполые (\*), зигоморфные ( $\uparrow\downarrow$ ). В андроеце от  $\infty$  до 10 тычинок, от свободных до сросшихся. Гинецей апокарпный, плод – боб. Семейства *мимозовые*, *бобовые* ( $\uparrow\downarrow$   $Ca_{(5)} Co_{3+(2)} A_{(9)+1} G_{\underline{1}}$ ). Порядок *Geraniales*: травы, реже кустарники. Листья очередные, простые, рассеченные. Цветы обоеполые, 5 – членные, (\*). В андроеце – от  $\infty$  до 5 тычинок. Гинецей – из 3–5 плодолистиков, синкарпный. Представители – герань, журавельник. Порядок *Apiales*: травы. Листья очередные, рассеченные. Соцветие – сложный зонтик. Цветы – 5 – членные. Плод – вислоплодик. Порядок *Rutales* – вечнозеленые деревья, кустарники. Листья простые, очередные, редко супротивные, с эфиромасличными железками. Цветы обычно (\*), чашечка и венчик пятичленные. Завязь верхняя, многогнездная. Семейства *рутовые*, *фисташковые*, *кленовые*.

**Подкласс *Caryophyllidae*.** Многолетние или однолетние травы, полукустарники, кустарники или небольшие деревья. Сосуды с простой перфорацией. Устьица большей частью парацитные, аномоцитные или диацитные. Цветки обоеполые или однополые, циклические, большей частью безлепестные. Гинецей апокарпный или чаще ценокарпный. Семязачатки в основном

битегмические и крассиуцеллятные. Эндосперм нуклеарный. Семена с согнутым или прямым зародышем, с эндоспермом или чаще без него.

Кариофиллиды произошли, вероятно, от древних ранункилид. Большинство представителей эволюционировало в направлении приспособления к аридным и семиаридным условиям, хотя среди них немало лесных, луговых и высокогорных видов. Порядок *Caryophyllales*, по всей вероятности, происходит непосредственно от *Ranunculales*. Представим линии эволюции: *Caryophyllales* – *Polygonales*. *Caryophyllales* – *Plumbaginales*. *Caryophyllales* включает семейства *фитолакковые*, *аизовые*, *кактусовые*, *портулаковые*, *звездичные*, *амарантовые*, *маревые* и др.

**Подкласс *Lamiidae*.** Деревья, кустарники, полукустарники, травы очень разнообразного внешнего вида. Листья у них очередные или чаще супротивные, иногда мутовчатые, без прилистников или реже с прилистниками. Сосуды с простой перфорацией. Цветки почти всегда сростнолепестные. Гинецей большей частью из 2 карпелл. Семязачатки унитегмические и обычно тенуинуцеллятные. Эндосперм нуклеарный.

Ламииды происходят скорее всего от розид. Порядок *Gentianales* имеет общее происхождение с *Dipsacales*, а последний связан с *Cornales*, который, в свою очередь, происходит от примитивных *Saxifragales*. Представим линии эволюции: *Gentianales* – *Polemoniales* – *Scrophulariales* – *Lamiales*. У *норичниковоцветных* стебель круглый или округлоребристый (до четырехгранного). Листорасположение очередное или супротивное, редко мутовчатое (иногда оба в пределах одного растения). Венчик трубчатый, ширококолокольчатый, колесовидный или двугубый. Завязь двугнездная, семязачатки многочисленные. Плод коробочка. Богаты гликозидами. Представители – погремки, льнянка, львиный зев, вероники, кальцеолярия, наперстянка. У *ясноткоцветных* стебель обычно четырехгранный. Листорасположение всегда супротивное. Венчик обычно двугубый, редко одногубый; отгиб венчика может быть четырехчленным (как у мяты). Завязь четырехгнездная с одним семязачатком в каждом гнезде. Плод дробный, распадающийся на 4 орешка. Богаты эфирными маслами. Представители – шалфей, мята, базилик, пустырник, тимьян, розмарин, лаванда, яснотка, зопник.

**Подкласс *Asteridae*.** Один из самых больших подклассов двудольных по количеству видов. *Asteridae* преимущественно травы, реже полукустарники и еще реже кустарники и деревья. Сосуды с простой или лестничной перфорацией. Характерно наличие запасного углевода инулина. У большинства представителей в вегетативных органах имеются млечники. Цветки в разного рода соцветиях или реже одиночные, большей частью обоеполые, актино- или зигоморфные. Венчик сростнолепестный. Тычинок обычно пять. Большой частью они прикреплены к трубке венчика. Гинецей обычно из двух карпелл; завязь, за немногим исключением, нижняя. Семяпочки унитегмические и тенуинуцеллятные. Эндосперм целлюлярный или гелобиальный. Включает три порядка: *Campanulales*, *Calycerales*, *Asterales*. Все они происходят от *Gentianales*.

Представители порядка *Asterales* составляют около 1/10 всех покрытосеменных. Характерный признак — соцветие корзинка, мелкие корзинки собраны в сложное соцветие щиток (тысячелистник, пижма) или метелку (полыни). Снаружи от корзинки находится обертка. Ложе корзинки может быть вогнутым, плоским, выпуклым, гладким, выемчатым, покрытым волосками или щетинками и т. д. В соцветии – разные типы цветов. По строению венчика различают трубчатые, язычковые, ложноязычковые, воронковидные. Актиноморфные и зигоморфные. Венчик и андроцей пятичленные, гинецей – из двух плодолистиков, завязь нижняя, чашечка преобразована в хохолок или летучку. Есть пять тычинок со свободными нитями и сросшимися в трубку пыльника. Пестик проходит внутри тычиночной трубки, над которой возвышается обычно двухлопастное рыльце. Представители – василек, скерда, осот, чертополох, лопух, ястребинка, пупавка, нивяник, мать-и-мачеха и др.

### Контрольные вопросы и задания

1. Каковы способы ограничения и предотвращения самоопыления?
2. Назовите принципы биотического опыления.
3. Что такое первичные аттрактанты?
4. Что такое вторичные аттрактанты?
5. Дайте классификации форм биотического опыления.
6. Дайте общую характеристику и систематику подкласса

*Magnoliidae*.

7. Дайте общую характеристику и систематику представителей порядков подкласса *Ranunculidae*.

8. Дайте общую характеристику и систематику подкласса *Dilleniidae*.

9. Дайте общую характеристику и систематику представителей порядков подкласса *Rosidae*.

10. Дайте общую характеристику и систематику подкласса *Caryophyllidae*.

11. Дайте общую характеристику и систематику представителей порядков подкласса *Lamiidae*.

12. Дайте общую характеристику и систематику представителей порядков подкласса *Asteridae*.

## ЛЕКЦИЯ 25

### АНЕМОФИЛЬНЫЕ ЛИНИИ ЭВОЛЮЦИИ В КЛАССЕ MAGNOLIOPSIDA. ПРОИСХОЖДЕНИЕ ОДНОДОЛЬНЫХ. ХАРАКТЕРИСТИКА КЛАССА LILIOPSIDA

#### План лекции

1. Анемофильная линия эволюции в классе Двудольные. Подкласс *Hamamelididae*.
2. Сравнительная характеристика классов двудольных и однодольных.
3. Происхождение однодольных.
4. Систематика класса однодольных.

#### 1. Анемофильная линия эволюции в классе Двудольные. Подкласс *Hamamelididae*

Деревья или кустарники, очень редко полукустарники с очередными или реже супротивными, простыми или реже перистыми листьями, с прилистниками или без них. Сосуды имеются или отсутствуют, с лестничной или реже простой перфорацией. Устьица пара-, энцикло-, латеро- или аномоцитные. Цветки обоеполые или однополые, циклические, безлепестные или вообще без околоцветника. Гинецей апокарпный или чаще синкарпный. Семязачатки битегмические или унитегмические, крассинуцеллятные. Эндосперм целлюлярный или нуклеарный. Семена с маленьким или крупным зародышем, с эндоспермом или без него. Гамамелииды – очень древняя группа, восходящая к древнейшим магнолиидам. Главное направление эволюции гамамелиид – переход от энтомофилии к анемофилии.

Порядок *Trochodendrales* занимает промежуточное положение между *Magnoliales* и *Hamamelidales*, но по совокупности признаков ближе к последнему. Представим линию эволюции: *Trochodendrales* – *Hamamelidales* – *Urticales*.

Порядки *Casuarinales* и *Fagales* происходят непосредственно от *Hamamelidales*. Порядок *Betulales*, вероятно, имеет общее происхождение с *букоцветными*. Порядок *Juglandales* имеет много общего с *Fagales* и *Betulales*, а также с *Myricales*.

Порядок *Fagales*. Деревья вечнозеленые и листопадные. Листья простые, очередные, цельные или лопастные. Цветы однополые, однодомные, редко двуполые, в соцветиях. Гинецей синкарпный из двух, трех, восьми плодолистиков. Плод – коробочка, многоорешек. *Дуб, бук, каштан, нотофагус*.

Порядок *Betulales*. Деревья, кустарники. Листья очередные, зубчатые. Цветы в сложных дихазальных соцветиях, однополые, однодомные. У березы ( $\sigma^{\circ} P_2 A_2, \text{♀} P_0 G_{(2)}$ ), ольхи – ( $\sigma^{\circ} P_{(4)} A_4, \text{♀} P_0 G_{(2)}$ ). Плод – орех.

Порядок *Juglandales*. Деревья. Листья очередные, перистосложные, без прилистников. Цветы однополые, в колосьях или более сложных соцветиях. Околоцветник простой, чашечковидный, или отсутствует. ( $\sigma^{\circ} P_{2-4} A_{2-40}, \text{♀} P_4 G_{(2)}$ ). Завязь одногнездная, содержит одну унитегмическую семяпочку. Плод костянка, реже орех.

Порядок *Urticales*. Цветы обычно однополые, реже двуполые, в цимозных соцветиях или одиночные, с простым, четырех или шестичленным околоцветником. Гинецей из двух плодолистиков, завязь верхняя, одногнездная. Плод орешек, костянка. В него входят анемофильные и только редко энтомофильные деревья и травы. Листья очередные или супротивные, с прилистниками. Семейства *ильмовые, тутовые, коноплевые, крапивовые*.

Порядок *Casuarinales*. Деревья и кустарники с редуцированными листьями. Один род *Казуарина* с 40–60 видами. Родина – Австралия, Малайзия. Отличаются развитием многоклеточного археспория в семяпочке и образованием до двадцати мегаспор, но зародышевый мешок образует одна. Древесина напоминает древесину гнетовых. Эти признаки позволяли ранее считать казуариновых переходной группой между голо- и покрытосеменными. Сейчас их рассматривают как группу глубокоредуцированную. Возможно, порядок отделился от древних покрытосеменных как самостоятельная ветвь, не имевшая дальнейшего развития.

## 2. Сравнительная характеристика классов двудольных и однодольных

У двудольных зародыш обычно с двумя семядолями. Семядоли обычно с тремя главными проводящими пучками. Прорастание в большинстве случаев надземное. Деревья, кустарники, травы. Зародышевый корешок обычно развивается в главный корень, от которого отходят боковые (стержневая корневая система). При первичном строении корня число участков ксилемы в стеле обычно два или четыре (*олигархный тип*).

Протодерма (дерматоген) корня возникает как самый внутренний слой чехлика, т. е. имеет общее с ним происхождение (*климакоризный тип*). Проводящая система – эустиль. Проводящие пучки обычно открытого типа (с камбием). Пограничная зона ксилемы и флоэмы в пучке прямая. Во флоэме обычно есть паренхима. Во вторичной ксилеме, образуемой камбием, в большинстве случаев есть сосуды. Имеется дифференциация на кортикальную и стелярную области. Пазушные почки – в радиальном ряду (сериальные), т. е. расположенные соответственно медианной плоскости их кроющего листа. Протофиллов (предлистьев), т. е. самых нижних, недоразвитых, листьев, у боковых побегов обычно два. Они расположены латерально у осно-

вания (за исключением некоторых примитивных групп). Листья обычно черешковые, с перистым, или реже пальчатым, дуговидным, или параллельным жилкованием, обычно незамкнутым (концы жилок обычно свободны). Листовых следов обычно один-три, иногда больше. Цветки 5-членные или реже 4-членные, лишь у некоторых примитивных групп иногда 3-членные. Нектарники разных типов, но редко бывают септальными. При делениях материнской клетки микроспор клеточные перегородки закладываются по симультанному типу. Эндосперм целлюлярный или нуклеарный, редко гелобиальный.

У *однодольных* зародыш почти всегда с одной семядолей. Семядоли обычно с двумя главными проводящими пучками. Прорастание в большинстве случаев подземное. Это обычно травы, иногда вторично древовидные формы. Зародышевый корешок недоразвитый или рано отмирает, заменяясь системой адвентивных корней (мочковатая корневая система). При сохраняющемся пожизненно первичном строении корня число участков ксилемы в стеле значительно (полиархный тип). Протодерма (дерматоген) корня возникает как самый наружный слой коры (лиоризный тип). Проводящая система – атактостель. Проводящие пучки обычно закрытые. Пограничная зона ксилемы и флоэмы в пучке дуговидная. Во флоэме нет паренхимы. Во вторичной ксилеме, иногда образующейся из феллогена, сосуды отсутствуют. Нет дифференциации на кортикальную и стелярную области. Пазушные почки в тангентальных рядах (сериальные), т. е. расположенные в ряд, перпендикулярный медианной плоскости их кроющего листа. Протофиллов у боковых побегов обычно по одному на вентральной (адаксиальной) стороне побега (т. е. на стороне, обращенной к оси высшего порядка). Листья обычно нечерешковые, часто с влагалищным основанием, с параллельным, реже дуговидным, пальчатым или перистым жилкованием. Жилкование замкнутое. Число листовых следов обычно большое. Цветки обычно 3-членные, иногда 2-членные, редко 4-членные, но никогда не бывают 5-членными. Нектарники преимущественно септальные (расположены на перегородках завязи). При делениях материнской клетки микроспор клеточные перегородки закладываются по сукцессионному типу. Эндосперм гелобиальный или нуклеарный, очень редко целлюлярный.

### 3. Происхождение однодольных

Среди вышеперечисленных признаков нет ни одного, с помощью которого можно было бы резко разделять классы магнолиофитов. Однодольные зародыши встречаются и у двудольных, и наоборот: *Ranunculus ficaria*, *Coridalis*, у некоторых *Apiaceae*. У *Nymphaeales* корни лиоризного типа, адвентивные корни имеют полиархную ксилему. Атактостель встречается у относительно примитивных травянистых двудольных: *Nymphaeales*, *Piperales*, *Podophyllaceae*, *Ranunculaceae*. Представители порядка *Nymphaeales* и вод-

ные виды *Ranunculales* имеют пучки коллатеральные закрытые. У ряда семейств двудольных, в том числе у *Ranunculaceae* и *Aristolochiaceae*, нет флоэмной паренхимы. С другой стороны, эустель встречается у однодольных *Dioscoreaceae*, *Burmanniaceae*. Обнаружен и остаточный пучковый камбий *Hemerocallis*, *Dioscoreaceae*, *Arecaceae*, *Pandanaceae*, *Orchidaceae*, *Poaceae*. Листья у некоторых двудольных однодольного типа: *Vupleurum*, *Plantago*, *Dracophyllum* и др. Также листья некоторых однодольных по форме и жилкованию приближаются к листьям двудольных: *Araceae*, *Dioscoreaceae*, *Taccaceae*. Трехчленные цветы характерны для большинства *Magnoliales*, *Laurales*, *Aristolochiales*, *Ranunculales*, *Papaverales*, *Polygonaceae*. Четырехчленные цветы встречаются у *Potamogetonaceae*, *Aspidistra*, *Paris*, *Maundia*.

Особенно много общего имеют примитивные группы обоих классов. Так, порядки *Liliales* и *Alismatales* имеют много общего с *Nymphaeales*.

Используя метод исключения, Тахтаджян установил возможных предков однодольных. Однобороздная спородерма, характерная для однодольных, как наиболее примитивный тип из всех типов спородермы покрытосеменных, встречается у *Magnoliales*, *Piperales*, *Laurales* и *Nymphaeales*. Сосуды у однодольных возникли независимо от двудольных. Это доказывается тем, что у примитивных однодольных сосудов или нет вообще (*Hydrocharitaceae*), или они есть только в корнях (*Butomaceae*, *Alismataceae*, *Scheuchzeriaceae*, *Juncaginaceae* и др.). У большинства однодольных сосуды имеются и в других органах.

Среди апокарпных древесных двудольных бессосудистые формы сохранились главным образом в порядке *Magnoliales*. Среди травянистых двудольных первично – бессосудистыми являются лишь *Nymphaeales*. Можно было предположить, что сосуды у *Nymphaeales* редуцировались в связи с обитанием в водной среде. Но водная среда не всегда приводит к исчезновению сосудов. Так, они имеются в корнях *Alisma*, *Najadales*, *Cyperales* и др.

Сосуды вполне могли сохраниться в корнях *Nymphaeales*, но исследования показали, что они совершенно отсутствуют даже в мощных корневищах. Среди однодольных совершенно отсутствуют настоящие древесные формы, характерные для *Magnoliales*. Бамбуки, пальмы, панданусы, драцены представляют собой особые древовидные формы роста, возникшие в процессе эволюции только у однодольных от травянистых предков. В настоящее время однодольные считаются монофилетической группой, произошедшей от давно вымерших бессосудистых травянистых двудольных с апокарпным гинецеем и однобороздной пыльцой. По всей вероятности, это были ближайшие предки современных *Nymphaeales*. Возникли же однодольные давно, еще на заре эволюции цветковых растений.

**Роль неотении в происхождении однодольных.** По сравнению с двудольными типичные однодольные, не говоря уже о примитивных порядках, несут на себе определенную печать упрощения, как бы задержки на более ранней стадии развития. Активность камбия в осевых органах подавлена, листья не дифференцированы либо дифференцированы на черешок и пластин-

ку слабо, жилкование листьев походит на жилкование недоразвитых листовых органов двудольных. По строению своих вегетативных органов многие водные растения соответствуют более ранним стадиям развития наземных видов, т. е. неотеническими формам.

**Происхождение однодольного зародыша.** Еще в XIX веке была выдвинута гипотеза «недоразвития семядоли». Впоследствии исследованиями было установлено, что действительно однодольный зародыш возник в результате недоразвития одной из двух семядолей типичных двудольных растений. Стадия образования глобулярного зародыша в обоих классах протекает одинаково. В начале стадии образования сердцевидного зародыша происходит образование примордиев двух семядолей. У однодольных также закладываются обе семядоли, но одна из них задерживается в развитии. Терминальное положение семядоли однодольных является результатом перемещения апикальной меристемы сильнорастущей семядоли.

В классе *Liliopsida* выделяют четыре подкласса, рассмотрим три из них.

#### 4. Систематика класса однодольных

**Подкласс *Alismatidae*.** Водные или болотные травы. Листья очередные, или реже супротивные, или мутовчатые, с параллельным или дуговым жилкованием. Обычно с влагалищным основанием. Устьица парацитные или реже тетрацитные. Стебель у узлов с пазушными интравагинальными чешуйками. Сосуды отсутствуют или имеются только в корнях. Цветки в разного рода соцветиях, обоеполые или однополые, актиноморфные или зигоморфные. Пыльцевые зерна почти всегда 3-клеточные. Гинецей обычно апокарпный или паракарпный, иногда синкарпный. Семязачатки битегмические, красинуцеллятные. Эндосперм гелобиальный, реже нуклеарный. Плоды разных типов, у наиболее примитивных представителей – многолистовки. Семена без эндосперма. Самые примитивные представители порядка *Alismatales* обнаруживают близость к *Nymphaeales* по строению цветка, семяпочек и анатомии вегетативных органов. От *Alismatales* произошли и другие порядки подкласса: *Butomales*, *Hydrocharitales*, *Potamogetonales*.

Порядок *Alismatales* – травы. Гинецей апокарпный, завязь верхняя, околоцветник дифференцирован на чашечку и венчик. Семейство сусаковые ( $Ca_3 Co_3 A_{6-9} G_{6-9}$ ), вид один *сусак зонтичный*. Семейство частуховые ( $Ca_3 Co_3 A_{6-\infty} G_{3, 6, \infty}$ ); цветы – в сложных соцветиях; плоды – семянки. Представители:

Порядок *Hydrocharitales* – травы. В отличие от предыдущего порядка имеют паракарпный гинецей и нижнюю одногнездную завязь. Цветы у многих однополые, двудомные. Семейство *водокрасовые*.

Порядок *Potamogetonales*. Цветки без околоцветника или с простым околоцветником ( $P_4 A_4$ ). Цветение происходит над водой (анемофильные виды) или под ней (гидрофильные виды).

**Подкласс *Liliidae*.** Многолетние или однолетние травы, реже вторично древовидные. У многих представителей имеются луковички, часто также клубнелуковички, корневища или клубни. Листья очередные, простые, реже двурядные, часто с влагалищным основанием и параллельнонервной пластинкой. Сосуды с лестничной или реже простой перфорацией; есть или только в корнях, или во всех вегетативных органах. Устьица аномоцитные или реже парацитные, редко тетрацитные. Цветки – от мелких до довольно крупных, в различного рода соцветиях или реже одиночные, обоеполые или реже однополые, актино– или зигоморфные.

Околоцветник хорошо развит и состоит из сходных между собой (обычно лепестковидных) чашелистиков и лепестков. Гинецей ценокарпный, реже апокарпный. Семязачатки битегмические, краcсинуцеллятные или реже тенуинуцеллятные. Семена с прямым или согнутым и большей частью с маленьким или даже очень маленьким зародышем. Эндосперм гелобиальный, реже нуклеарный или целлюлярный, обычно мясистый.

Наличие эндосперма и обычно двухклеточная пыльца указывают на то, что этот порядок не мог произойти непосредственно от *Alismatales*, а произошел от общего гипотетического предка с ним: *Liliales – Juncales – Cyperales. Liliales – Amaryllidales – Bromeliales – Zingiberales*. Кроме этих порядков от *Liliales* произошли *Asparagales, Iridales, Poales, Orchidales*.

В порядке *Liliales* – травы. Цветы одиночные или в соцветиях, обоеполые, \*, 3-членных, пятикруговые. Гинецей синкарпный, из трех плодолистиков. Завязь верхняя. Плод коробочка или ягода. Семейство лилейные  $*P_{3+3} A_{3+3} G_{(3)}$  или  $*P_{(3+3)} A_{3+3} G_{(3)}$ .

Порядок *Amaryllidales* – луковичные многолетние травы. Плод – коробочка. Завязь нижняя. Листочки околоцветника нередко срастаются в трубочку. Часто имеется привенчик, срастающийся с тычиночными нитями.

Порядок *Iridales* – это многолетние травы с клубнями, луковичками и корневищами. Цветы в цимозных соцветиях, редко одиночные, \*,  $\uparrow\downarrow$ , завязь нижняя, плод – коробочка. Представители – ирис, крокус, гладиолус. У растений порядка *Asparagales* листья редуцированы и в их пазухах развиваются филлокладии (листовидные побеги). Цветы раздельнополые, околоцветник простой  $P_6 A_3, P_6 G_{(3)}$ . Гинецей синкарпный, завязь верхняя, плод – ягода. Представители – спаржа, иглица, аспарагус.

Порядок *Poales* – многолетние, реже однолетние травы. Стебель – соломина; узлы и междоузлия. Листья очередные, линейные. Соцветия – колос, сложный колос, метелка, султан. Анемофильные ( $A_{6\rightarrow 3}, G_{3\rightarrow 2}$ ). Завязь верхняя, плод – зерновка. Семейство злаки, подсемейство *бамбуковые*, самые древние *злаки* с черешковыми листьями.  $A_6 G_{(3)}$ .

Подсемейства *рисовые, сорговые, просовые, овсовые, ячменевоы, маисовые, мятликовые, полевичковые*. В экономическом отношении злаки явля-

ются наиболее важным семейством среди всех растений. Распределение культур по площадям и количеству урожая таково: пшеница, рис, кукуруза, ячмень, овес, рожь, сорго.

Порядок *Cyperales* – многолетние корневищные, реже однолетние травы. От предыдущего порядка отличаются плодом – орешком (односемянной, нераскрывающийся) и зародышем, окруженным мучнистым эндоспермом. Стебли трехгранные, полые или сплошные, без вздутых узлов. Листорасположение трехрядное. Цветы мелкие, однополые или обоеполые, анемофильные. Элементарные соцветия (колоски) собраны в головчатые, зонтиковидные, метельчатые и колосовидные сложные соцветия. Гинецей – из 2–3 плодolistиков с одной анатропной семяпочкой. Завязь верхняя. Представители: *осока, камыш, пушица, сывь, чуфа, папирус, кобрезия*.

Порядок *Orchidales* – энтомофильные, многолетние травы, автотрофы, сапротрофы. Наиболее характерным признаком является своеобразное строение гинецея и андроеца. Из шести тычинок однодольных развиваются лишь две или одна, редко три. Нити тычинок срастаются со столбиком пестика, образуя при этом гиностемий. У большинства растений вся пыльца одной теки пыльника склеена висцином в один комочек (поллиний). У многих развиты клубни: подземные (корневые) или надземные (туберидии, стеблевые, включающие одно или несколько междоузлий). Гинецей – из трех плодolistиков, паракарпный, завязь нижняя. Цветы одиночные или в соцветиях,  $\uparrow\downarrow$ , с яркоокрашенным лепестковидным околоцветником из двух трехчленных кругов. Плод – коробочка, в нем развиваются очень мелкие семена с зародышем, не дифференцированным на ткани. Для прорастания семян необходим симбиоз с грибами из рода *Rizoctonia*. В результате обычно образуется сначала протоком (клубневидный орган), а уже на нем формируются корни и побеги. Представители: *венерин башибачок, пальчатокоренник*.

**Подкласс *Arecidae*.** Это вторично древовидные и разнообразные травянистые формы. Луковицы отсутствуют. Листья очередные, простые, цельные или рассеченные. Устьица всегда с побочными клетками, большей частью тетрацитные. Сосуды встречаются во всех органах, с простой или лестничной перфорацией. Цветки мелкие. Реже крупные, собраны в метельчатые или шаровидные соцветия или початки, которые большей частью снабжены покрывалом. Околоцветник развит и состоит из схожих между собой чашелистиков и лепестков, или он редуцирован, или отсутствует. Гинецей ценокарпный, реже апокарпный. Семязачатки битегмические, крассинуцеллятные или (еще реже) тенуинуцеллятные. Семена с маленьким или среднего размера зародышем и обильным эндоспермом, редко без эндосперма. Эндосперм гелобиаальный или нуклеарный.

Арециды – очень древняя линия эволюции однодольных. Преобладание древовидных, точнее пальмовидных, форм с крупными листьями, дифференцированными на черешок и пластинку, является одной из характерных особенностей этого подкласса. В процессе эволюции у порядков данного подкласса происходила редукция цветка, что компенсировалось возникнове-

нием специализированных соцветий. Примеры – сложные метельчатые соцветия у пальм и початковидные, обычно снабженные развитым кроющим листом, у трех других порядков.

Порядок *Arecales*, вероятно, происходит от ближайших предков *Liliales*. Среди *пальмоцветных* имеется несколько родов с апокарпным гинецеем, и поэтому они могли произойти только от апокарпных предков современных *Liliales*. Кроме того, в отличие от большинства современных *Liliales* микропиле у пальм образуется обоими интегументами. Остальные порядки (*Arales*, *Pandanales*, *Typhales*) произошли от тех же предков.

Порядок *Arecales* – древовидные растения, лианы. В их числе – поликарпики и монокарпики, двудомные (финиковая пальма) и однодомные, анемофильные и (как исключение) энтомофильные растения.

Порядок *Arales* – энтомофильные, древовидные, лианы, эпифиты, многолетние травы. Цветы ароидноцветных – в початках, сопровождаемых покрывалом, видоизмененным листом, мелкие, с околоцветником или без него, иногда состоящие из одной тычинки и одного плодослика. Завязь верхняя трех- или одногнездная, с одной или несколькими семязпочками в каждом гнезде. Цветы обоеполые или однополые. ( $A_{9, 3, 2, 1}$ ). Плод – ягода; семена с обильным эндоспермом. Семейства *ароидные* и *рясковые*.

### Контрольные вопросы и задания

1. Опишите подкласс *Hamamelididae* как анемофильную линию эволюции класса двудольных.
2. Дайте характеристику порядков гаммелид, назовите их характерных представителей.
3. Порядок *Urticales*: характеристика и специфика положения в филогенетических системах.
4. Порядок *Casuarinales*: характеристика и специфика положения в филогенетических системах.
5. Дайте сравнительную характеристику классов двудольных и однодольных.
6. Опишите происхождение однодольных по системе А.Л. Тахтаджяна.
7. В чем роль неотении в происхождении однодольных?
8. Опишите систематику класса однодольных.
9. Дайте общую характеристику и систематику порядков подкласса *Alismatidae*. Назовите его представителей.
10. Дайте общую характеристику и систематику подкласса *Liliidae*.
11. В чем разнообразие и хозяйственное значение представителей лилиид?
12. В чем особенности строения орхидных?
13. Порядок *Poales*: разнообразие и хозяйственное значение. Общая характеристика и систематика подкласса *Arecidae*

## БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК К МОДУЛЮ № 4

### Основная литература

1. Ботаника: лаб. практикум / И. Е. Ямских, Е. А. Иванова, И. П. Филиппова [и др.]. – Красноярск : ИПК СФУ, 2009. – 220 с. (Ботаника: УМКД № 1341 / рук. творч. коллектива Н. В. Степанов).
2. Ботаника: орг. – метод. указания / сост. : И. Е. Ямских, И. П. Филиппова, Е. А. Иванова [и др.]. – Красноярск : ИПК СФУ, 2009. – 64 с. (Ботаника: УМКД № 1341/ рук. творч. коллектива Н. В. Степанов).
3. Ботаника высших, или наземных, растений : учеб. пособие для вузов / А. Г. Еленевский, М. П. Соловьева, В. Н. Тихомиров. – М. : Академия, 2000. – 432 с.
4. Еленевский, А. Г. Практикум по систематике растений и грибов / А. Г. Еленевский, М. П. Соловьева, Н. М. Ключникова [и др.]. – М. : Академия, 2001. – 160 с.
5. Ботаника: учеб.: в 4 т. Т. 1 / П. Зитте, Э. В. Вайлер, Й. В. Кадерайт [и др.]. – М. : Академия, 2007. – 366 с.
6. Ботаника: учеб.: в 4 т. Т. 3 / П. Зитте, Э. В. Вайлер, Й. В. Кадерайт. [и др.].– М. : Академия, 2007. – 576 с.
7. Степанов, Н. В. Высшие споровые растения : учеб. пособие / Н. В. Степанов. – Красноярск : Изд-во Краснояр. ун-та, 2000. – 178 с.
8. Тимонин, А. К. Ботаника: высшие растения : учеб. : в 4 т. Т. 3 / А. К. Тимонин. – М. : Академия, 2007. – 352 с.
9. Ямских, И. Е. Ботаника: Анатомия и морфология растений: учеб. пособие / И. Е. Ямских, И. П. Филиппова. – Красноярск: Изд-во Краснояр. ун-та, 2004.– 86 с.

### Дополнительная литература

10. Грин, Н. Биология. в 3 т. / Н. Грин, У. Стаут, Д. Тейлор. – М. : Мир, 1990.
11. Жизнь растений.: в 6 т. Т. 2–6 / под ред. А. Л. Тахтаджяна. – М. : Просвещение, 1974–1982.
12. Игнатов, М. С. Флора мхов средней части Европейской России.: в 2 т. Т. 1. Sphagnaceae – Hedwigiaceae / М. С. Игнатов, Е. А. Игнатова. – М. : КМК, 2003. – 608 с.
13. Красная книга Красноярского края: Растения и грибы. – Красноярск: Поликом, 2005. – 368 с.
14. Мейен, С. В. Основы палеоботаники / С. В. Мейен. – М. : Недра, 1987. – 403 с.
15. Рейвн, П. Современная ботаника: учеб.: в 2 т. / П. Рейвн, Р. Эверт, С. Айкхорн. – М. : Мир, 1990. – 692 с.



16. Сергиевская, Е. В. Систематика высших растений: практ. курс / Е. В. Сергиевская. – СПб. : Лань, 2002. – 448 с.
17. Тахтаджян, А. Л. Происхождение и расселение цветковых растений / А. Л. Тахтаджян. – Л. : Наука. Ленигр. отд-ние, 1970. – 145 с.
18. Тахтаджян, А. Л. Система магнолиофитов / А. Л. Тахтаджян. – Л. : Наука. Ленигр. отд-ние, 1987. – 439 с.

### Электронные и интернет-ресурсы

19. Ботаника. Банк тестовых заданий. Версия 1.0 [Электронный ресурс]: контр.-измер. материалы / И. П. Филиппова, И. Е. Ямских, Е. А. Иванова [и др.]. – Электрон. дан. – Красноярск : ИПК СФУ, 2009. – (Ботаника: УМКД №1341/ рук. творч. коллектива Н. В. Степанов). – 1 электрон. опт. диск (DVD).
20. Ботаника [Электронный ресурс]: электрон. учеб.–метод. комплекс по дисциплине / Н. В. Степанов, И. Е. Ямских, Е. А. Иванова [и др.]. – Электрон. дан. – Красноярск : ИПК СФУ, 2009. – (Ботаника: УМКД №1341 / рук. творч. коллектива Н. В. Степанов). – 1 электрон. опт. диск (DVD).
21. <http://www.bryocol.mtu.edu/>

### Наглядные и другие пособия, методические указания и материалы по техническим средствам обучения

22. Ботаника. Презентационные материалы. Версия 1.0 [Электронный ресурс]: нагляд. пособие / Н.В.Степанов, И.Е.Ямских, Е.А.Иванова [и др.]. – Электрон. дан. – Красноярск : ИПК СФУ, 2009. – (Ботаника: УМКД №1341 / рук.творч.коллектива Н.В.Степанов). – 1 электрон. опт. диск (DVD).
23. Интерактивные технические средства обучения: практ. руководство / сост. : А. Г. Суковатый, К. Н. Захарин, А. В. Казанцев, А. В. Сарафанов. – Красноярск : ИПК СФУ, 2009. – 84 с.

# МОДУЛЬ 5. МИКОЛОГИЯ

## ЛЕКЦИЯ 26 ВВЕДЕНИЕ В МИКОЛОГИЮ. СТРОЕНИЕ И ВЕГЕТАТИВНЫЕ СТРУКТУРЫ ГРИБОВ. ГЕНЕРАТИВНЫЕ СТРУКТУРЫ ГРИБОВ

### План лекции

1. История развития микологии. Общая характеристика грибов.
2. Строение грибов. Вегетативные структуры грибной клетки.
3. Некоторые особенности биохимии и физиологии грибов.
4. Строение грибов. Генеративные структуры грибов.
5. Фазы жизненного цикла грибов.

### 1. История развития микологии. Общая характеристика грибов

Грибы известны человеку с глубокой древности. Латинское слово «микота», или «мицетос», происходит от греческого названия шампиньонов – «микос», «фунги» – от латинского «фунгус», что означает гриб. В русском языке грибы назывались «губы». Название «грибы» появилось в конце XV века. Грибы издавна употреблялись в пищу. Крупные съедобные грибы – шампиньоны, трюфели – упоминаются уже в трудах Теофраста (III в. до н.э.). В то же время земледельцы замечали и паразитов растений (ржавчину пшеницы, мучнистую росу винограда), хотя с грибами их не связывали и причин их появления объяснить не могли.

В I веке нашей эры Плиний Старший в «Естественной истории» предложил первую классификацию грибов на основании внешней формы и хозяйственного значения. В эпоху средневековья грибы практически не изучались. В эпоху Возрождения в «Травниках» появляются первые описания грибов. Крупной сводкой по микологии стал альбом-коллекция почти из двухсот цветных изображений грибов. Автором альбома был голландский ботаник Клаузиус (1578).

Биология грибов долгое время была загадкой для исследователей. Их не могли с полной уверенностью отнести ни к растениям, ни к животным. Непонятно было, почему грибы массами появляются только в определенное время года и как они размножаются, не имея ни цветов, ни семян.

В 1729 г. итальянский ботаник Микели, изучая гименофор агариковых грибов, обнаружил споры и сделал правильный вывод о том, что они служат для размножения, хотя и назвал их «семенами» и даже нашел у грибов «цве-



ты», на которых эти «семена» якобы образуются. Термин «споры» был предложен немецким ботаником Гедвигом в 1778 году. Тогда же французский ботаник Дютроше доказал, что шляпочные и другие грибы – это только «плоды», образованные грибницей, скрытой под землей. До этого грибницу называли биссусом и считали одним из самостоятельных родов грибов.

Подробности строения как макро-, так и микроскопических грибов долгое время оставались неизученными, поэтому и научная систематизация грибов была разработана намного позднее, чем систематизация растений, к которым и отнес грибы Линней в своей работе «Система природы».

Основоположниками систематики грибов стали голландский врач Х. Г. Персон и шведский ботаник Э. Фриз. Их работы стали фундаментом для последующего развития микологии. Э. Фриз в книге «Система микологии» (1821–1832) описал несколько тысяч грибов, в том числе и микроскопические, распределенные по отдельным группам.

Так завершился описательный период в развитии микологии, и к середине XIX века она начала развиваться в новом направлении в соответствии с требованиями своего времени. В связи с развитием агрокультуры были заложены основы фитопатологии, стали подробно изучать микромицеты. Немецкий исследователь Антуан де Барии, изучив цикл развития паразитических грибов, доказал, что грибы – это не следствие, а причина болезней растений.

Развитие микологии в России связано с именами М.С. Воронина (1838–1903), изучавшего циклы развития паразитов сельскохозяйственных культур, С.Г. Навашина, изучавшего внутриклеточные структуры, А.А. Ячевского, написавшего фундаментальный труд «Основы микологии» (1933), А.С. Бондарцева, создавшего монографию о трутовых грибах.

С начала XX века микология начинает развиваться сразу во многих направлениях (систематика, генетика, микogeография, физиология и биохимия, экология грибов, палеомикология, гидромикология и т.д.) Также разрабатываются новые технологии для биохимической, фармакологической и пищевой промышленности.

Однако и на сегодняшний день нет единого мнения по вопросу о том, какие организмы следует относить к грибам. Есть лишь общее осознание того, что грибы в их традиционном понимании представляют собой филогенетически неоднородную группу. Таким образом, можно сделать вывод: грибы – это эукариотические, спорообразующие, бесхлорофильные организмы с абсорбтивным питанием, размножающиеся половым и бесполом способами, имеющие нитчатые, разветвленные талломы из клеток с жесткими оболочками.

## 2. Строение грибов. Вегетативные структуры грибов

Опишем органеллы грибной клетки. Основные компоненты *клеточной стенки* – углеводы (полисахариды), белки (в форме гликопротеинов), как дополнение встречаются меланины, аминокислоты, фосфаты и другие

соли. Наиболее часто встречаются хитин (линейный полимер из остатков N-ацетил-D-глюкозамина, соединенный  $\beta$ -1,4 гликозидными связями), глюканы (полимеры глюкозы с  $\alpha$ - или  $\rho$ -связями между молекулами), маннаны (полимер маннозы у некоторых аскомицетов), хитозан (N-глюкозамин, т.е. хитин, мономеры которого не ацетилированы), изредка у зигомицетов целлюлоза у оомицетов и гифохитридиомицетов.

Внутренний слой оболочки грибов, покрывающий плазмалемму, состоит из молекул хитина. Далее следует слой, образованный молекулами гликопротеинов; наружные слои состоят из различных молекул глюканов.

В клетке может быть от одного до множества **ядер**. Грибная клетка содержит в среднем в 2,5–10 раз больше ДНК, чем бактериальная, но в 200–300 раз меньше, чем растительные и животные клетки. Несмотря на то, что грибы – типичные эукариоты, их геном по размерам ближе к прокариотному, чем к эукариотному. Например, пекарские дрожжи *Saccharomyces cerevisiae* имеют 15 хромосом, каждая из которых в среднем в 5 раз меньше ДНК кишечной палочки. Есть некоторые особенности митоза у грибов и грибоподобных организмов:

1) во время митоза ядерные мембраны большинства грибов и многих грибоподобных организмов не разрушаются;

3) у большинства грибов нет центриолей. Вместо них функционирует полярное тело веретена (ПТВ);

4) цитокинез грибов не сопряжен с митозом, поэтому клетки многих грибов многоядерные. Цитокинез происходит не с образованием фрагмопласта (разделительной пластинки между дочерними клетками), а путем врастания оболочки внутрь клетки.

**Митохондрии** грибов в основном сходны с митохондриями растений. Внутренние структуры митохондрий оомицетов и гифохитриомицетов трубчатые (тубулярные), прочих грибов — пластинчатые (ламеллярные).

**Элементарные мембраны.** У грибоподобных протистов имеются диктиосомы, или тельца Гольджи, у грибов вместо них встречаются преимущественно скопления ЭТР с небольшим количеством ламелл.

Далее обратимся к **жгутикам**. Двигательных органелл зооспор, планогамет и планозигот грибоподобных организмов обычно одна или две. По строению они сходны со жгутиками простейших и многих подвижных гамет растений и животных.

У грибов и грибоподобных организмов можно выделить три основных типа **талломов**.

**Амебоидный** в простейшем варианте представлен одноядерной клеткой, не имеющей клеточной стенки. Такие талломы имеют некоторые виды хитридиомицетов и грибоподобных организмов. Многоядерный амебоидный таллом называется **плазмодиум**, он характерен для миксомицетов (в широком смысле). Амебоидный субстрат, как правило, погружен в субстрат, реже находится на его поверхности и может образовывать корнеподобные выросты – ризомицелий.

*Дрожжеподобный* представлен отдельными покрытыми клеточной стенкой клетками или короткими цепочками из таких клеток (псевдомицелий). Такой таллом характерен для дрожжей, которые встречаются в разных отделах царства грибов.

*Мицелиальный* состоит из разветвленных нитей – *гиф*, имеющих клеточную стенку. Такой тип таллома характерен для настоящих грибов, оомицетов и некоторых хитридиомицетов.

Для некоторых грибов характерен *мицелиально-дрожжевой диморфизм* – способность существовать как в мицелиальной, так и в дрожжевой форме в зависимости от условий среды или стадии онтогенеза.

Совокупность гиф называют *мицелием* (грибницей). Диаметр гиф составляет 1–30 мкм, редко больше. Гифы имеют верхушечный (апикальный) рост, их клетки располагаются в один ряд друг за другом. По роли в талломе гриба гифы делятся на генеративные, формирующие спорогенные органы и споры, и вегетативные, образующие разнообразные структуры, обеспечивающие питание и прочие функции. По локализации в пространстве выделяют субстратный и воздушный мицелий.

По наличию перегородок, или *септ*, в гифах различаются следующие *типы гиф*.

*Несептированные*, или *ценоцитные*, *гифы* – у зигомицетов и грибоподобных организмов, поэтому их еще называют «ценоцитными грибами». Весь их мицелий представляет собой единственную многоядерную клетку – *ценоцит*. Однако при формировании спорангиев, повреждении, старении таллома или недостатке питательных веществ в субстрате в талломе появляются поперечные перегородки. *Септированные гифы* наблюдаются у Ascomycota, Deuteromycota и Basidiomycota.

Септа возникает путем впячивания стенки клетки внутрь гифы. Они пронизаны порами (от одной до множества), которые обеспечивают прямой контакт протопластов соседних клеток. Связи между протопластами называют плазмодесмами. В большинстве случаев есть только одна центральная пора. Через нее происходит обмен питательными веществами и даже иногда ядерным содержимым между клетками.

*Простые септы* наблюдаются у сумчатых грибов: у них два отсека гифы напрямую сообщаются между собой, причем края септы утончаются по направлению к поре.

*Долиповые септы* распространены у базидиальных грибов: у них стенки поры утолщены так, что она принимает вид трубочки, или долипоры. Над ней расположена парентосома, или поровый колпачок, т. е. своеобразный шатер с отверстиями, связанными с эндоплазматическим ретикуломом.

Остановимся *на видоизменениях вегетативных гиф*. У грибов отсутствует дифференциация на ткани, известная у растений, т. е. у них нет ясно оформленных проводящих, покровных, меристематических и др. тканей с какими-то специфическими особенностями. Есть только первичная дифференциация таллома на *псевдоткани*. Следует отметить, что на практике, осо-

бенно в определителях, под тканью подразумевают мякоть плодового тела, видимую на срезе.

Общее название грибной псевдоткани – *плектенхима*. Грибная псевдоткань обычно волокнистая, непрочная и рыхлая. В разной степени из дифференцированной плектенхимы образованы плодовые тела грибов различных систематических групп. При формировании плектенхимы ее варианты могут имитировать покровную, механическую, паренхиматозную ткани и т. д.

Некоторые грибы растут не отдельными нитями, а округлыми в сечении пучками (*синнемами*), в которых гифы идут параллельно друг другу.

*Мицелиальные тяжи* – синнемы большого диаметра, внутренние гифы которых выполняют проводящую функцию. Они хорошо заметны на основаниях ножек плодовых тел многих базидиомицетов.

*Ризоморфы* – более мощные мицелиальные тяжи (длиной до нескольких метров) значительного диаметра (до 4–7 мм). У них темные и утолщенные наружные гифы. Помимо проводящей функции ризоморфы способствуют распространению гриба в субстрате. Характерны для дереворазрушающих грибов (*Armillaria*, опенок). Иногда внутри них есть особые широкие гифы без перегородок, напоминающие сосуды высших растений.

*Столоны* – гифы, поднимающиеся над субстратом и на определенной высоте вновь соприкасающиеся с ним (зигомицеты). На месте нового контакта с субстратом образуются корневидные ризоиды.

Паразитические грибы обычно формируют особые органы вегетативного таллома. К ним относятся следующие.

*Апрессории* – специализированные органы прикрепления типа присосок, механически удерживающие гриб на поверхности растения до тех пор, пока он внедряется в его ткани, и защищающие от сдувания ветром и смывания дождем.

При внедрении в клетки эпидермиса и прорастании через клеточные стенки хозяина паразитические грибы, как правило, образуют специфические тонкие *инфекционные* и *перфорационные* гифы.

*Гаустории* — это внутриклеточные видоизмененные части талломов паразитических грибов, которые поглощают вещества хозяина и направляют их в другие области грибного таллома.

**Ловчие гифы** — это петли, кольца и другие структуры, образуемые особыми гифами некоторых хищных грибов. Они покрыты клейким выделением и мгновенно сокращаются в ответ на прикосновение нематод, простейших и др.

*Почкующиеся клетки* характерны для дрожжей, представлены одиночными или соединенными цепочкой клетками.

### 3. Некоторые особенности биохимии и физиологии грибов

Опишем *первичный и вторичный метаболизм грибов*. Первичный охватывает комплекс биохимических превращений в ходе получения энергии, расщепления питательных веществ субстрата, синтеза собственных веществ грибной клетки – увеличения вегетативной массы. Эти реакции в основном сходны у разных таксонов грибов. К первичным метаболитам относятся вещества, вырабатываемые в процессе построения таллома гриба и его питания: полисахариды и их производные (хитин, гликоген и пр.), аминокислоты, нуклеиновые кислоты, склеропротеины (структурные белки клеточной стенки), ферменты, многоатомные спирты – полиолы (глицерин, маннит, эритрит, рибит, арабит) и др.

Вторичный обмен веществ охватывает превращения веществ, отражающие «индивидуальные» особенности грибного таксона. Первичный метаболизм у всех грибов протекает примерно одинаково, а его основные продукты, как правило, не ядовиты для других организмов. Вторичные метаболиты, специфичные для продуцирующего их штамма, вида, рода или семейства, могут вызывать дифференцировку собственного таллома гриба, подавлять его развитие или же влиять в основном не на него, а на другие организмы, выполняя адаптационную функцию. К ним относят антибиотики, микотоксины, гормоны, пигменты, микоспорины и др.

Особенность грибов, отличающая их как от растений, так и от животных, *осмотрфный тип питания*. Грибы питаются путем осмоса, всасывая через оболочки гиф питательные вещества в виде водных растворов из субстрата, предварительно обработанного выделенными ими ферментами. Получается своеобразный аналог «внешнего пищеварения».

Тип питания во многом обуславливает особенности морфологии и физиологии грибов. При всасывании питательных веществ всей поверхностью тела рациональнее иметь не компактный таллом, а нитевидноразветвленный, у которого отношение площади поверхности к объему будет оптимальным для поглощения растворов. Рационально же полное погружение таллома в питающий субстрат. При этом затрудняется распространение спор; поэтому спороносящие структуры выносятся на поверхность. Таким образом, получается типичная организация грибов и грибоподобных протистов: вегетативное тело в толще субстрата и спороношение на его поверхности.

### 4. Строение грибов. Генеративные структуры грибов

Представим структуры вегетативного размножения и перенесения неблагоприятных условий. *Части мицелия*, отделившиеся от основной его массы, могут развиваться самостоятельно и формировать новый таллом.

*Оидии* – получают в итоге разделения гиф на отдельные тонкостенные клетки, каждая из которых способна развить новый таллом.

*Хламидоспоры* – толстостенные клетки, которые переживают отмирание и разложение вегетативного таллома и затем высвобождаются в среду.

Выделяют также геммы, *гигантские клетки*. У зигомицетов близкие к поверхности гифы образуют клетки разной величины со слабо утолщенными стенками.

*Склероции* — многоклеточные покоящиеся органы грибов, образованные плотным сплетением гиф. Имеют внешнюю, часто темноокрашенную, оболочку из нескольких слоев клеток с толстыми стенками, и внутреннюю часть из гиалиновых тонкостенных клеток, служащих для запасания питательных веществ.

Ниже даны структуры бесполого размножения

**Анаморфа** – специализированные структуры бесполого спороношения, образуемые без смены ядерных фаз, путем митотических делений. Продукт анаморфы – митоспоры, т. е. споры бесполого размножения (конидии, зооспоры и др.). Служат в основном для распространения и расселения вида. Некоторые авторы понимают под анаморфой любые генеративные структуры гриба, не относящиеся к половому размножению.

Споры, развивающиеся внутри полости какого-либо спорангия, называют *эндоспорами*, развивающиеся снаружи на каких-либо специализированных выростах мицелия – *экзоспорами*. В случае эндогенного спорообразования при бесполом размножении говорят о *митоспорангиях с митоспорами (спорангиоспорами)*, т. к. в спорангии происходят только митотические деления ядер. Так, эндогенно в полости митоспорангия формируются митоспоры со жгутиками (*зооспоры*), оомицетов, хитридиомицетов и др., а также безжгутиковые митоспоры – у зигомицетов.

Для прочих грибов, особенно аскомицетов и дейтеромицетов, характерно бесполое спороношение в виде формирующихся экзогенно *конидий*. Они могут быть одно- или реже многоклеточными, различно устроенными, бесцветными или окрашенными. Отделяются от разнообразных *конидиеносцев*, которые развиваются на мицелии, *конидиоме* или на строме.

Представим структуры полового размножения.

**Телеморфа (телеоморфа)** – половая стадия в жизненном цикле гриба, спороношение, образуемое со сменой ядерных фаз, при слиянии ядер с последующими мейотическими делениями. При этом в спорангии образуется *мейоспорангий* с продуктом телеморфы – *мейоспорами*.

Специальные структуры, в которых развиваются половые клетки, называют гаметангиями. В некоторых случаях гаметангий является одновременно и мейоспорангием. Различают три основных типа полового процесса у грибов.

1. *Гаметогамия*, т. е. слияние свободноплавающих гамет. Выделяются:  
- *изогамия*, т. е. гаметы морфологически сходны (хитридиомицеты);

- гетерогамия (анизогамия), т. е. гаметы различны по размерам и степени подвижности (хитридиомицеты);

- оогамия, т. е. слияние крупной неподвижной женской и мелкой подвижной мужской гаметы (хитридиомицеты, оомицеты).

2. *Гаметангиогамия*, т. е. свободные гаметы не образуются, сливаются гаметангии – две специализированные структуры, не дифференцированные на гаметы (зигомицеты, аскомицеты).

3. *Соматогамия*, т. е. специфических половых органов и гамет не образуется, сливается содержимое вегетативных клеток (базидиомицеты). Вариантом соматогамии можно считать *хологамию* – слияние содержимого двух клеток у одноклеточных грибов (дрожжи, хитридиомицеты).

Результатом морфологической редукции полового процесса может стать *сперматизация*, при которой структура, несущая ядра противоположного полового знака, редуцируется до одной клетки, которая обычно с помощью ветра или насекомых попадает или на аскогон (у аскомицетов), или на воспринимающие гифы (у базидиомицетов), образуя таким образом дикарион.

Половой процесс у грибов предусматривает плазмогамию – слияние протопластов клеток (П), кариогамию – слияние их ядер (К), мейоз – редукционное деление (М) с образованием мейоспор, т. е. первых спор после редукционного деления.

Вся совокупность стадий развития одного гриба называется *голоморфой*. Наличие в жизненном цикле одного вида различных в морфологическом и функциональном отношении стадий развития называется *плеоморфизмом*, т. е. плеоморфными таксонами являются грибы, цикл развития которых включает в себя несколько стадий спороношения. Каждая стадия (фаза, морфа) имеет собственное название. Поэтому иногда один и тот же вид имеет два названия: одно – для анаморфы, другое – для телеморфы. Для голоморфы используют название телеморфы.

Если половой процесс происходит в пределах одного и того же мицелия, гриб называют *гомоталличным*. Если половой процесс может происходить только при участии генеративных структур, формирующихся на разных мицелиях, гриб будет *гетероталличным*. Гетероталлизм аналогичен раздельноплодности, что у грибов выражается в физиологическом и генетическом различии полов без морфологических различий «мужских» и «женских» особей на вегетативной стадии. «Мужским» будет условно считаться мицелий, на котором развиваются отдающие ядра структуры – антеридии, «женским» – мицелий со структурами, принимающими ядра, т. е. оогониями и пр. Иногда употребляют термин «половой знак», т.е. у гомоталличных грибов сливаются клетки мицелия одного полового знака, у гетероталличных – разных половых знаков, а именно «+» (женские особи) и «-» (мужские особи).

Сущность полового процесса заключается в получении новых комбинаций наследуемых признаков, что позволяет грибам адаптироваться к изме-

нящимся условиям среды. Бесполое же размножение «тиражирует» полученную с помощью полового процесса удачную комбинацию признаков.

Но у грибов, в отличие от прочих организмов, есть способы получения новых комбинаций признаков в клетке и талломе без полового процесса.

**Гетерокариоз** – это наличие двух и более генетически различных ядер в одной клетке или талломе. При этом образуется гетерокарион – соответствующий гетерокариотический таллом (клетка или группа клеток) и совокупность его ядерных типов. Способы образования гетерокариона следующие:

- 1) ядра мигрируют через поры клеточных перегородок;
- 2) возникает мутация, которая будет передана потомкам этого ядра;
- 3) гифы могут анастомозировать, т. е. срастаться друг с другом. Содержимое клеток сливается, происходит обмен ядрами и образование гетерокариона;

- 4) в некоторых случаях после мейоза в мейоспорангии образуются не споры, а сразу вегетативный мицелий, генетически отличный от исходного.

Ядра гетерокариона могут сливаться, митотически делиться с рекомбинацией наследственного материала. Таким образом происходит **парасексуальный процесс**. Это аналог полового процесса, при котором в результате слияния ядер гетерокариона возникают гетерозиготные диплоиды. Они митотически расщепляются с появлением гаплоидных или диплоидных рекомбинантов, т. е. конечный результат тот же, что и при обычном половом процессе: образование генетически нового мицелия, но без стадии мейоза.

## 5. Фазы жизненного цикла грибов

После изучения особенностей организации таллома и их размножения в жизненном цикле грибов логично выделить две основные фазы онтогенетического развития.

**Вегетативная фаза:** непосредственно после прорастания формируется вегетативное тело (таллом, колония) гриба или грибоподобного протиста. На вегетативной фазе гриб осваивает субстрат, растет, накапливает биомассу и энергию и через определенное время переходит на репродуктивную фазу.

На этой фазе установить систематическое положение гриба можно только до уровня высших таксонов – классов или порядков. Определенные признаки штамма, расы и вида заметны лишь в исключительных случаях.

**Репродуктивная фаза:** начинается функциональная дифференцировка таллома, т. е. одна его часть продолжает выполнять свои трофические функции, а другая развивает специфические органы размножения, или споруляции. В это время и появляется большинство таксономически значимых признаков, в том числе плодовые тела, которые и позволяют идентифицировать гриб.

По преобладанию в жизненном цикле гаплоидной или диплоидной фазы различают грибы:

*гаплоидные* (аскомицеты, зигомицеты, многие хитридиомицеты);  
*гаплоидно-дикариотичные* (базидиомицеты, тафриномицеты);  
*гаплоидно-диплоидные* (некоторые дрожжи, фазы чередуются);  
*диплоидные грибы* (оомицеты, многие миксомицеты, подобно некоторым водорослям и простейшим, а также растениям и животным).

### Контрольные вопросы и задания

1. Перечислите основные этапы развития микологии.
2. В чем выражается специфичность химического состава грибной клетки?
3. Каковы особенности организации таллома грибов?
4. Какие видоизменения вегетативных гифов вам известны?
5. Каковы особенности питания грибов?
6. Какие структуры в жизненном цикле грибов относятся к анаморфе?
7. Какие структуры в жизненном цикле грибов относятся к телеморфе?
8. Какие типы полового процесса у грибов вам известны?
9. В чем заключаются отличия явлений гомоталлизма и гетероталлизма?
10. Какие процессы могут привести к явлению гетерокариоза?

## ЛЕКЦИЯ 27 МЕСТО ГРИБОВ В СИСТЕМЕ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА. ГРИБОПОДОБНЫЕ ОРГАНИЗМЫ

### План лекции

1. Сходство и различие грибов, животных и растений.
2. Место грибов в системе органического мира.
3. Основные группы грибоподобных организмов.
4. Царство Настоящие грибы. Отдел *Chytridiomycota*.

### 1. Сходство грибов, животных и растений

При определении места грибов в системе органического мира обычно обращают внимание на черты их сходства и отличия при сравнении с растениями и животными.

Особенности строения и размер генома, хитин в составе оболочек, синтез меланина, мочевины и гликогена в метаболизме, гетеротрофный способ

получения энергии, синтез лизина через  $\alpha$ -аминоадипиновую кислоту и некоторые другие детали роднят грибы с животными. Однако эти признаки отражают в основном особенности биохимии, которые были неведомы первым исследователям грибов. Для грибов также характерны признаки, сближающие их с растениями: жесткие клеточные оболочки, размножение и расселение спорами, прикрепленный образ жизни. На этих морфологических признаках ранее и основывались представления о принадлежности грибов к растительному царству, в котором они рассматривались как группа низших растений.

## 2. Место грибов в системе органического мира

Традиционно, до XX века, грибы рассматривали в курсе ботаники в составе царства растений как низшие растения, имеющие не листостебельное, а талломное, или слоевищное, строение. Затем, с развитием биологии и экологии, система органического мира была пересмотрена. Было выделено *царство грибов*. Микология получила статус отдельной области биологии. Однако деление живой природы на царства еще не было окончательным.

В 1969 году Уиттейкер на основании, с одной стороны, строения клетки (прокариоты, эукариоты), а с другой – способов получения энергии и способов питания предложил систему живой природы из пяти царств: бактерии, растения, животные, грибы и протисты. К искусственному царству протистов были отнесены организмы, положение которых в царствах растений, животных и грибов вызывало сомнения (водоросли, часть простейших и некоторые низшие грибы).

Но и эта мегасистема не стала окончательным вариантом. Система органического мира продолжает изменяться на основании все новых и новых данных о микроструктуре и молекулярной биологии организмов. По разным оценкам, количество царств может достигать двадцати или даже сорока. И опять-таки основной материал для такого дробления дают водоросли и простейшие (те самые протисты).

Поэтому организмы, традиционно изучаемые в курсе микологии и привычно считающиеся «грибами», при подробном рассмотрении относятся к разным царствам живой природы. По-прежнему актуально определение Хуксворта: «Грибы – это организмы, которыми занимаются микологи». Очевидно, что грибы в привычном толковании – понятие не филогенетическое, а скорее эколого-трофическое и во многом морфологическое.

Для микологии важно, что при изучении грибов в широком смысле сходство эколого-трофических особенностей вовсе не свидетельствует о филогенетической общности осмотрофных организмов и принадлежности их к одному царству.

Таким образом, группа организмов, традиционно понимаемых как грибы, объединяет некоторое число независимо возникших или очень давно ра-

зошедшихся эволюционных линий. Среди них, помимо настоящих грибов, имеются как потерявшие хлорофилл водоросли, так и амeboподобные организмы. Эти морфологически и экологически сходные с грибами грибоподобные организмы традиционно продолжают изучать в курсе микологии, однако теперь относят к другим царствам.

Грибы в привычном понимании этого термина в современной биологической систематике выделены в одно из царств высших эукариотических организмов: царство *Fungi*.

В данном курсе изучение представителей мира грибов будет проводиться согласно системе, предложенной в одном из новейших изданий, посвященных микологии [4,5]. В этой системе грибы и грибоподобные протисты распределены по пяти царствам живой природы: *Euglenobiontes*, *Muxobionta*, *Cercozoa*, *Straminopila* и *Fungi*. Согласно другой точке зрения (Гарибова, Лекомцева) грибы и грибоподобные протисты распределяются по трем царствам: Protozoa (объединяет организмы, которые в ранее названной системе относятся к царствам *Euglenobiontes*, *Muxobionta*, *Cercozoa*), *Heterocontae* (к нему относятся организмы, причисленные к царству *Straminopila*) и *Fungi*.

Для облегчения ориентации в многообразии грибов и в микологической литературе прежних лет при необходимости будет указываться положение таксонов в устаревших системах, объединяющих группы грибов по каким-либо признакам (например, группы порядков). Следует отметить, что изменения в систематике в основном коснулись наиболее крупных таксонов: царств, отделов и классов. Некоторые классы были возведены в ранг отделов, подклассы – в ранг классов. Приуроченность порядков к классам и подклассам, как правило, сохранилась, хотя объем самих порядков изменился: в некоторых случаях они были разбиты на несколько групп.

Рассмотрение отдельных таксонов грибов также будет начато с групп, относящихся ранее к грибоподобным организмам (миксомицеты в широком смысле, оомицеты, хитридиомицеты); затем по мере усложнения организации, будут изучены настоящие грибы (зиго-, аско-, базидио- и дейтеромицеты).

### 3. Основные группы грибоподобных организмов

В эту группу, называемую еще грибоподобными протистами, микоидами, «низшими грибами», ранее входили слизевики, оомицеты и хитридиомицеты. Сейчас эти таксоны распределены по разным царствам.

Ранее основным признаком, согласно которому различались собственно грибы и грибоподобные протисты, являлось наличие хитина в клеточной стенке у настоящих грибов и жгутиковой стадии в онтогенезе у грибоподобных протистов.

Хитридиомицеты сейчас считают самыми примитивными представителями царства настоящих грибов, но во многих руководствах их традиционно продолжают причислять к грибоподобным организмам. Оомицеты вынесены в отдельное царство и соседствуют с особой группой водорослей.

Особенно сильно изменилась систематика слизевиков – миксомицетов (в широком смысле). Эти бесхлорофилльные и чаще сапротрофные организмы ранее объединялись в один отдел царства протистов на основании сходства строения вегетативного таллома – плазмодия, не покрытого оболочкой. Сейчас слизевики разбиты на пять отделов четырех царств живой природы. С них и начнем изучение грибоподобных организмов на примерах наиболее характерных порядков и семейств.

### Царство Эвгленобионты – Euglenobiontes Отдел акразиевые – Acrasiomycota

Таллом акразиевых представлен амебами цилиндрической формы, питающимися фаготрофно. Размножаются они спорами, у некоторых видов отмечены жгутиковые стадии (зооспоры-миксофлагелляты с парой апикальных жгутиков). Половой процесс неизвестен.

У *акразиса розового* споры прорастают в амебы, которые могут неоднократно делиться, давая целую популяцию. Питаются микроорганизмами, способны инцистироваться. Для спороношения амебы группируются в псевдоплазмодий, из которого формируется разветвленный спорокарп. Затем он распадается на отдельные споры. Встречаются повсеместно как сапротрофы на органике, часто на экскрементах.

### Царство Миксобионты – отделы Мухобиионты (Amoebozoa) Отдел Настоящие слизевики – Mucromycota

Вегетативное тело настоящих слизевиков – плазмодий (часто ярко окрашенный), представляющий собой цитоплазменную массу с большим количеством диплоидных ядер (размером от долей миллиметров до десятков сантиметров). Жесткая оболочка отсутствует. Мейоз происходит перед образованием спор или их прорастанием. В благоприятных условиях спора прорастает с образованием гаплоидной миксамебы (одноядерный амебоид), если спора попадает на твердую влажную поверхность, или с образованием зооспоры (планоцит), если споры попадают в капельно-жидкую воду. Миксамебы и зооспоры способны взаимопревращаться, питаться и размножаться делением. Затем они попарно копулируют, образуя диплоидную миксамебу. Она многократно митотически делится, формируя новый плазмодий.

Сапротрофы обитают в основном в лесах в трухлявой древесине, под корой валежа, в лесной подстилке (во влажных и темных местах, богатых органикой). В неблагоприятных условиях плазмодий преобразуется в склеро-

ций и в таком состоянии может сохранять жизнеспособность десятилетиями. Так же долго могут сохраняться споры, а миксамебы и зооспоры в неблагоприятных условиях способны инцистироваться.

### Класс Миксогастровые – Myxogasteromycetes

Этот класс наиболее богат видами. Вегетативное тело – многоядерный плазмодий различной величины; он медленно перемещается по субстрату и поглощает растворенные органические вещества, активно захватывает амёб, бактерий, мелких беспозвоночных и небольшие кусочки органики. На этой стадии жизненного цикла плазмодий проявляет положительные трофо- и гидротаксисы (перемещается в направлении пищи и воды) и отрицательные фототаксисы (избегает освещенных участков). Перед образованием спороношений направленность таксисов меняется – и слизевики выползают на сухие освещенные участки. Образует следующие типы спороношений (спорокарпов):

плазмодиокарп (плазмодий, не меняя формы, покрывается перидием, который часто содержит известь, а ядра цитоплазмы обособляются и одеваются оболочкой, формируя отдельные споры);

спорангий (плазмодий приобретает видоспецифичную форму, сидячий или на ножке);

псевдоэталий (спорангии срастаются боковыми стенками, но не теряют своей индивидуальности и не образуют общего перидия);

эталий (спорангии сливаются на ранней стадии, одеваясь общим перидием (кортексом)).

Споры высвобождаются при разрушении перидия, их рассеиванию способствуют капиллиции – особые нити с утолщениями или выростами по всей длине, отличающиеся гигроскопичностью.

Слизевики обитают как сапротрофы на разнообразных субстратах: на почве, лесной подстилке, валеже, навозе, гниющих грибах и др.

**Порядок Физаровые.** Самый большой по числу видов. Спороношения – спорангии, эталии; в перидии и капиллиции содержится известь в виде кристаллов. Споры темные. Широко распространен род *Fuligo*, образующий крупные яркие эталии до 20 см в диаметре.

**Порядок Стемонитовые.** Плазмодий очень нежный, прозрачный. Спороношения – эталии или спорангии, часто на ножке, которая продолжается внутри спорангия колонкой. Капиллиций сетчатый. Споры темные. Перидий часто рано исчезает. Характерный представитель – *Stemonitis fusca* в виде группы нежных шоколадно-коричневых перышек.

**Порядок Лицеевые.** Спороношения самые разнообразные, споры светлые. Отсутствует настоящий капиллиций, вместо него – псевдокапиллиций в виде уплощенных ветвящихся нитей. Типичный представитель: *Lycogala epidendrum*. Имеет шаровидные розовые, затем буреющие эталии.

### Отдел Диктиостелиевые – Dictyosteliomycota

Вегетативное тело – в виде независимо живущих амёб, которые при истощении субстрата сползаются в псевдоплазмодий, в котором тем не менее не теряют своей индивидуальности. При образовании спороношения плазмодий становится более компактным, амёбы, перераспределяясь, формируют сначала ножку, затем на ней образуется головка из спор (амёб, покрытых оболочкой). Каждая спора прорастает одной амёбой. Жгутиковые стадии у диктиостелиевых отсутствуют. Половое размножение известно лишь у немногих представителей. Типичные сапротрофы на растительном опаде и экскрементах.

### Царство Церкозоа – Cercozoa

#### Отдел Плазмодиофоровые – Plasmodiophoromycota.

#### Класс Плазмодиофоровые – Plasmodiophoromycetes

Многоядерный голый протопласт паразитирует внутри клеток растений или гиф грибов. К амёбоидному движению и активному захвату пищи не способен.

Типичный представитель – *Plasmodiophora brassicae*, возбудитель килы капусты. На корнях капусты образуются крупные чернеющие опухоли, что приводит к гибели растения и потерям урожая.

Попавшие в почву споры прорастают двужгутиковыми зооспорами, они прикрепляются к корневым волоскам, инцистируются, затем внедряются в них и образуют сначала миксамебу, а затем гаплоидный многоядерный плазмодий. Он способен делиться и распространяться из клетки в клетку. Позже плазмодий распадается на споры, они прорастают зооспорами, которые или сразу поражают новые клетки растения-хозяина, или сначала копулируют, что обеспечивает чередование гапло- и диплофазы в жизненном цикле.

### Царство Страминопилы – Straminopila

#### Отдел Лабиринтуловые – Labyrinthulomycota

#### Класс сетчатые слизевики – Labyrinthulomycetes

Вегетативное тело – в основном в виде своеобразного «сетчатого плазмодия»: отдельные овальные клетки с тонкой однослойной клеточной стенкой перемещаются в слизистых трубках. Их формируют особые органеллы – ботросомы. Они образуют поверх клеточной стенки тонкую эктоплазматическую сеть из прозрачных эластичных ветвящихся трубочек. Получается своеобразная колония клеток, которая паразитирует в основном на водных растениях и водорослях. При образовании спор клетка инцистируется, затем прорастает амёбовидными клетками или реже зооспорами, давая начало но-

вому плазмодию. Половой процесс неизвестен. В клеточной стенке есть редкий сахар фукоза, свидетельствующий об эволюционной древности лабиринтуловых.

### Отдел Оомикота – Oomycota

**Класс Оомицеты – Oomycetes.** В основном водные, реже почвенные и сухопутные формы. Водные – сапротрофы и паразиты; наземные – в основном паразиты. Вегетативный таллом – хорошо развитый диплоидный несептированный мицелий. В состав клеточной стенки входят целлюлоза и гликаны, хитин отсутствует. Эта особенность строения изначально и позволяла предполагать, что оомицеты являются потомками древних утративших хлорофилл разножгутиковых водорослей.

Бесполое размножение – зооспорами, имеющими жгутики: гладкий и перистый. Половой процесс – своеобразная оогамия. В оогонии образуется от одной до нескольких яйцеклеток. Антеридий не дифференцирован на гаметы. Оплодотворение происходит путем переливания цитоплазмы и ядер из антеридия в оогоний через оплодотворяющие отростки, прорастающие в оогоний. В результате образуется покрывающаяся оболочками ооспора.

### Порядок сапролегниевые

Типичный представитель – *Saprolegnia*. Таллом сапролегниевых состоит из ветвящихся толстых свободных гиф и более тонких ризоидов, внедряющихся в субстрат. На окончаниях гиф образуются зооспорангии, оогонии и антеридии. Образовавшаяся в результате оогамии ооспора прорастает зооспорангием или короткой гифой с зооспорангием на конце. В нем образуются зооспоры, которые и помогают распространению гриба. При образовании зооспор наблюдается явление дипланетизма: две стадии зооспор, морфологически различных, последовательно сменяют друг друга. Сначала образуется грушевидная спора с двумя жгутиками на переднем конце. Проплав некоторое время, она одевается оболочкой и переходит в состояние покоя, а затем прорастает почковидной зооспорой со жгутиками, прикрепленными сбоку. Эти вторичные зооспоры могут свободно плавать гораздо дольше. Затем они прикрепляются к подходящему субстрату, втягивают жгутики и прорастают мицелием, напоминающим вату или меховую оторочку, на субстрате.

Большинство сапролегниевых – водные сапротрофы на останках животных или растений, реже паразиты. Могут причинять ущерб рыбному хозяйству, паразитируя как на самих рыбах, так и на их корме – водорослях и ракообразных.

**Порядок Пероноспоровые.** Почти все облигатные паразиты в основном наземных растений, но есть и факультативные паразиты, длительно живущие

сапротрофно и лишь при благоприятных условиях начинающие паразитировать.

Наблюдается эволюция бесполой спороношения от типично спорангиальных, образующих зооспоры, к конидиальным, прорастающим гифой, что связано с переходом от водного к наземному образу жизни. С этим же связан переход от сапрофитизма к облигатному паразитизму.

Вегетативное тело – хорошо развитый неклеточный мицелий в межклетниках растения.

**Семейство фитофторовые.** *Phytophthora infestans* – фитофтора, картофельный гриб. Была завезена в Европу из Южной Америки в 30-х годах XIX века. Вызвала сильные эпифитотии, особенно в Ирландии, спровоцировав массовую эмиграцию населения.

Пораженные фитофторой участки листьев отмирают, и на них образуются бурые пятна, на клубнях – свинцово-серые. По краям пятен с нижней стороны листа появляются симподиально ветвящиеся спорангиеносцы, несущие лимонovidные зооспорангии. При попадании их в каплю воды на листе или клубне они прорастают зооспорами, которые некоторое время двигаются, а затем развивают гифы, проникающие в ткани растения. В сухую погоду зооспорангии могут прорасти гифами, т. е. ведут себя как конидии. Массовое заражение вегетативных органов растений происходит во влажную погоду (дожди, туманы).

Гриб гетероталличен, поэтому половое размножение и образование ооспор наблюдается редко. «Оружие» против него – медный купорос – открыли совершенно случайно: заметили, что рядом с медеплавильным заводом картофель фитофторой не поражается.

**Семейство альбуговые.** У *Albugo candida*, паразитирующего на крестоцветных, особый способ бесполого размножения: под эпидермисом растения-хозяина на расположенных тесным слоем булавовидных спорангиеносцах образуются цепочки зооспорангиев. Эпидермис под давлением разрывается, зооспорангии высвобождаются и ветром переносятся на новые растения. Прорастают зооспорангии или зооспорами, или гифой, поэтому в некоторых руководствах обозначаются как конидии. Ооспоры образуются в межклетниках растения-хозяина. Они зимуют, а весной прорастают зооспорами или гифой с зооспорангием на конце.

#### 4. Царство Настоящие грибы. Отдел Chytridiomycote

Положение хитридиомицетов в системе органического мира до сих пор остается спорным. Признанные изначально грибами, они затем были переведены в царство протистов. Сегодня некоторые данные геносистематики указывают на их родство с настоящими грибами. Поэтому хитридиомицеты вернули в царство грибов, в котором они считаются самой примитивной, наиболее близкой к предковым формам группой. Однако подробное изуче-

ние ультраструктуры клеток и молекулярной биологии хитридиомицетов указывает на их достаточно обособленное положение и по отношению к типичным грибам. Видимо, в будущем систематическое положение этой группы организмов еще будет пересматриваться.

В данном курсе за хитридиомицетами признается положение в царстве настоящих грибов, но рассматриваться они будут в комплексе с грибоподобными протистами, более близкими им по некоторым особенностям строения и экологии.

### Царство Настоящие грибы – Fungi (Mycota) Отдел Хитридиомицеты – Chytridiomycota

**Класс Хитридиомицеты – Chytridiomycetes.** Самые примитивно устроенные хитридиомицеты, мицелия не имеют, их таллом представлен одиночной клеткой, часто не имеющей оболочки. Прогрессивные хитридиомицеты имеют ризомицелий или даже настоящий, хотя и несептированный, обычно гаплоидный мицелий. Клеточная стенка чаще всего содержит хитин и глюканы. Бесполое размножение – зооспорами со жгутиками. Половое размножение представлено разными типами: от гаметогамии разных типов до соматогамии. Для некоторых видов неизвестно вовсе. В основном это сапротрофы и паразиты водных животных и водорослей, реже наземных растений.

**Порядок Спизелломицетовые.** Вегетативный таллом в виде одной клетки-протопласта располагается в клетке растения-хозяина, со временем превращается в зооспорангий. Зооспоры выходят наружу, поражают новое растение или инцистируются. Типичный представитель: *Olpidium brassicae*. Поражает корневую шейку капустной рассады.

**Порядок Бластокладиевые.** Таллом, как правило, мицелиальный, ветвящийся. Характерно образование толстостенных покоящихся спорангиев. Подвижные стадии – жгутиковые зооспоры и гаметы. Обитают сапротрофно в водоемах. У рода *Allomyces* наблюдается изоморфная смена поколений.

### Контрольные вопросы и задания

1. Каковы черты сходства и различия грибов и растений?
2. Каковы черты сходства и различия грибов и животных?
3. Дайте характеристику отделу акразиевых.
4. Как связано строение вегетативного таллома миксомицетов с особенностями его питания?
5. Чем представлена расселительная стадия жизненного цикла миксомицетов?
6. Каковы особенности бесполого размножения оомицетов?

7. В чем выражается явление дипланетизма?
8. Насколько велико хозяйственное значение фитофторы?
9. Какую роль играют в природе представители порядка сапролегниевых?
10. Какие типы организации таллома характерны для хитридиомицетов?

## ЛЕКЦИЯ 28

### ЦАРСТВО НАСТОЯЩИЕ ГРИБЫ. ПЛЕСНЕВЫЕ ГРИБЫ. ОТДЕЛЫ ZYGOMYCOTA И DEUTEROMYCOTA

#### План лекции

1. Настоящие грибы. Плесневые грибы.
2. Отдел *Zygomycota*.
3. Отдел *Deuteromycota*.

#### 1. Настоящие грибы. Плесневые грибы

Объем царства *настоящие грибы* практически не изменился: в него по-прежнему входят зиго-, аско-, базидио- и дейтеромицеты.

Новшеством является введение в царство настоящих грибов хитридиомицетов, рассматриваемых ранее в составе грибоподобных организмов. Некоторые авторы и сегодня не считают хитридиомицеты настоящими грибами.

Также в последнее время принято считать лишайники одной из групп аскомицетов, тогда как ранее они часто рассматривались как особый отдел симбиотических организмов, не входящих ни в одно царство.

Аско- и базидиомицеты иногда называют «высшими грибами» и объединяют в отдел *дикариомицеты* на основании наличия в их жизненном цикле уникальной дикариотической фазы.

В понятие *плесневых грибов* часто включают грибы, относящиеся к разным отделам, но схожие по некоторым морфологическим и экологическим характеристикам. И зигомицеты, и дейтеромицеты чаще всего встречаются в виде хорошо развитого мицелия, размножающегося, как правило, бесполом и вегетативным путем. Половые спороношения зигомицетов малозаметны, у дейтеромицетов и вовсе отсутствуют. Образ жизни их также во многом схож: это в основном типичные сапротрофы на органических останках. Поэтому удобно рассматривать их последовательно, друг за другом, отмечая черты сходства и различия.

## 2. Отдел Zygomycota

**Класс Zygomycetes** Более 500 видов. Широко распространены в природе. Почти все ведут наземный образ жизни, водных видов немного.

Таллом зигомицетов представлен хорошо развитым ценоцитным многоядерным гаплоидным мицелием. Иногда наблюдается мицелиально-дрожжевой диморфизм. Гифы обычно бесцветные, ветвящиеся. Поперечные перегородки образуются редко, в основном только при старении таллома или образовании репродуктивных органов. В клеточных стенках содержатся хитин и хитозан. Строение вегетативных структур довольно однообразно, поэтому таксономически значимы особенности строения спорангиев и спорангиеносцев.

Вегетативное размножение идет столонами, частями мицелия, хламидоспорами, оидиями.

Бесполое размножение идет неподвижными безжгутиковыми митоспорами, которые возникают эндогенно в спорангиях, или реже экзогенно, т. е. на конидиеносцах.

Выделяют три основных типа спорангиев:

- 1) простые спорангии – в виде округлых полостей, отграниченных от спорангиеносца перегородкой;
- 2) стилоспорангии, у которых верхушка спорангиеносца разрастается в полости колонкой;
- 3) мероспорангий, у которого оболочка спорангия разделяется на отдельные камеры, в них остается по несколько спор.

У зигомицетов наблюдается также постепенный переход от типичных крупных многоспоровых спорангиев к спорангиолям – спорангиям с небольшим числом спор, а далее к односпоровым спорангиям – конидиям (*Chaetocladium*).

Половое размножение, как правило, начинается при истощении субстрата. Тип полового процесса – зигогамия, частный случай гаметангиогамии, при которой происходит слияние клеточного содержимого (копуляция) двух особых клеток (гаметангиев). Они образуются на гифах одного и того же таллома (у гомоталлических видов) или на разных талломах (у гетероталлических видов).

У зигомицетов гаметангиями служат боковые выросты гиф – отроги, или зигофоры, имеющие в цитоплазме некоторое количество ядер. Оба отрога могут быть морфологически одинаковыми (изогамные виды) или неодинаковыми (гетерогамные виды). Они растут навстречу друг другу и соприкасаются стенками клеток. В этом месте оболочка клеток растворяется, а в отрогах возникают поперечные перегородки. Цитоплазма клеток объединяется, т. е. происходит плазмोगамия, и формируется одна крупная шаровидная клетка (зигоспора). Она одевается оболочками и в таком виде может длительно переносить неблагоприятные условия.

Некоторые роды могут образовывать подобия плодовых тел из рыхлого сплетения гиф. Слияние ядер в зигоспоре (кариогамия) может происходить перед ее прорастанием или во время прорастания и образования мейоспорангия. После кариогамии происходит мейоз и образование спорангия с гаплоидными мейоспорами, который по строению похож на спорангии, образующиеся при бесполом размножении. Иногда зигоспора после мейоза прорастает сразу гаплоидным мицелием без образования мейоспорангия.

**Порядок Мукоровые.** Субстратный мицелий обильно ветвится, образуя ризоиды. Длина гиф может достигать нескольких сантиметров.

Бесполое размножение идет преимущественно эндоспорами, образующимися в спорангиях, конидии наблюдаются редко. У некоторых родов помимо спорангиев формируются спорангиоли – маленькие спорангии с небольшим числом спор. Спорангии часто обладают положительным фототропизмом, т. е. изгибаются в направлении источника света.

У мукоровых на зигоспоре обычно остаются участки гиф, отделивших гаметангии. Это суспензоры, или подвески. Зигоспора даже может как бы приподниматься на них над субстратом. Иногда зигоспоры окружены сетчатым или войлочным покровом, образующим как бы подобия плодовых тел (*Mortierella*).

В основном мукоровые являются сапротрофами, в том числе на экскрементах травоядных. Активно минерализуют белковые вещества растительного происхождения, обогащая почву аммонийным азотом. Мукоровые грибы легко выделяются из природных субстратов и хорошо развиваются в чистой культуре на различных средах. Очень немногие из мукоровых – паразиты грибов, растений и животных.

**Семейство мукоровые.** Спорангиевые не отделяются от спорангиеносцев. Характерны столоны, особенно для рода *ризопус*. У мукора гифы иногда распадаются на оидии.

Род *мукор* характеризуется одиночными спорангиеносцами, простыми или разветвленным. У рода *ризопус* спорангиеносцы чаще образуются объединенными в пучок по несколько штук (в основании).

Подавляющее число мукоровых является сапротрофами с высокой ферментативной активностью. В странах Азии некоторые мукоровые грибы используются как компонент закваски под названием «китайские дрожжи» при изготовлении продуктов из сои, кокоса, пшеницы, спирта из картофеля. В Японии мукоровые дрожжи используют вместо обычных. Могут приносить значительный вред сельскому хозяйству, вызывая заплесневение кормов и собранного урожая.

Некоторые мукоровые вызывают микозы кожи, легких, мозга и других органов млекопитающих, в том числе и человека.

**Семейство пилоболовые.** Грибы имеют простые спорангиеносцы с крупными отделяющимися спорангиями. Это копрофилы на экскрементах. Развиваются только в щелочной среде и только при наличии ростового ве-

щества карпогена, которое есть в тканях травянистых растений и в экскрементах травоядных животных.

Очень необычен механизм рассеивания спор: в спорангиеносцах повышается тургорное давление, оболочка подспорангиального вздутия лопается у основания колонки – и содержимое спорангиеносца резко выбрасывается через образовавшееся отверстие, отстреливая таким образом спорангий на расстояние до двух метров. Начальная скорость полета спорангия может достигать 27 м/с. Отлетевшие спорангии приклеиваются слизью к травянистым растениям и поедаются животными, а затем начинается новый цикл развития на их экскрементах.

**Порядок Димаргаритовые.** Имеют относительно регулярно септированные гифы и бесполое спороношение в виде мероспорангиев. Димаргаритовые ведут паразитический образ жизни, поселяясь главным образом на муконовых и других грибах.

**Порядок Эндогоновые.** Образуют спорокарпы – плотные округлые подобия плодовых тел длиной от нескольких миллиметров до 2–3 см, состоят из из плотного сплетения гиф. Внутри них могут находиться зигоспоры или спорангии. Сапротрофы – на мхах, в почве, подстилке. Они могут образовывать эктомикоризу.

**Порядок Энтомофторовые.** Почти все паразиты насекомых, как узко-, так и широкоспециализированные. После заражения мицелий в виде многоядерных «гифенных тел» ферментативно разрушает тело насекомого изнутри. Оно прикрепляется брюшной стороной к растению с помощью так называемых ризоидов. Затем на поверхности тела насекомого начинают образовываться конидиеносцы с конидиями (в виде белого налета), которые могут с силой отстреливаться на достаточно большие расстояния.

В распространении энтомофтороза большую роль играет поведение пораженных насекомых: они взбираются на верхушки растений, а потому споры имеют большой простор для распространения. Наиболее обычное явление – «осенняя болезнь мух». Мухи остаются прикрепленными к субстрату, а вокруг них образуется белый ореол из конидий.

Цикл развития гриба происходит очень быстро (иногда за несколько дней), что может вызывать опустошительные эпизоотии среди насекомых. Поэтому использование этих грибов перспективно как метод биологической борьбы с насекомыми-вредителями.

**Порядок Зоопаговые.** Облигатные хищники и паразиты на почвенных животных, реже на грибах. Мицелий может быть многоклеточным. Хищные виды, образуют ловчие кольца и петли, покрытые клейким веществом.

### Класс Гломеромицеты – *Glomeromycetes*

**Порядок Гломеровые.** Небольшой недавно выделенный порядок очень важных в экологическом отношении грибов, ранее относившихся к эндогоновым. В основном это симбиотрофы, они образуют микоризу с некоторыми

голосеменными и споровыми, с земляникой, яблоней, томатом, пшеницей и др. злаками. Мицелий в корнях растений образует древесовидно ветвящиеся гифы (арбускулы) или округлые вздутия (везикулы).

### 3. Отдел Deuteromycota

Дейтеромицеты, или несовершенные грибы, составляют около 30 % известных видов. Эта группа объединяет грибы, весь жизненный цикл которых обычно проходит (чаще всего) в гаплоидной фазе, без смены ядерных фаз. Половые совершенные – спороношения у них отсутствуют; размножаются дейтеромицеты только бесполом и вегетативным путем.

Существует две точки зрения на происхождение и эволюцию дейтеромицетов:

1) это аскомицеты (значительно реже базидиомицеты), у которых на данный момент известны только конидиальные стадии (анаморфы), а половые спороношения еще не обнаружены;

2) это систематически и эволюционно новая группа грибов, произошедшая от аскомицетов в результате утраты ими способности к половому размножению. Эволюция этой группы идет в направлении совершенствования аппарата бесполого размножения и механизмов, заменяющих половой процесс (гетерокариоз и парасексуальный процесс).

Система дейтеромицетов оперирует универсальными для всех грибов таксономическими категориями, но в приложении к дейтеромицетам они являются формальными, т.е. это искусственные группы, выделяемые на основании внешнего сходства организмов, а не их эволюционного родства.

Деление на таксоны производят, как правило, на основании особенностей строения конидиального аппарата. В результате в один формальный порядок дейтеромицетов могут попасть виды, телеоморфы которых являются представителями не только разных родов, но и разных семейств и даже порядков грибов.

При обнаружении у этих грибов полового спороношения, согласно его строению, грибу дают название для телеоморфы и помещают в соответствующий отдел (аскомицеты или базидиомицеты). В то же время он остается и в системе дейтеромицетов под прежним названием анаморфы.

Вероятно, через какое-то время все дейтеромицеты, по результатам новейших исследований, будут интегрированы в системы аско– или базидиомицетов. Согласно некоторым руководствам дейтеромицеты уже сейчас не считают обособленным отделом, пусть даже и формальным. Однако на практике для идентификации видов удобнее использовать именно формальную систему дейтеромицетов, основанную на особенностях морфологии анаморфы.

Таким образом, под термином «дейтеромицеты» подразумеваются все известные анаморфы высших грибов, для которых половой процесс крайне редок или неизвестен.

Несмотря на отсутствие полового процесса, дейтеромицеты являются одной из самых вариабельных групп грибов. Высокая степень изменчивости достигается гетерокариозом и парасексуальным процессом. Гетерокариотичность достигается анастомозами между гифами генетически разнородных мицелиев, а также мутациями.

Вегетативное тело дейтеромицетов представлено хорошо развитым септированным ветвящимся мицелием. Клетки часто многоядерны. На мицелии образуются бесполое спороношения: конидии на конидиеносцах разнообразного строения или сложнее устроенные конидиомы (результат агрегации группы конидиеносцев). Среди них выделяются:

- 1) простые одноклеточные, мало отличающиеся от вегетативных гиф мицелия;
- 2) простые малодифференцированные многоклеточные;
- 3) сложные многоклеточные, разным способом разветвленные (мутовчато, моноподиально, симподиально, дихотомически);
- 4) коремии, у которых множество конидиеносцев развиваются пучком, склеиваясь боками, в результате чего образуется подобие колонки, на вершине которой синхронно развиваются конидии;
- 5) спородохии, у которых вначале образуется подобие выпуклой строны из тесного сплетения гиф, а на ней затем развиваются конидиеносцы;
- 6) ложе, т. е. образуется плоский слой сплетения гиф, на котором развиваются конидиеносцы;
- 7) пикниды, напоминающие перитеции (в сплетении гиф возникают кувшиновидные образования, внутри которых размещены конидиеносцы, отшнуровывающие конидии).

В зависимости от типа конидиального спороношения выделяются формальные классы и порядки.

### Класс Гифомицеты – Hyphomycetes

**Порядок Гифомицеты** объединяет дейтеромицеты, образующие одиночные конидиеносцы, коремии и спородохии. К нему относятся представители рода *Fusarium* (в большинстве своем паразиты растений), а также широко распространенные сапротрофы *Penicillium* и *Aspergillus*, которые часто используются в биотехнологической промышленности.

### Класс Целомицеты – Coelomycetes

**Порядок Меланкониевые** формируют ложе. В основном паразиты растений. Род *Gloeosporium* вызывает антрактозы плодово-ягодных культур.

**Порядок Сферопсидные** формирует пикниды. В основном сапротрофы, реже паразиты. Род *Phoma* вызывает фомозы – заболевания вегетативных органов растений более сорока семейств.

### Класс Агономицеты – Agonomycetes

Эти грибы не развивают никаких спороношений, представлены просто стерильным мицелием и склероциями. Род *Rhizoctonia* поражает многие дикорастущие и культурные растения.

Дейтеромицеты широко распространены во всех районах Земли, практически во всех средах обитания, в том числе – и в водной, преимущественно в пресноводных водоемах. Как сапротрофы, они составляют большую часть почвенных грибов.

Дейтеромицеты могут причинять значительный вред народному хозяйству (и как сапротрофы, вызывая порчу продукции, и как паразиты, вызывая заболевания сельскохозяйственных животных). Дейтеромицеты могут быть патогенны и для человека. Кроме того, некоторые виды, например *Aspergillus flavus*, представители рода *Fusarium*, при своем развитии выделяют в среду токсины, вызывающие отравления.

Есть среди дейтеромицетов и хищные виды. Энтомофильные дейтеромицеты предлагается использовать как биологический метод борьбы с насекомыми-вредителями.

Селекционные штаммы дейтеромицетов используют в биотехнологическом производстве для получения антибиотиков, витаминов, ферментов, органических кислот и прочих веществ.

### Контрольные вопросы и задания

1. Перечислите черты сходства в морфологии и экологии зигомицетов и дейтеромицетов.
2. Каковы особенности строения таллома зигомицетов?
3. Каковы особенности строения таллома дейтеромицетов?
4. Какой тип спорообразования характерен для зигомицетов?
5. Какие типы спорангиев известны у зигомицетов?
6. Какой тип спорообразования характерен для дейтеромицетов?
7. Почему дейтеромицеты называют еще несовершенными грибами?
8. Каковы особенности полового процесса у зигомицетов?
9. В чем особенности экологии зигомицетов?
10. В чем особенности экологии дейтеромицетов?

## ЛЕКЦИЯ 29

### ЦАРСТВО НАСТОЯЩИЕ ГРИБЫ. ОТДЕЛ ASCOMYCOTA. ОБЩАЯ АРАКТЕРИСТИКА ОТДЕЛА. ПОДОТДЕЛ ЭУАСКОМИЦЕТЫ – ASCOMYCOTINA

#### План лекции

1. Общая характеристика отдела *Ascomycota*.
2. Группа порядков Голосумчатые.
3. Группа порядков Плектومیцеты.
4. Группа порядков Пиреноміцеты.

#### 1. Общая характеристика отдела *Ascomycota*

Аскомицеты составляют до 30 % всех видов грибов – около 30 000. К ним можно отнести еще и дейтеромицеты, у которых был обнаружен половой процесс, и сумчатые лишайники. При этом число видов достигает почти половины из всех известных. Экологические группы очень разнообразны.

Основное таксономическое отличие аскомицетов – формирование сумки, или аска, в которой происходят кариогамия, мейоз и дифференцировка мейоспор – аскоспор.

Основные полисахариды клеточной стенки – хитин и глюканы. Хитин иногда вовсе отсутствует (дрожжи). Таллом представлен ветвящимся гаплоидным мицелием из одно– или многоядерных клеток. Септы простые; образуются центрипетально синхронно с делением клеток. У низших аскомицетов (тафриномицеты, гемиаскомицеты) вегетативный таллом может быть представлен одной клеткой, типичного мицелия часто нет, развивается псевдомицелий. И, наоборот, иногда и высшие аскомицеты (эуаскомицеты) могут развивать дрожжеподобный мицелий (мицелиально-дрожжевой диморфизм).

Вегетативное размножение идет фрагментами таллома.

Бесполое размножение – это конидиальные спороношения разного типа (одиночные, коремии, спородохии и др.). Развиваются в период вегетации грибов и служат для расселения вида.

Аскомицеты, у которых в жизненном цикле преобладает бесполое, конидиальное размножение, а половое встречалось в единичных случаях или вовсе неизвестно, входят сразу в две таксономические группы: аскомицетов и несовершенных грибов (дейтеромицетов). Причем часто даже под разными названиями. Так, один из аскомицетов на стадии полового спороношения (телеоморфа) носит название *Emericella nidulans*, а на стадии конидиального спороношения (анаморфа) – *Aspergillus nidulans*.

Тип полового процесса – чаще всего гаметангиогамия, реже – соматогамия или сперматизация. Есть виды и гомо–, и гетероталлические. В цикле

развития аскомицетов чередуются не две, а три ядерные фазы: длительная и основная, т. е. гаплоидная (вегетативный мицелий); непродолжительная дикариотическая (аскогенные гифы); очень короткая диплоидная (сумка с диплоидным ядром).

У низших аскомицетов половой процесс сходен с зигогамией: разнополые гаметангии морфологически подобны. Сразу после слияния происходят кариогамия, мейоз и развитие сумки. Дикариотической фазы нет. У высших гаметангии четко дифференцированы. Женский гаметангий состоит из округлого аскогона и удлиненной трихогины; мужской (антеридий) одноклеточный. При слиянии содержимое антеридия по трихогине переходит в аскогон. В нем происходит плазмोगамия и образуется дикарион – объединение генетически разнородных ядер в пару пока без окончательного слияния. Из аскогона вырастают аскогенные гифы, каждая из которых формирует от одной до множества сумок, или асков, двумя способами (крючком или цепочкой).

В сумке ядра дикариона сливаются – происходит кариогамия и мейоз с образованием 4 ядер, которые затем делятся митотически. В итоге образуется 8 гаплоидных ядер, вокруг каждого обособляется часть цитоплазмы сумки, формируются оболочки; так ядра становятся аскоспорами. В сумке они окружены не использованной на их образование цитоплазмой: эпиплазмой. Ко времени созревания аскоспор гликоген в ней переходит в сахар, тургорное давление в сумке возрастает – и аскоспоры резко выбрасываются на расстояние до 10 см. Аскоспоры могут очень различаться по форме, размерам и числу клеток; в сумке их может быть от одной до 128-ми, чаще восемь.

Выделяются следующие типы сумок:

1) прототуникатные с тонкой недифференцированной оболочкой. Они разрушаются, пассивно высвобождая споры;

2) эутуникатные с более плотными оболочками с приспособлением для вскрывания сумки. Они активно участвуют в распространении спор.

Вот типы строения оболочки:

унитуникатные сумки (оболочка однослойная тонкая с апикальным аппаратом различного строения на вершине);

битуникатные сумки (оболочка из двух слоев: один – жесткий наружный, другой – эластичный внутренний). При созревании спор сначала с вершины разрушается наружный слой, а под влиянием повышающегося тургорного давления растягивается и разрывается внутренний, активно выбрасывая аскоспоры.

У низших аскомицетов сумки образуются прямо на мицелии, у высших – в специальных образованиях, т. е. плодовых телах и *аскостромах*.

Настоящие плодовые тела образуются после плазмогамии и полового процесса и всегда имеют собственный перидий (оболочку): гаплоидные вегетативные гифы оплетают аскогенные гифы и сумки, образуя довольно плотные структуры. Сумки в гимениальном слое плодовых тел перемежаются

ся стерильными элементами – парафизами. Они отделяют сумки друг от друга и способствуют распространению спор, предохраняют их от слипания.

Плодовые тела различаются по степени замкнутости. По этому признаку классифицируются так:

- 1) клейстотеций – полностью замкнутое округло-шаровидное плодовое тело;
- 2) перитеций – полузамкнутое, обычно кувшиновидное плодовое тело с отверстием на вершине;
- 3) апотеций – открытое чашевидное плодовое тело.

Образование *стромы* характерно для многих групп аскомицетов. Она представляет собой компактное образование из плотно сплетенных гиф, в котором или на котором располагаются несущие споры структуры полового, бесполого или обоих типов размножения. В отличие от склероция строма, как правило, не является покоящейся структурой. В другом отделе высших грибов – базидиомицеты – стромы образуются крайне редко, лишь как исключение.

У аскомицетов строма особенно часто встречается в классе сордариомицеты (ранее пиреномицеты). В этом классе наблюдаются настоящие плодовые тела – перитеции, погруженные в строму или расположенные на ней.

У дотидеомицетов (ранее локулоаскомицеты) образуются аскостромы, которые, как правило, считаются ложными плодовыми телами. Аскострома формируется перед плазмогамией и половым процессом, т. е. сначала гифы переплетаются и образуют строму, затем в ней образуются аскогоны и антеридии, далее происходит половой процесс. Затем появившиеся сумки расширяют паренхиму строма, создавая в ней полости – локулы. Над локулой строма разрушается, образуя отверстие. Внешне аскостромы могут быть похожи на настоящие перитеции. Такие аскостромы называют псевдотециями.

Система аскомицетов, как, впрочем, и всех остальных грибов, в настоящее время претерпевает существенные изменения. Меняется число и объем порядков, подклассов и даже классов. Классификация основана на типах сумок и плодовых тел. Выделяется 3 подотдела и 7 классов.

*Подотдел тафриномицеты – Taphrinomycotina:* мицелиальные, почкующиеся или диморфные формы. Сумки прототуникатные, расположены слоем. Плодовые тела образуются крайне редко.

*Подотдел гемiascoмицеты – Hemiascomycotina:* как правило, почкующиеся, реже диморфные и мицелиальные формы. Сумки или прототуникатные, или развивающиеся как одиночные свободные клетки. Плодовых тел нет.

*Подотдел эуаскомицеты – Ascomycotina:* мицелиальные формы с настоящими или ложными плодовыми телами.

1. Класс Эвротииомицеты – *Eurotiomycetes*: плодовые тела – клейстотеции с беспорядочно расположенными прототуникатными сумками.

2. Класс Эризифомицеты – *Erysiphomycetes*: плодовые тела – клейстотеции с упорядоченно расположенными унитуникатными сумками.

3. Класс Сордариомицеты – *Sordariomycetes*: плодовые тела – перитеции с расположенными пучком или слоем унитарными сумками.
4. Класс Пезизомицеты – *Pezizomycetes*: плодовые тела – апотеции с расположенным слоем унитарными оперкулятными сумками
5. Класс Леоциомицеты – *Leotiomycetes*: плодовые тела – апотеции с расположенными слоем унитарными иноперкулятными сумками
6. Класс Леканоромицеты – *Lecanoromycetales*: лишенизированные грибы. Плодовые тела – апотеции с расположенными слоем леканоровыми сумками (модифицированные битунитарные).
7. Класс Дотидеомицеты – *Dothideomycetes*: битунитарные сумки расположены в локулах.

## 2. Группа порядков Голосумчатые

### Подотдел Тафриномицеты – *Taphrinomycotina*

**Класс Тафриномицеты – *Taphrinomycetes*.** Наиболее древняя и примитивная группа, возможно исходная для всех аскомицетов. Ранее тафриновые считались переходной группой между аскомицетами и базидиомицетами. Хитин в клеточных стенках есть в небольшом количестве или отсутствует совсем. Наблюдаются различные варианты чередования ядерных фаз. Размножается гаплоидными аскоспорами. Аскогенные гифы отсутствуют. Плодовые тела отсутствуют.

**Порядок Тафриновые.** Паразиты высших растений, чаще папоротников и древесных цветковых. Мицелий распространяется под эпидермисом и по межклетникам растения-хозяина. Сумки образуются прямо на мицелии, под кутикулой растения. Слой сумок обычно окрашен во все оттенки красного, что придает окраску и пораженным листьям. Гриб вызывает гипертрофию и деформацию пораженных органов: курчавость и хрупкость листьев, «дутые плоды», махровость цветков, утолщение тычинок и чашелистиков, а также образование «ведьминых метел» и галл. Опасные вредители сельского хозяйства: массово поражают косточковые культуры.

Впервые **дрожжи** описал Антони ван Левенгук в 1680 году. Только в 1838 году дрожжи стали считать грибами. Сегодня этот термин не имеет номенклатурной ценности. Это общее название грибов, у которых нет типичного мицелия, вегетативный таллом в виде одиночных почкующихся или делящихся клеток. По-видимому, такое строение – результат вторичного упрощения в связи с образом жизни в жидких средах.

Размеры дрожжевых клеток – 1–10 мкм; они имеют все типичные для грибов структуры. Ядро обычно одно. Клеточная стенка не содержит хитина, часто покрыта слизистой капсулой. По форме клетки очень разнообразны: округлые, цилиндрические, многоугольные, серповидные и др.

Бесполое (вегетативное) размножение идет почкованием. Если после почкования клетки не отделяются друг от друга, то возникает псевдомицелий из цепочек клеток. Половой процесс – хологамия (частный случай соматогамии), копуляция двух вегетативных клеток. По особенностям полового процесса дрожжи относят к зигомицетам, аскомицетам, базидиомицетам или дейтеромицетам, если половой процесс еще не известен. Однако чаще всего дрожжеподобная форма роста встречается все-таки у аскомицетов.

В жизненных циклах дрожжей чередуются поколения гаплоидных и диплоидных клеток. В зависимости от продолжительности кариологической стадии в жизненном цикле различают гаплоидные и диплоидные дрожжи.

Наиболее известный и характерный процесс обмена веществ – спиртовое брожение. В качестве источников углерода дрожжи охотнее всего используют различные сахара, а также простые и многоатомные спирты, полисахариды, органические кислоты и многие другие соединения, даже углеводы парафинового ряда, фенол и нафталин.

Они широко распространены в природе, но чаще предпочитают сахаросодержащие субстраты: цветочный нектар, мед, поверхности плодов ягод и фруктов, сокотечения деревьев. Некоторые роды обитают в почвах. Есть виды-симбионты животных: постоянно обитающие в кишечниках теплокровных животных (кроликов) и насекомых-ксилофагов (жуки-короеды). Галотолерантные дрожжи выдерживают высокие концентрации солей в морской воде. Некоторые дрожжи вызывают микозы человека и животных.

### Подотдел Гемiasкомицеты – *Hemiascomycotina* Класс Сахаромицеты – *Saccharomycetes*

**Порядок Сахаромицетовые.** Таллом сахаромицетов представлен одиночными почкующимися клетками, псевдомицелий возникает редко. Хитина в клеточной стенке нет. Пекарские, или пивные, дрожжи *Saccharomycetaceae cerevisiae* длительно размножаются почкованием, находясь в диплофазе. Аскоспоры образуются в клетках-сумках.

Дрожжи сопутствуют человеку с доисторических времен. Пекарские дрожжи, возможно, имеют один центр происхождения и были «одомашнены» еще в эпоху становления земледельческой культуры Старого Света. Первые пивоварни и хлебопекарни в Египте и Междуречье датируются 6 000 годом до н.э. И сейчас разные расы этого вида используют в хлебопечении, виноделии, пивоварении, кондитерской, биохимической, фармацевтической промышленности (как источник витаминов группы В), экспериментальных исследованиях по биохимии, генетике, медицине и пр.

### 3. Группа порядков Плектومیцеты

#### Класс Эуроциومیцеты – Eurotiomycetes

**Порядок Эуроциевые.** Мицелий хорошо развитый, септированный, делится на субстратный и воздушный. Плодовые тела – мелкие клейстотеции с беспорядочно расположенными прототуникатными сумками. Спор две–восемь, освобождаются пассивно после разрушения клейстотеция. Бесполое размножение конидиями.

К этому порядку и относятся роды *Penicillium* и *Aspergillus*, анаморфы которых относят к формальным таксонам дейтеромицетов.

Большинство эуроциевых – сапротрофы на различных органических субстратах, в почвах; есть также паразиты растений и животных. Есть среди них и виды, поселяющиеся на нетипичных для грибов субстратах техногенного происхождения – на горюче-смазочных материалах (так называемые «керосиновые грибы» – почвенные сапротрофы, способные разлагать авиационное топливо).

**Порядок Онигеновые.** Клейстотеции онигеновых могут иметь плотный или рыхлый перидий и придатки разнообразной формы, часто с крючками. В основном кератинофилы на коже, шерсти, ногтях, копытах, сапротрофы. Паразиты вызывают дерматомикозы, пневмомикозы и реже генерализованные микозы.

### 4. Группа порядков Пиреномицеты

#### Класс Эризифомицеты – Erysiphomycetes

**Порядок Мучнисторосые.** Плодовые тела – клейстотеции с унитуникатными сумками, расположенными пучком или правильным слоем. Обязательные эктопаразиты высших растений, в основном двудольных, вызывают «мучнистую росу». Мицелий развивается на поверхности органов пораженных растений, прикрепляясь к ним апрессориями. В клетки растения – хозяина (эпидермис, мезофилл) проникают гаустории.

Бесполое размножение – конидиями. Прямо на мицелии развиваются прямые неразветвленные конидиеносцы с цепочками конидий. Они и образуют характерный мучнистый налет. За лето из одной конидии может развиваться несколько поколений гриба, заражая все новые и новые растения. В конце периода вегетации развивается половое спороношение – шаровидные клейстотеции. Оболочка их называется перидием. Его наружный слой развивает придатки различного строения. В стадии клейстотециев гриб зимует, а весной тургорное давление в сумках повышается, они набухают, оболочка лопается и аскоспоры активно высвобождаются, разлетаясь во все стороны и заражая новые растения.

Мучнисторосые считаются ксерофилами, т. к. их мицелий находится на поверхности субстрата и может переносить относительно засушливые условия, в отличие от прочих, у которых мицелий почти всегда погружен в субстрат. Хотя для заражения растений благоприятна влажная погода.

### Класс Сордариомицеты – Sordariomycetes

**Порядок Сордариевые.** Плодовые тела – это, как правило, типичные грушевидные перитеции, которые или свободно располагаются на субстрате, или частично погружены в рыхлое сплетение гиф (субикулюм). Большинство видов сапротрофы на целлюлозосодержащем субстрате: древесине, подстилке, экскрементах травоядных. Эти грибы часто используют в генетических исследованиях.

Род *Sordaria* – типичный копрофил, образует одиночные перитеции. Ослизненные споры активно выбрасываются из сумок и прилипают к траве, которую затем поедают животные. И цикл начинается заново.

**Порядок Гипокрейные.** Плодовые тела – перитеции; образуются на небольшой яркоокрашенной подушковидной мясистой строге или реже свободно на субстрате или на субикулюме. Хорошо развита конидиальная стадия. Сапротрофы или паразиты древесных и травянистых растений, крайне редко – насекомых.

Характерный вид – *Nectria cinnabarina*, нектрия киноварно-красная. Анаморфа ее носит название *Tubercularia vulgaris*. Сапротроф, реже раневой паразит. Мицелий гриба развивается под корой, иногда проникая в древесину. Конидиальное спороношение более обильное, чем сумчатое. Перитеции развиваются ближе к осени на тех же строгах, что и конидиеносцы.

Анаморфа *Nectria haematococca* известна под названием «фузариум картофельный» (*Fusarium solani*). Она поражает пасленовые. Инфекция передается через почву и вызывает корневые гнили и поражение стеблей растений.

Грибы рода *Gibberella* поражают травянистые растения, вызывая ненормальный рост побегов. Вещества, вызывающие разрастание, были выделены и названы гиббереллинами. Мицелий проникает во все органы растения-хозяина, включая семена. Зерно пшеницы, пораженной гиббереллой кукурузной *G. zeae*, содержит токсины, которые могут вызвать отравления («пьяный хлеб»). Анаморфа этого гриба – фузариум злаковый (*Fusarium graminearum*).

**Порядок Ксилляриевые.** Плодовые тела – перитеции, черные, углистые, погруженные в такую темную жесткую строгу. Строга у них развивается на поверхности субстрата или в его толще.

У гипоксилон, дальдинии стромы выходят на поверхность коры и приобретают вид обугленных шариков. У дальдинии стромы состоят из концентрических слоев. У ксиллярии стромы хорошо дифференцированы на час-

ти: стерильную и фертильную, ветвящуюся наподобие оленьих рогов. На ней вначале развиваются конидии, а затем перитеции.

Сапротрофы, чаще – на древесном опаде. Есть несколько видов – опасных паразитов растений. «Белая гниль», вызываемая розеллинией (*Rosellinia necatrix*), поражает виноград и почти все плодовые деревья. Гриб может долго жить в почве как сапротроф и лишь при благоприятных для него условиях начинает поражать корни деревьев. Мицелий распространяется далее по стеблю, листья становятся мельче, желтеют и опадают. Спороношения – конидиеносцы и перитеции – он развивает только после гибели дерева.

**Порядок Спорыньевые.** Плодовые тела – перитеции в хорошо развитых мясистых и, как правило, светлых стромах разнообразной формы. Они образуются на пораженных органах растения-хозяина или склероциях. Паразиты исключительно однодольных, грибов и членистоногих, крайне редко сапротрофы.

Для спорыньевых-паразитов растений характерна строгая органотропная специализация, т. е. они развиваются в строго определенных частях растения (чаще в завязях или в зачатках соцветий). У рода эпихлоэ (*Epichloe*) стромы образуются в виде чехла или муфты на стебле.

Спорынья (*Claviceps purpurea*) образует твердые темные склероции в завязи растения-хозяина (чаще злака или осоки). Склероции состоят из сердцевины, покрытой корой толстостенных клеток, содержащих меланин. Из них весной развиваются головчатые стромы с погруженными в них перитециями.

Аскоспоры созревают обычно к периоду цветения, разносятся ветром и заражают растения, попадая на рыльце пестика и прорастая в завязь. Через несколько дней после заражения в завязи развивается конидиальное спороношение – мицелий с конидиеносцами (эта стадия имеет собственное название – сфацелия).

Конидии погружены в «медвяную росу» – капли сахаросодержащей жидкости. Она привлекает насекомых, и они разносят конидии на другие растения. Конидии также разносятся ветром и дождем. Ко времени созревания зерна все ткани завязи оказываются заполненными мицелием, который затем преобразуется в склероций.

Спорынья почти не снижает урожая, но оказывает сильное токсическое действие. **Эрготизм** вызывается алкалоидами склероциев спорыньи (производные лизергиновой и изолизергиновой кислот). Действуют на нервную систему и мускулатуру. Эрготизм известен в гангренозной (антонов огонь) и конвульсивной (злые корчи) формах. В X–XI вв. распространение эрготизма в Европе было так велико, что в 1095 году был создан орден св. Антония, занимающийся лечением людей, страдающих им. Взаимосвязь эрготизма и поражения зерновых спорыньей была доказана лишь в 1777 году.

Спорынью выращивают в промышленных масштабах для получения алкалоидов-антагонистов адреналина (эрготамин, ЛСД, т. е. диэтиламин ли-

зергиновой кислоты). Эти вещества содержатся и в некоторых растениях, которые у некоторых народов применяются как галлюциногенные средства.

Грибы рода кордицепс (*Cordiceps*) являются паразитами насекомых, пауков, реже грибов. Кордицепс военный развивается на куколках бабочек, зимующих в почве. Спора прорастает в теле насекомого или куколки и образует псевдосклероций. Из него на поверхность почвы прорастают удлинённые булабовидные стромы с сумками, которые отстреливают аскоспоры. Стромы разнообразно окрашены и иногда достигают 20–30 см в длину. В Китае их употребляют в пищу.

### Контрольные вопросы и задания

1. Каковы чередование и продолжительность ядерных фаз в жизненном цикле аскомицетов?
2. Какие структуры аскомицетов являются диплоидными?
3. Перечислите типы плодовых тел аскомицетов.
4. Какие типы строения апикального аппарата сумок аскомицетов вам известны?
5. Каковы особенности бесполого размножения аскомицетов?
6. Назовите тип полового процесса аскомицетов и опишите его особенности.
7. Каковы особенности размножения тафриномицетов?
8. Каково строение таллома сахаромицетов?
9. Какие субстраты способны осваивать сахаромицеты?
10. Какова функция придатков эризифовых грибов?
11. Какой тип плодовых тел характерен для эвроциевых грибов?
12. Какой тип плодовых тел характерен для сордариевых грибов?
13. Опишите экологию эризифовых грибов.
14. Где локализируются структуры бесполого размножения у грибов рода ксилария?
15. Каково хозяйственное значение спорыньи?

## Лекция 30 ОТДЕЛ ASCOMYCOTA. ПОДОТДЕЛ ЭУАСКОМИЦЕТЫ – ASCOMYCOTINA

### План лекции

1. Группа порядков Дискомицеты.
2. Лишайники.
3. Группа порядков Локулоаскомицеты.

## 1. Группа порядков Дискомицеты

Дискомицетами эти грибы называют за характерный облик плодовых тел – апотециев, похожих на диски, чаши, кубки. Реже встречаются апотеции нетипичной формы, дифференцированные на стерильную ножку и расположенную на ней спороносную часть.

В строении типичного апотеция, в первую очередь, следует отметить эксципул – его мясистую (или довольно тонкую) часть, формирующую собственно саму «чашу» апотеция. Эксципул может быть двуслойным, и тогда внешний слой образует подобие оболочки. Снаружи на нем могут развиваться гифы опушения, напоминающего волоски, реснички или войлок.

Дно эксципула выстлано гипотецием (субгимениальным слоем), над которым образуется гимений, или гимениальный слой. Он состоит из сумок и стерильных элементов – парафиз. Они способствуют рассеиванию спор. Утолщенные головки парафиз могут возвышаться над сумками; в этом случае они образуют слой под названием «эпитеций».

### Класс Леоциомецеты – Leotiomycetes

Плодовые тела – апотеции блюдцевидной или нетипичной булавовидной или шпательевидной формы, часто желатинозной консистенции. Сумки иноперкулятные. Вскрываются трещиной или порой.

Широко представлено образование стром и конидиальных спороношений. Сапротрофы и паразиты, есть хищные формы.

**Порядок Леоциевые (гелоциевые).** Самый большой порядок класса. Апотеции самого разнообразного строения, но, как правило, мелкие.

Род *Monilinia* вызывает плодовую гниль яблок и груш: на поверхности склеротизированных плодов заметны концентрически расположенные спороношения. Конидии гриба переносят насекомые, питающиеся мякотью плодов.

Вегетирующие растения и хранящиеся овощи поражает *Sclerotinia*. На поверхности клубней появляется войлочный белый мицелий с темными плотноватыми склероциями, на которых весной образуются апотеции.

Характерный сапротроф на древесном опаде – *Calicella citrina* (калицелла лимонно-желтая), имеющая мелкие ярко-желтые блюдцевидные апотеции. Также на валеже развивается *Chlorosplenium*. У этого вида – апотеции уникального для грибов изумрудно-зеленого цвета; такой же оттенок принимает и пораженная им древесина.

Род *Spatularia* имеет желтые шпательевидные апотеции, растущие на почве или подстилке в лесах и садах.

Класс Пезизомицеты – *Pezizomycetes*

**Порядок Пезизовые (Пецициевые).** Плодовые тела – чаще блюдцевидные апотеции диаметром от 1 мм до 10 и более сантиметров. Реже плодовые тела дифференцированы на шляпку и ножку, мясистые или кожистые, могут быть ярко окрашены из-за наличия каротиноидных пигментов.

Сумки оперкулятные, открываются на вершине крышечкой. Характерна цветовая реакция у рода пецица: под влиянием препаратов йода верхушки сумок окрашиваются в синий цвет. Споры могут иметь сложноскульптурированную оболочку. Конидиальные спороношения редки.

Паразиты в этом порядке крайне редки, подавляющее большинство – сапротрофы – предпочитают селиться на почве, подстилке и трухлявой древесине.

Обычными ксилотрофами являются лахнея, или skutellinia, а также многие пецицы. Их апотеции имеют типичное дисковидное строение.

Некоторые пезизовые осваивают очень специфичные субстраты. Так, *Pyronema sp.*, *Peziza violacea* часто встречаются на кострищах и обугленной древесине, т. е. являются карбофилами.

Копрофильные грибы рода *Ascobolus* осваивают экскременты животных и имеют особенности развития, сходные с пилоболовыми: выброшенные из асков споры попадают на траву, которую съедают животные, и цикл повторяется заново.

Для развития пецициевых благоприятна повышенная влажность, поэтому их плодовые тела появляются обычно весной или осенью. К таким весенним грибам относят как раз пецициевые с нетипичными апотециями – сморчки (*Morshella*) и строчки (*Gyromitra*). Они состоят из стерильной ножки и складчатой шляпки, несущей гимениальный слой – сумки со спорами. Это условно съедобные грибы! При неправильной кулинарной обработке они смертельно ядовиты. Сейчас их пытаются выращивать в культуре.

Еще один пример апотеция нетипичного строения – гелвеллум, или лопастик. Его апотеций дифференцирован на стерильную ножку и странной формы шляпку, отдаленно напоминающую седло.

Саркосфера толстая (*Sarcosphaera crassa*) вначале образует замкнутые шаровидные апотеции диаметром до 15 см. Затем они частично выступают из субстрата и раскрываются несколькими треугольными лопастями. Обитает этот гриб в лесу на почве или песке. Ядовит!

Плодовые тела в виде нетипичных замкнутых апотециев, развивающихся под землей, образуют трюфели (*Tuber*), которые иногда выносят в отдельный порядок трюфельных. Их апотеции диаметром от 1 см до 10 см снаружи покрыты плотным гладким или бородавчатым перидием; внутри гимениальный слой смят многочисленными складками. Споры имеют сложноскульптурированную оболочку, разносятся в основном педобионтами.

Трюфели являются обязательными микоризообразователями с деревьями широколиственных пород. Это одни из самых ценных съедобных грибов.

## 2. Лишайники

Ранее считалось, что лишайники не входят ни в одно из царств живой природы и, скорее всего, представляют собой самостоятельную эволюционную линию. Их помещали в отдел *Лишайники*, но по инерции часто ошибочно называли растениями на основании наличия в их талломах фотосинтезирующего компонента. Согласно современным воззрениям лишайники все-таки являются лишенизированными грибами, для которых характерен облигатный симбиоз с одноклеточными водорослями.

Таллом лишайника, как правило, состоит из двух компонентов: гриба – *микобионта*, водоросли – *фотобионта*. Редко добавляется третий компонент: *цианобактерии*. Таким образом, лишайники являются автотетеротрофными организмами. У подавляющего их большинства микобионт является сумчатым грибом, не встречающимся в природе в свободноживущем состоянии. Фикобионт представлен зелеными водорослями (чаще всего *Trebouxia*), реже – желтозелеными.

Взаимоотношения между компонентами лишайника рассматриваются как:

- мутуализм – взаимовыгодный симбиоз двух организмов;
- паразитизм гриба на водоросли;
- аллелопаразитизм – взаимный паразитизм гриба и водоросли.

Скорее всего именно эта гипотеза ближе к истине. Но причина возникновения такого симбиоза до сих пор не ясна.

В результате симбиоза в составе лишайника и гриб, и водоросль приобрели отличительные особенности и в морфологии, и в физиологии.

Гифы микобионта имеют гораздо более толстые оболочки, чем гифы свободноживущих грибов. Они способны сильно набухать и ослизняться, удерживая избыток влаги. Водоросли в составе лишайника способны длительно переносить недостаток воды, света и фотосинтезировать в экстремальных условиях. В целом у него иные продукты обмена (вторичные лишайниковые вещества, лишайниковые кислоты), чем у свободноживущих компонентов.

Выделяют три основных морфологических типа талломов лишайников: накипные в виде зернистого налета, корочек на субстрате; листоватые в виде разнообразных листовидных розеток; кустистые в виде кустиков, длинных ветвящихся нитей, шило-, кубко- или коралловидных выростов.

По анатомическому строению различают такие слоевища:

*гомеомерное* представляет собой рыхлое сплетение гиф, среди которых более или менее равномерно рассеяны клетки водорослей;

*гетеромерное* дифференцировано на следующие слои: верхний коровый, водорослевый, сердцевинный, нижний коровый. Последний слой несет ризины – органы прикрепления лишайника к субстрату.

Вегетативное размножение лишайников осуществляется фрагментами таллома, а также специальными образованиями – *соредиями* и *изидиями*, половое – аскоспорами, образующимися в плодовых телах (чаще всего апотециях).

Способность лишайников к бесполому размножению остается предметом дискуссий. Считается, что структурами такого размножения у некоторых лишайников являются аналогичные конидиям пикноспоры, образующиеся в пикнидиях.

Соредии представляют собой конгломерат из клеток водорослей, обмотанных гифами. Они образуются на поверхности таллома лишайника или высыпаются из соралей (разрывов верхней коры). Могут прорасти в новое слоевище. Сорали располагаются в различных частях таллома, что часто является диагностическим признаком.

*Изидии* представляют собой выпячивания верхней коры, заполненные клетками водорослей. При обламывании и попадании на подходящий субстрат изидия может дать начало новому слоевищу.

По строению апотеции лишайников делятся на три типа:

*леканоровые* имеют слоевищный край, который всегда содержит клетки водорослей и по строению и окраске часто похож на слоевище. Диск обычно темнее, чем края;

*лецидеевые*, обычно черные и очень твердые, имеют так называемый собственный край, образованный экципулом, по окраске не отличающийся от диска;

*биаторовые* строением подобны лецидеевым, но не бывают такими твердыми и обычно светлее.

Перитеции и гистеротеции (своеобразные щелевидные апотеции) имеют очень немногие виды лишайников.

Лишайники способны жить в экстремальных условиях морозов, засухи, радиоактивности и поселяться практически на любом субстрате (лишь бы только он длительное время был неподвижен). Растут лишайники очень медленно, зато живут долго, столетиями. Самый медленный рост наблюдается у накипных лишайников: доли миллиметров в год. Кустистые виды могут прирастать до 1–1,5 см в год. Но лишайники очень требовательны к чистоте воздуха, особенно к наличию в нем диоксида серы, поэтому в промышленных районах почти отсутствуют.

По приуроченности к субстрату выделяют лишайники *эпифитные* (на коре деревьев), *эпилитные* (на камнях), *эпиксильные* (на древесине), *эпифильные* (на листьях вечнозеленых растений), *эпибриофильные* (на мхах), *эпигейные* (на почве) и др.

Их система строится на основании систематического положения микобионтов. Ранее в отделе выделяли три класса: сумчатые, базидиальные и не-

совершенные лишайники. Ныне собственно лишайниками считают только те, которые имеют в качестве микобионта гриб-аскомицет. Подавляющее большинство лишайников входят в класс *леканоромицеты*; к другим классам (дотидеомицеты, леоциомицеты) относятся меньшее число видов.

Базидиальные лишайники, в силу факультативности симбиоза, признаются истинными не всеми лишайниками, а несовершенные, у которых не обнаружены спороношения, являются группой, требующей дальнейшего изучения.

### Класс Леканоромицеты – *Lecanoromycetales*

**Порядок Леканоровые.** Самый многочисленный, т. к. почти все известные лишайники относятся к этому порядку. Плодовые тела леканоровых – чаще всего апотеции.

Подпорядок *леканоровые* объединяет множество разнообразных видов: накипных, листоватых и кустистых. Эти типичные эпифитные виды в обилии встречаются на коре деревьев. Много также эпилитных видов, поселяющихся на каменистом субстрате. Фотобионт – преимущественно зеленые водоросли, цианеи редки.

К подпорядку *пельтигеровых* относятся крупные листоватые эпигейные лишайники, в составе которых часто присутствуют цианеи.

В подпорядок *кладониевых* входят эпигейные виды, у которых слоевище двух типов: к субстрату прилегает первичное листоватое; от него отходят вертикально вверх выросты (подеции) в виде шиловидных отростков, воронок, разветвлений, кустиков. Фотобионт – только зеленые водоросли. Знаменитый ягель – так называемый «олений мох» – относится именно к этому подпорядку, к роду *Cladonia* (*Cladina*).

**Порядок Калициевые.** Объединяет виды, у которых сумки и парафизы в апотециях при созревании рассыпаются в порошкообразную массу – мазедий. Мелкие апотеции часто сидят на довольно длинной ножке.

## 3. Группа порядков Локулоаскомицеты

### Класс Дотидеомицеты – *Dothideomycetes*

К этому классу относятся грибы, ранее рассматриваемые как локулоаскомицеты. Характерный признак – битуникатные сумки, которые образуются в специальных полостях (локулах) в аскостромах. Аскостромы нельзя считать настоящими плодовыми телами, хотя иногда они очень похожи на перитеции и называются псевдотециями.

**Порядок Мириангиевые.** В аскостроме развиваются отдельные локулы с одной сумкой в каждой из них. В основном это паразиты растений.

*Elsinoe veneta* вызывает антракоз малины, развивается на листьях и побегах, образуя серые пятна с красной каймой. В вегетационный период гриб размножается бесполом путем – конидиями. Затем на некротических пятнах формируются аскостромы с сумками.

**Порядок Плеоспоровые.** Аскостромы перитециевидные (псевдотеции), с одной полостью, шаровидные или слегка приплюснутые, темноокрашенные, с псевдопарафизами. Широко встречаются бесполое спороношения. Сапротрофы и паразиты растений.

*Venturia inaequalis* вызывает паршу яблони. Мицелий паразита растет под кутикулой, там же развивается конидиальное спороношение. Поражаются побеги и плоды, особенно их молодые участки, сильно снижается урожай. Аскостромы развиваются после зимовки на опавших листьях.

**Порядок Артониевые.** Аскостромы напоминают апотеции, типичные или видоизмененные. Это *гистеротеции*, вытянутые вдоль и открывающиеся щелью. Внешне гистеротеции напоминают кофейные зерна. Сапротрофы, паразиты на листьях деревьев, а также микобионты накипных, эпилитных и эпифитных лишайников. Характерный представитель – род *Opegrapha*.

### Контрольные вопросы и задания

1. Какой тип плодовых тел характерен для леоциевых и пецициевых грибов?
2. У каких представителей аскомицетов есть подземные плодовые тела?
3. Какие субстраты способны осваивать пецициевые грибы?
4. Какими особенностями строения характеризуются аскостромы дотидеевых грибов?
5. Какие субстраты способны осваивать лишайники?
6. Какие способы размножения характерны для лишайников?
7. Какие типы морфологического строения лишайников выделяют?
8. Опишите особенности строения гетеромерного таллома лишайника.
9. Опишите строение и функции соредий.
10. Опишите строение и функции изидий.

## Лекция 31

**ЦАРСТВО НАСТОЯЩИЕ ГРИБЫ. ОТДЕЛ BASIDIOMYCOTA.  
КЛАСС HOLOBASIDIOMYCETES, ПОДКЛАСС HYMENOMYCETIDAE.  
ГРУППА ПОРЯДКОВ АФИЛЛОФОРОИДНЫЕ ГРИБЫ**

## План лекции

1. Общая характеристика отдела Basidiomycota.
2. Класс Холобазидиомицеты – *Holobasidiomycetes*. Подкласс Гименомицетида – *Hymenomycetidae* (группа порядков гименомицеты).
3. Аффиллофороидные гименомицеты.

### 1. Общая характеристика отдела Basidiomycota

Включает около 30 тыс. видов. Основной полисахарид клеточной стенки – хитин. Таллом имеет в основном мицелиальное, очень редко дрожжеподобное строение. Для мицелия характерно наличие особых выростов (пряжек) и долипоровых (в большинстве случаев) септ.

Основное таксономическое отличие – формирование базидии, в которой происходят кариогамия, мейоз и дифференцировка мейоспор (базидиоспор). По происхождению базидии гомологичны сумке аскомицетов, даже их формирование похоже на формирование аска.

Вегетативное размножение идет фрагментами таллома, хламидоспорами, артросторами.

Бесполое конидиальное размножение у базидиомицетов встречается крайне редко. Так же, как и у аскомицетов, у них есть виды, никогда не размножающиеся половым путем. Их относят к дейтеромицетам.

Тип полового процесса – соматогамия. В отличие от аскомицетов дифференцированные половые органы отсутствуют, половой процесс осуществляется слиянием двух вегетативных клеток гаплоидного мицелия.

Особенность развития базидиомицетов: плазмогамия по времени протекания очень далеко отстоит от кариогамии и мейоза. Базидиоспора прорастает в первичный гаплоидный мицелий. Затем у гомоталлических видов сливаются цитоплазмы клеток одного гаплоидного мицелия, у гетероталлических – разного по половому знаку; ядра при этом не сливаются, а объединяются в пару – *дикарион*. Далее они синхронно делятся, так что развивающийся мицелий становится двухъядерным – дикариотическим, или вторичным, субстратным мицелием.

На дикариотической фазе и проходит большая часть жизни гриба-базидиомицета, т. е. вегетативный мицелий, пронизывающий субстрат и обеспечивающий питание и накопление биомассы, представлен двухъядерными дикарионами. Этот вегетативный мицелий можно отличить от мицелия

аскомицетов по двум характерным признакам: долиповорым септам и пряжкам.

Таким образом, так же, как и в цикле развития аскомицетов, у базидиомицетов чередуются три ядерные фазы: короткая гаплоидная (базидиоспоры и недолго существующий первичный мицелий); длительная и основная дикариотическая (вегетативный мицелий) и очень короткая диплоидная (базидия с диплоидным ядром).

Вторичный мицелий формирует на поверхности субстрата плодовое тело из плотно упакованных гиф, образующих «псевдоткани» ножки, шляпки и т. д., в зависимости от таксона. Иногда мицелий, формирующий плодовое тело, называют третичным, так как он отличается от субстратного прежде всего функционально. В некоторых группах базидиомицетов плодовые тела отсутствуют.

Плодовые тела базидиомицетов очень варьируются по форме, консистенции и расположению спороносного слоя – гимения. У примитивных форм он располагается на верхней стороне плодовых тел, у более высокоорганизованных – на нижней.

В нем происходит формирование базидий. В материнской клетке базидии происходят кариогамия и мейоз с образованием четырех гаплоидных ядер. Они протискиваются в раздувающиеся выросты на вершине базидии (стеригмы) и формируют базидиоспоры, т. е. в отличие от аскоспор базидиоспоры формируются экзогенно, вне полости спорообразующей клетки базидии.

Существует несколько классификаций базидий. Чаще выделяют три основных типа базидий:

- 1) *холобазидии* – одноклеточные цилиндрические булавовидные базидии;
- 2) *гетеробазидии* – базидии из двух частей: нижней расширенной гипобазидии и верхней эпибазидии, несущей стеригмы с базидиоспорами;
- 3) *фрагмобазидии* (телиобазидии) – базидии, разделенные поперечными перегородками на 4 клетки, по бокам которых формируются стеригмы с базидиоспорами. Образуются из толстостенной покоящейся клетки – телиоспоры.

Некоторые авторы под фрагмобазидией понимают все базидии, состоящие из нескольких клеток, в том числе и гетеробазидии. При этом телиобазидиями остаются по-прежнему только базидии телиомицетов.

Классы базидиомицетов традиционно выделяются на основании строения базидий. В данном курсе рассмотрим таксоны базидиомицетов в следующем порядке:

- 1) класс холобазидиомицеты – *Holobasidiomycetes*; подкласс гименомицетида – *Hymenomycetidae*; подкласс гастеромицетида – *Gasteromycetidae*;
- 2) класс гетеробазидиомицеты – *Geterobasidiomycetes*;
- 3) класс телиобазидиомицеты – *Teliobasidiomycetes*;

Система базидиомицетов, без сомнения, еще будет пересматриваться в связи с появлением новейших сведений о геносистематике и молекулярной биологии этих грибов.

## 2. Класс Холобазидиомицеты – *Holobasidiomycetes*. Подкласс гименомицетиды – *Hymenomycetidae* (группа порядков гименомицеты)

Самая большая (около 12 тыс. видов) и наиболее изученная группа базидиальных грибов. Отличительный признак – цельная одноклеточная базидия. Имеют достаточно сложно устроенные плодовые тела, очень разнообразные по форме, цвету, консистенции и размерам. Больше всего известны плодовые тела в форме шляпки и в разной степени развитой ножки (может отсутствовать совсем), реже – в виде воронковидных или древовидно разветвленных образований.

Для плодовых тел гименомицетов характерны различные типы гиф. Выделяют *тонкостенные генеративные*, *толстостенные скелетные* и *толстостенные сильноразветвленные связывающие* гифы. Их сочетания дают несколько типов гифальных систем. *Мономитическая* образована только генеративными гифами. В димитической к ним прибавляются или скелетные, или связывающие. В тримитической представлены все три типа гиф.

Характерный для гименомицетов признак – наличие на плодовых телах хорошо выраженного гимения. Он включает в себя *генеративные* (базидии и базидиолы) и *стерильные* (гифиды, цистиды и щетинки) элементы. Стерильные разрыхляют гимений и предохраняют его от соприкосновения с другими поверхностями.

Поверхность плодового тела, несущая гимений, называется *гименофором*. Его эволюция у гименомицетов шла в направлении увеличения площади поверхности: от гладкого до пластинчатого, трубчатого, зубчатого и др.

Ранее на основании строения гимения выделяли всего два порядка. В порядок *агариковых (пластинчатых)* помещали грибы с мяскомясистыми плодовыми телами в виде шляпки и ножки, имеющими пластинчатый или трубчатый гименофор.

Порядок *афиллофоровых* (в дословном переводе – не имеющие пластинок) объединял грибы со всеми остальными типами гименофоров и плодовых тел, многие из которых были жесткомясистыми. Сегодня эти названия применимы лишь к группам, объединяющим порядки.

Для грибов этого подкласса характерен полиморфизм, т. е. в пределах вида наблюдается множество вариаций по размеру, форме, цвету плодовых тел. Иногда эти вариации бывают столь значительны, что один и тот же вид неоднократно описывают как два или даже несколько разных. Особенно полиморфизм характерен для трутовых грибов.

### 3. Афиллофороидные гименомицеты

К *трутовым грибам относят жесткомясистые афиллофороидные грибы*. В основном это порядки и семейства, плодовые тела которых характеризуются тримитической, реже димитической гифальной системой и поэтому имеют довольно жесткую по консистенции ткань, от мясисто-хрящеватой до твердо-деревянистой.

Плодовые тела имеют довольно однообразный план строения: в виде прикрепленного боком полукруга, чаще всего – без ножки. (Иногда употребляется термин «половинчатые», «сидячие» плодовые тела). Очень многообразны профиль (разрез), строение краевой зоны и характер верхней поверхности плодовых тел. По форме они могут быть копытовидными, консолевидными, подушковидными, раковинovidными, вееровидными (с расположенным на нижней поверхности *гладким, морщинистым, трубчатым, складчатым, зубчатым и очень редко пластинчатым* гименофором). Часто плодовые тела многолетние, они могут достигать очень больших размеров.

Ранее эти грибы объединялись в одно обширное семейство трутовых. Сейчас это название имеет внетаксономическое значение и обозначает группу порядков и семейств, в которую входят морфологически схожие грибы – ксилотрофы, питающиеся древесиной. Они могут быть как сапротрофами, так и паразитами, причем вред, причиняемый ими лесу, уравновешивается пользой, которую они приносят как утилизаторы древесного опада.

**Порядок Пориевые.** Плодовые тела половинчатые, реже резупинатные (распростертые по субстрату), очень разнообразные по форме, консистенции и размеру. Гименофор *гладкий, бугорчатый, пористый*, реже *пластинчатый*. К этому порядку относится большинство трутовых грибов.

Наиболее распространенный в нашей стране вид – *Fomes fomentarius*, или трутовик настоящий, имеющий типичные копытовидные многолетние плодовые тела. Растет на лиственных породах, особенно часто на березах, в основном как сапротроф.

Некоторые виды рода *Trametes* имеют некрупные черепитчато или розетковидно расположенные раковинovidные плодовые тела, интересные тем, что их верхняя поверхность покрыта опушением, иногда состоящим из довольно длинных волосков.

Опасным вредителем лесного хозяйства является корневая губка *Heterobasidion annosum*, вызывающая гниль корней хвойных пород.

**Порядок Ганодермовые.** Оболочка спор грибов этого порядка двуслойная, споры часто окрашены. Гименофор пористый. В основном виды этого порядка предпочитают более теплые местообитания и в умеренном поясе встречаются редко.

Чаще всего у нас встречается трутовик плоский *Ganoderma applanatum*, который иногда продуцирует так много спор, что предметы, окружающие его плодовые тела, оказываются как бы присыпанными пылью цвета порошка какао.

Реже встречается трутовик лакированный *Ganoderma lucidum*, имеющий довольно длинную ножку и блестящую шляпку. Используется в народной медицине.

**Порядок Гименохетовые.** В гимении грибов этого порядка обычно присутствуют щетинки. Плодовые тела – от половинчатых сидячих до распростертых. Гименофор *гладкий* или чаще *пористый*.

Это очень богатый видами порядок. Наиболее известен трутовик ложный *Phellinus igniarius*, внешне похожий на трутовик настоящий, но имеющий более жесткую ткань и более грубую корку. Сапротроф, реже паразит.

Афиллофороидные гименомицеты распространены повсеместно, но особенно часто встречаются в лесах, т. к. основной функцией большинства из них является утилизация древесного опада.

***Прочие афиллофороидные грибы являются мяскомясистыми.***

Это изумительные по красоте и многообразию строения плодовых тел грибы, ранее объединявшиеся в один порядок афиллофороидные на основании отсутствия пластинок. Деление афиллофороидных на несколько порядков напрашивалось само собой, но даже предложенные недавно варианты, по-видимому, не являются окончательными.

Для плодовых тел грибов этой группы характерны мономитическая или димитическая гифальные системы. Поэтому по консистенции плодовых тел их еще называют ***мяскомясистыми афиллофороидными грибами***. Гимений может быть самым различным: *гладким, складчатым, жилковатым, зубчатым, шиповатым, игольчатым, трубчатым, пористым* и только как исключение *пластинчатым*.

Плодовые тела в различных порядках этой группы могут быть такими: *распростертые*, состоящие из подстилки – слоя гиф на субстрате и расположенного на ней гимения, *гладкого* или реже *бородавчатого*, а также *жеиноного* строения;

*булавовидные, цилиндрические* и *коралловидно разветвленные*; вся поверхность, кроме стерильной ножки, покрыта гимениальным слоем;

*воронковидные* с более или менее выраженной ножкой;

*дифференцированные на шляпку и ножку*; ножка может быть центральной или эксцентрической до боковой;

*блюдевидные*, несущие гимений на внутренней поверхности чаши.

Грибы этой группы являются типичными сапротрофами и выполняют в природе роль утилизаторов травянистого и листового, реже древесного опада. Паразитические формы среди них крайне редки, зато некоторые являются микоризообразователями.

**Порядок Лисичковые.** Имеют *воронковидные (Cantharellus)*, *булавовидные (Clavariadelphus)*, *коралловидные (Clavaria)*, *дифференцированные на шляпку и ножку (Hydnum)* плодовые тела. Гименофор *гладкий, складчатый* или *шиповатый*.

**Порядок Гомфовые.** Имеют коралло– или древовидно разветвленные (*Ramaria*), реже воронковидные (*Gomphus*) плодовые тела. Гименофор гладкий или складчатый.

**Порядок Телефоровые.** Плодовые тела – от корковидных и лопастных до дифференцированных на шляпку и ножку. Гименофор – от гладкого и бородавчатого до шиповатого.

Наиболее характерные представители – *Hydnellum* и *Sarcodon*, имеющие шиповатый гименофор и плодовые тела в виде шляпки и ножки.

В него же относят *Cora pavonia*, знаменитый своим факультативным симбиозом с водорослями и поэтому считающийся базидиальным лишайником.

**Порядок Герициевые.** В него входят грибы, имеющие в основном шиповидный гименофор и самые разнообразные по строению плодовые тела.

Очень красив вошедший в Красную книгу России гериций коралло-видный *Hericium coralloides*, имеющий ветвящееся плодовое тело с длинными белыми шипами.

**Порядок Полипоровые.** Он являет собой яркий пример таксономического непостоянства. Сравнительно недавно был выделен, а спустя некоторое время вновь объединен с порядком, охватывающим типичные трутовые грибы.

Полипоровыми считают афиллофороидные грибы, имеющие трубчатый гименофор и, как правило, димитическую гифальную систему, а поэтому мягкомясистую консистенцию. К нему относят, к примеру, и дифференцированный на шляпку и ножку род *Polyporus*, и почковидный с зачаточной ножкой *Piptoporus*.

Ранее в этот же порядок включали даже пластинчатые вешенки, свинушки и обладающие плотной тканью лентинусы.

### Контрольные вопросы и задания

1. Каковы чередование и продолжительность ядерных фаз в жизненном цикле базидиомицетов?
2. В каких структурах базидиомицетов можно обнаружить дикарион?
3. Какие структуры базидиомицетов являются диплоидными?
4. Назовите тип полового процесса базидиомицетов и опишите его особенности.
5. Какие типы базидий вам известны?
6. Какие базидиомицеты имеют димитическую гифальную систему?
7. Какие базидиомицеты имеют многолетние плодовые тела?
8. Какие типы гименофора характерны для афиллофороидных грибов?

9. Какие морфологические типы плодовых тел характерны для афиллофороидных грибов?
10. Представьте экологию афиллофороидных грибов.

## Лекция 32

### НАСТОЯЩИЕ ГРИБЫ. ОТДЕЛ BASIDIOMYCOTA. КЛАСС HOLOBASIDIOMYCETES. ПОДКЛАСС HYMENOMYCETIDAE. ГРУППА ПОРЯДКОВ АГАРИКОИДНЫЕ ГРИБЫ. ПОДКЛАСС GASTEROMYCETIDAE. КЛАСС HETEROBASIDIOMYCETES. КЛАСС TELIOBASIDIOMYCETES

#### План лекции

1. Подкласс Гименомицетиды – *Hymenomycetidae*.
2. Подкласс Гастеромицетиды – *Gasteromycetida* (группа порядков гастеромицеты).
3. Класс Гетеробазидиомицеты – *Heterobasidiomycetes*.
4. Класс Телиобазидиомицеты – *Teliobasidiomycetes*.
5. Класс Телиобазидиомицеты – *Teliobasidiomycetes*.

#### 1. Подкласс Гименомицетиды – *Hymenomycetidae*

**Агарикоидные гименомицеты.** В эту группу порядков входит большинство грибов, плодовые тела которых дифференцированы на шляпку и ножку. Ранее они составляли один порядок, а затем были распределены по нескольким в зависимости от типа гименофора и структуры псевдоткани.

**Порядок Агариковые, или Пластинчатые.** Плодовые тела ясно дифференцированы на шляпку и чаще центральную ножку. Гифальная система, как правило, мономитическая. Плодовые тела однолетние, бывают и эфемеры, существующие всего несколько часов. Гименофор исключительно пластинчатый, иногда пластинки могут соединяться анастомозами.

В начале развития гименофор может быть покрыт частным покрывалом, у взрослого гриба оно остается в виде кольца на ножке. Оно может быть как плотным кожистым, так и паутинистым или слизистым. Общее покрывало на ранних стадиях развития охватывает все плодовое тело и затем остается в виде хлопьев на шляпке и мешковидной или чашевидной вольвы у основания ножки.

Сапрофиты на опаде, в том числе ксилосапротрофы, реже паразиты и, что глобально важно, – микоризообразователи с травянистыми и древесными растениями. Распространены агариковые грибы повсеместно, во всех областях земного шара. В условиях города часто встречаются в парках и скверах.

Есть как съедобные, так и ядовитые виды. Выделяется около 20 семейств. Диагностическими признаками при делении на семейства являются окраска и форма спор, особенности пластинок гименофора (строение и тип прикрепления пластинок к ножке), наличие или отсутствие общего и частного покрывала, некоторые характеристики псевдоткани.

**Семейство агариковые.** Споровый порошок шоколадно-коричневого цвета. Споры гладкие. Пластинки свободные. Частное покрывало хорошо выражено. Чаще это съедобные виды. Сапротрофы. К этому семейству относятся шампиньоны.

**Семейство аманитовые.** Споровый порошок розово-белого или желто-белого цвета. Споры гладкие, почти шаровидные. Пластинки свободные. Есть и частное, и общее покрывало. Как правило, это ядовитые виды, в том числе смертельно ядовитые. Микоризообразователи. Широко известны мухомор красный и бледная поганка.

**Семейство навозниковые.** Споровый порошок пурпурно-черного цвета. Споры гладкие. Пластинки свободные, очень частые. Частное покрывало рано исчезает. Это грибы-эфемеры: иногда уже через несколько часов после образования их плодовые тела начинают подвергаться автолизу. Сапротрофы. Есть несколько съедобных видов. Часто встречается навозник белый.

**Семейство кортиinarieвые (паутильниковые).** Споровый порошок обычно ржаво-коричневого цвета. Споры от шероховатых до мелкобородавчатых. Пластинки в разной степени прикрепленные. Частное покрывало – в виде паутиновой кортины; общее, слизистое, встречается реже. Микоризообразователи, сапротрофы на почве, травяном и листовом опаде, реже на валежной древесине, еще реже – паразиты. Одно из самых больших по числу видов семейств, в то же время имеющее незначительную практическую ценность для человека (съедобных видов очень немного, зато есть смертельно ядовитые). Поэтому широко известных видов в этом семействе нет. Чаще других упоминается вошедший в Красную книгу паутинник фиолетовый.

**Семейство строфариевые.** Темный споровый порошок, часто с пурпурным оттенком. Споры в основном гладкие. Пластинки в разной степени прикрепленные. Частное покрывало чаще пленчатое. В основном ксилотрофы, реже паразиты. В него входят многие так называемые ложные опята.

**Семейство трихоломовые (рядовковые).** Очень полиморфное семейство, иногда выделяемое в отдельный порядок. Споровый порошок светлоокрашенный. Споры в основном гладкие. Пластинки в разной степени приросшие, часто нисходящие на ножку. Покрывала практически всегда отсутствуют. Сапротрофы, в том числе ксилосапротрофы, микоризообразователи, паразиты. Достаточно много съедобных, но малоизвестных и потому почти не собираемых грибов. Наиболее известен опенок осенний, или настоящий, часто приносящий значительный вред лесному хозяйству.

**Семейство энтоломовые.** Споровый порошок розовый. Споры очень характерные по форме: бугристо-угловатые. Пластинки в разной степени приросшие. Покрывал нет. Сапротрофы, реже микоризообразователи. В основном ядовитые грибы.

**Порядок Сыроежковые.** Плодовые тела в виде обычно вогнуто-плоской или воронковидной шляпки с центральной, реже эксцентрической ножкой. Псевдоткань очень хрупкая, гетерогенная, содержит сфероцисты – клубочковидные скопления округлых клеток. Подавляющее большинство – микоризообразователи. Паразиты неизвестны. Широко распространенные лесные грибы. В зеленых насаждениях города практически никогда не встречаются. В основном съедобные виды; некоторые несъедобные и ядовитые могут вызвать расстройства пищеварения, но смертельно ядовитые в этом порядке неизвестны.

В одноименном семействе выделяется два рода.

Род *Russula* – сыроежки. Шляпки – от полушаровидных до плоских и воронковидно-плоских. Край шляпки обычно ровный.

Род *Lactarius* – грузди, или млечники. В псевдоткани плодовых тел есть толстостенные гифы с млечным соком различного цвета, который может менять окраску при высыхании. Шляпки – от уплощенных до воронковидных. Край шляпки от ровного до сильно подвернутого, часто опушен.

**Порядок Болетовые.** Плодовые тела ясно дифференцированы на шляпку и чаще центральную ножку. Гифальная система мономитическая. Гименофор чаще всего трубчатый (предположительно развился из пластинчатого образованием перемычек между пластинками), легко отделяется от ткани шляпки. В двух небольших семействах гименофор пластинчатый с частыми анастомозами. Споры образуются на внутренней стороне трубочек. Частное покрывало встречается редко, у взрослого гриба оно остается в виде слабозаметного кольца или кругового рубца на ножке, общее покрывало в этом порядке не встречается. Диагностические признаки: тип гименофора, окраска его и спор, наличие или отсутствие частного покрывала, особенности расположения трубочек гименофора, цвет псевдоткани.

Подавляющее большинство болетовых – микоризообразователи с древесными растениями; образуют эктотрофную микоризу, редко сапротрофы (в том числе ксилосапротрофы) и еще реже паразиты. Обитатели преимущественно умеренного пояса Северного полушария, широко распространенные лесные грибы. В зеленых насаждениях города практически не встречаются. Смертельно ядовитых, по-видимому, нет. Но некоторые могут вызвать сильное расстройство пищеварения.

Количество грибов этого порядка постоянно изменяется, но чаще всего в нем выделяют три семейства.

**Семейство болетовые.** Типичные представители порядка с трубчатым гименофором. Споры эллипсоидно-веретеновидные, желтоватые. К нему относятся первосортные съедобные грибы: белые, маслята, подосиновики, подберезовики и пр. Микоризообразователи, редко ксилотрофы и паразиты.

**Семейство мокруховые.** Гименофор пластинчатый с анастомозами. Шляпка чаще округло-коническая, пластинки ниспадающие, темнеющие до черновато-коричневых с фиолетовым оттенком. Микоризообразователи.

**Семейство свинуховые.** Гименофор пластинчатый с анастомозами. Шляпка, как правило, плоско-воронковидная, пластинки нисходящие, охристые или сероватые (до буреющих). Микоризообразователи, ксилотрофы.

## 2. Подкласс Гастеромицетиды – *Gasteromycetidae* (группа порядков гастеромицеты)

Достаточно своеобразная по строению плодовых тел группа грибов. Плодовые тела полностью замкнуты до самого созревания спор и очень разнообразны по форме и размерам. В начале своего развития они обычно шаровидные. Затем могут стать булавовидными, бокаловидными, копьевидными, звездообразными и даже иметь форму полого решетчатого шара. Достигают до 1,5 м в диаметре и до 12 кг массы (лангермания гигантская). Спор в таком плодовом теле образуется до 7–8 триллионов. Плодовые тела чаще всего образуются на поверхности земли, но могут быть и подземными, клубневидными и полуподземными.

Само плодовое тело образовано оболочкой – перидием – и заключенной в его полости глебой. Перидий может иметь несколько слоев, чаще два: экзоперидий и эндоперидий. Реже встречается промежуточный – мезоперидий. *Глеба* – это комплекс из стерильной ткани (*трамы*), и гиф, образующих гимениальный слой. В глебе образуются полости – камеры различной локализации. Их поверхность выстлана спороносным слоем – гимением, на котором и образуются базидии.

По организации спороносного слоя в глебе различают равномерный, лакунарный, коралловидный, многошляпочный, одношляпочный типы. При созревании образуются еще и волокна капиллиция, разрыхляющего массу зрелых базидиоспор и обеспечивающего их рассеивание.

Плодовое тело может иметь ложную ножку (вытянутое стерильное основание плодового тела) или рецептакул (плодоносец), выносящий над поверхностью земли спороносную часть.

Споры гастеромицетов высвобождаются или при механическом разрушении перидия, или через образующееся в нем отверстие. У некоторых родов перидий разрушается целиком и глеба, полная спор, с ветром катится по земле. У грибов порядка веселковых плодовые тела имеют неприятный запах и яркую окраску. Так они привлекают насекомых, которые и разносят споры.

В основном гастеромицеты являются сапротрофами на почве, подстилке и валеже. Они тесно связаны с определенными физико-географическими зонами. Есть лесные, луговые, степные, полупустынные и пустынные виды. Характерной особенностью гастеромицетов является их способность обитать в достаточно засушливых условиях. Они могут встречаться даже в полупус-

тынях и пустынях, где другие грибы выжить не в состоянии. Мицелиальные тяжи гастеромицетов могут выделять вещества, которые скрепляют частицы грунта наподобие трубки. Таким образом снижаются потери влаги при движении ее к плодовым телам на поверхности. Ксероморфность гастеромицетов проявляется и в строении их плодовых тел, которые обычно высыхают при созревании.

**Порядок Дождевиковые.** Плодовые тела – от шаровидных до булаво-видных, от мелких до самых крупных (около метра в диаметре). Часто имеют хорошо развитые мицелиальные тяжи. Экзоперидий обычно покрыт различными выростами (шипиками, бородавочками и т. д.). Есть съедобные в молодом возрасте виды. Сапротрофы, в том числе ксилосапротрофы.

**Порядок Геастровые – земляные звездочки.** Плодовые тела имеют трехслойный перидий. Экзо- и мезоперидий при созревании разрываются на лопасти, которые могут быть гигроскопичны и при набухании приподниматься на концах, как на ножках. В центре остается шаровидный эндоперидий, из отверстия в котором высыпаются споры. Сапротрофы.

**Порядок Гнездовковые.** Плодовые тела небольшие, бокаловидные. Глеба разделена на отдельные линзовидные структуры – перидиолои, прикрепленные ко дну «бокала». Капиллиций отсутствует. Обычно ксилотрофы.

**Порядок Веселковые.** В начале развития плодовые тела напоминают яйцо; потом, после вскрытия перидия, появляется цилиндрический рецептакул, на вершине которого располагается слизистая глеба с неприятным запахом, привлекающим насекомых. Так устроены плодовые тела веселки обыкновенной, мутинуса, диктиофоры. У рода решеточник рецептакул имеет вид полого решетчатого шара, на внутренней стороне которого расположена слизистая глеба. Особенно велико видовое разнообразие грибов этого порядка в тропиках.

**Порядок Гименогастровые.** Эти грибы развивают подземные или полуподземные плодовые тела. Гименогастер бородавчатый обитает под сосной, елью, березой, дубом; возможно, образует с ними микоризу. Он имеет клубневидные коричневатые плодовые тела размером около 1 см. Некоторые гименогастровые съедобны.

### 3. Класс Гетеробазидиомицеты – Geterobasidiomycetes

Базидии у этого класса сложные, многоклеточные, состоят из двух частей: нижней, гипобазидии, и верхней, эпибазидии. Обычно расположены гимениальным слоем. У немногих представителей – базидия неразделенная. Плодовые тела студенистой консистенции; поэтому гетеробазидиомицеты еще называют дрожалковыми грибами. Реже плодовые тела сухие, напоминают корочки, подушечки, коралловидные, уховидные выросты. В сухую погоду плодовые тела теряют влагу и превращаются в неровные корочки, во влажную – быстро восстанавливают объем.

Подавляющее большинство – сапротрофы на гниющей древесине; очень редко паразиты растений, животных, грибов. Обитают повсеместно, но наибольшее число видов – в тропиках.

**Порядок Гаурикуляриевые.** Базидии длинные, цилиндрические, эпibasидия – в виде четырех клеток, расположенных друг над другом. Стеригмы нижних клеток базидии длиннее, чем верхних, поэтому при достижении базидией поверхности плодового тела базидиоспоры располагаются над ней на одном уровне. Плодовые тела у грибов этого порядка различной формы, желеобразные. Уховидные студенистые плодовые тела – у рода *Auricularia* – древесные уши (*Auricularia auricula*). Сапротрофы на древесине.

**Порядок Дрожжалковые.** Базидии четырехклеточные, клетки расположены в одной плоскости симметрично друг другу. Студенистые плодовые тела, иногда очень яркой окраски. Иногда плодовые тела отсутствуют. Интересно, что у этих грибов гаплоидная фаза – в форме дрожжевых клеток, развивающихся в результате почкования базидиоспор. Сапротрофы, редко паразиты грибов.

Типичные представители – *Exidia glandulosa*, *Tremella sp.*

#### 4. Класс Телиобазидиомицеты – Teliobasidiomycetes

У грибов этого класса плодовых тел нет, они утрачены вследствие паразитического образа жизни. Свободноживущих форм нет, все – облигатные паразиты в основном на растениях. Базидия вырастает из толстостенной клетки – телиоспоры или телейтоспоры, которая также является стадией покоя и расселения. Встречаются простые септы.

Традиционно в классе выделяют два порядка: головневые и ржавчинные. С появлением новых данных о строении и геносистематике телиобазидиомицетов некоторые авторы стали разделять этот класс на два самостоятельных: класс урединомицеты (ржавчинные) и класс устилагиномицеты (головневые). Другие авторы рассматривают эти группы в ранге подклассов.

**Порядок Головневые.** До 400 видов. У пораженных ими растений появляются деформации, вздутия, пятна, полосы или порошкообразный налет темного цвета. В итоге растения выглядят, как обожженные головешки. Дикариотический мицелий головневых грибов распространяется по межклеточникам растений, проникая в клетки при помощи гаусториев, причем инфицированное растение долгое время может ничем не отличаться от здоровых. А к моменту образования репродуктивных органов растения вместо завязей или семян (зерновок) образуется масса темных телиоспор (устоспор), которые представляют собой распавшиеся клетки мицелия, одетые толстой черной оболочкой. Телиоспороношения могут развиваться и в вегетативных органах растений. При прорастании устоспоры образуется фрагмобазидия (семейство устилаговые) или холобазидия (семейство тиллециевые).

У пшеницы при поражении пыльной головней колос кажется обгоревшим, при поражении твердой головней вместо зерновок образуются плотные черные скопления устоспор, у кукурузы появляются деформации початка, стеблей и листьев (гриб вызывает местные разрастания тканей, заполненных массой устоспор).

Устоспора может быть диплоидной (в этом случае при ее прорастании и формировании базидии сразу же происходит мейоз) или дикариотический (в этом случае сначала происходит кариогамия, а затем – мейоз). Прорастание устоспор и дальнейшее развитие гриба, т.е. образование дикариотического мицелия, может протекать тремя путями:

устоспоры прорастают четырехклеточной базидией, затем образуются базидиоспоры. Они прорастают недолговечным первичным мицелием, клетки которого сливаются с образованием вторичного дикариотического мицелия, заражающего растение (*Sphacelotheca panici-miliacei* – пыльная головня проса).

устоспоры прорастают базидией, развивающиеся на ней базидиоспоры копулируют непосредственно между собой. Затем развивается дикариотический мицелий, заражающий молодые проростки (*Tilletia caries* – твердая головня пшеницы);

устоспоры прорастают базидией, но базидиоспоры не формируются, и дикарион образуется при переходе ядер из одной клетки базидии в другую, или копуляцией соседних клеток базидии, или копуляцией клеток соседних базидий. Из ставшей двухъядерной клетки базидии развиваются дикариотические гифы (*Ustilago tritici* – пыльная головня пшеницы).

Таким образом, у головневых наблюдается редукция не только плодовых тел, но и первичного мицелия (вплоть до образования дикариона в пределах одной и той же базидии). Путей заражения растения несколько: через молодые проростки, молодые ткани вегетативных и генеративных органов, рыльца пестиков. Инфицирующим началом почти всегда служит дикариотический мицелий.

В некоторых случаях базидиоспоры могут почковаться. Тогда копуляция происходит между образовавшимися клетками (споридиями).

По строению головневые базидии разделяются на две группы, которые иногда возводят в ранг семейств или порядков: *устилаговые* имеют фрагмобазидию, разделенную поперечными перегородками, *тиллециевые* имеют одноклеточную холобазидию.

Для примера рассмотрим жизненный цикл твердой головки пшеницы. Устоспоры зимуют в почве или на зерновках пшеницы. При их прорастании формируется базидия с пучком длинных нитевидных базидиоспор. Между ними образуются анастомозы, через которые ядра переходят из одной базидиоспоры в другую. Так образуется дикарион. Он дает дикариотический мицелий, который внедряется в ткани проростка, затем прорастает в точку роста и далее к генеративным органам растения, достигая завязи. В завязи мицелий разрастается и ко времени созревания зерна распадается на отдельные клетки. Так вместо зерновки получается ее оболочка, наполненная устоспорами. Они высвобожда-

ются при механическом разрушении оболочки, как правило при обмолоте, приклеиваются к зернам и весной при посеве начинают цикл заново.

Профилактика заболеваний растений головневыми грибами сводится к севообороту, протравливанию семян перед посевом и выведению устойчивых сортов.

**Порядок Ржавчинные.** Около 4000–5000 видов. Пораженные растения, будто ржавчиной, покрыты буро-рыжими пятнами спороношений. Мицелий распространяется по межклетникам растения, внедряясь гаусториями в клетки. Фрагмобазидии образуются при прорастании покоящихся телиоспор (телейтоспор). Характерная особенность жизненного цикла – наличие нескольких типов спороношений и разнохозяйственность.

Рассмотрим жизненный цикл ржавчинных грибов на примере *стеблевой ржавчины злаков (Puccinia graminis)*. Весной одноклеточные гаплоидные базидиоспоры попадают на листья барбариса и прорастают в них гаплоидным мицелием. Он формирует пикнии (спермогонии, пикниды, *нулевая стадия*) – кувшиновидные образования на верхней поверхности листьев. Они выделяют сахаросодержащую жидкость, привлекающую насекомых, и образуют гифы двух типов. На «дне кувшина» расположены короткие гифы (фиалиды), отшнуровывающие мелкие одноклеточные пикниоспоры (спермации). У его «горлышка» – длинные воспринимающие гифы (перифизы), улавливающие спермации другого штамма (полового знака), переносимые с другого растения барбариса насекомыми. При попадании спермация на воспринимающую гифу образуется дикарион.

Этот вторичный дикариотический мицелий начинает расти к нижней поверхности листа, и на ней образуется эций (эцидий, *первая стадия*) – полость, в которой отшнуровываются цепочками дикариотические эциоспоры (эцидиоспоры).

Эциоспоры переносятся ветром на растения пшеницы, прорастают дикариотическим мицелием в ее тканях и формируют под эпидермисом урединии (уредоспороношения, уредопустулы, *вторая стадия*) – те самые ржавые пятна, т. е. скопления одноклеточных двудерных урединиоспор (уредоспор), которые высвобождаются при разрыве эпидермиса. Это расселительная, или «красная», стадия: все лето гриб размножается именно этим способом, поражая все новые и новые растения. Может смениться до нескольких поколений таких спороношений.

Осенью на месте уредопустул формируются телии (телейтоспороношения, телейтопустулы, *третья стадия*) в виде черных пятен. Они являются скоплениями покрытых толстой темной оболочкой двуклеточных дикариотических телиоспор (телейтоспор). Они зимуют на стерне злаков. Весной ядра в них сливаются (кариогамия) и делятся (мейоз).

Каждая из двух клеток телиоспоры прорастает фрагмобазидией (*четвертая стадия*), несущей 4 базидиоспоры. Ветер переносит их на листья барбариса, и цикл начинается заново.

Можно сказать, что у ржавчинных телий с телиоспорами соответствует редуцированному плодовому телу, так как именно на телеиоспоре впоследствии развивается базидия. В таком случае все прочие стадии, на которых гриб размножается митотическим путем, можно считать в каком-то смысле бесполом размножением.

Характерны такие изменения морфологии растений, пораженных ржавчинными грибами: искривления побегов, «ведьмины метлы», деформации листьев и т. д.

### Контрольные вопросы и задания

1. Ответьте, для каких представителей агарикоидных грибов характерно наличие общего покрывала.
2. Каковы особенности строения гимениального слоя агарикоидных грибов?
3. Каковы особенности строения плодовых тел агариковых грибов?
4. Каковы особенности строения плодовых тел сыроежковых грибов?
5. Каковы особенности строения плодовых тел болетовых грибов?
6. Каковы особенности строения плодовых тел гастеромицетов?
7. Каковы особенности строения плодовых тел гетеробазидиомицетов?
8. Каковы особенности строения базидий представителей класса телиобазидиомицетов?
9. Каким образом происходит заражение растений головневыми грибами?
10. Сколько стадий может быть выделено в жизненном цикле ржавчинных грибов?

## ЛЕКЦИЯ 33 ЭКОЛОГИЯ ГРИБОВ. РОЛЬ ГРИБОВ В ПРИРОДНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ

### План лекции

1. Экологические группы грибов.
2. Роль грибов в функционировании современных экосистем.
3. Распространение грибов в природе.
4. Эволюция грибов. Роль грибов в эволюции биосферы.

## 1. Экологические группы грибов

Интенсивность роста грибов зависит от влажности, температуры, концентрации питательных веществ, наличия или отсутствия освещения.

**Влажность.** Как правило, грибы требуют повышенной влажности субстрата. Крайне редко они бывают ксерофилами (например, гастеромицеты).

**Температура.** Как и растения, грибы, в целом, могут активно функционировать лишь при положительных температурах. Пассивно, т. е. без роста, в виде не вегетативных структур, а покоящихся образований (склероциев, хламидоспор, конидий и т. п.) большинство грибов может переносить очень низкие температуры, а многие виды – относительно высокие.

Облигатные *термофилы* нуждаются в тепле: так, *Talaromyces emersonii* растет в диапазоне от 33 до 55° С. *Психрофилы* предпочитают пониженные температуры: до 10–15 ° С (*Herpotrichia juniperi* – возбудитель черной снежной плесени на хвойных в Альпах).

**Свет.** Многие органы спороношения грибов ориентируются относительно света (тропизмы) и скорее индуцируются им в своем формировании. Положительный фототропизм известен у некоторых воздушных гиф и спорангиеносцев (зигомицеты). Для вегетативного развития свет, по-видимому, в значительной степени безразличен или даже вреден.

**Концентрация ионов водорода.** В природе грибы преобладают над бактериями в средах с более высокой концентрацией ионов водорода, например в обычно слабокислых лесных почвах и растительных тканях (рН 6,5–3,5). Нейтральная или слабощелочная реакция, как правило, способствует развитию их конкурентов, прежде всего – бактерий.

Первичной и наиболее древней формой существования грибов считается *сапротрофный* образ жизни. Наряду с бактериями грибы являются редуцентами, разлагающими сложные органические соединения до более простых. *Паразитизм* и *микосимбиотрофизм* вторичны в своем появлении. Переход к паразитизму происходил у отдельных групп грибов в ходе длительного эволюционного развития и сопровождался выработкой у них особой адаптации (специальные ферменты, токсины, способность жить в условиях недостатка кислорода и т. д.).

Грибы способны осваивать практически любой субстрат органического происхождения, для разложения которого они имеют соответствующие ферменты.

Среди гидролитических ферментов грибов наибольшим разнообразием отличаются *карбогидразы*, т. е. ферменты, осуществляющие гидролиз углеводов — основных источников питания фитопатогенных грибов. У отдельных групп и видов грибов имеется набор специализированных ферментов, позволяющих им утилизировать такие субстраты, как лигнин, кератин, оптическое стекло, авиационное топливо и др.

Наиболее обширна группа *сапротрофов*, утилизирующих преимущественно растительный опад. Им противопоставляются *паразиты*, поселяющиеся на живых организмах, также преимущественно растениях.

Мицелий *эндопаразитов* распространяется внутри тканей пораженных органов растений: в межклетниках, самих клетках. Эндопаразитизм наблюдается у подавляющего большинства фитопатогенных грибов. *Эктопаразиты* развивают мицелий на поверхности тканей растений, посылая в клетки эпидермиса гаустории. Эктопаразитизм характерен для немногих грибов, в частности – для мучнисторосых.

По образу жизни и степени паразитической активности различают:

**облигатные сапротрофы** способны поселяться и развиваться только на отмерших органических субстратах. Они хорошо растут на различных искусственных питательных средах. К ним относится большинство известных видов грибов;

**факультативные паразиты** ведут обычно сапротрофный образ жизни. Однако в определенных условиях они способны переходить к паразитированию на живых, чаще всего ослабленных растениях. К этой группе относятся многие трутовые грибы;

**факультативные сапротрофы** обычно паразитируют, но могут переходить и на сапротрофный способ питания. Как правило, они развиваются в течение вегетации на живых растениях, а завершают свой цикл развития как сапротрофы, формируя половое спороношение на растительном опаде. К ним относятся возбудители пятнистостей листьев, парши, шютте и др.;

**облигатные паразиты** обладают наивысшей степенью паразитической активности, не способны к сапротрофизму и обитают только на живых организмах. Их крайне сложно выделять в чистую культуру на искусственных средах. Они обладают разной степенью специализации: монофаги могут поражать только какой-то один вид или даже сорт растения, широкоспециализированные полифаги менее разборчивы в субстрате. К ним относятся мучнисторосые, тафриновые, большинство ржавчинных грибов.

Перечисленные ниже экологические группы грибов, приуроченных к определенному субстрату, могут объединять представителей самых разных таксонов. Однако отметим некоторые таксоны и группы порядков грибов, которые чаще других осваивают тот или иной субстрат.

**Ксилотрофами** называют грибы, поселяющиеся как на отмершей древесине (*ксилосапротрофы*), так и на живых деревьях (*ксилопаразиты*). Наиболее обычные представители этой экологической группы – афиллофороидные базидиомицеты (особенно трутовые). Среди аскомицетов к древесине приурочены виды разных таксонов.

В целом, следует отметить относительное обилие паразитических форм в *отделе аскомицота*, способных к поражению разных органов как древесных, так и травянистых растений. При этом микоризообразователей среди аскомицетов сравнительно мало.

**Почвенные сапротрофы** являются важнейшими обитателями почв. В этой группе значительна доля дейтеромицетов (анаморф, как правило, аскомицетов) и зигомицетов.

**Подстилочные сапротрофы** утилизируют листовую, веточный опад, травяную ветошь. В этой группе встречаются грибы самых разных таксонов, особенно часто – агарикоидные базидиомицеты.

**Карботрофы** заселяют обугленный субстрат.

**Копротрофы** поселяются на экскрементах животных. Осваивать такие своеобразные субстраты способны сравнительно немногие группы грибов, чаще всего – аскомицеты.

**Грибы-паразиты животных** способны поражать практически всех представителей животного мира, но наиболее часто микозами страдают беспозвоночные. Возбудителями микозов чаще всего являются опять-таки аскомицеты. Отдельно выделяют группу **энтомотрофов** – грибов, поражающих насекомых. В основном это аскомицеты, некоторые зигомицеты и грибоподобные организмы. Представители грибоподобных организмов, особенно оомицеты, хитридиомицеты и некоторые другие, способны поражать и водных животных, и водоросли.

Грибы способны паразитировать и на грибах, однако группа подобных *микофилов* довольно мала.

**Грибы-симбиотрофы** образуют симбиоз с растениями или (реже) животными.

**Микоризообразователи** дают симбиоз корня растения и мицелия гриба. Различают эктомикоризу, при образовании которой гифы формируют чехол на поверхности корня, и эндомикоризу с гифами, находящимися частично – в клетках и межклетниках корня, частично – вокруг него. Переходным типом является экто-эндотрофная микориза. Практически полностью микотрофными группами являются базидиомицеты порядков сыроежковые и болетовые. Микотрофны и представители многих других порядков базидиомицетов. Важными микоризообразователями являются гломеромицеты (входят в *отдел зигомикота*).

Примером облигатного высокоспециализированного симбиоза грибов и водорослей являются *лишайники*.

**Эндофитные грибы** – аскомицеты семейства спорынньевых, живущие в стеблях пастбищных злаков. Особенности биологии и экологии этой группы грибов еще недостаточно изучены, в сосуществовании их с растениями отмечаются черты и взаимовыгодного симбиоза, и паразитизма. Некоторые из них способны регулировать развитие растений, тормозя образование генеративных органов. Другие не оказывают явного патогенного влияния и даже повышают устойчивость растений к засухе, увеличивают прирост их вегетативной массы. Наблюдается также выработка алкалоидов, защищающих растения от поедания животными.

*Грибы-симбионты животных* образуют относительно немногочисленную группу. К примеру, некоторые из них способствуют перевариванию целлюлозы в кишечнике растительноядных животных.

## 2. Роль грибов в функционировании современных экосистем

Огромное значение имеют грибы для самого существования среды обитания наземных организмов, прежде всего – почти для всех высших растений, от которых, в свою очередь, зависит существование животных.

*Грибы-сапротрофы.* Вспомним структуру и принципы функционирования типичной экосистемы Земли. Эта экосистема состоит из продуцентов, консументов и редуцентов. Всех их объединяет поток энергии и круговорот веществ. И невозможно переоценить роль грибов в нем, особенно если учесть, что большую часть биомассы Земли составляют растения, минерализацией опада которых и занимаются грибы. Таким образом, в экосистеме грибы прежде всего выполняют функцию утилизаторов органического вещества, прежде всего – растительного происхождения.

Грибы-почвообразователи играют важнейшую роль в почвообразовательных процессах. Они, включая лишайниковые, вместе с прокариотами не только создали почву, но и продолжают активно участвовать в почвообразовательном процессе. Разлагая растительные остатки, они способствуют накоплению гумуса и повышению плодородия почв. Отмершие растения моментально заселяются грибами, которые передавая их, как по конвейеру, от одних видов к другим, осуществляют превращение тел растений в вещества почвы.

Грибы-ксилотрофы являются своеобразными «санитарами» леса, утилизирующими остатки древесины. Не будь этих грибов, валежные стволы мешали бы развитию молодой поросли.

*Грибы-симбиотрофы.* Около 80 % видов современных растений микотрофны. Микоризные грибы увеличивают площадь всасывающей поверхности корней, производят многие биологически активные вещества, используемые растениями, переводят трудноусваиваемые соединения фосфора почвы в растворимую форму, доступную растениям, защищают корни от заражения потенциальными почвообитающими паразитами. В результате микотрофные растения получают преимущества при расселении в районах с объединенными почвами и другими неблагоприятными условиями обитания.

*Грибы-паразиты.* В природных фитоценозах эти грибы выполняют важные экологические функции. В 50-х годах XX века известный зоолог проф. В.Н. Беклемишев написал статью «Паразиты как члены биоценозов», в которой определил две важные функции паразитов: увеличение видового разнообразия, а следовательно, и рост устойчивости биоценоза; защита сложившегося биоценоза от вторжения новых сочленов.

Помимо этих функций у паразитических грибов есть еще одна, сначала не заметная. Вызывая заболевания живых организмов, они тем самым отбраковывают особи с дефектами иммунитета, способствуя укреплению иммунитета вида в целом.

В естественных фитоценозах действие паразитов выражено не сразу и редко бывает катастрофическим. Грибные болезни культурных растений – результат разрушения эволюционно сложившихся связей между растениями из-за замены сложных многочленных фитоценозов неустойчивыми одночленными.

Однако паразитические грибы-ксилотрофы способны наносить значительный урон лесному хозяйству, поражая ценные породы деревьев, а также разрушая строевую древесину (складские, домовые грибы). Так, обыкновенный опенок может поражать целые массивы леса!

Поражая насекомых, грибы-паразиты участвуют в регуляции их численности и таким образом косвенно поддерживают баланс между производством растительной биомассы и поеданием ее насекомыми-филлофагами.

Даже обитатели водной стихии не свободны от поражения паразитическими грибами!

Роль грибов-паразитов в фитоценозах требует дальнейшего всестороннего изучения.

### 3. Распространение грибов в природе

Грибы распространены повсеместно: и в наземных экосистемах, и в водоемах можно найти хотя бы одного их представителя.

На распространение грибов влияют, с одной стороны, факторы, определяющие рост и спороношение, а с другой — агенты, действующие исключительно как средства переноса, а именно воздух (анемохория), вода (гидрохория), животные (зоохория) и человек (антропохория). Так возникают удаленные друг от друга центры распространения грибов.

Гриб заселяет территорию, отвечающую его экологическим требованиям к температуре, влажности, длительности вегетационного периода, наличию партнера-симбионта и т. д. Чем выше эти требования у вида-стенобионта, тем меньше вероятность его расселения по другим экосистемам.

Виды-эврибионты, приспособляющиеся легко к новым условиям существования, широко распространены по территории планеты, вплоть до *космополитизма*. Правда, и космополиты встречаются только на подходящих субстратах и в благоприятных для каждого конкретного вида локальных условиях.

К грибам-эндемикам с ограниченными, длительное время неизменными ареалами относятся, к примеру, два американских возбудителя глубоких микозов: *Coccidioides immitis* и *Paracoccidioides brasiliensis*.

Возможны изменения ареала грибов. Так, *Ophiostoma ulmi* – возбудитель голландской болезни вяза – только XX веке был занесен из континентальной Европы в Северную Америку, а за полвека уничтожил большую часть вязовых насаждений этого континента.

#### 4. Эволюция грибов. Роль грибов в эволюции биосферы

Грибы являются одной из древнейших групп эукариотических организмов, появившихся, вероятно, 900 млн лет назад (Alexopoulos et al., 1996). Полагают, что настоящие грибы выделились в самостоятельную эволюционную ветвь еще до разделения первых эукариот на царства животных и растений и представляют собой самостоятельную филогенетическую линию.

Возможными предками зигомицетов, аскомицетов и базидиомицетов, по одной из теорий, считаются жгутиковые флагелляты, по другой – древние водоросли, которых с грибами, возможно, роднил общий предок.

Предками грибоподобных организмов (миксомицеты, оомицеты и др.) могли быть либо утратившие пигменты водоросли, либо какие-то гипотетические, возможно общие для водорослей, простейших и грибоподобных организмов, первичные бесцветные монадные предковые формы.

Ископаемые находки грибов довольно редки. Тем не менее хитридиомицеты во фрагментах покровов морских животных прослеживаются начиная с кембрия (не менее 600 млн лет назад). Уже древнейшие виды грибов обитали в первичной почве и наземно-воздушной среде, выйдя на сушу одновременно с наземными растениями и эволюционируя в постоянной связи с ними. Эволюция грибов шла в направлении выхода на сушу, потери подвижных (жгутиковых) стадий, возникновения адаптации к жизни вне водной среды и синтеза ферментов, позволяющих осваивать все новые и новые субстраты.

Паразиты папоротников (предположительно ржавчинные) обнаружены в окаменелостях карбона (около 300 млн лет назад), а в юрском периоде (200 млн лет назад) уже существовали аскомицеты с высокоразвитыми сумками.

Высокое биологическое разнообразие (около 250 тыс. видов) свидетельствует о том, что грибы – это процветающая в эволюционном плане группа организмов.

И грибы-сапротрофы, и грибы-паразиты связаны в своем питании в основном с растительными тканями. Связь грибов с растениями, по-видимому, сложилась очень давно, вероятно на самых ранних этапах их эволюции. Скорее всего выход растений на сушу и возникновение наземных сосудистых растений были бы невозможны без симбиоза с грибами. Самые ранние ринофиты из силура и нижнего девона имели в стелющихся стеблях грибной мицелий.

Возникновение эктотрофной микоризы привело к расцвету древесных растений в карбоне. В меловом периоде она дала возможность распростра-

ниться древесным породам из тропиков в умеренные зоны с неустойчивым климатом и бедными почвами.

Возможно, именно заражение клеток грибами, как симбиотрофными, так и паразитическими, вызвало эволюцию защитных механизмов растений и привело к формированию лигнина – второго по распространенности в природе (после целлюлозы) природного полимера. В свою очередь у грибов возникли ферментные системы, разлагающие лигнин. Продукты разложения лигнина – гуминовые соединения – стали одним из компонентов почвенного гумуса.

Есть гипотеза о том, что разрастание подземных органов (корнеплодов, клубней) – результат генетически закрепленного эффекта, вызываемого микоризными грибами.

Сейчас доказано, что фитопатогенные микроорганизмы могут с помощью плазмид передавать некоторые свои гены в геном хозяйских клеток. Возможно, и грибы могут косвенно участвовать в эволюции растений.

Таким образом, эволюция растений и само функционирование экосистем неразрывно связаны с эволюцией и жизнедеятельностью грибов и соответственно с эволюцией биосферы в целом.

### Контрольные вопросы и задания

1. Назовите экологические группы грибов по отношению к температуре.
2. Назовите экологические группы грибов по отношению к влаге.
3. Какие субстраты способны осваивать грибы?
4. Перечислите основные трофические группы грибов.
5. Какое влияние на жизнедеятельность грибов оказывает свет?
6. Какова основная роль грибов в функционировании современных экосистем?
7. Каково значение грибов-микоризообразователей в функционировании фитоценозов?
8. Каково значение грибов-паразитов в функционировании фитоценозов?
9. Как можно охарактеризовать распространение грибов в природе?
10. Какова роль грибов в эволюции биосферы?

## ЛЕКЦИЯ 34 ЭКОЛОГИЯ ГРИБОВ. РОЛЬ ГРИБОВ В ХОЗЯЙСТВЕННОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЧЕЛОВЕКА

### План лекции

1. Роль грибов в хозяйственной деятельности человека.
2. Охрана грибов.

### 1. Роль грибов в хозяйственной деятельности человека

Грибы всегда были интересны человеку прежде всего как продукт питания. В некоторых странах они даже назывались «мясом для бедняков», т. к. ими в известной степени малоимущие слои населения восполняли недостаток белковой пищи. Все сведения о съедобности или ядовитости грибов, которыми мы сейчас располагаем, накоплены опытом множества поколений наших предков, на практике постигавших свойства того или иного гриба. В результате некоторые грибы, например шампиньоны, знамениты с незапамятных времен.

В настоящее время потребность населения в съедобных грибах восполняет *грибоводство* – важная отрасль сельского хозяйства. «Чемпионом» остается шампиньон, который растет в богатой перегноем почве, выращивается на специально подготовленных компостах. Другие широко используемые грибы – это ксилотрофы, растущие в природе на мертвой древесине, такие, как вешенка, шиитаке. Традиционен сбор грибов в природе.

Некоторые ядовитые грибы тоже были в каком-то смысле популярны: существует предположение, что римский император Клавдий (I век н.э.) был отравлен бледной поганкой, схожей с цезарским грибом. Таким образом, грибы в какой-то мере «принимали участие» и в политической жизни общества.

В древних культурах Центральной Америки «заметную роль играли» галлюциногенные грибы, которые применялись в религиозных обрядах. Широко известно использование северными народами мухомора красного в качестве стимулирующего и лекарственного средства.

Но первыми одомашненными грибами стали не шампиньоны, а дрожжи, которые с незапамятных времен дали человечеству два популярнейших продукта: хлеб и вино. Дрожжи используются и сейчас как продуценты необходимых веществ и модели для биологических исследований.

Некоторые из грибов-сапротрофов являются продуцентами антибиотиков, совершивших революцию в медицине. С открытием пенициллина стало возможным лечение болезней, считавшихся ранее абсолютно летальными,

таких, как перитонит, сепсис. После открытия антибиотиков из группы циклоспоринов стала возможной трансплантация органов и тканей, т. к. эти вещества оказались активными иммунодепрессантами, подавляющими отторжение. Использование некоторых грибов перспективно для поиска и синтеза антибластических веществ.

Многие необходимые в лекарственной и пищевой промышленности вещества сегодня получают методами биотехнологии с помощью грибов.

Биотехнология с применением грибов, в основном дейтеромицетов, позволяет производить в огромных количествах органические кислоты, ферменты, фитогормоны, витамины, лекарства и другие продукты.

Грибы широко используют в генетических экспериментах, так же, как и бактерии. Геном грибов невелик; их можно легко культивировать на питательных средах со стандартным составом, они не требуют больших затрат на выращивание и содержание. Но, в отличие от бактерий, грибы – эукариоты; у них есть хромосомы, митоз. И данные, полученные при помощи грибов, можно с большой долей уверенности экстраполировать и на другие эукариоты, включая человека.

Так, в итоге исследований биохимических мутантов сумчатого гриба *Neurospora* выдвинули важнейшее положение молекулярной генетики: один ген – один фермент. На этой основе был разработан метод генетического анализа: тетрадный анализ.

Сейчас активно изучаются особенности биологии и экологии грибов, входящих в состав ризосферы растений. Так, грибы рода триходерма, обитающие рядом с корнями растений, препятствуют их поражению патогенными организмами. Препарат триходермин предложено использовать в сельском хозяйстве как биологическое средство защиты растений от возбудителей болезней сельскохозяйственных культур.

Некоторые хищные грибы предложено использовать для борьбы с почвенными нематодами.

Но грибы играют не только положительную роль в истории человечества.

Они могут причинять большой ущерб народному хозяйству, вызывая заболевания сельскохозяйственных растений и животных, порчу плодов и семян, продуктов питания, бумаги, древесины и других изделий.

Когда болезни растений становились массовыми, это сказывалось на судьбах целых народов. Далеко не единственный пример – фитофтороз картофеля в Западной Европе в середине XIX века. В то время в Ирландии из 4-х млн населения около одного миллиона питались исключительно картофелем, а для двух миллионов человек картофель составлял 70% пищевого рациона. Два неурожайных года свели в могилу более миллиона ирландцев, а полтора миллиона жителей этой страны эмигрировали в Америку. Большие потери урожая возможны при поражении злаковых культур ржавчиной.

В средние века массовая гибель людей происходила в основном по причине двух болезней, смертность от которых превышала смертность от всех остальных, вместе взятых. Это чума и эрготизм. Эрготизм – это отрав-

ление алкалоидами спорыньи, попавшими в муку из зерен ржи, зараженных склероциями. Алкалоиды вызывают сокращения мышц. Высокие дозы алкалоидов приводят к мучительной смерти, низкие – к сильным болям, умственным расстройствам, агрессивному поведению. В связи с этим примечательно, что начало многих войн в средневековой Европе совпадало с массовым отравлением спорыньей. Сейчас в связи с нарушением агротехники, повышением влажности климата в основных зернопроизводящих зонах России *огромную угрозу приобрел фузариоз колоса зерновых*, возбудитель которого также очень опасный токсигенный гриб.

Даже водные грибы способны повлиять на экономику отдельных стран. Так, водные оомицеты часто поражают икру и рыбную молодь, нанося большой вред рыбному хозяйству.

Паразитические грибы приводили и к изменениям ландшафтов, как природных, так и созданных человеком. Восточные штаты США почти полностью лишились каштановых лесов, уничтоженных грибом *Criphonectria parasitica*, вызывающим поражения коры. В некоторых западноевропейских странах погибли от грибковой болезни все ильмы.

Таким образом, влияние грибов на биосферу огромно, хотя и не сразу заметно из-за немногочисленности проявлений их «скромного» внутрисубстратного образа жизни.

## 2. Охрана грибов

В Красную книгу Российской Федерации входит несколько десятков видов грибов. Охрана грибов имеет некоторые особенности.

Гриб – это не только плодовое тело на поверхности земли; это разветвленный в субстрате мицелий. Поэтому и охранять от неблагоприятных воздействий необходимо в первую очередь субстрат, на котором он живет и питается. Охрана грибов основывается прежде всего на охране их местообитаний – естественных фитоценозов. Конечно, сохранение естественных мест обитания важно для любого находящегося под защитой вида. Однако животных можно переселять или содержать в зоопарках, растения размножать семенами или клонировать. Искусственное же воспроизводство грибов намного сложнее. Охрана грибов осложняется еще и тем, что многие из них являются микоризообразователями, неспособными существовать без своего партнера-растения.

Искусственно вырастить удастся немногие виды грибов, и то, как правило, сапротрофы. Искусственное выращивание микоризообразователей практически невозможно или очень сложно даже при наличии партнера-симбионта. Воссоздать требующийся грибу микроклимат лесного сообщества в полном объеме не удастся.

Основой сохранения видового разнообразия грибов является рациональное природопользование, исключающее повышенную нагрузку лесных экосистем.

Необходимо исключить факторы, неблагоприятно влияющие на функционирование грибницы: вырубку лесов, избыточное вытаптывание, иссушение, загрязнение почв. Даже удаление валежа должно производиться избирательно, т. к. это может негативно сказаться на возобновлении популяций грибов-ксилотрофов, так необходимых для нормального круговорота веществ в лесных экосистемах. Неконтролируемый сбор плодовых тел тоже причиняет ущерб видовому многообразию грибов, потому что препятствует образованию нового мицелия из спор. Однако первоосновой охраны грибов является все-таки сохранение уже существующего мицелия– грибницы, способной ежегодно давать новые плодовые тела. Поэтому для сохранения видового разнообразия так важно создание заповедников или заказников.

### **Контрольные вопросы и задания**

1. Какое значение имеют фитопатогенные грибы в хозяйственной деятельности человека?
2. Какое применение находят грибы в пищевой, микробиологической, фармацевтической и других отраслях промышленности?
3. Оцените наиболее важные аспекты охраны грибов.

## БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК К МОДУЛЮ № 5

### Основная литература

1. Ботаника: лаб. практикум / И. Е. Ямских, Е. А. Иванова, И. П. Филиппова [и др.]. – Красноярск : ИПК СФУ, 2009. – 220 с. (Ботаника: УМКД № 1341/ рук. творч. коллектива Н. В. Степанов).
2. Ботаника: орг. – метод. указания / сост. : И. Е. Ямских, И. П. Филиппова, Е. А. Иванова [и др.]. – Красноярск : ИПК СФУ, 2009. – 64 с. (Ботаника: УМКД № 1341/ рук. творч. коллектива Н. В. Степанов).
3. Ботаника: метод. указания по самост. работе / сост. : И. Е. Ямских, И. П. Филиппова, Е. А. Иванова [и др.]. – Красноярск : ИПК СФУ, 2009. – 80 с. (Ботаника: УМКД № 1341/ рук. творч. коллектива Н. В. Степанов).
4. Белякова, Г. А. Ботаника: в 4 т. Т. 1. Водоросли и грибы / Г. А. Белякова, Ю. Т. Дьяков, К. Л. Тарасов. – М. : Академия, 2006. – 320 с.
5. Белякова, Г. А. Ботаника: в 4 т. Т. 2. Водоросли и грибы / Г. А. Белякова, Ю. Т. Дьяков, К. Л. Тарасов. – М. : Академия, 2006. – 314 с.
6. Дьяков, Ю. Т. Введение в альгологию и микологию: учеб. пособие для вузов / Ю. Т. Дьяков. – М. : Изд-во Моск ун-та, 2001. – 192 с.
7. Практикум по систематике растений и грибов / А. Г. Еленевский, М. П. Соловьева, Н. М. Ключникова [и др.]. – М. : Академия, 2001. – 160 с.
8. Кутафьева, Н. П. Морфология грибов / Н. П. Кутафьева. – Красноярск : Изд-во Краснояр. ун-та, 1999. – 171 с.

### Дополнительная литература

9. Беглянова, М. И. Флора агариковых грибов южной части Красноярского края / М. И. Беглянова. – Красноярск: Изд-во Краснояр. гос. пед. ин-та, 1972. – 205 с.
10. Беккер, З. Э. Физиология и биохимия грибов / З. Э. Беккер. – М. : Изд-во Моск ун-та, 1988. – 230 с.
11. Бондарцева, М. А. Определитель грибов СССР. Порядок афиллофоровые. Вып. 1 / М. А. Бондарцева, Э. А. Пармасто. – Л. : Наука. Ленигр. отд-ние, 1986. – 191 с.
12. Васильева, Л. Н. Пиреномицеты и локулоаскомицеты севера Дальнего Востока / Л. Н. Васильева. – Л. : Наука. Ленигр. отд-ние, 1987. – 255 с.
13. Водоросли: справ. / под ред. С. П. Вассера, Н. В. Кондратьевой, Н. П. Масюк [и др.]. – Киев : Наук. думка, 1989. – 608 с.
14. Грин, Н. Биология: в 3 т. / Н. Грин, У. Стаут, Д. Тейлор. – М. : Мир, 1990.
15. Кнооп, М. Все о грибах / М. Кнооп. – М. : 2000. – 256 с.
16. Красная книга Красноярского края: Растения и грибы. – Красноярск : Поликом, 2005. – 368 с.



17. Красная книга РСФСР (растения). – М. : Росагропромиздат, 1988. – 590 с.
18. Красная книга СССР. – М. : Лесн. пром-сть, 1984. – 480 с.
19. Малахов, В. В. Основные этапы эволюции эукариотных организмов / В. В. Малахов // Палеонтолог. журн. – 2003. – № 6. – С. 25–32.
20. Мир растений: в 6 т. Т. 2. Грибы / под ред М. В. Глосенко. – М. : Просвещение, 1991.
21. Мюллер, Э. Микология / Э. Мюллер, В. Лёффлер. – М. : Мир, 1995. – 343 с.
22. Новожилов, Ю. К. Класс Миксомицеты. Определитель грибов России: Отдел Слизевика / Ю. К. Новожилов. – СПб. : Наука. С.-Петербург. отд-ние, 1993. – С. 58–59.
23. Рейвн, П. Современная ботаника: учеб. в 2 т. / П. Рейвн, Р. Эверт, С. Айкхорн. – М. : Мир, 1990. – 692 с.
24. Солдатенкова, Ю. П. Малый практикум по ботанике. Лишайники / Ю. П. Солдатенкова. – М.: Изд-во МГУ, 1977. – 128 с.
25. Стрельская, О. Я. Низшие растения. Систематика / О. Я. Стрельская. – М. : Высш. шк., 1985. – 240 с.
26. Черепанова, Н. П. Систематика грибов / Н. П. Черепанова. – СПб. : Изд-во СПб. ун-та, 2004. – 351 с.

### Электронные и интернет-ресурсы

27. <http://www.mycology.net/>
28. <http://www.mushroomexpert.com/>
29. <http://mycoweb.narod.ru/fungi/index.html>

### Наглядные и другие пособия, методические указания и материалы по техническим средствам обучения

30. Ботаника. Презентационные материалы. Версия 1.0 [Электронный ресурс]: нагляд. пособие / Н.В. Степанов, И.Е. Ямских, Е.А. Иванова [и др.]. – Электрон. дан. – Красноярск: ИПК СФУ, 2009. – (Ботаника: УМКД № 1341 / рук. творч. коллектива Н.В. Степанов). – 1 электрон. опт. диск (DVD).
31. Интерактивные технические средства обучения : практ. руководство / сост. : А. Г. Суковатый, К. Н. Захарьин, А. В. Казанцев, А. В. Сарафанов. – Красноярск : ИПК СФУ, 2009. – 84 с.