

БОТАНИКА
НИЗШИЕ РАСТЕНИЯ

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ

1. Кто такие низшие растения?
2. Системы и классификации органического мира и положение в них низших растений
3. Происхождение низших растений
4. Общее строение клеток низших растений. Митоз и цитокinesis.
 - Эукариотные клетки
 - Прокариотные клетки

ВОДОРΟΣЛИ

5. Строение талломов водорослей
6. Размножение водорослей
 - Вегетативное размножение
 - Бесполое размножение
 - Половое размножение
7. Жизненные циклы водорослей
8. Клетка водорослей
 - Клеточные покровы
 - Пластиды
 - - Хлоропласты
 - - Лейкопласты
 - Фотосинтез и фотосинтетические пигменты
 - - Хлорофиллы
 - - Каротиноиды
 - - Фикобилипротеины
 - Фоторецепторный аппарат
 - Адаптивная роль пигментов
 - Запасные вещества
 - Ядро
 - Митоз
 - Цитокinesis
 - Жгутики и жгутиковые клетки
9. Экологические группы водорослей
 - Водоросли водных местообитаний
 - Водоросли наземных местообитаний
 - Водоросли экстремальных условий
 - Ассоциации водорослей с другими организмами
10. Значение водорослей в природе
 - Положительная роль
 - Отрицательная роль
11. Значение водорослей для человека
 - Положительная роль
 - Отрицательная роль
12. Характеристика основных таксономических групп водорослей
 - Отдел Синезеленые водоросли, или Цианобактерии (Cyanophyta, Cyanobacteria)
 - Отдел Красные водоросли, или Багрянки (Rhodophyta)
 - Отдел Зеленые водоросли (Chlorophyta)
 - Отдел Охрофитовые водоросли, или Охрофиты (Ochrophyta)
 - - Класс Диатомовые водоросли, или Диатомеи (Diatomophyceae, Bacillariophyceae)
 - - Класс Бурые водоросли (Phaeophyceae)
 - Отдел Эвгленовые водоросли (Euglenophyta)

ГРИБЫ

13. Строение талломов грибов
14. Размножение грибов

- Вегетативное размножение

- Бесполое размножение

- Половое размножение

15. Жизненные циклы грибов

16. Клетка грибов

- Клеточные покровы

- Аппарат Гольджи

- Ядро

- Митоз

- Цитокинез

- Жгутики и жгутиковые клетки

- Запасные вещества

17. Экологические группы грибов

- Симбиотические грибы

- - Микоризообразователи

- - Лишайники

18. Значение грибов в природе

- Положительная роль

- Отрицательная роль

19. Значение грибов для человека

- Положительная роль

- Отрицательная роль

20. Характеристика основных таксономических групп грибов

- Отдел Хитридиомицеты (*Chytridiomycota*)

- Отдел Зигомицеты (*Zygomycota*)

- Надотдел Дикариомицеты (*Dikaryomycotera*)

- - Отдел Аскомицеты, или Сумчатые грибы (*Ascomycota*)

- - - Подотдел Сахаромицеты, или Голосумчатые (*Saccharomycotina*)

- - - Подотдел Собственно аскомицеты, или Эуаскомицеты (*Euascomycotina*)

- - Отдел Базидиомицеты (*Basidiomycota*)

- - - Класс Ржавчинные, или Урединиомицеты (*Urediniomycetes*)

- - - Класс Головневые, или Устилагиномицеты (*Ustilaginomycetes*)

- - - Класс Собственно базидиомицеты (*Basidiomycetes*)

- - - - Группа Гименомицеты

- - - - - Афиллофороидные базидиомицеты

- - - - - Агарикоидные базидиомицеты

- - - - - Группа Гастеромицеты, или Гастероидные базидиомицеты

- Формальный отдел Несовершенные грибы, или Дейтеромицеты (*Deuteromycota*)

ГРИБОПОДОБНЫЕ ОРГАНИЗМЫ, или ПСЕВДОГРИБЫ

21. Отдел Оомицеты (*Oomycota*)

СЛИЗЕВИКИ

22. Отдел Миксомицеты (*Mucromycota*)

СЛОВАРЬ

ОСНОВНЫЕ ЛИТЕРАТУРНЫЕ ИСТОЧНИКИ

ПРИЛОЖЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ

Основной задачей при написании данного пособия было дать общее представление о группе, которую традиционно называют «низшие растения». Исторически к низшим растениям относили самые разнообразные организмы растительного типа: бактерии, водоросли, грибы, лишайники, слизевики, иногда мохообразные. Их всех объединяет отсутствие дифференцировки на истинные ткани и органы. В настоящем пособии мы ограничимся описанием только тех групп, которые включены в программу курса по низшим растениям, разработанной на кафедре микологии и альгологии биологического факультета московского государственного университета имени М.В. Ломоносова.

КТО ТАКИЕ НИЗШИЕ РАСТЕНИЯ?

Разделять растения на «высшие» и «низшие» предложил в 19 веке французский ботаник А.Л. Жюссье (1748–1836). **Низшие растения** – это растительноподобные организмы, вегетативное тело которых не дифференцировано на отдельные органы, такие как листья, стебли, корни. Такое вегетативное тело называется **талломом**, или **слоевищем**. Талломы могут быть одноклеточными и многоклеточными. В настоящее время, к низшим растениям относят водоросли, грибы, лишайники, а также грибоподобные организмы и слизевики. За исключением синезеленых водорослей¹, которые являются прокариотами, все остальные низшие растения относятся к эукариотам. Клетки прокариот и эукариот имеют различное строение. Основные характеристики прокариотной и эукариотной клеток приведены в таблице 1.

Таблица 1. Сравнение основных характеристик клеток прокариот и эукариот

признак	прокариотная клетка	эукариотная клетка
организация генетического материала	ядро отсутствует; ДНК кольцевая	ядро имеется; ядерная ДНК организована в хромосомы
локализация ДНК	в нуклеоиде и плаزمиде, не ограниченных мембраной	в ядрах, хлоропластах, митохондриях
деление клетки	простое бинарное	митоз
мембранные органеллы	отсутствуют	имеются
рибосомы в цитоплазме	70S–типа	80S–типа
движение цитоплазмы	отсутствует	часто обнаруживается
клеточная стенка	содержит пептидогликан муреин	пептидогликан муреин отсутствует
строение жгутиков	жгутик состоит из белков (у цианобактерий жгутиков нет)	жгутик содержит микротрубочки, собранные в группы

¹ Синезеленые водоросли правомочно также называть цианобактериями, что подчеркивает их принадлежность к прокариотам.

Наука, изучающая водоросли, называется **альгология**; наука, изучающая грибы – **микология**. В ботанике установлены определенные уровни таксономической иерархии, при этом названия таксонов², рангом выше рода, должны иметь соответствующие окончания (таблица 2, 3). Наиболее крупной таксономической единицей является отдел (соответствует типу у животных). В таблицах 4 и 5 приведены основные отделы низших растений, которые будут рассмотрены в данном курсе.

Таблица 2. Иерархия таксонов, принятая в альгологии

таксон	окончание	пример
отдел	– phyta	Chlorophyta (зеленые водоросли)
класс	– phyceae	Ulvophyceae (ульвовые)
порядок	– ales	Ulothrichales (улотриковые)
семейство	– aceae	Ulothrichaceae (улотриковые)
род		<i>Ulothrix</i> (улотрикс)
вид		<i>Ulothrix zonata</i> (улотрикс зональный)

Таблица 3. Иерархия таксонов, принятая в микологии

таксон	окончание	пример
отдел	– mycota	Basidiomycota (базидиомицеты)
класс	– mycetes	Basidiomycetes (собственно базидиомицеты)
порядок	– ales	Agaricales (агариковые)
семейство	– aceae	Agaricaceae (агариковые)
род		<i>Agaricus</i> (шампиньон)
вид		<i>Agaricus bisporus</i> (шампиньон двуспоровый)

Таблица 4. Некоторые отделы водорослей

прокариоты	эукариоты
синезеленые водоросли, или цианобактерии (Cyanophyta, Cyanobacteria)	красные водоросли (Rhodophyta)
	зеленые водоросли (Chlorophyta)
	охрофитовые водоросли (Ochrophyta)
	эвгленовые водоросли (Euglenophyta)

Таблица 5. Некоторые отделы грибов, грибоподобных организмов и слизевиков

эукариоты		
грибы	грибоподобные организмы	слизевики
хитридиомицеты (Chytridiomycota)	оомицеты (Oomycota)	миксомицеты (Mucromycota)
зигомицеты (Zygomycota)		
аскомицеты или сумчатые (Ascomycota)		
базидиомицеты (Basidiomycota)		

² Таксон – конкретная таксономическая группа любого ранга.

СИСТЕМЫ И КЛАССИФИКАЦИИ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА И ПОЛОЖЕНИЕ В НИХ НИЗШИХ РАСТЕНИЙ

Первая классификация органического мира была предложена еще в 4 веке до н.э. Аристотелем (384–322 до н. э.), который разделил все живые организмы на **растения** и **животные**. Классификация Аристотеля просуществовала очень долго, и именно она была положена в основу системы органического мира К. Линнея (1707–1778), который придал этим двум группам ранг царств: царство **Растений** и царство **Животных**. В этой системе все низшие растения будут входить в царство растений.

Во второй половине 19 века Э. Геккель (1834–1919) пришел к заключению, что многие микроорганизмы существенно отличаются как от животных, так и от растений, в связи с чем предложил выделить все организмы, у которых отсутствует дифференцировка на органы и ткани, в отдельное царство **Протисты** (от греческого «*proto*» – первый, первичный). В такой системе низшие растения будут попадать частично в царство растений, частично – царство протистов.

В начале 20 века были выявлены основные уровни клеточной организации организмов: **прокариотная** (от греческого «*pro*» – до и греческого «*karyon*» – ядро) и **эукариотная** (от греческого «*eu*» – хорошо, полностью и греческого «*karyon*» – ядро). Позже были предложены системы, в которых все клеточные организмы разделяли на две группы: царство **Прокариоты**, куда входили все организмы с прокариотным строением клетки, и царство **Эукариоты**, куда были включены протисты, растения и животные. При таком разделении низшие растения будут относиться как к прокариотам (синезеленые водоросли), так и эукариотам.

В 1969 г. американский ученый Р. Уиттэйкер (1920–1981) предложил систему, в которой все клеточные организмы разделил на пять царств: **Монеры** (= **Прокариоты**) (от греческого «*mono*» – один), **Протисты**, **Растения**, **Грибы** и **Животные**. Система Уиттэйкера отражает три основных уровня клеточной организации. Царство монер включает прокариотные организмы; другие четыре царства составляют эукариотные организмы. К царству протист относят преимущественно одноклеточных эукариот; многоклеточные эукариоты представлены, в свою очередь, тремя царствами: растениями (являются автотрофами, продуцентами), грибами (являются осмотрофами, редуцентами) и животными (являются фаготрофами, консументами). Такая система оказалась очень удачной, поскольку она учитывала не только строение, но и способы питания организмов. В этой системе низшие растения будут целиком составлять царство грибов, и частично входить в царства растений, протистов и монер.

Система и классификация живых организмов, прежде всего эукариот, претерпели значительные изменения за последние годы, что связано с новыми подходами к их изучению. Достижения последних лет в области молекулярной биологии, биохимии, цитологии, генетики и т.д. значительно расширили наши знания об организации живых существ, и, как следствие, взгляды на происхождение и родственные связи между организмами во многом изменились. В настоящее время на основании молекулярных исследований эукариотные организмы распределяют в 6 групп (империй): **Амебозоа**

(Amoebozoa), **Хромальвеолата** (Chromalveolata), **Экскавата** (Excavata), **Опистоконта** (Opisthokonta), **Растения** (Plantae) и **Ризария** (Rhizaria) (Adl et al., 2005; Parfrey et al., 2006)³. При таком подходе низшие растения попадают во все эти макротаксоны (таблица 6).

Таблица 6. Положение и распределение разных групп низших растений в макросистеме эукариот

группы	водоросли	грибы	грибоподобные организмы	слизевики
Amoebozoa				+ (миксомицеты и др.)
Chromalveolata	+ (охрофитовые: бурые, диатомовые и др.)		+ (оомицеты и др.)	
Excavata	+ (эвгленовые)			+
Opisthokonta		+ (аскомицеты, базидиомицеты и др.)		
Plantae	+ (красные, зеленые и др.)			
Rhizaria	+			+

Прокариоты, в свою очередь, разделяют на две большие группы: **Археи**, или **Археобактерии** (Archaea) и **Собственно бактерии** (Eubacteria). Курс низших растений из прокариотных организмов включает только цианобактерии, которые обладают оксигенным фотосинтезом (единственные среди других прокариот), в связи с чем, их также называют синезелеными водорослями и традиционно рассматривают в разделе «альгология» (таблица 7).

Таблица 7. Положение синезеленых водорослей в макросистеме прокариот

группы	водоросли
Archaea	
Eubacteria	+ (цианобактерии)

В любом случае, с каких бы позиций мы не пытались рассматривать органический мир, все системы можно разделить на два основных типа: **естественные** (строятся на общности происхождения

³ Adl S.M., Simpson A.G.B., Farmer M.A., Andersen R.A., Anderson O.R., Barta J.R., Bowser S.S., Brugerolle G., Fensome R.A., Fredericq S., James T.Y., Karpov S., Kugrens P., Krug J., Lane C.E., Lewis L.A., Lodge J., Lynn D.H., Mann D.G., McCourt R.M., Mendoza L., Moestrup Ø., Mozley-Standridge S.E., Nerad T.A., Shearer C.A., Smirnov A.V., Spiegel F.W., Taylor M.F.J.R. 2005. The new higher level classification of eukaryotes with emphasis on the taxonomy of protists //J. Eukaryot. Microbiol. 52(5): 399-451.
Parfrey L.W., Barbero E., Lasser E., Dunthorn M., Bhattacharya D., Patterson D.J., Katz L.A. 2006. Evaluating support for the current classification of eukaryotic diversity. PLoS Genetics 2(12) www.plosgenetics.org

таксонов и отражают ход эволюции) и **искусственные** (строятся на каких-либо других признаках, например, морфологических, и служат просто для удобства).

Как видно из таблиц 6 и 7, низшие растения очень разнородны с точки зрения их родственных связей, поэтому выделение таких групп, как водоросли, грибы и т.д. служит просто для удобства изложения и освоения материала, а число отделов низших растений варьирует в зависимости от системы и взглядов разных исследователей.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ НИЗШИХ РАСТЕНИЙ

Согласно палеонтологическим данным, первые прокариотные организмы, в том числе цианобактерии, появились еще в археозое (около 3500 млн. лет назад), где они развивались в анаэробных условиях (таблица 8).

Таблица 8. Геологические эры и периоды

зоны	эры	периоды	млн. лет	основные события
ФАНЕРОЗОЙ	Кайнозой	Неоген	0,01–23,03	– доминирование на суше млекопитающих, – доминирование цветковых растений на суше, – эволюция механизмов опыления и распространения семян
		Палеоген	23,03–33,9	
	Мезозой	Мел	65,5–145,5	– доминирование на суше динозавров, – появление первых цветковых растений (ангиоспермовых)
		Юра	145,5–199,6	
		Триас	199,6–251,0	
	Палеозой	Пермь	251,0–299,0	– доминирование в морской фауне рыб, – выход растений на сушу, появление мхов, папоротникообразных, голосеменных, gymnosperms, грибов
		Карбон	299,0–359,2	
		Девон	359,2–416,0	
		Силур	416,0–443,7	
		Ордовик	443,7–488,3	
		Кембрий	488,3–542,0	
	КРИТЗОЙ	Протерозой		542,0–2500
Археозой			2500–3900	– появление первых форм жизни (прокариот)

Постепенно уровень кислорода в атмосфере повышался, и уже к середине протерозоя достиг современного значения. Именно в протерозое (около 2000 млн. лет назад) возникли первые эукариотные организмы, включая первые эукариотные водоросли. Что касается грибов, то единой точки

зрения на их происхождение нет, что связано с очень незначительным числом их ископаемых остатков. Наиболее достоверные находки, которые можно трактовать как грибы, относятся к палеозойской эре (ордовику), а в качестве наиболее вероятного предка рассматривают группу воротничковых жгутиконосцев (хоанофлагеллат), которые являются древнейшими из ныне живущих одноклеточными организмами, широко распространенными в различных водоемах.

Как же могли возникнуть первые эукариоты? В настоящее время общепризнанной является теория симбиогенеза, подробно изложенная американской исследовательницей Л. Маргелис в книге «Роль симбиоза в эволюции клетки» (Маргелис, 1983). Согласно этой теории, эукариотная клетка возникла путем захвата прокариотной клеткой–хозяином (предположительно, эта была факультативно–анаэробная гетеротрофная бактерия) различных других прокариот, которые не были ею переварены. В результате таких ассоциаций (симбиозов) возникли митохондрии, жгутики и хлоропласты.

Первым шагом к возникновению эукариотных клеток было «приобретение» митохондрий. Предком митохондрий, по–видимому, была какая–то аэробная бактерия, способная окислять продукты брожения до углекислоты и воды, то есть содержащая все необходимые для этого ферменты и систему цитохромов. Вероятно, попав в клетку, где условия оказались благоприятными для симбионта, он стал источником энергии для клетки–хозяина и придал ей способность к аэробному дыханию. Таким образом сформировалась митохондрия (Рис. 1). Чтобы облегчить взаимодействия между клеткой–хозяином и симбионтом, из внутренних плазматических мембран образовались эндоплазматический ретикулум, аппарат Гольджи и ядерная мембрана.

Вступая в ассоциацию с бактериями, которые, предположительно, были сходны с современными спирохетами и содержали микротрубочки, клетки смогли приобрести подвижность (спирохеты прикреплялись к поверхности клеток). Эти подвижные бактерии могли дать начало жгутикам.

Следующей ступенью в эволюции было приобретение некоторыми, уже эукариотными, клетками хлоропласта, что привело к возникновению эукариотных водорослей. Общепринятой в настоящее время является гипотеза, что хлоропласт возник в результате «захвата» клеткой–хозяином фотосинтезирующей цианобактерии. При этом цианобактерии осуществляли фотосинтез в обмен на предоставленные им «приют» и питание. Таким образом возник хлоропласт (Рис. 2). Данная точка зрения подтверждается многими научными фактами.

Таким образом, теория симбиотического происхождения эукариот, принятая подавляющим большинством биологов, очень хорошо объясняет эволюцию клеток: от прокариотической к эукариотической.

ОБЩЕЕ СТРОЕНИЕ КЛЕТОК НИЗШИХ РАСТЕНИЙ.

МИТОЗ И ЦИТОКИНЕЗ

В курс низших растений, за исключением цианобактерий, рассматриваются эукариотные организмы, которые, несмотря на имеющиеся различия в строении клеток, в целом имеют единый план

строения (Рис. 3, 4). Поскольку многие клеточные структуры важны для систематики этих организмов, рассмотрим строение клеток более подробно.

Эукариотные клетки

Клетки водорослей и грибов покрыты **плазматической мембраной** или **плазмалеммой**, представляющей собой билипидный слой, в котором расположены молекулы белков. Плазмалемма выполняет различные функции: определяет величину клетки, обеспечивает сохранение различий между клеточным содержимым и средой, служит фильтром и отвечает за активный транспорт веществ, участвует в восприятии внешних сигналов и т.д. Снаружи над мембраной у большинства этих организмов имеется **клеточная стенка**. **Клеточная стенка** – это клеточный покров, секретлируемый кнаружи от плазматической мембраны, который состоит из аморфного матрикса и погруженного в него фибриллярного (= скелетного) компонента. Клеточная стенка выполняет защитную, опорную и транспортную функции: она защищает содержимое клетки, у многоклеточных форм служит связующим звеном между соседними клетками, обеспечивая целостность всего организма. Набор веществ, входящих в состав клеточной стенки, различается у разных систематических групп низших растений. Клетка, лишенная клеточной стенки и покрытая только плазматической мембраной, ограничивающей внутреннее содержимое, называется **протопласт**; внутреннее содержимое клетки – **протоплазма**, состоит из двух основных компонентов: **цитоплазмы** и **ядра**. Цитоплазму формально разделяют на три части: **гиалоплазму**, **органеллы** и **включения**.

Гиалоплазма (= **цитозоль**) – растворимый компонент цитоплазмы, занимающий пространство между органеллами. Функциональная роль гиалоплазмы для клетки велика: в ней локализованы различные ферменты, участвующие в метаболизме клетки, происходит синтез и накопление запасных веществ, осуществляются процессы гликолиза, синтез белков и т.д.

Органеллы клетки, в зависимости от их строения, можно разделить на две группы: **мембранные** и **немембранные**. Мембранные органеллы, в свою очередь, также можно разделить на **одномембранные** и **двумембранные**. К первой группе относят органеллы вакуолярной системы: аппарат Гольджи, эндоплазматический ретикулум (= эндоплазматическая сеть), плазматическая мембрана и различные вакуоли; ко второй – митохондрии, пластиды, ядро. К немембранным органеллам относят рибосомы и цитоскелет.

Аппарат Гольджи (АГ) – органелла, состоящая из мембранных структур (цистерн), собранных вместе. Отдельная стопка таких структур называется диктиосомой. По краям стопок располагаются мелкие вакуоли. Функции АГ заключаются в выведении секреторных продуктов из клетки; в нем происходит синтез различных полисахаридов и т.д.

Эндоплазматический ретикулум (ЭПР), или **эндоплазматическая сеть (ЭПС)** – органелла, состоящая из мембранных структур, образующих вакуоли и цистерны, которые могут ветвиться и сливаться друг с другом. По своему строению ЭПР бывает гладкий и гранулярный (= шероховатый) (в

последнем случае на его поверхности находятся рибосомы). Функции ЭПР заключаются в образовании транспортных пузырьков, переносящих новосинтезированные продукты, участии в синтезе различных веществ, на гранулированном ЭПР происходит первичный синтез клеточных мембран и т.д.

Митохондрия – органелла, покрытая двумя мембранами. Внутри митохондрии находится матрикс, содержащий кольцевую молекулу ДНК, РНК и рибосомы. Внутренняя мембрана образует впячивания – кристы. Основная функция митохондрий заключается в том, что в них происходят важнейшие для биоэнергетики клетки реакции окисления молекулярным кислородом органических соединений с образованием CO_2 и H_2O , сопряженные с синтезом АТФ.

Строение крист митохондрий – признак, используемый для характеристики макротаксонов эукариот. Например, у охрофитовых водорослей и слизевиков – трубчатые кристы, у красных и зеленых водорослей, а также грибов – пластинчатые, а у эвгленовых водорослей – дисковидные.

Митохондрии имеют симбиотическое происхождение. Согласно теории симбиогенеза, протомитохондрией была аэробная грамотрицательная эубактерия, содержащая ферменты цикла Кребса и систему цитохромов для полного окисления углеводов до CO_2 и H_2O .

Пластида – органелла, покрытая двумя мембранами, внутри которой находится матрикс с собственной системой репродукции. Пластиды характерны только для клеток фотосинтезирующих эукариот. В зависимости от строения и основных функций описаны разные типы пластид (например, хлоропласты, лейкопласты), основным из которых является хлоропласт.

Хлоропласт (= хроматофор) – мембранная органелла, в которой происходят фотосинтетические процессы. Хлоропласт ограничен от цитоплазмы мембранами, внутри находится строма. В строме располагаются элементы авторепродукции хлоропластов (ДНК, РНК, рибосомы) и локализованы ферменты, участвующие в метаболических процессах. Внутри стромы имеются мембранные образования: **тилакоиды** – структуры, образованные за счет внутренней мембраны хлоропласта, которые могут формировать **ламеллы** – стопки тилакоидов, расположенные по всей длине хлоропласта или **граны** – стопки тилакоидов, в которых мембраны соседних тилакоидов сливаются. Хлоропласты многих водорослей содержат **пиреноиды** – участки хлоропласта, содержащие фермент темновой фазы фотосинтеза (рубиско). У некоторых водорослей, помимо хлоропластов, в клетках встречаются лейкопласты и их разновидность – амилопласты. **Лейкопласт** – бесцветная пластида, покрытая двумя мембранами, внутренняя из которых образует немногочисленные тилакоиды. В лейкопласте имеются ДНК, рибосомы и ферменты, осуществляющие синтез и гидролиз запасных веществ. **Амилопласт** – пластида из группы лейкопластов, в которой откладывается крахмал.

Хлоропласты имеют симбиотическое происхождение. Согласно теории симбиогенеза, протопластидой была фотосинтезирующая цианобактерия, содержащая все необходимые для этого процесса компоненты.

Митохондрии и хлоропласты, обладая собственным геномом, образуются в клетках путем деления уже существующих органелл.

Ядро – органелла, покрытая двумя мембранами, пронизанными порами; между ядерными мембранами располагается перинуклеарное пространство. Ядро содержит хроматин (ДНК в комплексе с ядерными белками); в нем может присутствовать одно или несколько ядрышек. Основная функция ядра – хранение и репликация большей части наследственного материала.

Рибосома – органелла, осуществляющая биосинтез белков в клетке. По своей структуре – это рибонуклеопротеидная частица, в состав которой входят белки и несколько молекул РНК. Рибосома эукариотных клеток имеет коэффициент седиментации 80S и состоит из двух частей: большой и малой субъединиц.

Цитозоль содержит множество белковых нитей, собранных в **цитоскелет**. Цитоскелет состоит из трех основных типов нитей: **актиновых филаментов, микротрубочек**, состоящих из **тубулинов**, и **промежуточных филаментов**. Именно цитоскелет определяет форму тела клетки, обеспечивает движение цитоплазмы и образует сеть, которая организует ферментативные реакции.

Центр организации микротрубочек (ЦОМТ). Главным центром организации микротрубочек служит **клеточный центр (= centrosома)**. У некоторых водорослей, как и животных, centrosома содержит пару центриолей. Однако у грибов и многих водорослей центриолей нет, а в качестве центров организации микротрубочек выступают другие структуры.

Жгутик эукариот представляет собой вырост цитоплазмы, покрытый плазматической мембраной и содержащий микротрубочки. Жгутики у всех эукариотных организмов имеют единый план строения. Он состоит из свободной части, внутри которой расположена **аксонема**, состоящая из девяти дуплетов и пары центральных микротрубочек (формула $9 \times 2 + 2$). В цитоплазме жгутик закреплен при помощи **базального тела**, представляющего собой полый цилиндр, состоящий из девяти триплетов (формула $9 \times 3 + 0$), от которого отходит **корешковая система**, представленная микротрубочками.

Клетки, имеющие жгутики, называют **монадными клетками**, или **зоидами**. Жгутики могут быть гладкие или нести на своей поверхности различные волоски (о таких жгутиках говорят, что они «перистые»). Прикрепляться жгутики могут на переднем конце клетки (апикальные жгутики), могут быть чуть сдвинуты от переднего конца (субапикальные жгутики), могут прикрепляться сбоку (боковые, или латеральные жгутики) и т.д. Если клетка несет жгутики, одинаковые по морфологии, то они называются **изоморфные**, если жгутики имеют разное строение, то они называются **гетероморфные**. Клетки, несущие равные по длине жгутики, называются **изоконтные**, разные – **гетероконтные**.

Включения, в отличие от органелл, необязательные компоненты клеток. Они могут быть представлены запасными веществами, отложениями продуктов метаболизма и т.д.

Митоз (= кариокинез, = непрямоe деление) – универсальная форма деления ядер всех эукариот, обеспечивающая одинаковое распределение наследственного материала между двумя дочерними клетками. Перед делением хромосомы в синтетической фазе клеточного цикла удваиваются, а затем конденсируются, то есть приобретают вид нитчатых структур. Перенос хромосом в дочерние клетки

осуществляется веретеном деления, состоящим из микротрубочек.

Митоз включает в себя следующие основные стадии: **1) профазы** (появление митотических хромосом); **2) метафазы** (хромосомы собираются в экваториальной плоскости); **3) анафазы** (расхождение хромосом); **4) телофазы** (хромосомы располагаются на полюсах и деконденсируются).

В зависимости от поведения ядерной оболочки различают **открытый митоз** (ядерная оболочка исчезает), **полуоткрытый** (ядерная оболочка частично остается) и **закрытый** (ядерная оболочка сохраняется).

Цитокинез (= **клеточное деление**) может по-разному происходить у разных групп низших растений. У большинства водорослей и грибов цитокинез происходит **бороздой**, при этом борозда деления растет от периферии клетки к центру за счет впячивания мембраны. У некоторых водорослей цитокинез может происходить с образованием **клеточной пластинки**, растущей от центра к периферии клетки и образованной везикулами АГ и/или ЭПР.

Прокариотные клетки

У цианобактерий, как и других прокариотических организмов, клетки не имеют таких мембранных органелл как ядро, пластиды, митохондрии, аппарат Гольджи, эндоплазматический ретикулум, вакуоли; из немембранных органелл у них отсутствуют цитоскелет и клеточный центр (Рис. 5).

Клетка цианобактерий покрыта **плазматической мембраной**, сверху которой располагается **клеточная стенка**. **Цитоплазма** клеток вязкая, не способная к токам. Центральная неокрашенная часть клетки называется **центроплазма**; часть центроплазмы, в которой располагается кольцевая молекула ДНК, называется **нуклеоплазма**, или **нуклеоид** (в состав нуклеоплазмы, помимо ДНК, входят также белки и РНК). В клетках цианобактерий присутствуют рибонуклеопротеидные частицы – **рибосомы**, которые отличаются от эукариотных цитоплазматических рибосом коэффициентом седиментации: полная рибосома имеет коэффициент седиментации 70S. **Фотосинтетические пигменты** цианобактерий расположены на **тилакоидах**, которые образованы за счет впячивания плазматических мембран. Место, где расположены тилакоиды, называется **хроматоплазма** (занимает периферическое положение в клетке). Фермент темновой фазы фотосинтеза (рубиско) находится в структурах, которые носят название **карбокисомы** (= **полиэдрические тела**). Клетки многих цианобактерий содержат так называемые **газовые вакуоли**⁴, состоящие из плотно расположенных цилиндрических газовых везикул, образованных белком (в световом микроскопе имеют вид черных точек). Везикулы заполнены газом и, таким образом, обеспечивают клеткам плавучесть: они позволяют планктонным видам подниматься и опускаться в толще воды. В клетках цианобактерий откладываются различные запасные продукты в виде **включений** и **гранул**.

⁴ Газовые вакуоли корректнее называть «псевдовакуоли», так как они имеют принципиально иное строение, чем вакуоли эукариот.

Деление клеток происходит путем простого **бинарного деления**. **Репликация ДНК** начинается в одной исходной точке, в которой ДНК связана с мембраной. После удвоения молекулы ДНК, связанные с плазматической мембраной, расходятся за счет растяжения мембраны между нуклеоидами, а затем образуется перегородка (септа), делящая клетку надвое. При этом происходит точное распределение генетического материала.

ВОДОРΟΣЛИ

Наука о водорослях называется **альгология** (от латинского «*alga*» – водоросль и греческого «*logos*» – наука). **Водоросли** – эта группа фотоавтотрофных организмов⁵, большинство из которых обитает в воде, имеет одноклеточные гаметангии, и вегетативное тело которых представлено талломом.

Все водоросли, за исключением синезеленых, являются эукариотными организмами (таблица 6, 7). Водоросли представляют собой сборную группу, включающую организмы, разные по происхождению. Основные отделы водорослей представлены в таблице 4.

СТРОЕНИЕ ТАЛЛОМОВ ВОДОРΟΣЛЕЙ

Талломы водорослей могут быть одноклеточными, колониальными и многоклеточными. При соединении клеток в группы образуются колонии. **Колония** состоит из нефиксированного числа клеток; растет колония за счет деления и роста образующих ее клеток. **Ценобий** (частный случай колонии) – колония, в которой строго фиксировано число клеток; ценобий растет только за счет роста слагающих его клеток, а не их деления.

Талломы водорослей по внешнему виду бывают самые разнообразные: от **микроскопических**, заметных только при использовании светового микроскопа (например, у хлореллы), до **макроскопических**, размеры которых достигают нескольких метров и больше (например, у ламинарии). Водоросли, талломы которых имеют макроскопические размеры, называют **макрофитами**. **На основании строения вегетативного тела у водорослей выделяют разные типы организации талломов.**

1) Монадный тип объединяет одноклеточные и колониальные формы, клетки которых способны к движению с помощью жгутиков. Характерными атрибутами многих монадных клеток являются сократительная вакуоль и глазок.

Например, такой тип строения характерен для зеленых водорослей хламидомонады и вольвокса, эвгленовых водорослей.

2) Коккоидный тип объединяет одноклеточные и колониальные формы, клетки которых всегда имеют клеточную стенку и неподвижны в вегетативном состоянии (то есть, у них отсутствуют жгутики)⁶.

Например, такой тип строения характерен для зеленых водорослей хлореллы и плеврококка, всех диатомовых водорослей, многих синезеленых водорослей.

3) Нитчатый тип объединяет многоклеточные формы, характеризующиеся нитевидным расположением одетых оболочками клеток, которые образуются в результате клеточных делений только в одном поперечном направлении.

⁵ Среди водорослей также есть гетеротрофные представители.

⁶ Некоторые представители способны к движению, но не за счет жгутиков.

Например, такой тип строения характерен для зеленых водорослей улотрикса и спирогиры, многих синезеленых водорослей.

4) Ложнотканевый тип объединяет формы, таллом которых образуется за счет срастания отдельных нитей, в результате чего формируются крупные объемные слоевища.

Например, такой тип таллома имеют многие красные водоросли.

5) Тканевый тип объединяет многоклеточные формы, клетки таллома которых способны делиться в трех взаимно перпендикулярных направлениях, в результате чего формируются обычно крупные, объемные слоевища. Клетки, находясь в разных условиях, приобретают функциональную и морфологическую дифференциацию, что приводит к образованию тканей.

Например, такой тип таллома характерен для большинства бурых водорослей (ламинарии, фукуса).

Простейшие тканевые талломы имеют вид одно- или двухслойных пластин, в которых все клетки функционально и морфологически одинаковые. Такой тип слоевищ называют **пластинчатый**. Пластинчатые талломы характерны для зеленой водоросли ульвы и красной водоросли порфиры.

Необходимо отметить, что во всех группах водорослей существует параллелизм форм, то есть представители разных групп водорослей, которые не связаны друг с другом родственными связями, могут иметь морфологическое сходство (таблица 9). Одна из причин, объясняющая, почему водоросли из самых разных отделов имеют общность строения, связана, прежде всего, с однообразием условий водной среды, в которой они обитают, по сравнению с наземными местообитаниями.

Таблица 9. Типы талломов водорослей

ОДНОКЛЕТОЧНЫЕ ТИПЫ ТАЛЛОМОВ			
монадный		коккоидный	
одноклеточные	колониальные	одноклеточные	колониальные
хламидомонада, эвгленовые водоросли	вольвокс	хлорелла, плеврококк, некоторые диатомовые	некоторые диатомовые, цианобактерии
МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ ТИПЫ ТАЛЛОМОВ			
нитчатый	ложнотканевый	тканевый	пластинчатый
улотрикс, спирогира, некоторые цианобактерии	многие красные водоросли	ламинария, фукус	ульва, порфира

РАЗМНОЖЕНИЕ ВОДОРΟΣЛЕЙ

Водоросли могут размножаться вегетативным⁷, бесполом и половым способами.

Вегетативное размножение

У водорослей можно выделить следующие способы вегетативного размножения: **деление пополам, фрагментация** и размножение с помощью **специализированных структур** (таблица 10).

⁷ Иногда вегетативное размножение рассматривают как часть бесполого размножения.

1) **Деление пополам** как процесс размножения характерен только для одноклеточных форм. Колониальные и многоклеточные формы только растут за счет деления клеток, но не размножаются, так как при этом не происходит увеличения числа отдельных особей.

Делением пополам размножаются, например, эвгленовые и диатомовые водоросли.

2) **Фрагментация** характерна для колониальных (но не ценобиальных) и многоклеточных форм (особенно для нитчатых). У колониальных форм это может быть распад колонии на отдельные части, каждая из которых способна к новому росту. У нитчатых или других многоклеточных форм таллом распадается на отдельные участки, и каждый новый фрагмент способен дальше к самостоятельному росту.

Фрагментацией талломов размножаются, например, нитчатые зеленые водоросли улотрикс и спирогира.

3) **Образование специализированных структур.** У некоторых водорослей можно наблюдать образование специализированных структур, служащих для вегетативного размножения, из которых формируется новый таллом.

Например, к таким структурам можно отнести **гормогонии** синезеленых водорослей, возникающие путем распада нитчатого таллома на отдельные фрагменты, которые способны к движению скольжения. У бурой водоросли фукус на основании таллома (подошве) есть специализированные клетки, из которых могут вырастать новые талломы.

Не все водоросли способны размножаться вегетативным путем. Так, например, у хлореллы, ламинарии нет вегетативного размножения; не размножаются вегетативно также водоросли, для которых характерны колонии типа ценобий (например, вольвокс).

Таблица 10. Типы размножения водорослей

ВЕГЕТАТИВНОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ			
деление пополам	фрагментация	с образованием специализированных структур	
плеврококк, диатомовые, эвгленовые водоросли	улотрикс, спирогира	нитчатые цианобактерии	
БЕСПОЛОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ			
апланоспорами	зооспорами	митоспорами	мейоспорами
хлорелла, красные водоросли	хламидомонада, улотрикс, ламинария	хламидомонада, хлорелла, улотрикс	ульва, ламинария
ПОЛОВОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ			
без образования гамет	с образованием гамет		
конъюгация	изогамия	гетерогамия	оогамия
спирогира	хламидомонада, улотрикс	некоторые зеленые водоросли	ламинария, фукус, красные водоросли

Бесполое размножение

При бесполом размножении формируются специальные **споры бесполого размножения**. Клетка, в которой образуются споры, называется **спорангий**. У одних водорослей любая вегетативная клетка

может стать спорангием, у других – только специализированная. Споры бесполого размножения водорослей можно классифицировать по разным признакам, например, способны споры к активному движению (то есть, имеют ли они жгутики) или нет; по типу деления, который предшествовал образованию спор и т.д. (таблица 10).

1) По способности к движению различают: а) апланоспоры – неподвижные споры и **б) зооспоры** – подвижные споры, которые двигаются за счет жгутиков. Клетка, в которой формируются зооспоры, называется **зооспорангий**.

При бесполом размножении апланоспоры образуются, например, у хлореллы, всех красных водорослей; зооспоры – у хламидомонады и улотрикса.

2) По типу деления различают: а) митоспоры – перед образованием спор происходит митоз(–ы) и **б) мейоспоры** – первое деление, предшествующее образованию спор – мейоз.

У хламидомонады, хлореллы, улотрикса при бесполом размножении образуются митоспоры, у ламинарии – мейоспоры.

Не все водоросли способны к образованию спор бесполого размножения. Например, оно отсутствует у диатомовых и эвгленовых водорослей, а также у бурой водоросли фукус.

Половое размножение

Способы полового размножения можно разделить на два типа: половой процесс **без образования гамет** и **с образованием гамет** (таблица 10). Клетка, в которой формируются половые клетки (гаметы), называется **гаметангий**. Вне зависимости от способа полового размножения, в результате слияния гаплоидных клеток (гамет) образуется **диплоидная зигота**, которая дает начало новому поколению. Различают следующие типы полового процесса.

1) Половой процесс без образования гамет. К такому типу полового процесса относится **конъюгация** – процесс слияния протопластов двух вегетативных клеток.

Конъюгация характерна для некоторых зеленых водорослей, например, спирогиры.

2) Половой процесс с образованием гамет. К этому типу полового процесса относятся: **а) изогамия** – процесс слияния морфологически одинаковых и подвижных за счет жгутиков гамет; **б) гетерогамия (= анизогамия)** – слияние морфологически разных и подвижных за счет жгутиков гамет; при этом гамету большего размера называют условно «женской», меньшую – «мужской»; **в) оогамия** – слияние неподвижной женской гаметы, которую называют **яйцеклеткой**, с мужской гаметой. Мужская гамета может иметь жгутики и в этом случае ее называют **сперматозоид**; если мужская гамета не имеет жгутиков, то ее называют **спермаций**. Женский гаметангий при этом называется **оогоний**, мужской – **антеридий**.

Изогамный половой процесс описан у таких водорослей, как хламидомонада, улотрикс; гетерогамный – показан у некоторых зеленых и бурых водорослей; оогамия – половой процесс, характерный для бурых водорослей ламинарии и фукуса, а также красных водорослей.

Не у всех водорослей в жизненном цикле известно половое размножение. Например, не описан половой процесс у таких водорослей, как синезеленые и эвгленовые.

ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ ВОДРОСЛЕЙ

Жизненные циклы водорослей весьма разнообразны (таблица 11, Рис. 6). Типы жизненных циклов выделяют в зависимости от места редукционного деления и пloidности соответствующего поколения. Если в жизненном цикле водоросли не показан половой процесс, то такой жизненный цикл называют бесполом. У большинства же на каком-либо этапе жизненного цикла происходит половой процесс и редукционное деление. У водорослей выделяют следующие типы жизненных циклов.

Таблица 11. Типы жизненных циклов водорослей

ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ					
с половым процессом					без полового процесса
зиготическая редукция	гаметическая редукция	спорическая редукция		соматическая редукция	
		изоморфная смена	гетероморфная смена		
хламидомонада, улотрикс, спирогира	диатомовые водоросли, фукус	ульва	ламинария, порфира	некоторые красные водоросли	хлорелла, плеврококк, эвгленовые водоросли, цианобактерии

1) Жизненный цикл с зиготической редукцией. Жизненный цикл, при котором вегетативная особь гаплоидна (гапобионт). После полового процесса образуется диплоидная зигота, в которой происходит редукционное деление и вновь образуется гаплоидная особь (Рис. 6, а).

Такой тип жизненного цикла характерен для большинства зеленых водорослей, например, хламидомонады, спирогиры и т.д.

2) Жизненный цикл с гаметической редукцией. Жизненный цикл, при котором вегетативная особь диплоидна (диплобионт). Редукционное деление происходит перед образованием гамет (так что гаметы становятся гаплоидными), после их слияния образуется диплоидная зигота, которая дает начало новой диплоидной особи (Рис. 6, б)

Такой тип жизненного цикла имеют, например, все диатомовые водоросли, бурая водоросль фукус.

3) Жизненный цикл со спорической редукцией. Жизненный цикл, при котором часть жизненного цикла проходит в гаплоидной стадии (это гаплоидное поколение называется **гаметофитом**), а часть – в диплоидной (это диплоидное поколение называется **спорифитом**).

Редукционное деление происходит перед образованием спор бесполого размножения, которые формируются на спорофите. Эти гаплоидные споры дают начало гаметофиту. На гаметофите формируются гаметы, они сливаются, образуется диплоидная зигота, которая вновь прорастает в диплоидный спорофит (Рис. 6, в).

Если гаметофит и спорофит морфологически не отличаются друг от друга, то такой жизненный цикл называют **изоморфным**; если они морфологически различны – **гетероморфным**.

Жизненный цикл с изоморфной сменой поколений (генераций) описан, например, у зеленой водоросли ульвы. Жизненный цикл с гетероморфной сменой поколений (генераций) характерен, например, для бурой водоросли ламинарии и красной водоросли порфиры.

4) Жизненный цикл с соматической редукцией. Жизненный цикл, при котором редукционное деление происходит в диплоидной вегетативной клетке (Рис. 6, г).

Такой тип жизненного цикла довольно редко встречается и показан всего для нескольких видов водорослей.

5) Бесполой жизненный цикл. Жизненный цикл, при котором особь может быть гаплоидной или диплоидной, но у нее не показан половой процесс.

Такой тип жизненного цикла характерен, например, для эвгленовых и синезеленых водорослей.

КЛЕТКА ВОДРОСЛЕЙ

Традиционно, в курсе альгологии рассматривают прокариотные и эукариотные водоросли, которые имеют принципиальные отличия в строении клеток (Рис. 3, 5, таблица 1). Мы рассмотрим более детально строение клетки водорослей, и, главным образом, тех ее компонентов, которые важны для систематики и используются для характеристик отделов.

Клеточные покровы

Клетка водорослей покрыта **плазматической мембраной** (= **плазмалеммой**). В отличие от клеток высших растений, не у всех водорослевых клеток снаружи от плазмалеммы образуется клеточная стенка. В целом, строение клеточных покровов у водорослей довольно разнообразно (таблица 12).

1) Клетка может быть покрыта только плазмалеммой и не иметь никаких дополнительных покровов.

2) Над плазматической мембраной могут формироваться дополнительные структуры. К таким структурам относятся, например, **клеточная стенка**, **кремнеземный панцирь** диатомей, различные **слизистые чехлы** и т.д.

а) Клеточная стенка – это клеточный покров, секретируемый снаружи от плазматической мембраны. Клетки многих водорослей имеют клеточную стенку. Набор веществ, слагающих клеточную стенку, различается у разных систематических групп водорослей. Так, например, основным

компонентом клеточных стенок зеленых водорослей является целлюлоза, красных – целлюлоза и агароидные вещества и т.д.

Таблица 12. Клеточные покровы водорослей

отделы	клеточный покров	основные химические компоненты покровов
синезеленые водоросли	клеточная стенка; часто дополнительный слизистый чехол	муреин; в состав чехла входят полисахариды, различные пигменты
красные водоросли	клеточная стенка	целлюлоза, агар, каррагинан и др.
зеленые водоросли	клеточная стенка	у большей части целлюлоза; у хламидомонады и вольвокса – гликопротеины
охрофитовые водоросли		
класс диатомовые водоросли	кремнеземный панцирь	кремний, пектиновые вещества
класс бурые водоросли	клеточная стенка	целлюлоза, альгиновая кислота и альгинаты, фукоиданы
эвгленовые водоросли	пелликула	различные белки

б) Кремнеземный панцирь – это клеточный покров, секретируемый снаружи от плазматической мембраны и состоящий из кремнезема. Помимо аморфного кремнезема панцирь включает органические и неорганические соединения. Снаружи и изнутри панцирь покрыт слоем, состоящим из пектиновых веществ. Панцирь по строению напоминает коробку, сложенную доньшком и крышкой, и состоит из двух половинок: большей – **эпитеки** («крышка») и меньшей – **гипотеки** («доньшко»). Такой тип покрова характерен для диатомовых водорослей.

в) Слизистые чехлы располагаются на поверхности клетки и представлены различными полисахаридами. Слизи могут включать неорганические вещества (например, соли железа, марганца) и за счет этого быть окрашенными. Такие покровы характерны для цианобактерий и некоторых других водорослей.

3) Под плазматической мембраной могут формироваться дополнительные структуры. К таким структурам относится, например, покров эвгленовых водорослей, который называется **пелликула**⁸. **Пелликула** – это клеточный покров, который включает в себя плазматическую мембрану и расположенные под ней белковые полосы и систему микротрубочек. Пелликула у некоторых видов эластична и может сокращаться и растягиваться, поэтому клетки многих видов эвгленовых водорослей способны изменять свою форму.

Пластиды

Хлоропласты

В отличие от высших растений, хлоропласты водорослей по своему строению весьма разнообразны. По форме они могут быть чашевидные (например, у хламидомонады, хлореллы),

спиралевидные (например, у спирогиры), иметь вид незамкнутого кольца (например, у улотрикса) и т.д. В клетках может быть один (например, у хламидомонады), несколько (например, у спирогиры) или много хлоропластов. Строение хлоропластов (число мембран, расположение тилакоидов) различается у разных отделов водорослей и является одним из важнейших систематических признаков (таблица 13).

Хлоропласты многих водорослей имеют структуры, которые называются **пиреноиды**. Пиреноид – участок хлоропласта, в котором содержится фермент темновой фазы фотосинтеза **рубиско**. У цианобактерий хлоропластов нет, однако, в клетках расположены тилакоиды, образованные плазматической мембраной и имеют так называемые **полиэдрические тела** (= **карбокисомы**) – структуры, характерные для синезеленых водорослей, в которых содержится рубиско.

Как уже упоминалось выше, согласно теории симбиогенеза, предком хлоропластов эукариотных водорослей является цианобактерия (то есть, фотосинтезирующая прокариотная клетка). Цианобактерию могла поглотить фаготрофная эукариотная клетка, в результате чего сформировался первичный хлоропласт (первичный симбиоз). Затем, эту фотосинтезирующую эукариотную клетку могла снова поглотить фаготрофная эукариотная клетка (вторичный симбиоз). Таким образом, понять, возник хлоропласт в результате первичного или вторичного симбиоза, можно по числу мембран хлоропласта: если хлоропласт имеет две мембраны, то это свидетельствует о первичном симбиозе, если три или четыре – о вторичном (таблица 13, Рис. 2).

Таблица 13. Строение хлоропластов водорослей и их происхождение

отдел	число мембран хлоропласта	расположение тилакоидов	происхождение хлоропластов (симбиоз)
синезеленые водоросли	хлоропластов нет	одиночные (у некоторых видов образуют грани)	–
красные водоросли	2	одиночные	первичный
зеленые водоросли	2	собраны в грани	первичный
охрофитовые водоросли	4	собраны по 3	вторичный
эвгленовые водоросли	3	собраны по 3	вторичный

Лейкопласты

У некоторых водорослей, например, некоторых зеленых, помимо хлоропластов, в клетках встречаются лейкопласты и их разновидность – амилопласты.

Фотосинтез и фотосинтетические пигменты

Большая часть водорослей – фотосинтетики, они используют кванты солнечной энергии для переноса электронов от воды к углекислому газу. **Фотосинтез** – происходящий за счет световой

⁸ Зоологи покров эвгленовых обычно называют «кутикула».

энергии процесс усвоения углекислого газа и образования органического вещества. Фотосинтез протекает преимущественно в видимой области спектра (400–700 нм).

Суммарное уравнение фотосинтетических процессов выражается реакцией (1):



При фотосинтезе осуществляется цепь окислительно–восстановительных реакций и фотохимических процессов. Реакции фотосинтеза можно разделить на две группы: **световые** и **темновые** реакции. На первом этапе происходит фотолиз воды, сопровождаемый выделением молекулярного кислорода; на втором – ряд окислительно–восстановительных реакций, в которых принимают участие хлорофиллы, цитохромы и другие переносчики электронов, а в конечном итоге восстанавливается НАДФ и образуется АТФ. Третий этап заключается в восстановлении углекислого газа до углеводов. Первый и второй этапы – это реакции световой фазы фотосинтеза, третий – это реакции темновой фазы (цикл Кальвина), так как они происходят без участия света (Рис. 7).

Большинство водорослей являются фототрофами, которые осуществляют кислородный фотосинтез (то есть с выделением кислорода) и используют в качестве донора электронов воду (см. химическую реакцию 1). Однако некоторые виды синезеленых водорослей способны обитать в анаэробных условиях и переходить на анакислородный фотосинтез, а в качестве донора электронов использовать сероводород (2):



К фотосинтетическим пигментам водорослей относятся **хлорофиллы** и дополнительные фотосинтетические пигменты: **каротиноиды** и **фикобилипротеины**. У многих водорослей дополнительные пигменты маскируют зеленый цвет хлорофиллов, в связи с чем талломы могут иметь разнообразную окраску (красную, сине–зеленую, бурую, желтую и т.д.).

Хлорофиллы

У водорослей описано четыре хлорофилла: **a**, **b**, **c** (существует в трех формах – c_1 , c_2 и c_3) и d^9 . Хлорофиллы состоят из четырех пиррольных колец, образующих порфириновое ядро, в центре которого расположен ион магния (Рис. 8, а, б). Спектр поглощения хлорофиллов находится в пределах от 650 до 750 нм. Располагаются хлорофиллы на фотосинтетических мембранах хлоропластов, то есть на тилакоидах. **Функция** хлорофиллов – поглощение света и участие в процессе фотосинтеза.

У всех водорослей присутствует хлорофилл **a**. Только хлорофилл **a** содержат красные¹⁰ и большая часть синезеленых водорослей; хлорофиллы **a** и **b** имеют зеленые и эвгленовые водоросли; хлорофиллы **a** и **c** содержат бурые и диатомовые водоросли (таблица 14).

⁹ Хлорофилл *d* обнаружен только у некоторых цианобактерий.

¹⁰ Иногда для красных водорослей ошибочно указывают наличие других хлорофиллов.

Каротиноиды

Группа каротиноидов включает более 70 природных пигментов. Различают две группы каротиноидов: **каротины** и их гидроксिलированные производные – **ксантофиллы** (Рис. 8, в).

Таблица 14. Фотосинтетические пигменты водорослей

отдел	фотосинтетические пигменты	
	хлорофиллы	основные дополнительные пигменты
синезеленые водоросли	<i>a</i> ¹¹	фикоэритрин, фикоцианин, аллофикоцианин; собраны в фикобилисомы
красные водоросли	<i>a</i>	фикоэритрин, фикоцианин, аллофикоцианин; собраны в фикобилисомы
зеленые водоросли	<i>a, b</i>	α , β , γ -каротины, лютеин и др.
охрофитовые водоросли	<i>a, c</i>	фукоксантин, β -каротин и др.
эвгленовые водоросли	<i>a, b</i>	β -каротин, зеаксантин, неоксантин и др.

Каротиноиды – линейные молекулы, содержащие по 40 атомов углерода. Спектр поглощения каротиноидов отличается от спектра поглощения хлорофиллов и находится в пределах от 450 до 500 нм. Располагаются каротиноиды на фотосинтетических мембранах хлоропластов, рядом с хлорофиллами. Каротиноиды также присутствуют в глазках (см. ниже); в этом случае, поглощая падающий свет, каротиноиды возбуждаются и передают на фоторецептор сигнал, заставляющий менять активность жгутиков и ориентацию клетки. **Функции** каротиноидов заключаются в улавливании более короткой длины волны по сравнению с хлорофиллами и передаче хлорофиллам возбуждения; у клеток, имеющих глазки, каротиноиды участвуют в передаче возбуждения на фоторецептор (см. ниже).

Почти все водоросли содержат α - и β -каротины и их производные – зеаксантин, неоксантин, лютеин, виолаксантин и другие. Лютеин содержат, например, зеленые и эвгленовые водоросли, фукоксантин характерен для большинства охрофитовых водорослей (бурых, диатомовых) и т.д. (таблица 14).

Фикобилипротеины

Фикобилипротеины состоят из белка и связанной с ним простетической группы – фикобилином. Различают три основные группы фикобилинов: красный – **фикоэритрин**, два синих – **фикоцианин** и **аллофикоцианин**. По своей структуре фикобилины являются линейными тетрапирролами (Рис. 8, г, д). Спектр поглощения фикобилинов отличается от спектра поглощения хлорофиллов и находится в пределах от 545 до 675 нм (фикоэритрин – 545–567 нм, фикоцианин – 620–627 нм, аллофикоцианин – 675 нм). Располагаются фикобилипротеины на мембранах тилакоидов. **Функция** их заключается в улавливании коротковолновой части спектра, которая не доступна хлорофиллам и передаче возбуждения на хлорофиллы.

¹¹ У некоторых синезеленых водорослей, помимо хлорофилла *a*, могут присутствовать хлорофиллы *b*, *c* и *d*.

Фикобилипротеины характерны для синезеленых и красных водорослей (таблица 14), у которых они собраны в структуры, называемые **фикобилисомами**. Фикобилисомы представляют собой гранулы, расположенные на тилакоидах.

Фоторецепторный аппарат

Фотосинтетические организмы зависят от солнечной энергии, свет для них служит источником информации, которую они используют как ориентир. **Фоторецепторный аппарат** – это система, служащая для ориентации водорослей в окружающей их среде. Фоторецепторный аппарат водорослей представлен комплексом, состоящим из **глазка** (= **стигмы**) и **фоторецептора**.

Глазок характерен для монадных (жгутиковых) клеток. В световом микроскопе он имеет вид красного пятнышка, расположенного обычно на переднем конце клетки. Глазок состоит из липидных глобул, которые содержат каротиноиды (поглощают свет длины волны 400–500 нм). Глазок участвует в восприятии света и подобен диафрагме фотоаппарата: он открывает или закрывает фоторецептор.

Фоторецептор состоит из фоточувствительных белков, расположенных на плазматической мембране (если клетки имеют глазок, то рядом с ним). В отличие от глазка, который заметен за счет каротиноидов, определить место расположения фоторецептора довольно трудно, в связи с чем фоторецепторы изучены не у всех водорослей.

Свет необходим растениям для фотосинтеза. Но именно красный, синий и ультрафиолетовый свет играет важнейшую роль в регуляции роста и морфогенеза. Регуляция жизненно важных процессов растительной клетки красным светом осуществляется фоторецептором, который называется **фитохром**. Фитохром – это белок, состоящий из двух субъединиц, к каждой из которых присоединена одна молекула поглощающего свет пигмента – **хромофора**. Хромофорная группа называется фитохромобилином и представляет собой линейный тетрапиррол. Например, вращательное движение хлоропластов изучено у зеленой водоросли мужоции (*Mougeotia*), у которой цилиндрические клетки содержат один пластинчатый хлоропласт. Хлоропласт этой водоросли вращается относительно продольной оси, поворачиваясь под действием красного света (максимум поглощения 660 нм) перпендикулярно к его направлению (Рис. 9). Эффект обратим при воздействии дальнего красного цвета (максимум поглощения 730 нм).

Адаптивная роль пигментов

Основная роль фотосинтетических пигментов – улавливание света разной длины волны и передача возбуждения на хлорофиллы. Соответственно, распределение водорослей по глубинам в значительной степени зависит от определенного набора пигментов. Длинноволновые тепловые лучи (длина волны порядка 700 нм) поглощаются у самой поверхности воды; инфракрасные лучи проникают в глубину на несколько сантиметров; фотосинтетически активное излучение (зеленый, синий спектры с длиной волны порядка 500 нм) проникает до глубины 200 м. Красные водоросли, благодаря наличию и

определенному сочетанию в их клетках фикобилипротеинов, являются самыми глубоководными: они способны обитать на глубине около 200 м. Однако ответы организма на воздействие света представляют собой сложный комплекс реакций, многие из которых еще остаются недостаточно изученными.

Запасные вещества

Механизм фиксации углерода во всех группах фотосинтетиков одинаков, но при этом состав их запасных продуктов может быть различен. Запасные продукты у водорослей представлены, главным образом, углеводами, которые являются полимерами глюкозы (глюканами) с α -1, 4 или β -1, 3 связями. Например, синезеленые, красные, зеленые водоросли запасают α -1, 4 глюканы, а эвгленовые, бурые, диатомовые водоросли – β -1, 3 глюканы. Помимо глюканов могут запасаться вещества другой природы (например, липиды, спирты и т.д.). У большинства водорослей запасные продукты откладываются в цитоплазме, и только у зеленых водорослей, как и у высших растений, в хлоропластах (таблица 15).

Таблица 15. Запасные продукты водорослей

отдел	запасные вещества			
	глюканы		другие запасные вещества	где откладываются
	α -1, 4 глюканы	β -1, 3 глюканы		
синезеленые водоросли	цианофициновый крахмал	–	полифосфатные и цианофициновые гранулы, липиды	в цитоплазме
красные водоросли	багрянковый крахмал	–	многоатомные спирты	в цитоплазме
зеленые водоросли	крахмал	–		в хлоропласте
охрофитовые водоросли	–	хризоламинарин	липиды, многоатомные спирты и другие	в цитоплазме
эвгленовые водоросли	–	парамилон		в цитоплазме

Ядро

Число, форма и месторасположение ядер в клетках у водорослей могут быть различными. В клетках может быть одно (например, у хламидомонады, хлореллы, спирогиры) или много ядер. По форме они могут быть шаровидные, линзовидные, эллипсоидальные и т.д.; располагаться могут в центре клетки (например, у спирогиры), нижней части клетки (например, у эвгленовых водорослей) или пристенном слое цитоплазмы (например, у улотрикса).

У цианобактерий ядер нет. Генетический материал (кольцевая молекула ДНК) свободно расположен в нуклеоплазме.

Митоз

У водорослей встречаются разные типы митозов. Открытый митоз (при котором ядерная оболочка исчезает) характерен для диатомовых водорослей, полузакрытый (ядерная оболочка частично остается)

– для бурых водорослей, закрытый (ядерная оболочка сохраняется) – для красных, эвгленовых и многих зеленых водорослей.

Цитокинез

Цитокинез (= **клеточное деление**) может по-разному происходить у разных водорослей. У большинства цитокинез происходит **бороздой**, которая образуется от периферии к центру клетки, однако, у многих зеленых водорослей, как и у высших растений, цитокинез также может происходить с образованием **клеточной пластинки**, растущей от центра к периферии клетки. Не у всех водорослей деления клеток всегда связаны с делением ядер.

У цианобактерий после удвоения генетического материала между клетками за счет впячивания мембраны образуется перетяжка и формируется перегородка.

Жгутики и жгутиковые клетки

Подвижные клетки в жизненном цикле водорослей могут быть представлены вегетативными клетками (при монадном типе строения таллома), зооспорами и гаметами. Число, длина, морфология и место прикрепления жгутиков варьируют у разных групп водорослей. У водорослей монадные клетки чаще всего имеют два жгутика, хотя их может быть один, четыре или много. Для характеристики отделов водорослей строение их жгутиковых стадий является важным систематическим признаком (таблица 16).

Таблица 16. Жгутиковые стадии водорослей

отдел	жгутиковые стадии	прикрепление жгутиков	строение жгутиков
синезеленые водоросли	–	–	–
красные водоросли	–	–	–
зеленые водоросли	вегетативные клетки, зооспоры, гаметы	обычно апикальное	2, 4 или много жгутиков одинаковых по длине и морфологии, гладких
охрофитовые водоросли			
класс диатомовые водоросли	сперматозоиды	апикальное	1 жгутик; покрыт волосками
класс бурые водоросли	зооспоры, гаметы	боковое	2 жгутика; один более длинный, направлен вперед и покрыт волосками, короткий – направлен назад, гладкий
эвгленовые водоросли	вегетативные клетки	апикальное	2 жгутика (один часто редуцирован); оба покрыты волосками

Не все водоросли имеют в жизненном цикле подвижные клетки. Например, у всех синезеленых и красных водорослей жгутиковые стадии полностью отсутствуют.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППЫ ВОДОРΟΣЛЕЙ

В силу приспособленности водорослей к различным внешним условиям, они распределяются в разнообразные экологические группировки. Эти группировки характеризуются определенной амплитудой экологических факторов и более или менее определенным составом слагающих их водорослей. В принципе, водоросли обитают повсеместно, но бóльшая их часть живет в воде.

Водоросли водных местообитаний

Одним из важнейших факторов распределения водорослей в водоемах является соленость. В связи с этим существует разделение водорослей на **морские** и **пресноводные** виды.

Все водные экологические группировки водорослей можно разделить на три основные группы: **планктон, бентос, обрастатели**.

1) Фитопланктон (от греческого «*phyton*» – растение и «*plankton*» – скиталец, бродяга) – совокупность фотосинтетических организмов, пассивно обитающих в толще воды и не способных активно сопротивляться переносу течениями.

В планктоне пресных вод и океана доминируют разные представители водорослей. Так, например, в пресных водах наиболее широко распространены представители синезеленых, диатомовых и зеленых водорослей, в океаническом планктоне – диатомовые, синезеленые, динофитовые и другие водоросли.

Приспособительные черты в строении планктонных водорослей. Размеры клеток – это важная экологическая характеристика планктонных организмов. Чем больше клетка, тем отношение площади ее поверхности к объему становится меньше, следовательно, тем тяжелее клетке плавать. Удельная масса у клеток водорослей больше, чем у воды, поэтому для обитания в толще воды необходимы определенные приспособления. С одной стороны, эти приспособления связаны с морфологией (наличие жгутиков, образование слизистых и плоских колоний, вытянутая форма клеток, мелкие размеры, различные выросты клеток и т.д.). С другой стороны, приспособления могут быть связаны с физиологией, например, клеточными включениями (капли масла и т.д.).

На распространение планктонных водорослей влияют внешние экологические факторы, которые могут быть неоднородными и меняться в зависимости от времени. Это освещенность и температура, перемешивание водных масс, доступность биогенных элементов и т.д. При определенных условиях водоросли могут достигать массового развития и вызывать так называемое «цветение» воды. Часто при таких «цветениях» вода приобретает неприятный запах. Более того, некоторые водоросли, развиваясь в массе, способны выделять различные токсичные вещества.

2) Фитобентос (от греческого «*phyton*» – растение и «*benthos*» – дно моря) – совокупность фотосинтетических организмов, жизнь которых связана с дном водоема.

Среди бентосных организмов встречаются представители разных групп водорослей. В морях среди макрофитов преобладают бурые и красные водоросли, в грунтах – микроскопические

диатомовые. В пресноводных водоемах могут встречаться среди макрофитов некоторые зеленые водоросли, среди микроскопических форм, – например, диатомовые и синезеленые.

Приспособительные черты в строении бентосных водорослей. Размеры бентосных организмов сильно варьируют, и, в отличие от планктона, многие бентосные формы являются макрофитами (их талломы могут достигать нескольких десятков метров в длину). Для обитания на дне водоема у бентосных, также как и у планктонных форм, существуют приспособления, связанные с морфологией и физиологией: крупные талломы крепятся ко дну с помощью ризоидов; микроскопические водоросли могут образовывать различные пленки или слизистые колонии и т.д.

На распространение бентосных водорослей влияют те же внешние факторы, что и на планктонные организмы. Однако важную роль в распределении и распространении бентосных водорослей играет тип грунта и прозрачность воды.

3) Обрастатели. Совокупность водорослей, обитающих на различных предметах и живых организмах, называется обрастателями. Водоросли, обрастающие другие растения, называются **эпифиты**, живущие на камнях – **эпилиты**, различных животных – **эпизоиты**.

Водоросли наземных местообитаний

Многие водоросли способны обитать вне водной среды на различных субстратах: камнях, скалах, коре деревьев, почве и т.д. Так как наземная среда менее стабильна, чем водная, то у таких водорослей выработались специальные приспособления к наземному образу жизни. Обычно клетки наземных водорослей покрыты толстыми слоистыми оболочками, содержат большой запас питательных веществ, липидные капли с растворенными каротиноидами (последние защищают клетку от солнечной радиации).

В целом, водоросли вневодных местообитаний можно разделить на две группы: **аэрофитон** и **эдафон**. Аэрофитон – группа водорослей, обитающих на различных субстратах (коре деревьев, скалах, разнообразных постройках и т.п.), при этом субстрат не оказывает на них физико–химического воздействия. К эдафону относятся водоросли, обитающие на или в почве, при этом существует зависимость от физико–химических свойств субстрата.

Среди наземных представителей водорослей можно отметить синезеленые, зеленые (например, хлорелла, плеврококк) и другие.

Водоросли экстремальных условий

Некоторые водоросли приспособились к обитанию в экстремальных условиях: они способны жить в водоемах с повышенной соленостью, при высоких или низких температурах и т.д. Приспособления к обитанию в таких условиях связаны, прежде всего, с физиологическими особенностями этих организмов.

Есть водоросли, способные жить в горячих источниках, где температура иногда превышает 75°C (их называют **термофильными**). К этой группе в основном относятся цианобактерии.

Другие водоросли обитают в местах, где имеется почти постоянный снеговой покров, а температура не превышает 0°C (их называют **криофильными**). Например, зеленая водоросль хламидомонада снежная (*Chlamydomonas nivalis*). Вегетативная фаза этой водоросли длится примерно неделю в год (когда идет небольшое потепление и появляется талая вода). Затем водоросль образует зиготы, которые покоятся до наступления благоприятных для развития и размножения условий. Этот вид хламидомонады вызывает покраснение снега за счет содержащегося в ее клетках каротиноида астаксантина.

Ассоциации водорослей с другими организмами

Водоросли могут образовывать ассоциации с различными организмами: растениями, животными, грибами и друг с другом. В целом, примеров таких ассоциаций известно довольно много.

Водоросли часто образуют ассоциации с растениями, в частности, мхами и папоротниками. Например, в полостях лопастей плавающих листьев водного папоротника азолла (*Azolla*) постоянно живет цианобактерия из рода анабена (*Anabaena azollae*).

Часто наблюдается ассоциация водорослей с беспозвоночными животными (моллюсками, кишечнополостными, простейшими). Так, в рифообразующих кораллах в качестве симбионтов живут динофитовые водоросли, клетки которых называют зооксантеллы.

Симбиоз водоросли и гриба известен как лишайник¹². Лишайники – это уникальные организмы, так как они имеют морфологические, физиологические и биохимические особенности, отсутствующие у грибного и водорослевого компонентов в отдельности.

В клетках некоторых диатомовых водорослей постоянно присутствует в качестве эндосимбионтов синезеленые водоросли.

Паразитических водорослей известно сравнительно мало. Встречаются паразиты среди красных водорослей, причем, красные водоросли паразитируют только на других видах красных водорослей. Если паразитизм происходит на родственном хозяине, его называют **адельфопаразитизм**, если не родственном – **аллопаразитизм**. Среди зеленых водорослей есть паразиты высших растений, например, зеленая водоросль цефалеврос (*Cephaleuros*) паразитирует на листьях магнолий, кофе, цитрусовых и т.д.

ЗНАЧЕНИЕ ВОДОРΟΣЛЕЙ В ПРИРОДЕ

Положительная роль

Водоросли играют важную роль в природе, принимая участие в циклах таких важных элементов, как кислород, углерод, азот, сера, фосфор и других. Водоросли – фотосинтетики: благодаря фотосинтезу они фиксируют углерод, в результате чего образуются органические вещества, и выделяют

¹² Подробнее о лишайниках см. ниже.

кислород. При этом больше половины всего кислорода на Земле выделяют водоросли, то есть их вклад в этот процесс значительно превосходит вклад наземных растений. Водоросли – главные поставщики органического вещества в водоемах. Они являются первым звеном в трофической цепи: их используют в пищу простейшие (например, инфузории, амебы), олигохеты, ракообразные, моллюски, личинки стрекоз и другие беспозвоночные, а также рыбы. В целом, обилие в водоемах водорослей определяет количество его животного населения. Водоросли–макрофиты обеспечивают убежище различным животным (беспозвоночным, рыбам).

Многие водоросли, например, эвгленовые и диатомовые, участвуют в процессах естественного самоочищения сточных вод.

Водоросли, живущие в почве, например, азотфиксирующие цианобактерии, повышают ее плодородие. На бесплодных почвах, как правило, первыми селятся синезеленые водоросли, так что им, как и лишайникам, принадлежит пионерная роль в формировании растительного сообщества.

Неоспорима роль водорослей, образующих различные ассоциации с другими организмами (см. выше).

При отмирании планктонных водорослей формируется детрит, который служит источником пищи многим организмам. Из отмерших клеток водорослей в водоемах происходит формирование различных пород. Например, такая осадочная порода как диатомит почти на 80% состоит из панцирей диатомовых водорослей; многие известняковые породы сложены остатками различных водорослей.

Отрицательная роль

При определенных условиях водоросли способны вызывать «цветение» воды. Чрезмерное развитие водорослей в водоемах, часто связанное с попаданием в воду промышленных стоков или удобрений с полей, отрицательно сказывается на качестве воды: вода приобретает неприятный вкус и запах, в ней снижается уровень кислорода, а накопление прижизненных выделений водорослей может губительно действовать на другие организмы. Например, «красные приливы», которые вызваны массовым развитием водорослей, относящихся к отряду динофлагеллат или динофит (отдел *Dinophyta*). Динофлагеллаты – это в большинстве своем морские одноклеточные монадные виды, основная часть которых (около 90% видов) обитает в прибрежной зоне морей. За счет накопления в клетках этих водорослей пигментов, вода приобретает красный или коричневый цвет (отсюда название «красные приливы»). Помимо изменения окраски воды, некоторые виды динофлагеллат способны вырабатывать токсины, которые могут приводить к массовой гибели рыб, птиц и млекопитающих. Кроме динофлагеллат, некоторые виды цианобактерий, развиваясь в массе, также способны вырабатывать различные токсичные вещества.

Среди водорослей встречаются паразиты, способные вызывать заболевания у разных организмов. Например, синезеленая водоросль из рода формициум (*Phormidium corallyticum*) является возбудителем заболевания кораллов (носит название «черная подвязка»), которое приводит к их гибели. Зеленая

гетеротрофная водоросль прототека (*Prototheca*), живущая в сточных лужах и почве, способна вызывать болезни у животных.

ЗНАЧЕНИЕ ВОДРОСЛЕЙ ДЛЯ ЧЕЛОВЕКА

Положительная роль

Водоросли используют как лабораторные организмы в самых разных научных направлениях: микробиологии, биохимии, биофизике, генетических исследованиях, палеоэкологии, биомониторинге и т.д. История биологических открытий включает примеры, в которых водоросли сыграли не последнюю роль. Например, М. Кальвин получил Нобелевскую премию за изучение процессов фиксации углерода в процессе фотосинтеза, используя в качестве объекта зеленую водоросль хлореллу (*Chlorella*). Строение жгутиков, изучение спектров поглощения пигментов, работа фермента рубиско и многие другие исследования впервые были проведены и изучены на водорослях.

Наличие у водорослей определенных веществ позволяет использовать их в различных отраслях промышленности. Прежде всего, здесь можно назвать полисахариды, содержащиеся в клеточных стенках бурых и красных водорослей: у бурых водорослей в клеточных стенках содержатся альгиновые кислоты и их соли (альгинаты) и фукоиданы; в клеточных стенках красных водорослей содержатся каррагинаны и агары.

В пищевой промышленности используют как сами водоросли, так и вещества, которые из них получают. На первое место следует поставить бурые и красные водоросли, такие как, например, ламинария и порфира, которые еще с древнейших времен используются в пищу. Из этих водорослей готовят различные салаты, супы, соусы и т.д. В разных странах, главным образом странах Азии, эти водоросли искусственно выращивают. Используемые в пищу водоросли не только питательны, но и богаты углеводами, белками, витаминами, микроэлементами и т.д. Например, альгинаты, получаемые из бурых водорослей, способны повышать вязкость растворов, в связи с чем они используются как загустители при изготовлении консервов, соусов и других продуктов. Поскольку альгинаты препятствуют образованию крупных кристаллов льда при замораживании смесей, их используют при приготовлении мороженого. Как эмульгаторы и стабилизаторы альгинаты добавляют в соусы, майонезы, кремы, при этом продукты становятся однородными и не расслаиваются. Каррагинаны и агары, получаемые из красных водорослей, используются в качестве загустителей и стабилизаторов в кондитерском и молочном производствах.

В медицине и биотехнологии активно применяют вещества, содержащиеся в водорослях. Например, альгинаты используют в хирургии при изготовлении нитей и повязок, которые не вызывают раздражения тканей и способствуют быстрому заживлению ран; в стоматологии их используют для снятия отпечатков зубов. Сродство альгиновых кислот к катионам металлов позволяет использовать их для выведения из организма радионуклидов. Фукоиданы являются эффективными антикоагулянтами, они обладают противоопухолевой и противовирусной активностью. Так, например, показано, что они

могут ингибировать прикрепление ВИЧ¹³ к поверхности клетки. Каррагинаны красных водорослей обладают антикоагулянтными и антитромбическими свойствами, их используют при лечении язвы желудка и двенадцатиперстной кишки, а также для профилактики атеросклероза и некоторых болезней сердца. Более широко используются агар и агароза: их применяют для лечения ожогов, при изготовлении лекарственных капсул. Агар имеет большое значение для микробиологической промышленности: на его основе приготавливают среды для выращивания различных микроорганизмов. Агарозу применяют при электрофорезах и в качестве молекулярного сита для разделения высокомолекулярных соединений.

Помимо этого, водоросли используют в таких отраслях промышленности, как строительство и архитектура, текстильной и легкой промышленности, тяжелой промышленности (металлургии, нефтехимии) и т.д. В сельском хозяйстве водоросли используют в качестве удобрений и пищевых добавок для скота и птиц.

Отрицательная роль

Многие водоросли, развиваясь в массе и вызывая «цветение» воды, могут при этом выделять вещества, опасные для человека. Токсины вырабатываются разными группами водорослей и различаются по своему действию: гепатотоксины действуют, прежде всего, на печень, нейротоксины – на нервную систему. Например, «красные приливы», вызываемые динофитовыми водорослями (см. выше) способны приносить значительный ущерб не только морским хозяйствам (так как могут приводить к заморам марикультуры), но и вызывать отравления у человека. Так, у людей, употребивших в пищу моллюсков, которые, в свою очередь, фильтровали воду вместе с токсичными видами динофлагеллат, могут возникнуть большие проблемы со здоровьем, начиная от диаретического отравления и вплоть до летального исхода.

Часто водоросли, развиваясь в массе, забивают фильтры для воды. При массовом развитии водорослей–обрастателей могут возникать трудности с водоснабжением, эксплуатацией водного транспорта, гидротехнических сооружений и т.п.

Некоторые водоросли могут быть причиной инфекционных заболеваний у человека. Например, бесцветная зеленая водоросль прототека (*Prototheca*) способна вызывать дерматиты, бурситы, перитониты.

ХАРАКТЕРИСТИКА ОСНОВНЫХ ТАКСОНОМИЧЕСКИХ ГРУПП ВОДРОСЛЕЙ

Для характеристики систематических групп водорослей используют определенные признаки: строение таллома, набор фотосинтетических пигментов, строение хлоропластов, состав запасных продуктов, тип клеточных покровов, строение жгутиков, способы размножения, типы жизненных циклов, распространение и другие.

¹³ ВИЧ – вирус иммунодефицита человека.

ПРОКАРИОТЫ

ОТДЕЛ СИНЕЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРОСЛИ, или ЦИАНОБАКТЕРИИ

(CYANOPHYTA, CYANOBACTERIA)

Синезеленые водоросли – прокариотные фототрофные организмы, соответственно, имеют типичное для всех прокариот строение (см. выше). Как и у других клеток прокариот, у них отсутствуют такие органеллы, как ядра, митохондрии, пластиды и т.д. Снаружи клетки цианобактерий, помимо мембраны, всегда покрыты толстой клеточной стенкой, содержащий пептидогликан муреин.

Распространение и экология. Цианобактерии – пресноводные, морские и наземные виды. Обитают в разных экологических группах (планктоне, бентосе, обрастаниях). Некоторые виды способны к миксотрофному питанию. Есть виды, обитающие в экстремальных условиях, например, в горячих ключах (термофильные виды). Многие входят в состав лишайников (как фотобионты). Развиваясь в массе, цианобактерии способны вызывать «цветение» воды.

Строение талломов. По строению талломы цианобактерий могут быть коккоидными (одноклеточными или колониальными), а также многоклеточными (например, нитчатыми).

У нитчатых форм таллом может быть **гомоцитным** или **гетероцитным**. У гомоцитных форм все клетки нити одинаковые. У гетероцитных форм, помимо вегетативных клеток, встречаются специализированные клетки: **гетероцисты** и/или **акинеты**. **Гетероцисты** – клетки, покрытые толстой оболочкой, в которых отсутствуют гранулярные включения. Функция гетероцист заключается в фиксации атмосферного азота (см. ниже). **Акинеты** имеют толстую оболочку, и, в отличие от гетероцист, богаты гранулярными включениями и запасными продуктами. Функция – перенесение неблагоприятных условий и размножение.

Фотосинтетические пигменты. Большинство цианобактерий содержат только хлорофилл *a*, но у некоторых видов встречаются также хлорофиллы *b*, *c* и *d*; дополнительные фотосинтетические пигменты – фикобилипротеины (красный – фикоэритрин, синие – фикоцианин, аллофикоцианин), собранные в фикобилисомы. Также клетки содержат различные каротиноиды: β-каротин, зеаксантин и другие. Окраска талломов зависит от различных комбинаций этих пигментов и может варьировать от сине-зеленой, оливковой до красной и даже черной.

Хлоропластов у цианобактерий нет. Клетки содержат одиночные тилакоиды, на которых расположены фикобилисомы. Фермент темновой фазы фотосинтеза (рубиско) находится в карбоксисоме.

Запасные продукты. Запасными продуктами цианобактерий являются цианофициновый крахмал (полисахарид, подобный гликогену), а также полифосфатные и цианофициновые гранулы, липиды.

Клеточные покровы. Клеточный покров цианобактерий представлен многослойной клеточной стенкой, в состав которой входит пептидогликан муреин. По своему строению клеточная стенка синезеленых водорослей близка к грамотрицательному типу. Поверх клеточной стенки часто формируется полисахаридный слизистый чехол.

Жгутиковых стадий у цианобактерий нет, но есть виды, способные к вращательному движению и движению скольжения.

Размножение. Цианобактерии размножаются вегетативным и бесполом способами.

Вегетативное размножение происходит простым бинарным делением, фрагментацией или с помощью подвижных участков нитей, которые называются гормогонии.

Бесполое размножение связано с образованием спор бесполого размножения.

Половой процесс не известен, но может происходить генетическая рекомбинация путем трансформации и трансдукции.

Жизненный цикл. Жизненный цикл у цианобактерий бесполой. В жизненном цикле могут присутствовать покоящиеся споры (акинеты).

Систематическое положение. Цианобактерии относятся к эубактериям (Eubacteria). В настоящее время в отделе принято рассматривать один класс **цианобактерии**, или **синезеленые водоросли** (Cyanophyceae).

Синезеленые водоросли распространены повсеместно и могут обитать там, где не способны развиваться другие организмы. Например, они первыми заселяют вновь образующиеся вулканические породы.

Помимо видов, осуществляющих кислородный фотосинтез и использующих в качестве донора электронов воду, встречаются факультативно анаэробные виды, обитающие в анаэробных условиях, и способные в качестве донора электронов использовать сероводород (*см. выше*).

Многие цианобактерии способны к миксотрофному питанию, то есть в зависимости от внешних условий могут переходить от автотрофии к гетеротрофии и наоборот.

Цианобактерии – единственные среди фотосинтетиков способны фиксировать молекулярный азот и переводить его в аммонийные формы:



Фиксация азота осуществляется ферментом, который называется **нитрогеназа**. Нитрогеназа разлагается кислородом, поэтому у цианобактерий, у которых происходит кислородный фотосинтез (то есть, с выделением кислорода), есть ряд приспособлений, которые помогают им решать эту проблему. У многих нитчатых форм образуются специализированные клетки – гетероцисты (*см. выше*). В гетероцистах не происходит тех реакций фотосинтеза, при которых образуется кислород; они имеют утолщенные клеточные стенки; в них не откладываются запасные продукты и т.д. Виды, не имеющие гетероцист, фиксируют азот ночью, а днем фотосинтезируют.

Клетки многих цианобактерий содержат **газовые псевдовакуоли**, состоящие из везикул, заполненных газом (в световой микроскоп имеют вид черных точек). Везикулы представляют собой

полые цилиндры, сложенные белком. Эти структуры обеспечивают клеткам плавучесть, позволяя планктонным видам мигрировать в толще воды, опускаясь на дно и поднимаясь к поверхности.

Синезеленые водоросли имеют большое значение, как в природе, так и в жизни человека.

Род Спирулина (*Spirulina*) (Рис. 10). Представители рода обитают в стоячих и медленно текущих пресных водах и морях, часто образуют скопления в виде пленок на поверхности воды или дне водоема. Развиваясь в массе, спирулина может вызывать «цветение» воды. Талломы нитчатые, имеющие форму правильной спирали, сине-зеленого, реже красноватого или фиолетового оттенков, одиночные или формируют дерновинки. Нити способны совершать вращательное и поступательное движение. Все клетки нити спирулины одинаковые (гомоцитный таллом), обычно цилиндрические. У крупных форм можно различить перегородки между клетками (у мелких форм они не заметны в световой микроскоп), неокрашенную центроплазму и расположенную по периферии окрашенную хроматоплазму с цианофициновыми гранулами. Размножается спирулина вегетативным способом с помощью подвижных фрагментов нити – гормогониев. Спирулина используется человеком в различных лабораторных исследованиях, а также в фармакологической промышленности: на ее основе делают различные биологические добавки, ее добавляют в зубную пасту, шампунь и т.д. В некоторых странах Африки местные жители употребляют спирулину в пищу, готовя на ее основе лепешки.

Род Носток (*Nostoc*) (Рис. 11). Представители рода обитают в пресных водоемах, а также встречаются в наземных местообитаниях: на увлажненных камнях и скалах; часто образуют ассоциации с грибами, входя в состав лишайников, мхами и сосудистыми растениями. Талломы нитчатые, прямые или изогнутые. Талломы ностока формируют слизистые, чаще шаровидной формы, колонии; слизь имеет желтоватую, коричневатую или черную окраску. Колонии некоторых видов макроскопические, достигают в диаметре нескольких сантиметров. Нити ностока содержат разные типы клеток: вегетативные, гетероцисты и акинеты (гетероцитный таллом). Вегетативные клетки разнообразны по форме (от цилиндрических до шаровидных); они содержат газовые псевдовакуоли. Гетероцисты имеют вид прозрачных клеток с утолщенными клеточными оболочками. Акинеты значительно крупнее, по сравнению с вегетативными клетками и гетероцистами; они имеют толстую оболочку и богаты запасными продуктами. Размножается носток вегетативно фрагментацией колоний и гормогониями. После отмирания нитей, акинеты способны переносить неблагоприятные условия и затем прорасти в новую нить. Носток используется в лабораторных исследованиях. В некоторых странах Азии его употребляют в пищу.

ЭУКАРИОТЫ

ОТДЕЛ КРАСНЫЕ ВОДОРОСЛИ, или БАГРЯНКИ

(RHODOPHYTA)

Распространение и экология. Большинство видов красных водорослей обитает в морях, но есть и пресноводные представители. В основном ведут прикрепленный образ жизни, развиваясь в бентосе на

грунте или обрастая различные предметы. Красные водоросли считаются самыми глубоководными (позволяют им обитать на таких глубинах дополнительные фотосинтетические пигменты). Некоторые виды – гетеротрофы, паразитирующие на других красных водорослях.

Строение талломов. Типы талломов красных водорослей разнообразны, но в основном они многоклеточные: нитчатые, ложнотканевые, редко – тканевые.

У большинства представителей макроскопические талломы. Внешний вид может быть в виде кустика, пластинок, корочек и т.д.

Фотосинтетические пигменты. Багрянки имеют только хлорофилл *a*; дополнительные пигменты – фикобилипротеины (красный – фикоэритрин, синие – фикоцианин, аллофикоцианин), собранные в фикобилисомы. Фикоэритрин обычно преобладает, за счет этого талломы имеют красный цвет. Также присутствуют различные каротиноиды: α - и β -каротины, лютеин, зеаксантин и другие.

Строение хлоропластов. Хлоропласт красных водорослей покрыт двумя мембранами, внутри хлоропласта расположены одиночные тилакоиды, на которых расположены фикобилисомы. Пиреноиды встречаются у некоторых видов.

Запасные продукты. Запасной продукт красных водорослей – багрянковый крахмал (окрашивается йодом в буро–малиновый цвет), который откладывается вне хлоропласта. У некоторых видов могут запасаться многоатомные спирты.

Клеточные покровы. Vegetативные клетки красных водорослей имеют клеточную стенку. В состав ее входит целлюлоза и пектиновые вещества, такие как агар, каррагинан, каррагар и другие.

Жгутиковые стадии у багрянок отсутствуют.

Размножение. Красные водоросли могут размножаться вегетативным, бесполом и половым способами.

Одноклеточные формы вегетативно размножаются делением пополам, многоклеточные – фрагментацией.

Бесполое размножение происходит апланоспорами, которые формируются в спорангиях.

Половой процесс – оогамия.

Жизненный цикл. Жизненный цикл у большинства красных водорослей со спорической редукцией, изо– или гетероморфной сменой поколений. У некоторых видов красных водорослей жизненный цикл с соматической редукцией.

Систематическое положение. В настоящее время в отделе выделяют несколько классов.

Красные водоросли находят широкое применение в хозяйственной деятельности человека. Из них добывают агароидные вещества, которые используют в разных отраслях промышленности и при приготовлении микробиологических питательных сред; некоторые виды употребляют в пищу.

Род Порфира (*Porphyra*) (Рис. 12). Представители рода – бентосные водоросли, широко распространенные в северных и южных морях. Порфира имеет в жизненном цикле два типа талломов: микро– и макроталлом. Микроталлом представляет собой диплоидное поколение (спорофит): он

развивается на раковинах двустворчатых моллюсков, образуя на их поверхности розоватый налет, и имеет нитчатый тип строения. На спорофите развиваются спорангии, в которых формируются неподвижные споры бесполого размножения (апланоспоры), дающие начало макроталломам (перед прорастанием апланоспор происходит редукционное деление). Макроталлом – это гаплоидное поколение порфиры (гаметофит). Гаметофит имеет пластинчатый тип таллома, достигает нескольких десятков сантиметров в длину, и имеет вид розовато–пурпурной пластинки, которая крепится к субстрату с помощью подошвы. Половой процесс – оогамия; на макроталломе развиваются оогонии и антеридии. После оплодотворения яйцеклетки спермацием (мужской гаметой без жгутиков) развивается зигота, которая делится митотически с образованием апланоспор. Эти апланоспоры вновь дают начало диплоидным спорофитам. Таким образом, жизненный цикл у порфиры со спорической редукцией, гапло–диплобионтный (гаплоидное поколение – гаметофит, диплоидное – спорофит) с гетероморфной сменой поколений (гаметофит и спорофит имеют разное строение). Некоторые виды порфиры потребляют в пищу и культивируются. В японской кухне порфира («*нори*») используется при приготовлении суши, различных блюд из риса и т.д.

ОТДЕЛ ЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРОСЛИ (CHLOROPHYTA)

Распространение и экология. Зеленые водоросли – очень большая группа, включающая пресноводные, морские и наземные виды. Они обитают в планктоне, бентосе, обрастаниях. Многие зеленые водоросли образуют симбиоз с другими организмами.

Строение талломов. По строению зеленые водоросли очень разнообразны и имеют самые разные типы талломов. Талломы одноклеточные и многоклеточные, от микроскопических до макроскопических.

Фотосинтетические пигменты. Зеленые водоросли, как и высшие растения, имеют хлорофиллы *a* и *b*; дополнительные пигменты – β -каротин, лютеин, зеаксантин, виолаксантин, антраксантин, неоксантин и другие.

Хлоропласты. Хлоропласт зеленых водорослей покрыт двумя мембранами, тилакоиды собраны в стопки и могут образовывать граны. Обычно хлоропласты с пиреноидами. Помимо хлоропластов у некоторых зеленых водорослей встречаются амилопласты.

Запасные продукты. Основным запасным продуктом зеленых водорослей является крахмал, который откладывается в хлоропласте.

Клеточные покровы. Клеточные покровы у зеленых водорослей разнообразные. Клетки могут быть покрыты только плазматической мембраной. У большинства видов есть клеточная стенка; основным ее компонентом является целлюлоза. У некоторых водорослей, например, у хламидомонады, вольвокса, в состав клеточной стенки входят гликопротеины, а целлюлоза отсутствует.

Жгутиковые стадии. Монадные клетки (вегетативные клетки, зооспоры, гаметы) имеют в основном апикальные жгутики, одинаковые по длине и морфологии. Жгутиков может быть один, два, четыре или много. Если у монадных клеток есть глазок, то он располагается в хлоропласте.

Размножение. У зеленых водорослей встречаются самые разнообразные типы вегетативного, бесполого и полового размножения.

Жизненный цикл. Жизненный цикл у большинства представителей зеленых водорослей с зиготической редукцией. Некоторые виды имеют жизненный цикл с гаметической или со спорической редукцией.

Систематическое положение. На основании молекулярных, а также биохимических и цитологических исследований показано, что зеленые водоросли эволюционировали в двух линиях: хлорофит и харофит (Lewis, McCourt, 2004)¹⁴; в связи с этим, некоторые исследователи придают этим двум линиям статус самостоятельных отделов. Так или иначе, но молекулярные исследования подтвердили родство зеленых водорослей и высших растений; ближайшими родственниками последних являются харовые водоросли (линия харофит).

Традиционно, зеленые водоросли делили на три класса: **собственно зеленые водоросли (Chlorophyceae), конъюгаты (Conjugatophyceae) и харовые (Charophyceae).** В настоящее время эта система уже не признается большинством альгологов. Согласно Л. Левису и Р. Маккурту (Lewis, McCourt, 2004), зеленые водоросли правомочно разделять на два отдела: зеленые и харовые водоросли, выделяя в каждом несколько классов. Местоположение некоторых представителей зеленых водорослей в традиционной и новой системах приведено в таблицах 17 и 18 соответственно.

Таблица 17. Традиционная система зеленых водорослей

отдел Chlorophyta	
класс	представители
собственно зеленые (Chlorophyceae)	хламидомонада, вольвокс, хлорелла, плеврококк, улотрикс, ульва
конъюгаты (Conjugatophyceae)	спирогира
харовые (Charophyceae)	хара

Таблица 18. Современная система зеленых водорослей

отдел Chlorophyta		отдел Charophyta	
класс	представители	класс	представители
собственно зеленые (Chlorophyceae)	хламидомонада, вольвокс	конъюгаты (Conjugatophyceae)	спирогира
требуксиевые (Trebouxiophyceae)	хлорелла, плеврококк	харовые (Charophyceae)	хара
ульвовые (Ulvophyceae)	улотрикс, ульва		

¹⁴ Lewis L.A., McCourt R.B. 2004. Green algae and origin of land plants //Am. J. Bot. 91(10): 1535-1556.

Зеленые водоросли – очень разнообразная группа, включающая как микроскопические, так и макроскопические формы, и огромное число видов применяются в самых разных областях деятельности человека. Их активно культивируют в лабораториях для различных исследований (генетических, физиологических, биохимических и т.д.). Некоторые виды выращивают в промышленных масштабах (например, хлореллу в качестве корма для рыб).

Род Хламидомонада (*Chlamydomonas*) (Рис. 13). Представители рода обитают в различных пресных водоемах, часто в лужах и канавах; при массовом развитии способны вызывать «цветение» воды, окрашивая ее в зеленый цвет. Есть также наземные виды, которые развиваются на поверхности снега и способны вызывать его покраснение за счет каротиноидов. Хламидомонады имеют одноклеточный монадный тип таллома; клетки более или менее грушевидной формы. На переднем конце клетки расположены два жгутика одинаковой длины, с помощью которых хламидомонада плавает. Клетки покрыты клеточной стенкой, состоящей из гликопротеинов. В клетке содержится одно ядро, чашевидный хроматофор, в нижней части которого расположен пиреноид, а в верхней – глазок, на переднем конце находятся сократительные вакуоли. Запасной продукт – крахмал, откладывается в хлоропласте в виде отдельных зерен. Размножаются хламидомонады бесполом и половым способами. При бесполом размножении в клетке формируются двужгутиковые зооспоры (обычно от 4 до 8), которые выходят через разрыв клеточной стенки материнской клетки и представляют собой маленькие хламидомонады, которые потом дорастают до размера взрослой особи. Половой процесс у большинства видов – изогамия (может быть также гетеро- и оогамия). После оплодотворения формируется зигота, которая покрывается толстой клеточной стенкой и имеет период покоя. При прорастании зигота делится мейозом, в результате образуются четыре новые особи. Хламидомонада – гапобионт, имеет жизненный цикл с зиготической редукцией. Род хламидомонада – излюбленный объект ученых, используемый в различных лабораторных исследованиях.

Род Вольвокс (*Volvox*) (Рис. 14). Виды рода обитают в планктоне различного типа пресных водоемов. Вольвокс – колониальный организм, имеющий монадный тип таллома. Колония вольвокса – ценобий, имеет шаровидную форму, может достигать в диаметре 2–3 мм; наружная часть колонии покрыта слизистым чехлом, внутренняя полость колонии заполнена слизью. Ценобий, в зависимости от вида, может состоять из 500–60000 клеток, расположенных по периферии колонии. Каждая отдельная клетка вольвокса по строению напоминает хламидомонаду: клетки покрыты клеточной оболочкой, состоящей из гликопротеинов, на переднем конце имеются два жгутика, протопласт содержит ядро, чашевидный хлоропласт, в котором находятся пиреноид и глазок. Помимо вегетативных клеток, в ценобиях вольвокса имеется небольшое число специализированных клеток, которые предназначены для размножения. При бесполом размножении именно эти специализированные клетки делятся, в результате чего формируются дочерние ценобии. Половой процесс у вольвокса – оогамия; при этом из одних специализированных клеток развиваются оогонии (в каждой оогонии образуется 1 яйцеклетка), из других – антеридии (в которых образуются сперматозоиды с двумя жгутиками). После

оплодотворения развивается зигота; первое деление перед ее прорастанием – мейоз. Вольвокс, как и хламидомонада, гаплобионт, имеет жизненный цикл с зиготической редукцией.

Род Хлорелла (*Chlorella*) (Рис. 15). Род широко распространен в пресных водоемах, влажной почве, на коре деревьев; как эндосимбионт встречается в губках и кишечнорастворимых животных (эндосимбиотические клетки хлореллы называют зоохлореллами). Клетки одиночные, более или менее шаровидной формы; тип таллома – коккоидный. Клетки покрыты толстой клеточной стенкой, содержат одно ядро, чашевидный хроматофор, с пиреноидом или без. Единственный способ размножения хлореллы – бесполое размножение при помощи неподвижных спор (апланоспор), которые напоминают уменьшенную копию материнской клетки. Половой процесс не известен. Таким образом, жизненный цикл хлореллы – бесполой. Хлорелла, также как и хламидомонада, является модельным объектом в самых разных исследованиях.

Род Плеврококк (*Pleurococcus*) (Рис. 16). Представители рода – широко распространенные наземные водоросли, обитающие на коре деревьев, камнях, старых деревянных постройках, на которых они образуют зеленый порошистый налет. Клетки более или менее шаровидной формы, одиночные или собраны в группы, которые образуются при нерасхождении клеток после делений; тип таллома – коккоидный. Клетки плеврококка покрыты толстой клеточной стенкой, защищающей клетку от неблагоприятных условий. Клетки не имеют вакуолей; содержат один хлоропласт без пиреноидов. Плеврококк размножается единственным способом – делением пополам. Плеврококк культивируют в лабораториях и используют в различных исследованиях.

Род Улотрикс (*Ulothrix*) (Рис. 17). Среди представителей рода встречаются как пресноводные, так и морские виды. Талломы нитчатые; нити неветвящиеся, состоят из одного ряда клеток. Таллом прикрепляется к субстрату с помощью бесцветной базальной клетки; нити часто отрываются от субстрата и тогда ведут неприкрепленный образ жизни. Скопления улотрикса образуют зеленого цвета тину. Клетки улотрикса покрыты толстыми, часто ослизненными, клеточными стенками; клетки одноядерные; большую часть клетки занимает вакуоль с клеточным соком; хроматофор один, постенный, имеет вид незамкнутого или замкнутого кольца, с несколькими пиреноидами. Размножается улотрикс вегетативным, бесполом и половым способами. Вегетативное размножение происходит фрагментацией нитей. При бесполом размножении в клетках образуются четырехжгутиковые зооспоры (в количестве от 2 до 32), которые выходят в воду, плавают, а затем, осев на субстрат, теряют жгутики и прорастают в новую нить. Половой процесс у улотрикса изогамный. В клетках формируются двухжгутиковые гаметы, которые выходят в воду, сливаются, и образуется четырехжгутиковая подвижная зигота. Затем зигота оседает на дно, теряет жгутики, и прорастает в дубинковидную клетку. В этой клетке происходит мейоз, после чего могут следовать еще митозы, в результате образуются от 4 до 16 гаплоидных двухжгутиковых зооспор, которые прорастают в новую нить. Таким образом, жизненный цикл у улотрикса с зиготической редукцией, а сама водоросль является гаплобионтом.

Род Ульва, или **морской салат** (*Ulva*) (Рис. 18). Виды рода ульва широко распространены в прибрежной зоне северных и южных морей, часто достигая массового развития в водах, богатых органикой. Ульва имеет пластинчатый тип таллома, который состоит из двух слоев клеток. Слоевидное макроскопическое, длиной от нескольких сантиметров до метра, имеет вид салатно-зеленого цвета пластинки с волнистыми краями, которая крепится к субстрату с помощью короткого черешка. Водоросль может отрываться от субстрата и вести неприкрепленный образ жизни. В жизненном цикле есть два поколения: гаплоидные гаметофиты и диплоидные спорофиты, которые морфологически не отличаются друг от друга. Бесполое размножение осуществляется четырехжгутиковыми зооспорами, которые формируются на спорофитах, в зооспорангиях. Перед образованием зооспор происходит редукционное деление. Зооспоры дают начало гаметофитам, на которых в гаметангиях формируются двужгутиковые гаметы. Половой процесс у ульвы изогамный. После слияния гамет образуется зигота, прорастающая в новый спорофит. Таким образом, жизненный цикл ульвы со спорической редукцией, с двумя изоморфными поколениями в жизненном цикле: гаплоидным гаметофитом и диплоидным спорофитом. Во многих странах ульву используют в пищу.

Род Спирогира (*Spirogyra*) (Рис. 19). Виды спирогиры обитают в пресных водоемах (прудах, болотах, реках и т.д.), часто образуя ярко-зеленого цвета скопления тины. Спирогира имеет нитчатый тип таллома; нити неветвящиеся, состоят из цилиндрических клеток. Клетки спирогиры покрыты клеточной стенкой, поверх которой образуется слизистый чехол. Основную часть клетки занимает вакуоль с клеточным соком, цитоплазма – постенная. В центре клетки находится ядро, расположенное в цитоплазматическом мешочке, который подвешен на цитоплазматических тяжах. Хлоропластов в клетке один или несколько, с многочисленными пиреноидами, имеют вид плоской ленты с изрезанными краями, расположенной в виде спирали по периферии клетки. Размножается спирогира вегетативным и половым способом, бесполого размножения нет. Вегетативное размножение происходит фрагментацией таллома; половой процесс – конъюгация. При конъюгации две нити располагаются параллельно друг другу, противолежащие клетки образуют навстречу друг другу выросты (копуляционные мостики), которые соприкасаются и срастаются друг с другом. Затем перегородки выростов растворяются, и образуется канал, соединяющий конъюгирующие клетки. У спирогиры клетки одной нити будут «отдающими», а другие – «воспринимающими»: протопласт одной из клеток («отдающей») сжимается, проталкивается через копуляционный канал, и сливается с протопластом противолежащей клетки («воспринимающей»). В результате слияния протопластов формируется зигота, которая покрывается толстой оболочкой и имеет период покоя. При прорастании в зиготе происходит редукционное деление, причем, из четырех образовавшихся гаплоидных ядер три – отмирают, а одно дает начало новому таллому. Соответственно, спирогира является гаплогамитом, с зиготической редукцией в жизненном цикле.

Род Хара (*Chara*) (Рис. 20). Виды рода хара обитают в пресных водоемах, предпочитая воды с повышенным содержанием извести. Хара ведет прикрепленный образ жизни, обитая на глубине от 1 до

5 м, где часто образует заросли. Она имеет сложно устроенный ветвящийся таллом, внешне напоминающий хвощ. Ветвящаяся вертикальная часть таллома разделена на чередующиеся междуузлия и узлы; от узлов отходят мутовки осей ограниченного роста («листьев»). Междуузлие хары состоит из одной клетки, узел – это многоклеточное образование. Горизонтальная часть таллома представлена бесцветными ризоидами, которые закрепляют водоросль в субстрате. Талломы макроскопические, достигают в длину 20–50 см. Клетки покрыты клеточной стенкой, в наружных слоях которой часто присутствует известь. Клетки многоядерные; в клетке содержатся вакуоль с клеточным соком и многочисленные хлоропласты, без пиреноидов. Размножается хара вегетативным и половым способом (бесполого размножения нет). Вегетативное размножение происходит фрагментацией таллома или с помощью специализированных клеток (клубеньков), которые формируются на ризоидах; половой процесс – оогамия. У хары, в отличие от других водорослей, гаметангии (оогонии и антеридии) многоклеточные. После оплодотворения сперматозоидом яйцеклетки формируется зигота, которая покрывается толстой оболочкой и имеет период покоя. При прорастании в зиготе происходит редукционное деление; из четырех образовавшихся гаплоидных ядер три – отмирают, а одно дает начало новому таллому. Хара является гаплогамитом, с зиготической редукцией в жизненном цикле. Хара используется как модельный объект в различных исследованиях. Например, ее используют для изучения токов цитоплазмы, так как ее клетки, образующие междуузлия, могут достигать длины 15 см, а цитоплазма в этих клетках может двигаться со скоростью почти 2 мм/с.

ОТДЕЛ ОХРОФИТОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ, или ОХРОФИТЫ (ОСНРОРНУТА)

Отдел объединяет водоросли, многие из которых ранее рассматривали в самостоятельных отделах (золотистые, желтозеленые, диатомовые, бурые и другие). В настоящее время показано, что эти группы являются родственными, что и позволило их объединить в один отдел.

Распространение и экология. Охрофиты – очень разнообразная группа, к которой относятся пресноводные, морские и наземные водоросли.

Строение талломов. У охрофит, как и у зеленых водорослей, встречаются самые разные типы талломов.

Фотосинтетические пигменты. Для этой группы водорослей характерны хлорофиллы *a* и *c*; основной дополнительный пигмент у большинства видов – ксантофилл фукоксантин. Этот дополнительный пигмент маскирует зеленый цвет хлорофиллов, за счет чего клетки имеют желтовато-буроватую окраску (отсюда название отдела).

Хлоропласты. Хлоропласты всех охрофитовых водорослей покрыты четырьмя мембранами, что свидетельствует о том, что они произошли в результате вторичного симбиоза (*см. выше*). Каждая ламелла состоит из трех тилакоидов. Хлоропласты обычно с пиреноидами.

Запасные продукты. Основной запасной продукт охрофит – хризоламинарин, который откладывается вне хлоропласта в специальных вакуолях.

Клеточные покровы. Клеточные покровы охрофитовых самые разнообразные: клетки могут быть покрыты только плазмалеммой; снаружи от плазмалеммы у многих есть клеточная стенка. У диатомовых водорослей клеточная стенка представлена кремнеземным панцирем.

Жгутиковые стадии. Монадные клетки охрофит (вегетативные клетки, зооспоры, гаметы) имеют в типе два жгутика. Жгутики различаются по длине и морфологии. Один жгутик направлен вперед: он более длинный, покрыт двумя рядами волосков. Второй – направлен назад, короткий, гладкий. У многих монадных клеток есть глазок, который расположен в хлоропласте.

Размножение. Размножение охрофитовых водорослей разнообразное: у них описаны разные типы вегетативного, бесполого и полового размножения.

Жизненный цикл. Встречаются все типы жизненных циклов.

Систематическое положение. В отделе охрофитовых водорослей в настоящее время выделяют более десяти классов (по Andersen, 2004)¹⁵, из которых мы рассмотрим два: **диатомовые (Diatomophyceae)** и **бурые (Phaeophyceae)**.

КЛАСС ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ, или ДИАТОМЕИ (DIATOMOPHYCEAE, BACILLARIOPHYCEAE)

Среди диатомовых водорослей есть как морские, так и пресноводные виды. Они обитают в планктоне, бентосе и обрастаниях. Многие виды живут как симбионты (например, в раковинах фораминифер). Помимо этого, есть также наземные виды диатомей, обитающие в верхних слоях почвы, на камнях и скалах. Есть среди них и «экстремалы», развивающиеся во льдах и на снегу.

Все диатомовые водоросли имеют микроскопические талломы коккоидного типа; клетки могут быть одиночные или собраны в разнообразной формы колонии.

Для диатомей, как и других охрофит, характерны хлорофиллы *a* и *c* (последний у них встречается в трех формах: *c₁*, *c₂*, *c₃*); основной дополнительный пигмент – фукоксантин. Хлоропласт диатомей покрыт четырьмя мембранами, ламеллы трехтилакоидные. Основными запасными продуктами являются хризоламинарин и липиды, которые откладываются вне хлоропласта.

Клеточные покровы диатомовых водорослей представлены кремнеземным панцирем, покрытым снаружи и изнутри пектиновой оболочкой. Панцирь диатомей состоит из двух половинок: большей – эпитеки и меньшей – гипотеки, которые находят друг на друга, как крышка на коробку. Слой кремнезема пронизан различного вида и расположения порами, образующими определенный рисунок (Рис. 21). Тонкое строение панциря имеет большое значение для систематики диатомей.

Монадные клетки в жизненном цикле диатомовых водорослей представлены сперматозоидами, которые имеют только один апикальный жгутик, покрытый двумя рядами волосков.

¹⁵ Andersen R.A. 2004. Biology and systematics of Heterokont and Haptophyte algae //Am. J. Bot. 91(10): 1508–1522.

Размножение у диатомей вегетативное и половое (бесполого размножения нет). Вегетативное размножение колониальных форм происходит фрагментацией; одноклеточных – делением пополам. Половое размножение – изо-, гетеро и оогамия, причем, при изо- и гетерогамии гаметы не имеют жгутиков, а сам процесс напоминает конъюгацию. Перед образованием гамет в клетке происходит редукционное деление. В результате полового процесса формируется зигота, которая называется у диатомей **ауксоспора** (растущая спора). Все диатомовые водоросли являются диплобионтами и имеют жизненный цикл с гаметической редукцией.

У диатомовых водорослей есть особенности, связанные со строением их клеточного покрова. При делении клеток обе половинки панциря расходятся, ядро делится митотически, а затем делится протопласт клетки. Каждый новый протопласт, таким образом, наследует половинку панциря, а вторая достраивается заново. Причем, всегда достраивается меньшая половинка (гипотека). Поскольку кремнеземный панцирь не способен к растяжению, то при каждом делении одна из дочерних клеток остается равной материнской (та, которая получает эпитеку при делении), а вторая уменьшается в размере (материнская гипотека которой стала эпитекой). Таким образом, процесс деления клеток у диатомей приводит к уменьшению их размеров. Восстановлению исходного размера клеток способствует половой процесс. Вне зависимости от типа полового процесса, в результате формируется зигота (ауксоспора), которая не имеет, в отличие от вегетативных клеток, кремнеземного панциря. Ауксоспора растет, увеличивается в размерах, и, таким образом, восстанавливается исходный размер клеток. После этого в зиготе происходят деления, которые приводят к формированию новых вегетативных клеток.

После гибели клеток, кремнеземные панцири диатомей оседают на дно, где постепенно накапливаются и образуют отложения. Образующаяся таким образом осадочная порода носит название диатомит или «диатомовая земля». Диатомит используют в качестве строительного материала, как сорбент (например, его используют как наполнитель для кошачьих туалетов), как фильтрующий материал (например, при осветлении пива) и т.д. В палеонтологических исследованиях широко используют диатомовый анализ – один из методов, позволяющих реконструировать изменения условий в водоемах, основываясь на составе слагающих породу панцирях диатомей.

КЛАСС БУРЫЕ ВОДРОСЛИ (RHAEORHYSCEAE)

Бурые водоросли в подавляющем большинстве обитают в морях (пресноводных порядка 5 родов). Основные представители – бентосные формы, обитающие в прибрежной зоне морей.

Все бурые водоросли многоклеточные (одноклеточных форм нет), с разнообразными типами талломов: нитчатым, ложнотканевым, тканевым; многие представители являются макрофитами, талломы которых могут иметь размеры нескольких десятков метров. Например, бурая водоросль

макроцистис (*Macrocystis*) имеет самый большой из всех известных у водорослей таллом: длина слоевища может достигать 60 и более метров.

Для бурых водорослей характерны типичные для охрофит фотосинтетические пигменты: хлорофиллы *a* и *c* (как и у диатомей, хлорофилл *c* встречается в трех формах); основной дополнительный пигмент – фукоксантин. Хлоропласт покрыт четырьмя мембранами, тилакоиды собраны по три. Основными запасными продуктами являются хризоламинарин, липиды и шестиатомный спирт манит, которые откладываются вне хлоропласта.

Клетки бурых водорослей покрыты клеточной стенкой. В состав клеточной стенки входит целлюлоза, альгиновая кислота и ее соли (альгинаты) и фукоиданы.

Монадные клетки (зооспоры и гаметы) имеют два боковых (латеральных) жгутика, которые различаются по длине и морфологии. Один жгутик направлен вперед – более длинный, покрыт двумя рядами волосков; второй – направлен назад, гладкий.

Размножаться бурые водоросли могут вегетативным, бесполом (зооспорами) и половым (изо-, гетеро-, оогамия) способами. Жизненный цикл со спорической редукцией, изо- или гетероморфной сменой поколений или с гаметической редукцией.

Бурые водоросли широко применяются в хозяйственной деятельности человека. Прежде всего, это связано с полисахаридами их клеточных стенок, такими как альгиновая кислота, альгинаты и фукоиданы, которые используют в самых различных отраслях производства. Некоторые виды бурых водорослей используют в пищу, а выбросы этих водорослей, богатых калием и азотом, употребляют в качестве удобрений и на корм скоту.

Род Ламинария, или **морская капуста** (*Laminaria*) (Рис. 22). Ламинарии – бентосные водоросли, обитающие в морях северного полушария. Представители рода имеют в жизненном цикле два типа талломов: микро- и макроталлом. Микроталлом представляет собой гаплоидное поколение (гаметофит) ламинарии: он нитчатый, часто редуцирован до нескольких клеток. На женском гаметофите развиваются оогонии, в которых формируется по 1 яйцеклетке; на мужском гаметофите развиваются антеридии, в которых формируется по 1 сперматозоиду. Макроталлом – это диплоидное поколение ламинарии (спорофит). Спорофит имеет тканевый тип таллома, достигает нескольких метров в длину. Такой таллом разделен на листовую пластинку, стволик и ризоиды; листовая пластинка меняется у ламинарии ежегодно, а стволик и ризоиды – многолетние. На спорофите на поверхности листовой пластинки образуются зооспорангии, в которых развиваются зооспоры (споры бесполого размножения). Перед формированием зооспор в зооспорангиях происходит редукционное деление, таким образом, зооспоры становятся гаплоидными. Зооспоры выходят в воду, плавают, а затем прорастают в гаметофиты (микроталломы). Половой процесс – оогамия. На микроталломах развиваются оогонии и антеридии; оплодотворение наружное. После оплодотворения сперматозоидом яйцеклетки, развивается зигота, которая без периода покоя дает начало новому спорофиту. Таким образом, жизненный цикл у ламинарии со спорической редукцией, гапло-диплобионтный (гаплоидное поколение – гаметофит,

диплоидное – спорофит) с гетероморфной сменой поколений (гаметофиты и спорофит имеют разное строение). Ламинарии с древних времен используются человеком в пищу (из них готовят салаты, супы) и как корм для скота. Талломы ламинарии богаты йодом, поэтому их полезно использовать людям, страдающим нехваткой этого элемента в организме. Во многих странах ламинарии культивируют.

Род Фукус (*Fucus*) (Рис. 23). Представители рода, как и ламинарии, широко распространены в северных морях, где обитают в прибрежной зоне (зоне приливов и отливов). Фукус, в отличие от ламинарии, имеет один тип таллома – тканевый макроталлом; длина слоевища может достигать порядка 2 м. Таллом многолетний, имеет вид дихотомически разветвленного кустика. Вдоль лопастей таллома проходит срединная жилка, в нижней части переходящая в черешок, который прикрепляется к субстрату расширенным основанием (подошвой). У некоторых видов фукуса по бокам от срединной жилки расположены вздутия, которые представляют собой воздушные пузыри, заполненные воздухом. Эти пузыри помогают талломам поддерживать вертикальное положение. Фукус размножается вегетативным и половым способами (бесполого размножения нет). При вегетативном размножении на подошве фукуса развиваются новые талломы. Половой процесс – оогамия. Оогонии и антеридии формируются в специальных камерах (скафидиях), которые, в свою очередь, расположены во вздутиях на кончиках лопастей таллома (рецептакулах). Среди фукусов есть однодомные и двудомные виды. В оогониях у фукусов формируется 8 яйцеклеток, в антеридиях – 64 сперматозоида; оплодотворение наружное. Перед образованием гамет первое деление – редукционное. После оплодотворения развивается диплоидная зигота, которая без периода покоя прорастает в новый таллом. Таким образом, у фукуса, в отличие от ламинарии, смены генераций нет; фукус является диплобионтом с гаметической редукцией в жизненном цикле.

ОТДЕЛ ЭВГЛЕНОВЫЕ ВОДОРОСЛИ (EUGLENOPHYTA)

Распространение и экология. Большинство эвгленовых водорослей является пресноводными видами, но есть и морские представители (развиваются в прибрежных зонах). Обитают преимущественно в водах с высоким содержанием органических веществ. Надо отметить, что среди эвгленовых только около трети видов являются фотосинтетиками. Помимо фотоавтотрофов, есть также миксотрофные и гетеротрофные виды, при этом многие автотрофные виды способны в определенных условиях переходить к гетеротрофному питанию. Большинство гетеротрофных форм питаются осмотрфно, но некоторые представители обладают фаготрофией. Развиваясь в массе, способны вызывать «цветение» воды.

Строение талломов. Все эвгленовые водоросли имеют монадный тип таллома; они являются одноклеточными формами (за исключением одного колониального рода *Colacium*). Клетки микроскопичные, различной формы (веретеновидные, шаровидные, овальные, нитевидные), на переднем конце клетки имеется глотка.

Фотосинтетические пигменты. Эвгленовые водоросли содержат хлорофиллы *a* и *b*; дополнительные пигменты – неоксантин, зеаксантин, β -каротин и другие.

Хлоропласты. У фотосинтезирующих представителей эвгленовых водорослей хлоропласт покрыт тремя мембранами, ламеллы трехтилакоидные. Такое строение пластиды является результатом вторичного эндосимбиоза: наружная мембрана представляет собой пищеварительную вакуоль клетки-хозяина, а две внутренние – остатки оболочек хлоропласта эндосимбионта. Хлоропласты могут быть с пиреноидами.

Запасные продукты. Основным запасным продуктом является парамилон, который откладывается вне хлоропласта.

Клеточные покровы. Клеточный покров эвгленовых водорослей представлен пелликулой, образованной из расположенных под плазматической мембраной белковых пластин, укрепленных системой микротрубочек и цистернами эндоплазматического ретикулума.

Жгутиковые стадии. Монадные клетки (вегетативные) в типе имеют два апикальных жгутика, которые крепятся ко дну глотки. Жгутики различаются по длине и по морфологии. Один жгутик обычно сильно редуцирован и не выходит за пределы глотки. На поверхности жгутиков расположены волоски. На переднем конце клетки находится глазок, который расположен в цитоплазме.

Размножение. У эвгленовых известно только вегетативное размножение делением пополам.

Жизненный цикл бесполой; половой процесс не известен.

Систематическое положение. Отдел включает один класс **эвгленовые водоросли (Euglenophyceae)**. В целом, эта группа стоит особняком от всех других групп водорослей и отличается от них по целому ряду признаков (например, строением клеточного покрова, жгутиков и т.д.). В настоящее время подтверждается точка зрения о родстве эвгленовых с простейшими жгутиконосцами, такими как трипаносомы и лейшмании.

Эвгленовые водоросли активно участвуют в процессе самоочищения сточных вод, причем, некоторые из них служат биоиндикаторами степени загрязнения водоемов. Эвгленовые водоросли достаточно легко культивировать, в связи с чем они часто используются как лабораторные объекты в различных исследованиях.

Род Эвглена (*Euglena*) (Рис. 24). Представители рода обитают в различных пресных водоемах, предпочитая стоячие воды, богатые органическими веществами; могут развиваться как в планктоне, так и в придонных слоях. Способны при определенных условиях вызывать «цветение» воды, окрашивая ее в зеленый цвет или, при наличии пигмента астаксантина, в красный. Клетки эвглен имеют более или менее веретеновидную форму. Они способны изменять форму своего тела в поперечном направлении (при этом клетка расширяется) и в продольном (клетка удлиняется). Эвглены имеют одноклеточный монадный тип таллома. На переднем конце клетки расположена глотка, от дна которой отходят два жгутика разной длины: один, более длинный, выходит из глотки и обеспечивает движение клетки; второй жгутик короткий, не выходит за пределы глотки. Глотка представляет собой впячивание клетки,

в которую выбрасывает свое содержимое сократительная вакуоль. Рядом с глоткой, на переднем конце клетки, расположен глазок. Ядро в клетке одно. Хлоропласт один или несколько, ярко-зеленого цвета. При выращивании эвглен в темноте их клетки теряют хлоропласты и они становятся гетеротрофами, которые питаются осмотрфно; если эвглен вновь перенести на свет, то у клеток снова возникают хлоропласты, и они переходят на фотоавтотрофный тип питания. Запасной продукт – парамилон, откладывается в цитоплазме клетки в виде отдельных гранул. Размножаются эвглены вегетативно делением пополам в продольной плоскости клетки. Эвглены широко используются в различных исследованиях: медицинских (как тест-объекты при испытании действия различных препаратов, например, антибиотиков); санитарно гидробиологических (например, для оценки состояния органического загрязнения вод) и т.д. Некоторые виды эвглен являются ауксотрофами, в частности, чувствительны к недостатку витамина В₁₂ в среде.

ГРИБЫ

Наука о грибах называется **микология** (от греческого «*mycos*» – гриб и «*logos*» – наука). Исторически так сложилось, что микология рассматривает не только «истинные» грибы, но и группы, которые в принципе не связаны с ними родственными связями – это грибоподобные организмы и слизевики (таблица 6). **Грибы** – это эукариотные гетеротрофы, которые питаются осмотически. Слизевики отличаются по способу питания: в отличие от грибов, у них не осмотрофный, а фаготрофный тип питания, как у животных.

Грибы, при традиционном делении живых организмов на царства животные и растения, будут относиться к растениям. В целом, у грибов, с одной стороны, есть общие признаки как с растениями, так и с животными, с другой стороны, между всеми этими организмами есть много различий. Основные сходства и различия между грибами, растениями и животными приведены в таблице 19.

Таблица 19. Сравнение грибов с растениями и животными

грибы и растения		грибы и животные	
общие признаки с растениями	отличия от растений	общие признаки с животными	отличия от животных
наличие клеточной стенки, абсорбция питательных веществ, неподвижность в вегетативном состоянии	неспособность к фотосинтезу, гетеротрофный тип питания, запасание гликогена	неспособность к фотосинтезу, продукт азотного обмена – мочевины, запасание гликогена, наличие хитина	осмотрофный тип питания, неподвижность в вегетативном состоянии, наличие клеточной стенки

Грибы, в отличие от водорослей, представляют собой единую группу организмов, родственную по происхождению. Что касается грибоподобных организмов и слизевиков, то первые, несомненно, родственны группе охрофитовых водорослей, а вторые – простейшим беспозвоночным, а не грибам. Основные отделы грибов, грибоподобных организмов и слизевиков приведены в таблице 5. Далее мы подробно рассмотрим организмы, которые рассматривает курс микологии: грибы, включая лишайники, а также грибоподобные организмы и слизевики.

СТРОЕНИЕ ТАЛЛОМОВ ГРИБОВ

Вегетативное тело (таллом) у большинства видов грибов представлено **мицелием** (= **грибницей**), который питается осмотрофно. Каждая отдельная нить мицелия называется **гифа**, для которой характерен апикальный тип роста.

Несмотря на сравнительную бедность морфологии, строение таллома грибов является важным признаком для систематики. Различают следующие **типы талломов** (таблица 20).

1) Неклеточный (= несептированный) мицелий – многоядерный мицелий без перегородок (сифональная организация таллома). Перегородки в мицелии образуются при формировании органов

размножения, при повреждениях, с возрастом. Раньше организмы с неклеточным мицелием, например, мукор, относили к группе **низших грибов**.

2) Клеточный (= септированный) мицелий – мицелий, разделенный на отдельные клетки, то есть с перегородками (= септами).

Строение пор и септ. Строение пор и септ (перегородок) – важный систематический признак. У большинства грибов имеется одна центральная пора, хотя бывают и многочисленные поры в перегородке. У форм с неклеточным мицелием септы могут формироваться на каком-то этапе жизненного цикла. По строению септы бывают следующие.

а) Микропоровая септа – перегородка с многочисленными порами. Такой тип септ наиболее характерен для «низших» грибов.

б) Септа с центральной порой – перегородка, у которой есть одна центральная пора. Перегородка может быть слоистой и неслоистой; центральная пора может быть прикрыта мембранным колпачком и т.д. Такой тип септ наиболее характерен для «высших» грибов – сумчатых и базидиальных.

3) Дрожжи – одиночные клетки, размножающиеся почкованием или делением. Если клетки после почкования или деления не расходятся, формируется **псевдомицелий**.

Термин «дрожжи» – нетаксономическое понятие и используется для тех грибов, которые в течение всего жизненного цикла или его большей части существуют в виде одиночных почкующихся или делящихся клеток.

Таблица 20. Типы талломов грибов

ТИПЫ ТАЛЛОМОВ		
мицелий		дрожжи
несептированный	септированный	
«низшие грибы» (хитридиомицеты и зигомицеты)	«высшие» грибы (аскомицеты и базидиомицеты)	сахаромицеты

РАЗМНОЖЕНИЕ ГРИБОВ

Грибы, как и водоросли, могут размножаться вегетативным, бесполом и половым способами.

Вегетативное размножение

У грибов основные способы вегетативного размножения это фрагментация и почкование (таблица 21).

1) Фрагментация, то есть размножение участком мицелия, характерна для всех грибов, у которых вегетативное тело сложено гифами.

2) Почкование характерно для дрожжевых форм грибов, при этом новая клетка возникает за счет вздутия оболочки (почки), в которое переходят новые органеллы.

Почкованием размножаются, например, сахаромицетные дрожжи.

Таблица 21. Типы размножения грибов

ВЕГЕТАТИВНОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ			
фрагментация		почкование	
мицелиальные формы		сахаромицетные дрожжи	
БЕСПОЛОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ			
апланоспорами	зооспорами	эндогенными спорами	экзогенными спорами
все грибы, за исключением хитридиомицетов	хитридиомицеты	хитридиомицеты, зигомицеты	аскомицеты, базидиомицеты
ПОЛОВОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ			
без образования гамет		с образованием гамет	
гаметангиогамия	соматогамия	изо-, гетеро-, оогамия	
зигомицеты, аскомицеты	базидиомицеты	хитридиомицеты	

Бесполое размножение

При бесполом размножении у грибов образуются **споры бесполого размножения**. Клетка, в которой формируются споры, называется **спорангий**. Как и у водорослей, споры можно разделять по разным признакам, например, способны споры к активному движению или нет; являются они экзогенными или эндогенными по происхождению и т.д. (таблица 21).

1) По способности к движению, аналогично водорослям, различают: **а) апланоспоры** – неподвижные споры и **б) зооспоры** – подвижные споры, которые двигаются за счет жгутиков. Клетка, в которой формируются зооспоры, также называется **зооспорангий**.

У грибов, в отличие от водорослей, зооспоры имеют только представители самой примитивной группы – хитридиомицеты, многие из которых обитают в водной среде. У всех остальных грибов споры не имеют жгутиков (представляют собой апланоспоры), то есть их размножение уже не зависит от наличия капельно–жидкой воды.

2) По способу образования спор у грибов различают: **а) эндогенные споры** – споры, которые образуются внутри материнской клетки, то есть в спорангии и **б) экзогенные споры (= конидии)** – споры, которые образуются открыто (экзогенно). Как уже было сказано выше, клетка, в которой образуются споры, называется **спорангий**; гифа, на которой образуются спорангии, носит название **спорангиеносец**. Гифа, на которой образуются экзогенные споры (конидии), носит название **конидиеносец**.

Бесполое размножение с помощью эндогенных спор характерно для представителей отделов «низших» грибов: хитридиомицетов и зигомицетов (например, мукор). Причем, у некоторых грибов из отдела зигомицетов наблюдается переход от эндогенных спор к экзогенным. Этот процесс связан с приспособлением к наземному образу жизни.

Бесполое размножение с помощью экзогенных спор – конидий, характерно для представителей отделов «высших» грибов: аскомицетов и базидиомицетов. **Бесполоую стадию** этих грибов (ее также

называют **несовершенной стадией**) рассматривают в формальном отделе несовершенных грибов (отдел Deuteromycota).

Не все грибы способны к образованию спор бесполого размножения. Например, оно не известно у большинства шляпочных базидиомицетов.

Половое размножение

Способы полового размножения можно разделить на два типа: половой процесс без образования гамет и с образованием гамет (таблица 21). У грибов различают следующие типы полового процесса.

1) Половой процесс без образования гамет. К такому типу полового процесса относятся **гаметангиогамия** и **соматогамия**.

Гаметангиогамия – это процесс слияния двух недифференцированных на гаметы гаметангиев. Гаметангии могут быть неспециализированными, то есть практически не иметь отличий от вегетативных гиф, а могут быть специализированными и отличаться от вегетативных гиф.

Соматогамия – это процесс слияния клеток двух вегетативных мицелиев.

Гаметангиогамия характерна для зигомицетов и аскомицетов; путем соматогамии размножается большинство базидиальных грибов.

2) Половой процесс с образованием гамет. К этому типу полового процесса относятся: **а) изогамия** – процесс слияния морфологически одинаковых подвижных за счет жгутиков гамет; **б) гетерогамия** – слияние морфологически разных подвижных за счет жгутиков гамет; **в) оогамия** – слияние неподвижной женской гаметы, которую называют **яйцеклеткой**, с подвижной мужской гаметой – **сперматозоидом**. Женский гаметангий при этом называется **оогоний**, мужской – **антеридий**.

Все эти возможные типы полового размножения, при котором образуются гаметы, описаны только у представителей отдела хитридиомицетов.

У большинства аскомицетов и базидиомицетов половой процесс известен. Половую стадию этих грибов принято называть **совершенная стадия** (*ср. с бесполой стадией*).

Не у всех грибов в жизненном цикле показано половое размножение. Например, плесневые грибы, такие как аспергилл и пеницилл, не способны размножаться половым путем.

ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ ГРИБОВ

Жизненные циклы грибов, как и водорослей, весьма разнообразны (таблица 22, Рис. 25). Подобно циклам развития водорослей, типы жизненных циклов грибов выделяют в зависимости от места редукционного деления и пloidности соответствующего поколения. Если в жизненном цикле не показан половой процесс, то такой жизненный цикл называют бесполом. У грибов выделяют следующие типы жизненных циклов.

1) Жизненный цикл с зиготической редукцией. Жизненный цикл, при котором редукционное деление происходит в зиготе.

У грибов, в зависимости от пloidности вегетативных клеток, можно выделить разные варианты этого типа жизненного цикла.

Таблица 22. Типы жизненных циклов грибов

ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ						
с половым процессом						без полового процесса
зиготическая редукция			гамети- ческая редукция	спори- ческая редукция	сомати- ческая редукция	
гапло- бионтный	гаплогбионт- ный с короткой дикариофазой	гапло- дикариотичный с продолжи- тельной дикариофазой				
хитридиоми- цеты, зигомицеты,	большинство аскомицетов	базидиомицеты	некоторые дрожжи	некоторые хитриди- омицеты	некоторые дрожжи	аспергилл, пеницилл

а) Жизненный цикл, при котором вегетативная особь – гаплоидна, после полового процесса образуется диплоидная зигота, в которой происходит редукционное деление (Рис. 25, а I).

Такой тип жизненного цикла характерен для представителей зигомицетов.

б) Жизненный цикл, при котором вегетативная особь – гаплоидна, после плазмогамии формируется непродолжительная дикариотичная¹⁶ стадия, затем происходит кариогамия (образуется диплоидная зигота), которая редукционно делится (Рис. 25, а II).

Такой тип жизненного цикла характерен для большинства сумчатых грибов.

в) Жизненный цикл, при котором вегетативная особь гаплоидна короткий промежуток времени, после плазмогамии формируется продолжительная дикариотичная стадия, затем происходит кариогамия (образуется диплоидная зигота), которая редукционно делится (Рис. 25, а III).

Жизненный цикл такого типа имеет большинство базидиомицетов.

2) Жизненный цикл с гаметиической редукцией. Жизненный цикл, при котором вегетативная особь – диплоидна, а редукционное деление происходит перед образованием гамет (Рис. 25, б).

Жизненный цикл с гаметиической редукцией довольно редко встречается у грибов. Он описан у хитридиомицетов и некоторых видов дрожжей, например, у сахаромикодеса (*Saccharomyces ludwigii*).

3) Жизненный цикл со спорической редукцией. Жизненный цикл, при котором часть жизненного цикла проходит в гаплоидной стадии, а часть – в диплоидной. Редукционное деление происходит перед образованием спор бесполого размножения (Рис. 25, в).

Как и предыдущий, данный тип жизненного цикла описан у небольшого числа видов хитридиомицетов.

4) Жизненный цикл с соматической редукцией. Жизненный цикл, при котором редукционное деление происходит в диплоидной вегетативной клетке (Рис. 25, в).

¹⁶ Дикариотичная стадия – стадия, на которой клетки содержат два разных по происхождению ядра; при этом деления этих ядер происходят синхронно. Подробнее см. в главе, посвященной грибной клетке.

Такой тип жизненного цикла показан, например, для пекарских дрожжей (*Saccharomyces cerevisiae*).

4) Бесполой жизненный цикл. Жизненный цикл, при котором особь может быть гаплоидной или диплоидной, но у нее не показан половой процесс.

Такой тип жизненного цикла характерен, например, для группы так называемых несовершенных грибов (формальный отдел Deuteromycota), к которым относятся аспергилл и пеницилл.

КЛЕТКА ГРИБОВ

Все грибы имеют клетки типичного эукариотного строения (Рис. 4). Однако грибная клетка имеет ряд особенностей, отличающих ее как от растительной, так и животной клеток. Поскольку грибы представляют собой единую эволюционную группу, то у них нет такого разнообразия в строении клеток и клеточных структур, которое описано у водорослей. Рассмотрим более детально строение грибной клетки, прежде всего тех ее структур, которые важны для систематики.

Клеточные покровы

Клетка грибов покрыта **плазматической мембраной** (= **плазмалеммой**). Как и у многих водорослей и высших растений, снаружи от плазмалеммы у грибов имеется **клеточная стенка**. Строение и химический состав клеточной стенки грибов являются важными систематическими признаками, которые используют при характеристике отделов (таблица 23).

Таблица 23. Клеточные покровы грибов

таксон	клеточный покров	основные химические компоненты покровов
хитридиомицеты ¹⁷	клеточная стенка	хитин, глюканы
зигомицеты	клеточная стенка	хитин, хитозан
аскомицеты	клеточная стенка	хитин, глюканы; у дрожжевых форм – глюканы и маннаны
базидиомицеты	клеточная стенка	хитин, глюканы

Аппарат Гольджи

Отличительной особенностью клеток грибов (исключая хитридиомицеты) является то, что у них аппарат Гольджи очень сильно редуцирован и представлен одной единственной цистерной, в связи с чем эту органеллу у грибов часто называют эквивалентом аппарата Гольджи.

Ядро

У грибов встречаются как одноядерные, так и многоядерные клетки. Например, грибы с несептированным мицелием (например, мукор) содержат большое количество ядер, хитридиевые грибы

¹⁷ Многие хитридиомицеты не имеют клеточной стенки, а их таллом представляет собой голый протопласт.

большой частью одноядерные; число ядер у высших грибов (аскомицетов и базидиомицетов) сильно варьирует. По форме ядра могут быть сферические, эллипсоидальные, лопастные и т.д.; располагаться ядра могут как в центральной части клетки, так и в пристенном слое цитоплазмы.

Митоз

У всех грибов, в отличие от водорослей, митоз закрытый (ядерная оболочка сохраняется), при этом ядерная оболочка просто перетягивается между двумя дочерними ядрами. Помимо этого, у грибной клетки нет центриолей, а центрами организации микротрубочек веретена деления являются так называемые полярные тела веретена.

Цитокинез

Цитокинез (= **клеточное деление**) у грибов происходит **бороздой**, при этом борозда деления растет от периферии клетки к центру за счет впячивания мембраны.

Жгутики и жгутиковые клетки

У грибов жгутиковые стадии есть только у представителей отдела хитридиомицетов (*Chytridiomycota*). Монадные клетки хитридиомицетов (зооспоры, гаметы) имеют один задний гладкий жгутик. В настоящее время ультраструктура зооспор и гамет хитридиомицетов используется как важный признак для систематики этой группы.

Запасные вещества

К запасным продуктам грибов можно отнести **углеводы, жиры, мочевины**.

Основными запасными углеводами являются гликоген, трегалоза и сахароспирты. Глюкоза у грибов запасается в виде α -глюкана гликогена. Трегалоза – дисахарид, который встречается практически только у грибов. Трегалоза представляет собой две молекулы глюкозы, соединенные α -1, 1-связью. Этот углевод играет важную роль в адаптации грибных клеток к стрессам и регуляции в них осмотических процессов. Среди сахароспиртов, которые запасают грибы, наиболее важными являются маннит, сорбит, ксилит и другие.

Жиры в клетках грибов запасаются в виде липидных включений. Для грибных липидов характерно высокое содержание ненасыщенных жирных кислот.

Как и у животных, азотсодержащие продукты распада преобразуются у грибов мочевины.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППЫ ГРИБОВ

Грибы относятся к **редуцентам**, следовательно, они являются важными компонентами как наземных, так и водных экосистем. Широкое распространение грибов в природе объясняется: строением их вегетативного тела; относительно высокой скоростью роста и способностью

продуцировать значительное число спор; наличием в жизненном цикле разнообразных покоящихся структур; высокой метаболической активностью; экологической пластичностью, позволяющей быстро адаптироваться к внешним условиям среды.

В зависимости от способа питания грибы можно разделить на две основные группы: **сапротрофы** и **паразиты**. В свою очередь, эти группы можно классифицировать следующим образом.

1) Виды, которые питаются мертвым субстратом: **а)** изначально заселяют мертвый субстрат – **сапротрофы** и **б)** сначала убивают живой субстрат – **некротрофы**, или **некротрофные паразиты**.

2) Виды, которые питаются живым субстратом: **а)** живут в ассоциации с хозяином, причем ассоциация полезна для хозяина – **мутуалистические симбионты** и **б)** приносят вред хозяину – **биотрофные паразиты**.

По соотношению паразитической и сапротрофной фаз в жизненном цикле выделяют следующие группы.

1) Облигатные паразиты – виды, развивающиеся только на живом субстрате. Например, к этой группе относятся ржавчинные грибы.

По характеру паразитизма эту группу можно разделить на **эктопаразитов** – организмы, которые развиваются на поверхности хозяина и **эндопаразитов** – организмы, которые развиваются внутри органов хозяина. В свою очередь, эндопаразитов можно также разделить на две группы: **а)** внутриклеточные паразиты и **б)** организмы, которые развиваются в межклеточном пространстве внутри органа хозяина. Большинство паразитических грибов относится ко второй группе.

2) Факультативные паразиты – виды, развивающиеся как сапротрофы, но в определенных условиях способные переходить к паразитизму. Здесь, в качестве примера, можно привести сапротрофные трутовики, которые в норме питаются мертвой древесиной, но при определенных условиях способны развиваться на живых деревьях.

3) Факультативные сапротрофы – виды, развивающиеся как паразиты, но в определенных условиях способны переходить к сапротрофному питанию.

4) Облигатные сапротрофы – виды, развивающиеся только как сапротрофы.

В зависимости от субстрата, который заселяют грибы, выделяют следующие группы: **почвенные, ксилотрофные, копротрофные грибы** и т.д.

1) Почвенные организмы – наиболее разнообразная экологическая группа, как по способу питания, так и в плане таксономического состава. В этой группе выделяют: подстилочные сапротрофы (питаются растительными остатками), гумусовые сапротрофы (питаются гумусом), хищные грибы (способны формировать различные структуры, позволяющие улавливать мелких беспозвоночных животных), микоризообразователи и т.д.

2) Ксилотрофные организмы (= **ксилотрофы**) обитают на древесине и, соответственно, разлагают ее. Среди ксилотрофов встречаются как сапротрофы, так и паразиты. К этой группе относятся, например, многие базидиомицеты. Для обитания на таком субстрате ксилотрофы имеют

определенный набор ферментов (целлюлазы, целлобиазы, лигназы и другие). В зависимости от того, какая часть древесины используются для питания – целлюлоза или лигнин – выделяют два основных типа гнили: бурая и белая соответственно.

3) Копротрофные организмы (= **копротрофы**) обитают на экскрементах животных. К копротрофам относятся многие зигомицеты, аскомицеты и базидиомицеты (например, шляпочный гриб навозник) и другие. Для обитания в таких условиях у этих грибов выработались определенные приспособления, например, споры, не разрушаясь, проходят через пищеварительный тракт животного; спорообразующие структуры обладают положительным фототропизмом и т.д.

В зависимости от среды обитания, грибы можно разделить на две группы: **наземные** и **водные**. Большинство грибов является наземными организмами, однако, хитридиомицеты (отдел Chytridiomycota) являются первичноводными организмами. Они встречаются как в пресных водоемах, так и морях, развиваются на самых разных субстратах и могут быть как сапротрофами, так и паразитами водорослей, высших растений, беспозвоночных и позвоночных животных. В связи с обитанием в водной среде эти организмы имеют определенные приспособления, например, при размножении у них образуются подвижные клетки (зооспоры, гаметы), которые играют важную роль в расселении и поиске подходящего субстрата. Некоторые виды высших грибов (аскомицеты, базидиомицеты) также встречаются в водной среде, однако, для них эта среда является вторичной.

Симбиотические грибы

Микоризообразователи

Многие грибы вступают в симбиотические отношения с растениями. К такой группе микосимбионтов относятся грибы, образующие ассоциацию с корнями растений – **микоризу**. В настоящее время микоризу принято рассматривать как ассоциацию, находящуюся в пределах мутуалистически–паразитического континуума (равновесие динамическое), гриб также может переходить к сапротрофному образу жизни. Микоризы обнаружены у самых разных групп растений (голосеменных, хвощевидных, папоротниковидных, мохообразных, покрытосеменных). Всего более 80% видов наземных растений принимает участие в микоризных симбиозах. Что касается микобионтов, которые образуют микоризу, то они известны среди всех отделов грибов, за исключением хитридиомицетов (отдел Chytridiomycota).

Некоторые аскомицеты и многие базидиомицеты образуют с растениями так называемую **эктомикоризу**¹⁸, которая представляет собой взаимоотношение гриба и корня растения–хозяина, при котором мицелий гриба образует на поверхности корня мицелиальный чехол (Рис. 26). При этом морфология корня изменяется: у него не образуются корневых волосков, корневое окончание аномально ветвится; в корне мицелий распространяется по межклетникам, образуя мицелиальную сеть. Такую микоризу образуют около 6 тысяч видов грибов (преимущественно агариикоидные базидиомицеты, реже

¹⁸ Далее для удобства мы будем называть «эктомикоризу» «микориза».

представители отдела аскомицетов), часто специфичные к хозяину, и около 5–6 тысяч видов растений, почти исключительно древесных или кустарниковых пород. Преобладают такие микоризы в лесах умеренной зоны с выраженной сезонностью и высоким содержанием органики в почвах.

Названия некоторых видов грибов, например, подберезовик, подосиновик, явственно указывают на их связь с растением. В тоже время, у этих грибов не только береза и осина могут выступать в качестве растения–хозяина. Также как, например, белый гриб образует микоризу со многими породами деревьев: березой, дубом, сосной, елью и другими. Однако другие грибы, например, масленок лиственничный, формирует микоризу только с лиственницей.

Преимущества микоризного симбиоза особенно проявляются в условиях дефицита питания на бедных почвах. В экосистемах роль микориз огромна: они играют важную роль при колонизации растениями новых территорий, лесовосстановлении и т.д. В целом, роль микосимбионтов для растений можно охарактеризовать следующим образом.

1. **Снабжение растения элементами минерального питания:** **а)** увеличение зоны контакта корней и почвы, **б)** выведение корневой системы за пределы зоны истощения, **в)** перевод в доступное для растения состояние недоступных соединений и т.д.

2. Улучшение водного режима растения.

3. **Защита корневой системы от патогенов:** **а)** механическая за счет чехла, **б)** химическая (выделение биологически активных веществ и т.д.).

4. Предоставление растению–хозяину преимущества в конкурентной борьбе.

Лишайники

Грибы могут вступать в симбиотические отношения с водорослями, образуя ассоциации, известные как **лишайники**, или **лихенизированные грибы**. Наука, изучающая лишайники, называется **лихенология** (от латинского «*lichen*» – лишайник и греческого «*logos*» – наука). **Лишайник** – это ассоциация гриба и фотосинтезирующего микроорганизма, в результате которой возникает новый таллом специфической структуры. Лишайник – это уникальный симбиоз, коренным образом отличающийся от других известных симбиозов тем, что имеет свою морфологию, анатомию, физиологию и т.д., то есть функционирует как новый целостный организм.

Вегетативное тело лишайника, которое называется таллом, или слоевище, представлено двумя основными компонентами: грибным – **микобионтом** и фотосинтезирующим – **фотобионтом**¹⁹.

Микобионт, как правило, образует почти весь таллом, то есть является основным формообразующим компонентом. Грибы, слагающие таллом лишайника, в основном относятся к отделу сумчатых грибов (аскомицетам). Микобионты, живущие в природе самостоятельно, практически не известны.

¹⁹ Раньше водорослевой компонент лишайника называли «фикобионт».

Фотобионт в лишайнике может быть представлен разными группами водорослей: синезелеными (например, ностоком), зелеными (например, хлореллой) и некоторыми другими. Фотобионтами 90% всех лишайников являются два рода зеленых водорослей (требуксия и трентеполия) и один род цианобактерий (носток). Водоросли, входящие в состав лишайника, встречаются в природе самостоятельно (в отличие от микобионта).

Гриб, прежде всего, дает водорослям воду с растворенными минеральными веществами; водоросль, в свою очередь, является поставщиком органических веществ, которые образуются в результате процесса фотосинтеза. Взаимоотношения компонентов лишайников весьма неоднозначны. Если раньше считали, что это **мутуалистический симбиоз**, то сейчас склоняются к точке зрения контролируемого паразитизма. Так, гриб в определенных условиях может переваривать фотобионт. С другой стороны, водоросль может переходить к гетеротрофному питанию и заполнять всю полость таллома своими клетками.

По анатомии талломы лишайников подразделяют на две группы: **гомеомерные** и **гетеромерные** талломы. В гомеомерных лишайниках фотобионт равномерно распределен по таллому. В гетеромерных – фотобионт находится в определенной зоне, которая называется **альгальный слой**²⁰. На разрезе гетеромерного лишайника выделяют следующие слои: верхняя кора, под ней расположен альгальный слой, затем – сердцевинный слой, образованный рыхлым сплетением гиф, и нижняя кора (Рис. 27).

Прикрепляться к субстрату талломы лишайников могут разными способами. Во-первых, всей поверхностью. Во-вторых, с помощью гиф, отходящих от нижней коры – ризоидов. В-третьих, с помощью отдельных пучков гиф, отходящих от нижней коры – ризин. И последний способ прикрепления – с помощью пучка гиф, собранных вместе и растущих от сердцевины; такую структуру называют гомф, или пупок.

По морфологии талломы лишайников подразделяют на три группы: **накипные**, **листоватые** и **кустистые**. Накипный (= корковый) таллом имеет дорсовентральное строение и целиком прирастает к субстрату всей нижней поверхностью. Листоватый таллом также дорсовентрального строения, имеет вид листоватой пластинки и крепится к субстрату с помощью ризоидов, ризин, гомфа или всей нижней поверхностью. Для кустистого таллома характерно радиальное строение, он имеет вид кустиков и крепится к субстрату гифами в одной точке (Рис. 27).

Размножаются лишайники тремя способами: вегетативным, бесполом и половым, причем, в двух последних случаях размножается только микобионт. Вегетативное размножение осуществляется участком таллома или с образованием специальных структур: **соредиев** и **изидиев**. **Соредий** – клетки водоросли, окруженные гифами гриба, образующимися внутри таллома и выходящими наружу через разрывы верхней коры. Скопление соредиев называется **сораль**. **Изидий** – клетки водоросли, окруженные гифами гриба, представляющие собой вырост верхней коры. Отламываясь от таллома, изидий распространяется. При бесполом размножении образуются специальные вместилища, в которых

²⁰ Раньше эту зону называли «гонидиальный слой».

формируются споры бесполого размножения гриба. При половом размножении микобионт образует плодовые тела, в которых развиваются сумки с аскоспорами.

Существует два основных фактора, ограничивающих распространение лишайников: низкая конкурентоспособность и сильная чувствительность к загрязнению воздуха различными веществами, главным образом, окислами серы и азота, фторидами и т.д.

Продолжительность жизни лишайников исчисляется многими десятками, сотнями и даже тысячами лет. Например, были изучены некоторые виды эпилитных лишайников в Альпах, для которых показан возраст от 600 до 4000 лет.

Растут лишайники в целом медленно. Например, для некоторых видов показано, что таллом за год нарастает всего на 0,01–0,94 мм в год, для других – на 10–90 мм. Зависит такой рост от разных причин: например, малая интенсивность процесса фотосинтеза по сравнению с дыханием; важную роль для лишайников играют абиотические факторы и субстрат.

В зависимости от субстрата, на котором растут лишайники, выделяют следующие основные группы: **эпигейные** – растущие на почве, **эпилитные** – растущие на камнях, **эпифитные** – растущие на деревьях.

Лишайники играют важную роль в природе: они «готовят почву» для других организмов и их по праву можно назвать «пионерами растительности». Так, например, поселяясь на камнях, они вызывают их разрушение, затем, в этих расколах могут поселяться растения. Ягель (лишайники из родов кладония и цетрария) является основным кормом для оленей в тундре.

Лишайники также используются человеком в фундаментальных и прикладных областях науки. Например, как объекты биомониторинга, при датировке геологических пород и исторических памятников и т.д. В результате взаимодействия гриба и водоросли образуются вещества, которые в природе нигде больше не встречаются – лишайниковые вещества (= лишайниковые кислоты). В настоящее время из лишайников получено более 800 лишайниковых веществ. Некоторые из этих кислот (например, усниновая кислота) обладают антибиотическим действием, некоторые действуют как стимуляторы, поднимающие тонус организма. Из широко распространенного лишайника, который называют «дубовый мох» (*Evernia prunastri*), получены вещества, обладающие ароматическими свойствами и являющиеся хорошими закрепителями ароматов, в связи с чем их используют в парфюмерной промышленности. Есть виды лишайников, которые можно употреблять в пищу.

Лишайники долгое время выделяли в самостоятельный отдел, основываясь на их уникальной биологии, а также морфологических, физиологических и биохимических особенностях, которые отличают их от грибов и водорослей. Однако в настоящее время их рассматривают, в зависимости от микобионта, в той или иной группе соответствующих отделов грибов (аскомицетов или базидиомицетов).

ЗНАЧЕНИЕ ГРИБОВ В ПРИРОДЕ

Положительная роль

Грибам принадлежит важнейшая роль в круговороте веществ в природе, так как они принимают непосредственное участие в процессах разложения органических субстратов. Благодаря наличию у них мощного ферментативного аппарата, они принимают участие в разложении самых разных субстратов, главным образом растительных и животных остатков, содержащих лигнин, целлюлозу, кератин и другие полимеры. Например, почвенные микромицеты и макромицеты, разлагая различные остатки, способствуют образованию плодородного слоя почвы.

Грибы образуют ассоциации с различными организмами (микоризы, лишайники и другие); они служат «домом» и пищей для многих организмов. За счет наличия у грибов биологически активных веществ, они сдерживают пресс многих патогенных организмов (других грибов, нематод, насекомых и т.д.).

Отрицательная роль

Многие грибы являются паразитами самых разных организмов: растений, водорослей, беспозвоночных и позвоночных животных и других грибов. Развиваясь в массе, они способны вызывать эпидемии и приводить к гибели целые популяции.

ЗНАЧЕНИЕ ГРИБОВ ДЛЯ ЧЕЛОВЕКА

Положительная роль

Во-первых, также как и водоросли, грибы широко используются как объекты исследования в разных научных направлениях (генетических, физиолого-биохимических, биофизических и т.д.). Одно из значительных достижений 20 века – открытие в конце 20-х годов А. Флемингом антибиотических свойств пеницилла (*Penicillium notatum*), за что в 1945 г. ему, совместно с Э.Б. Чейном и Х.У. Флори, была присуждена Нобелевская премия за открытие пенициллина и его терапевтического эффекта при лечении различных инфекционных заболеваний.

Такие грибы, как дрожжи (например, пекарские дрожжи *Saccharomyces cerevisiae*) имеют огромное значение в жизни человека: их издревле используют в хлебопечении, пивоварении и виноделии, для производства спирта. Плодовые тела сумчатых и базидиальных грибов также очень давно человеком используются в пищу, многие из этих грибов сейчас успешно культивируются в искусственных условиях (например, сморчок, шампиньон, вешенка и т.д.).

Продукты жизнедеятельности грибов применяются в самых разных отраслях производства. Такие вещества, как антибиотики, витамины, стероиды, гормоны и т.д. применяют в фармакологии и медицине. Например, из плодовых тел некоторых видов базидиальных грибов получены полисахариды, у которых показана противоопухолевая активность; хитин, содержащийся в клеточных стенках грибов, обладает высокими абсорбирующими свойствами и т.д.

Большое значение в разных отраслях промышленности имеют ферменты, получаемые из грибов. Например, пектиназы, разрушающие пектин, применяют в пищевой промышленности для осветления соков. Огромное значение имеют для целлюлозно-бумажной промышленности целлюлазы и пероксидазы (разлагают целлюлозу и лигнин соответственно), вырабатываемые многими базидиальными грибами, которые позволяют избавляться от отходов этого грязного производства.

В сельском хозяйстве применяют препараты, полученные из разных групп грибов: для борьбы с вредными насекомыми, например, боверин (получают из микромицета рода боверия); почвенными патогенами растений – триходермин (получают из микромицета рода триходерма), для стимуляции развития растений используют фитогормоны (например, гиббереллины) и т.д.

Отрицательная роль

Многие грибы являются паразитами хозяйственно важных растений, таких как картофель, кукуруза, пшеница, виноград и многих-многих других. Часто посевы сельскохозяйственных культур подвергаются массовым заболеваниям – **эпифитотиям**, которые способны привести к гибели всю популяцию данного растения. Из наиболее опасных заболеваний, вызываемых грибами, можно назвать ржавчину и головню.

Помимо растений, многие грибы могут вызывать заболевания домашних животных. Иногда такие заболевания могут носить характер эпидемии (**эпизоотии**).

Обладая широким спектром ферментов, грибы способны вызывать порчу продуктов питания, книг, картин, авиационного топлива, оптики, волокна, то есть самых разных материалов и изделий. В частности, некоторые виды базидиальных грибов, развивающиеся на древесине, поражают различные деревянные постройки, сваи, шпалы и т.п. Невосполнимый ущерб наносят виды грибов, которые развиваются на картинах, фресках, книгах и других исторических памятниках культуры. Для разработки методов борьбы с грибами в мире затрачиваются огромные средства.

Грибы могут вызывать у людей аллергические реакции, а также поверхностные и глубокие микозы. Для борьбы с поверхностными микозами (дерматомикозами), при которых поражаются кожа, ногти, волосы, вполне успешно применяют достаточно хорошо разработанные фунгициды. Что касается глубоких микозов, при которых поражаются внутренние органы, то, к сожалению, в настоящее время их роль значительно возросла, а бороться с ними значительно труднее, чем с поверхностными. Особенно такого рода заболеваниям подвержены люди с ослабленным иммунитетом (одна из основных причин гибели ВИЧ-инфицированных людей связана с глубокими микозами). Помимо этого, как сами грибы, так и продукты их жизнедеятельности, могут служить причиной серьезных отравлений при попадании в организм человека. Многие грибы содержат токсины, поэтому использование их в пищу может привести к серьезным последствиям, вплоть до гибели. Например, к таким токсинам относятся аманитины – смертельно ядовитые циклопептиды, вырабатываемые бледной поганкой (*Amanita phalloides*). Аманитины повреждают в первую очередь клетки печени и почек, вызывая их разрушение,

причем, симптомы отравления возникают только через 6–10 часов после попадания в организм, когда, как правило, уже практически невозможно спасти человека от гибели. Поэтому собирать грибы надо с предельной осторожностью, и не в коем случае не употреблять в пищу незнакомые или малознакомые виды. Токсины, которые образуют микромицеты, также могут оказывать негативное влияние на здоровье человека. Например, аскомицет из рода клавицепс (*Claviceps purpurea*) является паразитом злаков (в частности, ржи) и вызывает у них заболевание, известное как спорынья. Гриб образует в соцветиях покоящиеся структуры (склероции), которые содержат алкалоиды, представляющие собой производные лизергиновой кислоты и обладающие нервно–паралитическими свойствами. Они не разрушаются при хлебопечении, поэтому использование хлеба, выпеченного из муки, в которую попали склероции, может вызвать тяжелые отравления, вплоть до летального исхода.

ХАРАКТЕРИСТИКА ОСНОВНЫХ ТАКСОНОМИЧЕСКИХ ГРУПП ГРИБОВ

Для характеристики групп грибов используют морфологические (строение вегетативного тела), цитологические (строение клеточной стенки, септ и т.д.) и биохимические признаки. Важным для систематики также являются способы размножения и типы жизненных циклов, экология и другие признаки.

Грибы традиционно разделяли на две большие группы: низшие и высшие грибы. К первой группе относятся отделы хитридиомицетов и зигомицетов, которые имеют несептированный мицелий, ко второй – отделы аскомицетов и базидиомицетов, у которых мицелий септированный.

ОТДЕЛ ХИТРИДИОМИЦЕТЫ (CHYTRIDIOMYCOTA)

Хитридиомицеты – это исходная и самая примитивная группа грибов. Они имеют просто устроенное вегетативное тело; только у представителей этого отдела в жизненном цикле имеются жгутиковые клетки, тогда как у других групп они полностью утратились в процессе эволюции в связи с переходом к наземному образу жизни. Хитридиомицеты – первичноводные организмы, хотя некоторые из них обитают в наземных условиях.

Распространение и экология. Хитридиевые грибы преимущественно обитают в морских и пресных водах, где паразитируют на водорослях, высших растениях, грибах, и различных беспозвоночных животных, реже встречаются наземные представители. Есть сапротрофы, развивающиеся на субстратах, содержащих хитин, целлюлозу, кератин, а также анаэробные виды, развивающиеся в желудочно-кишечном тракте травоядных животных.

Строение талломов. Вегетативное тело у самых примитивных хитридиомицетов представлено одиночной клеткой, иногда лишенной клеточной стенки; у других может развиваться несептированный мицелий.

Клеточные покровы. Основные компоненты клеточных стенок хитридиомицетов – хитин и глюканы.

Жгутиковые стадии. Монадные клетки хитридиомицетов (зооспоры и гаметы) имеют один гладкий жгутик, который при движении направлен назад.

Размножение. Встречается вегетативное, бесполое и половое размножение.

Вегетативное размножение происходит участками мицелия, бесполое – зооспорами.

У хитридиомицетов описаны разные типы полового процесса (соматогамия, гаметангиогамия, изогамия, гетерогамия, оогамия), однако, не для всех видов половое размножение показано.

Жизненный цикл. Жизненный цикл большинства хитридиомицетов изучен недостаточно.

Систематическое положение. Отдел включает один класс **хитридиомицеты (Chytridiomycetes)**.

В целом, хитридиомицеты – мало изученная группа. Практическое значение имеет небольшое число видов, которые паразитируют на хозяйственно важных растениях, таких как картофель, кукуруза и другие. Сравнительно недавно в этом отделе были описаны грибы, которые обитают в желудках жвачных животных (их называют сычужные грибы). Они являются облигатными анаэробами, в связи с чем их клетки утратили такие органеллы, как митохондрии. Этим грибам принадлежит значительная роль в пищеварении животных: они разлагают прочные полимеры растительного корма (целлюлозу и лигнин) до низкомолекулярных соединений, которые становятся доступными для обитающих в желудке бактерий.

ОТДЕЛ ЗИГОМИЦЕТЫ (ZYGOMYCOTA)

Распространение и экология. Зигомицеты – это преимущественно наземные сапротрофы. Обитают в почве, на навозе жвачных животных, пищевых продуктах и т.д. Есть среди зигомицетов паразиты других грибов, беспозвоночных и позвоночных животных, в том числе человека.

Строение талломов. Вегетативное тело зигомицетов представлено неклеточным (несептированным) многоядерным гаплоидным мицелием.

Клеточные покровы. Основными компонентами клеточных стенок зигомицетов являются хитин и хитозан.

Жгутиковые стадии отсутствуют.

Размножение. У зигомицетов встречается вегетативное, бесполое и половое размножение.

Вегетативное размножение осуществляется фрагментацией мицелия.

Бесполое размножение – эндогенными спорами, которые образуются в спорангиях. Гифы, на которых формируются спорангии, носят название спорангиеносцы.

Половой процесс – гаметангиогамия, которая заключается в слиянии двух неспециализированных и недифференцированных на гаметы гаметангиев. В типичном случае гаметангиогамия зигомицетов происходит следующим образом. Концы двух гиф сближаются, и на каждом конце закладывается

перегородка. Таким способом формируются гаметангии, содержимое которых не дифференцировано на гаметы. Затем гаметангии сливаются и образуется зигота, которая имеет период покоя. После стадии покоя зигота прорастает в спорангиеносец, по строению соответствующему спорангиеносцу, развивающемуся при бесполом размножении. При прорастании зиготы в ней происходит мейоз. Не у всех видов зигомицетов в жизненном цикле показан половой процесс.

Жизненный цикл. Зигомицеты являются гапобионтами, жизненным цикл у них с зиготической редукцией.

Систематика. Основной класс отдела – класс **зигомицеты (Zygomycetes)**, характеристика которого совпадает с характеристикой отдела.

Многие зигомицеты используют в самых разных лабораторных исследованиях. Некоторые виды культивируют, так как они вырабатывают витамины групп А и В. Есть виды, которые в странах Юго-Восточной Азии используют при приготовлении алкогольных напитков (например, саке).

Род Мукор (*Mucor*) (Рис. 28). Виды рода мукор широко распространены в почвах, на навозе травоядных животных и других субстратах; часто образуют плесени на продуктах питания. Основная часть мицелия развивается внутри субстрата, и частично – на поверхности, образуя беловатый или сероватый налет. Мицелий неклеточный. При бесполом размножении от поверхностного мицелия вверх отходят неветвящиеся гифы, на концах которых образуются шаровидной формы спорангии, различимые простым глазом (имеют вид мелких черных головок). В спорангии образуются многочисленные споры. При созревании спорангия, оболочка его растворяется, и из него выходят споры, которые прорастают в новый мицелий. Половой процесс мукора – типичная для зигомицетов гаметангиогамия (см. выше). Многие виды мукора используются, главным образом, в странах Азии, для получения алкогольных напитков (например, при приготовлении японской водки саке) и других продуктов. Некоторые виды могут быть патогенными для животных, включая человека, и вызывать у них поверхностные и глубокие микозы. Мукор хорошо и быстро растет в лабораторных условиях, поэтому его используют как модельный объект в различных исследованиях.

НАДОТДЕЛ ДИКАРИОМИЦЕТЫ (DIKARYOMYCOTERA)

К этой группе относят два, несомненно, родственных отдела грибов – **аскомицеты**, или **сумчатые грибы** (отдел *Ascomycota*) и **базидиомицеты** (отдел *Basidiomycota*). Для этих двух отделов характерно наличие в жизненном цикле **дикариотичной стадии**, которая может иметь разную продолжительность жизни. Вегетативное тело большинства видов представлено клеточным (септированным) мицелием, септы имеют разное строение, но у большинства с одной центральной порой. Встречаются также дрожжевые формы. Основными компонентами клеточной стенки являются глюканы и хитин (у дрожжевых форм – маннаны). У большинства представителей этих отделов в жизненном цикле образуются плодовые тела. Если плодовые тела микроскопические, практически неразличимые без

светового микроскопа, то такие грибы называют **микромикцетами**²¹. Если плодовые тела крупные, хорошо заметные, то такие грибы называют **макротрицетами**. Основные общие признаки и различия аскомицетов и базидиотрицетов приведены в таблице 24.

Таблица 24. Сравнение основных признаков сумчатых и базидиальных грибов

признаки	Ascomycota	Basidiomycota
таллом	клеточный мицелий, большей частью мицелиальные формы, некоторые могут быть представлены дрожжевыми клетками	
строение септ	с центральной порой, простые неслоистые	с центральной порой, сложно устроенные
состав клеточной стенки	глиуканы + хитин; у дрожжевых форм – маннаны	
дикариотичная стадия	короткая; представлена аскогенными гифами, не питается самостоятельно; отсутствует у дрожжевых форм	продолжительная; представлена мицелием, который способен самостоятельно питаться
гаметангии	дифференцированы	не дифференцированы
половой процесс	гаметангиогамия, у дрожжей – соматогамия	соматогамия
образование мейоспорангиев (сумок и базидий)	сумки образуются по типу «крючка»	базидии образуются по типу «пряжки»
мейоспоры	аскоспоры, образуются эндогенно в сумках, в типе 8	базидиоспоры, образуются экзогенно на базидиях, в типе 4
диплоидная стадия (зигота)	развивающаяся сумка	развивающаяся базидия
бесполое размножение	экзогенными спорами (конидиями); встречается у многих видов	экзогенными спорами (конидиями); встречается у небольшого числа видов
плодовые тела	есть; отсутствуют у дрожжевых форм	есть; отсутствуют у ржавчинных и головневых
расположение гимения	сумки ориентированы вверх	базидии ориентированы вниз
подвижные стадии	нет	
жизненный цикл	гапобионтный	гапло–дикариотичный

Примечание. В таблице приведены признаки, характерные для большинства представителей этих групп.

ОТДЕЛ АСКОМИЦЕТЫ, или СУМЧАТЫЕ ГРИБЫ (ASCOMYCOTA)

Продуктом полового процесса аскомицетов является **сумка** (= **аск**), в которой формируются эндогенные мейоспоры – **аскоспоры**. В типе в сумке образуется восемь аскоспор.

Распространение и экология. Аскомицеты объединяют очень разнообразные эколого–трофические группы. Среди них есть сапротрофные, паразитические и симбиотрофные виды. Это самый большой по числу видов грибов отдел, включающий около 75% всех известных видов.

²¹ Термин «микромикцеты» (в отличие от «макротрицетов») применяют к грибам любой систематической группы, даже если у них не образуется плодовых тел, идентификация которых невозможна без применения методов световой микроскопии.

Строение талломов. Вегетативное тело сумчатых грибов представлено клеточным (септированным) гаплоидным мицелием; клетки обычно многоядерные. Встречаются также дрожжевые формы.

Клеточные покровы. Основные компоненты клеточных стенок аскомицетов – глюканы и хитин, у дрожжевых форм – маннаны. Клеточные стенки обычно двухслойные.

Жгутиковые стадии отсутствуют.

Размножение. У аскомицетов встречается вегетативное, бесполое и половое размножение.

Вегетативное размножение происходит фрагментацией мицелия; у дрожжевых форм – почкованием клеток.

Бесполое размножение осуществляется с помощью экзогенных спор (конидий). Надо отметить, что для многих видов аскомицетов бесполовая стадия в их жизненном цикле играет значительную роль. Более того, у многих представителей основное направление эволюции шло по пути усовершенствования именно бесполого спороношения (= несовершенной стадии) при подавлении или даже полной утрате половой стадии (= совершенной). Исторически сложилось так, что бесполовые стадии аскомицетов (также как и базидиомицетов) принято рассматривать в формальном отделе несовершенных грибов (*см. ниже*).

Типичный половой процесс – гаметангиогамия (Рис. 29). Женский гаметангий аскомицетов в типе состоит из двух клеток: расширенной нижней – аскогона и вытянутой верхней – трихогины. Мужской гаметангий – антеридий, представляет собой удлиненную клетку. Половой процесс начинается с того, что антеридий и трихогина плотно срастаются, разделяющая их перегородка лизируется, и содержимое антеридия с ядрами переходит в трихогину (собственное содержимое трихогины к этому времени отмирает). В перегородке, разделяющей трихогину и аскогон, образуется отверстие, через которое ядра из антеридия мигрируют в аскогон. Там ядра разного происхождения объединяются попарно и образуются **дикарионы**. Затем из аскогона начинают расти ветвящиеся выросты – аскогенные гифы. Переходящие туда дикарионы претерпевают несколько митотических делений (ядра делятся синхронно). Аскогенные гифы становятся септированными. Конечная клетка аскогенной гифы погибает крючком. Находящийся в ней дикарион делится. Пара ядер разного происхождения остается в месте перегиба крючка; из остальных двух ядер одно переходит в кончик крючка, а другое – в его основание. Вскоре появляются две перегородки, отделяющие место перегиба крючка (средняя клетка) от его основания и кончика крючка. В результате слияния базальной клетки и кончика крючка вновь восстанавливается дикарион и снова может формироваться крючок. Средняя клетка начинает развиваться в сумку. В ней происходит кариогамия: два ядра дикариона сливаются, а получившееся диплоидное ядро делится мейозом (по сути, развивающаяся сумка представляет собой зиготу). После этого происходит митотическое деление получившихся четырех гаплоидных ядер, и клетка становится восьмиядерной. Вокруг этих ядер образуются оболочки и, таким образом, формируется восемь

гаплоидных аскоспор. На этом процесс образования сумки заканчивается. После созревания аскоспор, они выходят из сумки, каждая из спор способна прорасти и дать начало новому мицелию.

У примитивных аскомицетов сумки формируются открыто на мицелии, или непосредственно вегетативные клетки становятся сумками (например, у пекарских дрожжей). У большинства аскомицетов развитие сумок связано с формированием **плодовых тел**. У аскомицетов плодовые тела могут иметь разное строение: они могут быть полностью замкнутыми и иметь более или менее шаровидную форму; быть полузамкнутыми и иметь в типе грушевидную форму с отверстием на вершине; быть открытыми и иметь чашевидную или бокаловидную форму. Размеры плодовых тел аскомицетов могут быть от микроскопических (менее 1 мм) до макроскопических (превышать десятки сантиметров). Сумки в плодовых телах у многих аскомицетов расположены упорядоченно, образуя правильный палисадный слой, который называется **гимений**.

Жизненный цикл. Жизненный цикл у большинства аскомицетов с зиготической редукцией (зигота представляет собой развивающуюся сумку), гаплогбионтный. Дикариотичная стадия короткая, представлена аскогенными гифами; диплоидная стадия представлена развивающейся сумкой. У сахаромицетов (подотдел *Saccharomycotina*) в жизненном цикле отсутствует дикариофаза; у них описаны гаплогбионтный, диплобионтный и гапло–диплобионтный типы жизненных циклов.

Систематическое положение. Отдел содержит три подотдела, два из которых – **сахаромицеты** (*Saccharomycotina*) и **собственно аскомицеты** (*Euscomycotina*), – мы рассмотрим ниже.

ПОДОТДЕЛ САХАРОМИЦЕТЫ, или ГОЛОСУМЧАТЫЕ (*SACCHAROMYCOTINA*)

Подотдел включает в основном сапротрофов, предпочитающих субстраты, богатые сахарами. В этом подотделе преобладают дрожжевые формы, реже встречаются мицелиальные. В клеточных стенках основными компонентами являются маннаны и глюканы. Аскогенные гифы и плодовые тела отсутствуют. Половой процесс – соматогамия, в роли гаметангиев выступают одноядерные клетки – аскоспоры или вегетативные клетки. Дикариотичная фаза в жизненном цикле отсутствует. Кариогамия следует сразу за плазмोगамией. Сумки развиваются открыто на субстрате. Жизненные циклы разнообразные: среди сахаромицетов встречаются гаплогбионты, гапло–диплобионты и диплобионты. Подотдел содержит один класс **сахаромицеты** (*Saccharomycetes*). Многие виды сахаромицетных дрожжей издревле используются человеком в хлебопечении, виноделии и т.д. Дрожжи служат объектом многочисленных исследований.

Род Сахаромицес, пекарские, или пивные дрожжи (*Saccharomyces cerevisiae*) (Рис. 30). Род сахаромицес объединяет как природные, так и культурные виды. Пекарские дрожжи не выделяются из природных субстратов – они живут только в культурах; пекарские дрожжи представлены многочисленными расами: хлебопекарными, винными, пивными, спиртовыми. Клетки пекарских дрожжей овальные, размножающиеся почкованием. При этом на поверхности клетки образуется вырост

(дочерняя клетка = почка), который увеличивается в размерах, после чего эта дочерняя клетка отделяется от производящей ее материнской клетки. При достаточной концентрации в среде сахаров, хорошей аэрации и благоприятной температуре, процесс почкования идет очень быстро. При пониженном содержании сахаров в среде, дрожжи переходят к половому размножению. Жизненный цикл пекарских дрожжей следующий. Вегетативные диплоидные клетки почкуются довольно длительное время. Затем, в вегетативной клетке происходит редукционное деление и в ней образуется четыре гаплоидные аскоспоры (то есть вегетативная клетка становится сумкой). После этого, аскоспоры выходят из сумки, и начинают почковаться (то есть становятся вегетативными клетками). В какой-то момент две гаплоидные вегетативные клетки сливаются, образуется диплоидная клетка (по сути представляющая собой зиготу), которая вновь размножается почкованием (то есть становится вегетативной клеткой). Таким образом, пекарские дрожжи почкуются в гаплоидной и диплоидной стадиях цикла; их половой процесс заключается в слиянии двух вегетативных клеток (соматогамия), а мейоз происходит в вегетативной диплоидной клетке, которая становится сумкой (соматическая редукция). Дрожжи используются человеком с древнейших времен. Развиваясь на субстратах, богатых сахарами, они осуществляют спиртовое брожение: превращают сахара в этиловый спирт и углекислый газ. Эта способность дрожжей лежит в основе хлебопечения (углекислый газ вызывает подъем теста), пивоварения, виноделия и других производств. Поскольку дрожжи очень быстро растут и легко культивируются, они очень широко используются в самых разных научных исследованиях.

ПОДОТДЕЛ СОБСТВЕННО АСКОМИЦЕТЫ, или ЭУАСКОМИЦЕТЫ (EUASCOMYCOTINA)

Эуаскомицеты очень разнообразная по своей экологии группа грибов, к ней относятся сапротрофы, паразиты, симбиотрофы. В основном это мицелиальные формы. В клеточных стенках основными компонентами являются глюканы и хитин. Бесполое размножение – конидиями. Половой процесс – гаметангиогамия. Сумки развиваются в плодовых телах. Жизненный цикл – с зиготической редукцией, гаплогбионтный, дикариотичная фаза короткая, представлена аскогенными гифами. В подотделе выделяют несколько классов. Для их выделения важными систематическими признаками являются строение плодовых тел, строение сумок и их расположение в плодовом теле и другие. Виды, относящиеся к этой обширной группе грибов, применяют в самых разных областях исследований и отраслях промышленности.

Род сморчок (*Morchella*) (Рис. 31). Виды рода сморчок – сапротрофы, развиваются в лесах обычно ранней весной. Плодовые тела сморчков полностью открытые, дифференцированы на шляпку и ножку, полые, могут достигать довольно крупных размеров (более 10 см). Шляпка от грязно-сероватого до темно-коричневого цвета, ячеистая, имеет более или менее конусовидную форму. В ячейках шляпки расположен гимений – слой сумок, имеющих булавовидную форму и содержащих по восемь аскоспор. После вскрытия сумок, аскоспоры распространяются воздушными потоками, и прорастают в новый

мицелий. Все виды рода сморчков являются съедобными; в некоторых странах их пытаются культивировать.

ОТДЕЛ БАЗИДИОМИЦЕТЫ (BASIDIOMYCOTA)

Продуктом полового процесса базидиомицетов является **базидия**, на которой формируются экзогенные мейоспоры – **базидиоспоры**. В типе на базидии образуется четыре базидиоспоры.

Распространение и экология. Базидиомицеты, как и аскомицеты, очень разнообразная по экологии группа, объединяющая сапротрофные, паразитические и симбиотрофные виды. Отдел включает около 25% всех известных видов грибов.

Строение талломов. Вегетативное тело базидиальных грибов представлено клеточным (септированным) мицелием. Первичный мицелий гаплоидный, он образуется при прорастании базидиоспор и живет непродолжительное время. Вторичный мицелий – дикариотичный, он образуется в результате первого этапа полового процесса – плазмогамии (*см. ниже*). Вторичный мицелий живет продолжительное время, у многих базидиомицетов он многолетний.

Клеточные покровы. Основные компоненты клеточных стенок базидиомицетов – глюканы и хитин. Клеточные стенки обычно многослойные.

Жгутиковые стадии отсутствуют.

Размножение. У базидиомицетов встречается вегетативное, бесполое и половое размножение.

Вегетативное размножение происходит фрагментацией мицелия.

Бесполое размножение базидиомицетов осуществляется экзогенными спорами (конидиями). По сравнению с аскомицетами, бесполое размножение у большинства базидиомицетов не имеет такого широкого распространения и значения в их жизненном цикле.

В целом, эволюция базидиомицетов, в отличие от эволюции многих групп аскомицетов, шла по пути усовершенствования половой (совершенной) стадии. Типичный половой процесс – соматогамия (Рис. 32). Дифференцированных гаметангиев у базидиомицетов нет, половой процесс обычно осуществляется за счет контакта клеток гиф первичных гаплоидных мицелиев. При этом несестринские ядра объединяются попарно, и формируется **дикарион**. Это первый этап полового процесса, при котором происходит только слияние протопластов клеток, но не ядер. Таким путем возникает дикариотичный мицелий, который может существовать достаточно долгое время. Перед образованием базидии на конечной клетке дикариотичной гифы возникает боковой вырост – пряжка. При этом два ядра дикариона синхронно делятся, так что получается четыре ядра. Два несестринских ядра отходят в верхнюю клетку (материнскую клетку базидии), а из остальных двух одно идет в пряжку, а второе – в нижнюю клетку. Затем закладываются перегородки, отделяющие верхнюю клетку: одна расположена немного ниже места, где отходит пряжка, а вторая – отделяет пряжку. В дальнейшем может произойти контакт пряжки и нижней клетки с восстановлением дикариона (гомологично тому, что бывает в случае

крючка у аскомицетов), а из верхней клетки начинает развиваться базидия. В этой материнской клетке базидии происходит кариогамия с последующим мейозом (эта клетка, по сути, представляет собой зиготу). На вершине развивающейся базидии образуются выросты – стеригмы (их чаще всего четыре), они расширяются на конце, развивая базидиоспоры, в которые переходят ядра, получившиеся в результате мейоза. На этом процесс образования базидии заканчивается. После созревания базидиоспор, они отрываются от базидии и каждая из них способна прорасти и дать начало новому гаплоидному (первичному) мицелию.

Базидии у большинства базидиомицетов формируются на или в плодовых телах; у базидиомицетов, у которых плодовые тела отсутствуют, базидии развиваются непосредственно на мицелии или из покоящихся спор. Базидии базидиомицетов, у которых образуются плодовые тела, обычно расположены правильным слоем, который называется **гимений**.

Жизненный цикл. Жизненный цикл у базидиомицетов с зиготической редукцией (зигота представляет собой молодую базидию), гапло–дикариотичный. Дикариотичная стадия значительно более продолжительная по сравнению с гаплоидной; диплоидная стадия представлена развивающейся базидией.

Систематическое положение. Отдел включает три класса: **ржавчинные (Urediniomycetes)**, **головневые (Ustilaginomycetes)** и **собственно базидиомицеты (Basidiomycetes)**.

КЛАСС РЖАВЧИННЫЕ, или УРЕДИНИОМИЦЕТЫ (UREDINIOMYCETES)

Ржавчинные грибы являются облигатными паразитами высших растений и вызывают у них заболевание, которое носит название «ржавчина». Плодовых тел у ржавчинных грибов нет. На пораженных частях растений образуются пятна или полосы оранжевого или ржаво–бурого цвета, напоминающие по окраске поражение металлов ржавчиной (отсюда и происходит название). Мицелий ржавчинных грибов развивается по межклетникам растения–хозяина и содержит капли масла с оранжевым пигментом. Поражения проявляются чаще всего на вегетативных органах растения, когда образуются спороношения. Ржавчинные грибы характеризуются наличием в жизненном цикле покоящихся спор (телиоспор), возникающих как специальное образование на мицелии. Для них характерно явление, которое носит название **плейоморфизм (= плеоморфизм)**. **Плейоморфизм** – это наличие в жизненном цикле грибов разных типов спороношения. В жизненном цикле могут сменяться последовательно разные типы спороношений, которые различаются по морфологии и своим функциям. Из покоящихся спор, которые обычно зимуют, весной прорастают базидии и развиваются базидиоспоры. Базидиоспоры попадают на определенный вид растения и прорастают мицелием. После этого, происходит первый этап полового процесса (плазмोगамия), в результате которого образуется дикариотичный мицелий. В зависимости от вида ржавчинного гриба, дальнейшее развитие паразита может происходить по-разному: жизненный цикл может включать все возможные типы спороношений

(полный цикл) или какие-то стадии могут выпадать (неполный цикл); в жизненном цикле могут присутствовать два растения–хозяина или только одно. В любом случае, к концу вегетации растения, гриб образует покоящиеся споры, которые способны переживать период покоя и весной вновь прорасти базидией.

Ржавчинные грибы распространены во всех регионах мира и способны наносить значительный урон сельскому хозяйству, иногда кардинально влияя на судьбы регионов и традиции людей. Например, жители Британских островов до конца 19 века слыли страстными поклонниками кофе. Основным поставщиком кофе в мире в то время был Цейлон²² (ныне Шри-Ланка), на котором размещались основные плантации кофейного дерева. Однако в конце 19 века все плантации были уничтожены возбудителем ржавчины кофейного дерева *Hemileia vastatrix*. После этой эпидемии центр возделывания кофе переместился в Новый свет, а на Цейлоне, вместо кофе, стали выращивать чай. В результате британцы в значительной мере переключились на чай, так что и по сей день хранят верность этому напитку.

Род Пукциния, возбудитель **стеблевой ржавчины злаков** (*Puccinia graminis*) (Рис. 33). Этот вид имеет в жизненном цикле два растения-хозяина. Промежуточным хозяином является барбарис, а основным – различные виды злаков, как дикорастущие, так и культурные. Гриб образует на листьях барбариса спороношения, имеющие вид оранжевых пятен. На злаках (листьях и стеблях) спороношения имеют вид темно–бурых, а позднее почти черных полос. *Puccinia graminis* имеет в жизненном цикле все возможные типы спороношений. Покоящаяся спора весной прорастает с образованием базидий и базидиоспор; базидиоспоры заражают барбарис, после чего на нем последовательно сменяют друг друга сначала первое, а затем второе спороношение, при этом споры последнего заражают злаки. На злаках летом развивается третий тип спороношения. Споры именно этого спороношения вызывают массовые поражения злаков, что может привести к эпидемиям. К концу лета на злаках образуются покоящиеся споры, которые после зимовки вновь прорастают в базидии. Таким образом, у возбудителя стеблевой ржавчины злаков развиваются все возможные 5 типов спороношений: базидии с базидиоспорами, два типа спороношений образуются на барбарисе и два, включая покоящиеся споры, на злаках. *Puccinia graminis* является опасным паразитом, который способен поражать самые разные виды злаков (пшеницу, рожь, овес и другие), нанося серьезный экономический ущерб. Основной способ борьбы с ржавчиной заключается в выведении устойчивых к патогену сортов растений.

КЛАСС ГОЛОВНЕВЫЕ, или УСТИЛАГИНОМИЦЕТЫ (USTILAGINOMYCETES)

Головневые грибы являются облигатными паразитами цветковых растений, вызывая заболевание, которое носит название «головня». Плодовых тел у головневых грибов не образуется. Мицелий гриба

²² С 1802 г. о. Цейлон был колонией Великобритании; получил независимость в 1948 г.

развивается по межклетникам растения–хозяина, при этом растение внешне может выглядеть вполне здоровым. В определенный момент жизненного цикла гриба, мицелий распадается на отдельные клетки и образуется масса покоящихся спор (головневых спор), которые имеют черную окраску. Эти споры выходят наружу из прорванного эпидермиса растения в виде углистой массы, за счет чего орган растения выглядит как бы обугленным (отсюда происходит название). Поражение чаще проявляется в генеративных органах растения. В отличие от ржавчинных, для жизненного цикла головневых грибов явление плейоморфизма не характерно. Покоящаяся спора у них, также как и ржавчинных, прорастает базидией, на которой формируются базидиоспоры. Далее происходит половой процесс, в результате которого образуется дикариотичный мицелий, который и заражает растение. Способы инфицирования, то есть пути внедрения паразита в организм растения–хозяина, обычно строго определенные для каждого вида гриба. Дикариотичный мицелий может заражать разные органы растения: семена, молодые проростки, цветки, вегетативные органы. К концу вегетации, мицелий распадается на покоящиеся споры, которые после периода покоя (зимовки), вновь прорастают базидией.

Головневые грибы, как и ржавчинные, способны наносить непоправимый ущерб сельскому хозяйству. Особенно существенный вред наносят грибы, вызывающую головню зерновых культур, таких как пшеница, рожь, овес, ячмень и другие.

Род Устилаго, возбудитель **пузырчатой головни кукурузы (*Ustilago maydis*)** (Рис. 34). Этот гриб поражает кукурузу, вызывая заболевание, которое носит название «пузырчатая головня». Мицелий гриба проникает в растение через молодые меристемы или цветок. Инфекция проявляется на вегетативных или генеративных органах (соцветиях), при этом образуются довольно крупные галлы или вздутия, заполненные спорами паразита. Патологический рост опухолей связан с ростовыми веществами, выделяемыми грибом. На начальных этапах развития опухолей, споровая масса прикрыта эпидермисом растения и имеет вид черных пузырей, которые могут быть несколько сантиметров в диаметре (отсюда название заболевания). После разрыва эпидермиса, споры рассеиваются воздушными потоками и из них вновь могут образовываться базидии.

Род Устилаго, возбудитель **пыльной головни пшеницы (*Ustilago tritici*)** (Рис. 35). Этот вид гриба поражает пшеницу, вызывая заболевание, которое носит название «пыльная головня». Мицелий гриба проникает в растение через цветок и внедряется в завязь. При этом сформировавшееся семя внешне выглядит абсолютно здоровым. Попав в почву, инфицированное семя прорастает, и по мере роста растения в нем развивается дикариотичный мицелий паразита. Инфекция проявляется в генеративных органах (соцветиях): колос разрушается, а вместо нормальных зерновок образуется темная пылящая масса головневых спор. В отличие от предыдущего вида, споровая масса *Ustilago tritici* не прикрыта эпидермисом и легко распыляется (отсюда название заболевания). Споры рассеиваются воздушными потоками и, попав на цветок, вновь могут прорасти базидиями.

КЛАСС СОБСТВЕННО БАЗИДИОМИЦЕТЫ

(BASIDIOMYCETES)

К этому классу относится основная часть отдела. Базидии с базидиоспорами почти всегда развиваются на плодовых телах или внутри них. Плодовые тела базидиомицетов разнообразны по форме и строению и сложены дикариотичным мицелием. Базидиоспоры прорастают в первичный гаплоидный мицелий, который существует непродолжительное время. Затем, путем слияния первичных мицелиев, начинает развиваться дикариотичный мицелий, часто многолетний, на котором образуются плодовые тела. Плодовые тела базидиомицетов могут быть двух основных типов развития: **гимениального** и **гастероидного**. При гимениальном типе базидии образуют **гимений** на поверхности плодовых тел, покрывая всю их поверхность или только специализированную часть – **гименофор**, строение которого является важным систематическим признаком. При гастероидном типе развития базидии образуются внутри плодового тела, часто располагаясь неупорядоченно (при этом гимений не выражен). Плодовые тела гастероидного типа имеют хорошо выраженную оболочку, которая вскрывается после полного созревания базидиоспор. В целом, эволюция в этом классе была направлена на усовершенствование половой стадии, в то время как бесполое спороношение (бесполая стадия), если и встречается, то не играет существенной роли в жизненном цикле. Экология грибов этого класса самая разнообразная: это преимущественно сапротрофы и симбиотрофы (например, микоризообразователи), но встречаются также паразиты растений, а сравнительно недавно установлено наличие в этом классе и паразитов животных, включая человека. К этому классу базидиомицетов относятся две основные группы грибов: **гименомицеты**, включающие группы порядков афиллофороидных и агарикоидных базидиомицетов и **гастеромицеты** (= гастероидные базидиомицеты). Многие грибы, относящиеся к этому классу, издревле используются человеком в пищу. В настоящее время некоторые из них культивируют. Помимо питательных свойств, у некоторых представителей этой группы показаны целебные свойства (например, противоопухолевая активность). Многие виды используют в различных отраслях промышленности (например, как продуцентов биологически активных веществ) и лабораторных исследованиях.

ГРУППА ГИМЕНОМИЦЕТЫ

У гименомицетов базидии формируют хорошо выраженный палисадный слой – **гимений**. Плодовые тела имеют гимениальный тип развития. Часть плодового тела, на которой развивается гимений, называется **гименофором**, стерильная часть – **трамой**. Гименофор может иметь различное строение: может быть гладким (наиболее примитивный тип), шиповатым, складчатым, пластинчатым, трубчатым и т.д.

Афиллофороидные базидиомицеты

Афиллофороидные – гетерогенная группа грибов, включающая несколько порядков. Плодовые тела афиллофороидных базидиомицетов разнообразны по морфологии. Они могут быть распростертыми, булавовидными, коралловидными, копытовидными, вееровидными, в виде шляпок с

ножкой и т.д. Плодовые тела чаще всего довольно твердой консистенции: кожистые, хрящеватые, деревянистые; могут быть как однолетние, так и многолетние. Гименофор может быть разнообразного строения, однако, редко встречается пластинчатый тип. Гименофор у большинства представителей трудно отделим от мякоти плодового тела. Многие виды афиллофороидных базидиомицетов являются ксилотрофами, обитающими на живой или мертвой древесине. Среди них есть также почвенные сапротрофы и микоризообразователи (например, виды рода лисичка).

К этой группе относятся грибы, которые широко известны под названием «трутовики» или «трутовые грибы». Трутовики обитают на различных породах деревьев. Мицелий их развивается внутри древесины, а на поверхности образуются различного облика плодовые тела. Некоторые трутовики обитают только на определенной древесной породе, другие – на разных. Среди трутовиков встречаются как сапротрофы, развивающиеся на мертвой древесине, так и паразиты, развивающиеся на живых деревьях. Трутовики активно разрушают древесину с помощью вырабатываемых ими ферментов, в связи с чем имеют очень большое значение для растительных сообществ, выступая в роли «санитаров» леса. В зависимости от комплекса ферментов, различают целлюлозразрушающие и лигнинразрушающие грибы²³. Соответственно, в зависимости от набора ферментов, трутовики будут вызывать разные типы гнили древесины. Целлюлозразрушающие грибы разлагают целлюлозу и способствуют освобождению лигнина, в результате чего образуется **бурая гниль**: древесина становится ломкой и растрескивается на мелкие куски темно-бурого цвета. Лигнинразрушающие грибы разлагают лигнин и освобождают целлюлозу, в результате образуется **белая гниль**: древесина становится мягкой и расслаивается на волокна белого цвета. Некоторые виды трутовиков воздействуют как на лигнин, так и на целлюлозу, и вызывают смешанный тип гнили.

Род Фомес, трутовик обыкновенный, или настоящий (*Fomes fomentarius*) (Рис. 36). Трутовик обыкновенный широко распространен в лесах умеренной зоны, где он встречается на мертвой древесине, реже – способен поражать сильно ослабленные лиственные породы деревьев. Мицелий развивается внутри дерева, образуя на поверхности плодовые тела. Плодовые тела трутовика обыкновенного многолетние, копытообразные. Поверхность плодового тела сверху покрыта твердой серой коркой. Снизу плодового тела расположен трубчатый гименофор, то есть состоящий из трубочек, внутренняя поверхность которых выстлана гимением. Гриб вызывает белую гниль древесины.

Род Гетеробазидион, корневая губка (*Heterobasidion annosum*) (Рис. 37). В отличие от настоящего трутовика, корневая губка является паразитом: поражает в основном хвойные породы (сосну и ель) и вызывает гниль корней и нижних частей стволов. Плодовые тела корневой губки – многолетние, имеют неправильную форму с очень неровной поверхностью. Верхняя часть плодового тела покрыта светло-коричневой коркой, на нижней части расположен трубчатый гименофор. В густых посадках хвойных пород деревьев гриб может распространяться под землей и заражать таким образом здоровые деревья, нанося значительный экономический ущерб лесным хозяйствам.

²³ Основными составляющими древесины являются высокомолекулярные углеводы лигнин и целлюлоза.

Агарикоидные базидиомицеты

Агарикоидные, как и афиллофороидные, группа, включающая в себя несколько порядков. Плодовые тела агарикоидных базидиомицетов обычно имеют вид шляпки с ножкой (именно плодовые тела агарикоидных базидиомицетов в обиходе называют «грибами», или «шляпочными грибами»). Они в основном мясистые, реже имеют плотную консистенцию и могут быть кожистыми или хрящеватыми; плодовые тела однолетние. Гименофор у большинства видов пластинчатый, но может быть также трубчатым. Пластинки и трубочки образуются на нижней стороне шляпки, располагаются радиально от ножки к краям шляпки и легко отделимы от мякоти плодового тела. У агарикоидных базидиомицетов традиционно выделяют два основных типа развития плодовых тел. При первом типе развития **гименофор закладывается открыто** (например, у видов рода сыроежка). При втором типе **гименофор** изначально **прикрыт покрывалом**. Эти покрывала могут быть двух типов: **частное** – прикрывает гименофор, соединяя край шляпки с ножкой (например, у видов родов шампиньон, опенок), и **общее** – прикрывает изначально целиком все плодовое тело (например, у видов рода мухомор). Большинство представителей агарикоидных базидиомицетов – сапротрофы, развивающиеся в почве (на различных растительных остатках) и на древесине; многие виды являются микоризообразователями, образующими эктомикоризу с различными видами деревьев.

Род Сыроежка (*Russula*) (Рис. 38). Виды рода сыроежка встречаются в самых разных местообитаниях, но все они образуют микоризу с различными видами деревьев. Большинство видов рода имеет ярко окрашенные плодовые тела с очень ломкой мякотью. Гименофор пластинчатый, с самого начала развивается открыто. К этому роду, помимо грибов, известных как сыроежки, относятся валуй и белый подгруздок. Многие из них съедобны, однако, встречаются среди них несъедобные и даже ядовитые виды.

Род Шампиньон (*Agaricus*) (Рис. 39). Виды рода шампиньон развиваются как сапротрофы: обитают в почвах, часто на перегное и растительных остатках и, в отличие от многих других агарикоидных базидиомицетов, часто встречаются в степях, полях, на городских газонах и т.п. Плодовые тела имеют частное покрывало, которое остается в виде кольца на ножке. Шляпки плодовых тел, в зависимости от вида, имеют различную окраску: белую, серую, бурую. Наиболее изученный и широко культивируемый во всем мире – шампиньон двуспоровый (*Agaricus bisporus*). Гриб при промышленном культивировании выращивают на специальном субстрате (компосте), основу которого составляет конский навоз. Поскольку этот вид шампиньона относительно легко вырастить в лабораторных условиях, он служит объектом для самых разных исследований.

Род Опенок, осенний опенок (*Armillaria mellea*) (Рис. 40). Виды рода опенок являются ксилотрофами, часто образуют плодовые тела, собранные в группы (сростки). Опенок осенний широко встречается в лесных районах, где может развиваться как на мертвых, так и живых деревьях (то есть и как сапротроф, и как паразит). Гриб образует мощный мицелий, при помощи которого быстро

распространяется и занимает в лесах огромные площади. Плодовые тела осеннего опенка на ранних стадиях развития имеют частное покрывало, которое прикрывает гименофор; по мере развития частное покрывало разрывается и остается в виде хорошо выраженного кольца на ножке. Шляпка сначала выпуклая, с возрастом становится более или менее плоской, светло-коричневых оттенков, в центре – более темная, со светлыми чешуйками. Гименофор пластинчатый. Ножка тонкая, охристо-желтая, с кольцом; несколько плодовых тел сростаются основаниями ножек, образуя сросток. Осенний опенок не рекомендуется использовать в пищу людям с заболеваниями пищеварительной системы, так как он может вызывать расстройство желудка.

Род мухомор (*Amanita*). Виды рода мухомор широко распространены в лесах умеренной зоны, где образуют микоризу с различными породами деревьев. Плодовые тела довольно крупные, разной окраски, у них всегда есть остатки общего покрывала в виде мешковидной структуры у основания ножки и/или чешуек на шляпке. Некоторые виды помимо общего покрывала имеют остатки частного покрывала в виде кольца на ножке (например, мухомор красный). Гименофор пластинчатый. Среди представителей этого рода есть съедобные (например, цезарский гриб, или *Amanita caesarea*), несъедобные и смертельно ядовитые виды (например, бледная поганка, или *Amanita phalloides*), поэтому без оценки специалистом правильности идентификации их не стоит употреблять в пищу.

Среди видов рода мухомор наиболее известен **мухомор красный (*Amanita muscaria*)** (Рис. 41): шляпка его обычно имеет ярко-красную окраску, ножка – белая. Плодовое тело имеет общее и частное покрывало, так что на ранних этапах развития плодовое тело имеет вид яйца. По мере роста гриба, общее покрывало разрывается и остается у основания ножки в виде вздутия и белых чешуек на шляпке; частное – в виде кольца на ножке. Красный мухомор достаточно ядовит, и может быть смертелен.

К этому же роду относится наиболее ядовитый гриб – **бледная поганка (*Amanita phalloides*)** (Рис. 42). Шляпка бледной поганки от серой до зеленой окраски, с волокнистой поверхностью. У основания ножки имеется хорошо выраженный остаток общего покрывала; остатки частного покрывала в виде кольца на ножке могут отсутствовать. Бледная поганка относится к категории смертельно ядовитых грибов.

Род Болетус, белый гриб, или боровик настоящий (*Boletus edulis*) (Рис. 43). Отличительной чертой видов рода болетус является то, что у них гименофор не пластинчатый, как у большинства агарикоидных базидиомицетов, а трубчатый. Все болетусы образуют микоризы с различными породами деревьев. Белый гриб – наиболее распространенный и широко известный представитель этого рода. Плодовые тела развиваются открыто. Шляпка выпуклая, от светлой до темно-коричневой, гименофор трубчатый, от светло-желтого до оливково-коричневого оттенков. Ножка булавовидная, у ее основания имеется белая сеточка. Белый гриб – один из самых популярных съедобных грибов.

ГРУППА ГАСТЕРОМИЦЕТЫ, или ГАСТЕРОИДНЫЕ БАЗИДИОМИЦЕТЫ

У гастероидных базидиомицетов базидии развиваются внутри плодового тела, располагаясь обычно неупорядоченно. Плодовые тела имеют гастероидный тип развития. Форма их очень разнообразна: шаровидная, булавовидная, звездчатая и т.д. Плодовые тела имеют хорошо выраженную оболочку различного строения. Гастеромицеты в основном являются сапротрофами, которые развиваются в почве или на древесине; есть среди них виды, образующие эктомикоризу.

Род Дождевик, или **дедушкин табак** (*Lycoperdon*) (Рис. 44). Виды рода дождевик – сапротрофы, обитают в почве и на древесине, как в лесах, так и на открытых пространствах. Плодовые тела более или менее булавовидные, в молодом возрасте мякоть гриба белая, с возрастом становится темной (коричневых оттенков). Оболочка плодового тела гладкая или может нести различные выросты (чешуйки, шипики, бородавки и т.п.); также как и мякоть, в молодом возрасте оболочка светлая, а с возрастом темнеет. Внутри расширенной части плодового тела формируются базидии с базидиоспорами. При созревании плодового тела базидиоспоры освобождаются через отверстие, которое образуется на его вершине. Распространению спор способствуют различные внешние факторы, например, капли дождя. В молодом возрасте многие виды дождевика можно употреблять в пищу.

ФОРМАЛЬНЫЙ ОТДЕЛ НЕСОВЕРШЕННЫЕ ГРИБЫ, или ДЕЙТЕРОМИЦЕТЫ (DEUTEROMYCOTA)

Несовершенные грибы представляют собой формальный гетерогенный отдел, который объединяет бесполое спороношение сумчатых и базидиальных грибов, т.е. весь жизненный цикл которых проходит в гаплоидной бесполой (= несовершенной) стадии. Однако помимо грибов, полностью утративших способность к образованию полового спороношения, в этом отделе рассматривают виды, которые в определенных условиях образуют половую стадию или те, у которых в жизненном цикле наблюдается смена половой и бесполой стадий²⁴.

В связи с тем, что для многих видов грибов, развивающихся только в несовершенной стадии, практически невозможно определить их систематическое положение (то есть, установить связь между половой и бесполой стадиями), то возникли особые правила номенклатуры, позволяющие давать бесполом стадиям «свои собственные» названия. При этом название совершенной стадии можно использовать как для половой, так и для бесполой стадии, в то время как название несовершенной распространяется только на бесполоую стадию.

Распространение и экология. Несовершенные грибы очень широко распространены в природе. Многие из них развиваются как почвенные сапротрофы на различных органических субстратах; часто образуют плесени. Среди этой группы грибов есть также паразиты растений и животных, включая человека.

²⁴ Формально, виды, у которых известна половая стадия, должны быть отнесены к соответствующему их половой стадии таксону.

Строение талломов. Вегетативное тело дейтеромицетов представлено клеточным (септированным) гаплоидным мицелием с обычно многоядерными клетками. Некоторые виды развиваются в дрожжевой стадии.

Размножение. Несовершенные грибы размножаются вегетативным и бесполом способом. Вегетативное размножение происходит фрагментацией мицелия. Бесполое размножение – экзогенными спорами (конидиями), которые обычно образуются на специализированных гифах – конидиеносцах.

Значение несовершенных грибов очень велико. Прежде всего, многие из них являются продуцентами антибиотических веществ (в природе эти вещества помогают им конкурировать с другими организмами). После открытия первого антибиотика – пенициллина, следующий значительный переворот в медицине совершило открытие циклоспорина (впервые выделенного из гриба рода толипокладиум – *Tolypocladium inflatum*). Циклоспорин – это мощный иммуносупрессивный препарат: он подавляет иммунный ответ тканей позвоночных животных на чужеродные белки, вызывающий отторжение органов при их пересадке. Многие виды несовершенных грибов используют в производстве ферментов, органических кислот, микопестицидов, пищевых продуктов (например, в сыроварении) и т.д.

Род Пеницилл (*Penicillium*) (Рис. 45). Представители формального рода пеницилл – широко распространенные виды, обитающие как сапротрофы на различных субстратах, главным образом в почве. Мицелий их септированный, хорошо развит. На мицелии у пеницилла формируются ветвящиеся конидиеносцы, имеющие вид кисточек. На конечных клетках кисточек образуются одноклеточные экзогенные споры – конидии, собранные в цепочки. Бесполой стадией формального рода пеницилл связана с отделом сумчатых грибов. Ряд видов рода используется в производстве антибиотиков (например, пенициллина), органических кислот (например, лимонной), ферментов (например, протеиназ), при приготовлении сыров камамбер и рокфор.

Род Аспергилл (*Aspergillus*) (Рис. 46). Представители формального рода аспергилл, также как и пеницилл, широко распространенные, в основном почвенные сапротрофные виды, обитающие на различных субстратах. Мицелий септированный, хорошо развитый. На мицелии формируются неветвящиеся конидиеносцы, вздутые на вершине. На вздутии образуются одноклеточные конидии, собранные в цепочки. Бесполой стадией формального рода аспергилл, также как и пеницилла, связана с отделом сумчатых грибов. Также как и пеницилл, некоторые виды аспергилла используют в производстве органических кислот и ферментов, при приготовлении соевых продуктов и т.д.

ГРИБОПОДОБНЫЕ ОРГАНИЗМЫ, или ПСЕВДОГРИБЫ

Представителей этой группы до недавнего времени относили к «истинным» грибам. Это связано с тем, что они внешне очень похожи на «истинные» грибы: они гетеротрофы с осмотическим типом питания; вегетативное тело у большинства представлено мицелием. Однако цитологические, биохимические и молекулярные данные свидетельствуют лишь о конвергентном сходстве этих групп, между которыми гораздо больше отличий (таблица 25).

Таблица 25. Сравнение псевдогрибов и истинных грибов

группы/ признаки	псевдогрибы	истинные грибы
общие признаки		
определение	эукариотные гетеротрофы, питающиеся осмотически	
вегетативное тело	мицелий	
различия		
кristы митохондрий	трубчатые	пластинчатые
аппарат Гольджи	развит	редуцирован
строение жгутиковых стадий	2 жгутика разной длины и морфологии (короткий – гладкий, длинный – перистый) или 1 перистый жгутик	1 гладкий задний жгутик (только у представителей отдела Chytridiomycota)
состав клеточной стенки	входит целлюлоза	входит хитин
основной запасной продукт	миколоминарин	гликоген

В настоящее время многочисленные исследования показали родство псевдогрибов с охрофитовыми водорослями. Все те признаки, которые отличают псевдогрибы от «истинных» грибов (см. таблицу 25), присущи также охрофитовым водорослям (бурым, диатомовым и другим). Существует две точки зрения по поводу происхождения псевдогрибов. Одна гипотеза допускает, что эти организмы могли произойти от какого-то общего с охрофитовыми водорослями предка, который в процессе эволюции утратил хлоропласты. Вторая, наиболее распространенная, предполагает, что псевдогрибы независимо эволюционировали от первично бесцветных флагеллатных предков, которые имели два жгутика, отличавшихся по длине и морфологии.

Группа псевдогрибы включает три отдела, из которых мы рассмотрим один – отдел **оомицеты (Oomycota)**.

ОТДЕЛ ООМИЦЕТЫ (OOMYCOTA)

Распространение и экология. Представители отдела – морские, пресноводные и наземные виды, развивающиеся как сапротрофы или паразиты на растениях или животных.

Строение талломов. Вегетативное тело оомицетов – неклеточный (несептированный) диплоидный многоядерный мицелий.

Запасные продукты. Основным запасным продуктом оомицетов является β -глюкан миколаминарин, сходный по строению с запасным продуктом охрофитовых водорослей.

Клеточные покровы. Клеточный покров оомицетов представлен клеточной стенкой, основными компонентами которой являются глюканы и целлюлоза.

Жгутиковые стадии. Жгутиковые стадии оомицетов устроены так же, как и у охрофитовых водорослей. Монадные клетки (зооспоры) имеют два жгутика, которые различаются по длине и морфологии. Один жгутик направлен вперед – более длинный, покрыт двумя рядами волосков; второй – направлен назад, гладкий. Прикрепляться жгутики могут как апикально, так и латерально.

Размножение. У оомицетов встречается вегетативное, бесполое и половое размножение.

Вегетативное размножение происходит фрагментацией мицелия.

Бесполое размножение – зооспорами или спорангиями, функционирующими как споры бесполого размножения. В последнем случае, спорангий способен отваливаться от спорангиеносца и прорасти в новый мицелий.

Половой процесс – оогамия. Женский гаметангий – оогоний; мужской гаметангий – антеридий, содержимое которого не дифференцировано на гаметы. Перед половым процессом в гаметангиях происходит редукционное деление. После оплодотворения образуется зигота, которая имеет период покоя.

Жизненный цикл. Все оомицеты, насколько это известно, являются диплобионтами, с гаметической редукцией в жизненном цикле.

Систематическое положение. Отдел содержит один класс **оомицеты (Oomycetes)**.

Многие виды оомицетов являются паразитами высших растений и наносят большой экономический ущерб сельскому хозяйству. Они вызывают такие распространенные заболевания, как гнили всходов, фитофтороз и другие.

Род Фитофтора, «картофельный» гриб, возбудитель фитофтороза (*Phytophthora infestans*) (Рис. 47). Виды рода *Phytophthora* являются паразитами высших растений, вызывая у них заболевание, которое носит название фитофтороз. *Phytophthora infestans* – наиболее хорошо изученный вид, паразитирующий на растениях семейства пасленовых (картофель, томаты, баклажаны). Пораженные фитофторозом листья выглядят как обожженные, затем они чернеют и увядают, а позже все растение засыхает или загнивает. При поражении клубней картофеля, на них образуются коричневые пятна, проникающие внутрь. Со временем, на пораженных участках клубня поселяются бактерии и клубень загнивает. Мицелий паразита развивается по межклетникам растения-хозяина. При бесполом размножении на нижней поверхности листьев паразит образует спорангиеносцы со спорангиями,

которые выходят наружу через устьица, образуя беловатый налет. Спорангии легко отрываются от спорангиеносцев и разносятся ветром. В зависимости от условий, спорангии *Phytophthora infestans* могут прорасти по-разному: при достаточной влажности, из них выходят зооспоры, которые, найдя подходящий субстрат, вновь прорастают в мицелий, который заражает новые растения; в сухую погоду, спорангии функционируют как споры бесполого размножения и сами прорастают в новый мицелий. При половом размножении *Phytophthora infestans* образует оогонии (с одной яйцеклеткой) и антеридии, содержимое которых не дифференцировано на гаметы. В гаметангиях происходит редукционное деление. После оплодотворения, формируется зигота, которая покрывается толстой оболочкой и имеет период покоя. При наступлении благоприятных условий, зигота прорастает в новый мицелий. Таким образом, фитофтора является диплобионтом, с гаметической редукцией в жизненном цикле. *Phytophthora infestans* причиняет очень большой ущерб, так как поражает растения не только при их культивировании, но и хранении. Паразит был завезен из Америки в Европу в начале 19 века, где он очень быстро распространился. В 1845 г. в Европе была зафиксирована первая крупная эпифитотия, когда значительная часть урожая картофеля погибла. В частности, массовая эмиграция ирландцев в Новый свет была связана с голодом, настигшим страну в результате «картофельной чумы». Вспышки фитофтороза наблюдаются и в наше время. Основной способ борьбы с заболеванием – это выведение устойчивых к паразиту сортов растений.

СЛИЗЕВИКИ

Слизевиками, также как и псевдогрибы, группа нетаксономическая, которая включает четыре отдела, не связанных между собой филогенетически. Объединяет слизевиков, с одной стороны, наличие в жизненном цикле амебоидной вегетативной стадии, питающейся фаготрофно, с другой стороны, наличие спороносных структур в жизненном цикле. Именно из-за того, что в жизненном цикле слизевиков образуются спороносные структуры и споры, их ранее сближали с грибами, в связи с этим, исторически сложилось, что курс микологии рассматривает эту группу организмов. Из всех отделов слизевиков, мы рассмотрим только один – отдел **миксомицеты (Mycetozoa)**.

ОТДЕЛ МИКСОМИЦЕТЫ (МУХОМУСОТА)

Распространение и экология. Миксомицеты – это свободноживущие сапротрофные организмы, обитающие в подстилке, гнилой древесине и опаде.

Вегетативные стадии. У миксомицетов вегетативное тело может быть представлено амебой, которую у слизевиков называют **миксамебой**, и **плазмодием**. **Миксамебы** – это одноклеточные одноядерные амебы, которые передвигаются с помощью псевдоподий и питаются фаготрофно. **Плазмодий** (Рис. 48, а) представляет собой гигантскую многоядерную диплоидную амебоидную клетку. Он образуется в результате множественных делений ядра амебоидной клетки, либо при слиянии отдельных амебоидных клеток. Плазмодий активно двигается с помощью псевдоподий и обладает положительными гидротаксисом (движение в сторону увлажненных мест) и реотаксисом (движение в сторону текущей воды), и отрицательным фототаксисом (движение в затененные места). В состав плазмодия входят вода, белки, гликоген, липиды и т.д. Он активно питается, захватывая бактерий, споры грибов, амеб и других мелких животных. Плазмодий миксомицетов может быть микроскопический, а может достигать нескольких десятков сантиметров; может быть прозрачным или окрашенным, за счет содержащихся в нем пигментов, в разные цвета.

Расселительные стадии в жизненном цикле миксомицетов могут быть представлены спорами, миксамебами и жгутиковыми клетками (зооспорами). Жгутиковые клетки имеют два гладких разной длины жгутика.

Размножение. При переходе к размножению таксисы плазмодия меняются на противоположные и начинают формироваться спороносные структуры – плодовые тела, в которых происходит эндогенное спорообразование (Рис. 48, б). Перед образованием спор в плодовых телах происходит мейоз. Гаплоидные споры распространяются и прорастают, в зависимости от условий, миксамебой или зооспорой. Эти две стадии жизненного цикла способны к вегетативному делению и могут взаимно переходить друг в друга. Затем происходит слияние миксамеб и зооспор в любом сочетании (то есть, сливаться могут зооспора с зооспорой, миксамеба с миксамебой и зооспора с миксамебой), в результате чего формируется диплоидная зигота, представляющая собой одноядерную диплоидную миксамебу.

Миксамеба разрастается, в ней происходят митотические деления, и образуется многоядерный плазмодий.

Миксомицеты обладают большой пластичностью и легко приспосабливаются к неблагоприятным условиям среды. При низких температурах, в отсутствии пищи, засушливых условиях и т.д. плазмодий плазмодий покрывается толстой оболочкой и переходит в покоящуюся стадию, которая сохраняет свою жизнеспособность в течение нескольких десятков лет.

Жизненный цикл. Жизненный цикл миксомицетов диплобионтный, редукционное деление происходит в плодовых телах перед образованием спор.

Многих представителей миксомицетов удастся культивировать в лабораторных условиях. Они служат хорошим объектом для биофизических, биохимических, физиологических и других исследований.

СЛОВАРЬ

АБИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ – факторы неживой природы, которые влияют на живые организмы (температура, свет, влажность и т.д.).

АВТОТРОФНЫЕ ОРГАНИЗМЫ (см. **АВТОТРОФЫ**)

АВТОТРОФЫ (= **АВТОТРОФНЫЕ ОРГАНИЗМЫ**) – организмы, способные синтезировать все компоненты клетки, используя в качестве источника углерода углекислый газ.

АГ (см. **АППАРАТ ГОЛЬДЖИ**)

АГАР (= **АГАР-АГАР**) – водорастворимый полисахарид, представляющий собой смесь агарозы и агаропектина, содержащийся в клеточных стенках красных водорослей.

АГАР-АГАР (см. **АГАР**)

АГАРИКОИДНЫЕ БАЗИДИОМИЦЕТЫ (= **ШЛЯПОЧНЫЕ ГРИБЫ**) – группа грибов, имеющая плодовые тела с гимениальным типом развития; плодовые тела обычно мясистые, однолетние, состоящие из шляпки и ножки.

АГАРОЗА – водорастворимый полисахарид, образованный чередующимися остатками D- и L-галактозы, связанными $\beta(1\rightarrow4)$ связью.

АГАРОИДНЫЕ ВЕЩЕСТВА (см. **АГАР**)

АГАРОПЕКТИН – полисахарид, образованный сульфатированными остатками D-галактозы, связанными $\beta(1\rightarrow3)$ связью.

АДАПТАЦИЯ – развитие у организма признака, возникшего в связи с определенными условиями среды, который способствует его выживанию и размножению.

АДЕЛЬФОПАЗИТИЗМ – паразитизм на близкородственном хозяине.

АКИНЕТА (у *цианобактерий*) – клетка с толстой оболочкой, содержащая большое количество запасных веществ. Основная функция – перенесение неблагоприятных условий.

АКТИНОВЫЕ ФИЛАМЕНТЫ – тонкие фибриллы актина, образующиеся в результате полимеризации глобулярного актина и входящие в состав цитоскелета.

АЛКАЛОИДЫ – вещества, преимущественно растительного происхождения, представляющие собой азотсодержащие органические соединения.

АЛЛОПАЗИТИЗМ – паразитизм на не родственном хозяине.

АЛЬГАЛЬНЫЙ СЛОЙ (у *лишайников*) – зона в гетеромерном талломе лишайника, где расположены клетки фотобионта.

АЛЬГИНАТЫ – полисахариды, соли альгиновой кислоты, содержащиеся в клеточных стенках бурых водорослей.

АЛЬГИНОВЫЕ КИСЛОТЫ – полисахариды, образованные остатками D-маннуроновой и L-гулууроновой кислот, содержащиеся в клеточных стенках бурых водорослей.

АЛЬГОЛОГИЯ – наука, изучающая водоросли.

АМАНИТИНЫ – циклические полипептиды, обладающие токсическим действием.

АМИЛОПЛАСТ – пластида из группы лейкопластов, в которой откладывается крахмал.

АНИЗОГАМИЯ (см. **ГЕТЕРОГАМИЯ**)

АНОКСИГЕННЫЙ ФОТОСИНТЕЗ – фотосинтез, при котором не происходит выделение молекулярного кислорода.

АНТЕРИДИЙ – мужской гаметангий, в котором образуются спермаций(-и) или сперматозоид(-ы) при оогамии или несущий мужские ядра при гаметангиогамии.

АНТИБИОТИКИ – вещества, принадлежащие к различным классам химических соединений природного или полусинтетического происхождения, подавляющие рост живых клеток.

АПИКАЛЬНЫЙ ЖГУТИК – жгутик, расположенный на переднем конце клетки.

АПЛАНОСПОРЫ – неподвижные споры бесполого размножения.

АППАРАТ ГОЛЬДЖИ (АГ) – одномембранная органелла клеток эукариот, структурно-функциональной единицей которой является диктиосома, состоящая из стопки плоских цистерн и пузырьков.

АРХЕБАКТЕРИИ (см. **АРХЕИ**)

АРХЕИ (= **АРХЕБАКТЕРИИ**) (**ARCHAEA**) – прокариоты, отличающиеся от собственно бактерий по биохимическим и молекулярным признакам (синтезом белков, структурой клеточной стенки и др.).

АСК (см. **СУМКА**)

АСКОГЕННЫЕ ГИФЫ (у *аскомицетов*) – гифы, растущие из аскогона и несущие парные гаплоидные мужские и женские ядра (дикарионы); дают начало сумкам.

АСКОГОН (у *аскомицетов*) – расширенная нижняя клетка женского гаметангия.

АСКОМИЦЕТЫ (= **СУМЧАТЫЕ ГРИБЫ**) (**ASCOMYCOTA**) – отдел грибов, у которых в результате полового процесса формируется сумка, или аск.

АСКОСПОРЫ (у *аскомицетов*) – эндогенные мейоспоры, которые формируются в сумке. В типе в сумке образуется восемь аскоспор.

АСТАКСАНТИН – ярко-красный пигмент из группы каротиноидов, относящийся к ксантофиллам, образующийся у некоторых водорослей.

АТФ – аденозин-5'-трифосфат.

АДФ – аденозин-5'-дифосфат.

АУКСОСПОРА (у *диатомовых водорослей*) – зигота диатомовых водорослей, не имеющая кремнеземного панциря.

АУКСОТРОФЫ – организмы, неспособные синтезировать вещества, необходимые для их нормального роста.

АФИЛЛОФОРОИДНЫЕ БАЗИДИОМИЦЕТЫ – группа грибов, имеющая плодовые тела с гимениальным типом развития; плодовые тела обычно твердые или кожистые, однолетние или многолетние, разнообразной формы.

АЭРОФИТОН – группа наземных водорослей, обитающих на различных субстратах, при этом субстрат не оказывает на них физико–химического воздействия.

БАГРЯНКИ (см. **КРАСНЫЕ ВОДОРОСЛИ**)

БАГРЯНКОВЫЙ КРАХМАЛ (у красных водорослей) – резервный полисахарид, состоящий из остатков глюкозы, связанных $\alpha(1\rightarrow4)$ связями.

БАЗИДИАЛЬНЫЕ ГРИБЫ (см. **БАЗИДИОМИЦЕТЫ**)

БАЗИДИОМИЦЕТЫ (=БАЗИДИАЛЬНЫЕ ГРИБЫ) (BASIDIOMYCOTA) – отдел грибов, у которых в результате полового процесса формируется базидия.

БАЗИДИОСПОРЫ (у базидиомицетов) – экзогенные мейоспоры, которые формируются на базидии. В типе на базидии образуется четыре базидиоспоры.

БАЗИДИЯ – продукт полового процесса базидиомицетов.

БЕЛАЯ ГНИЛЬ ДРЕВЕСИНЫ – гниль, вызываемая древоразрушающими грибами, при которой разлагается, прежде всего, лигнин.

БЕНТОС – совокупность организмов, обитающих на грунте или в грунте водоема.

БЕСПОЛАЯ СТАДИЯ (см. **НЕСОВЕРШЕННАЯ СТАДИЯ**)

БЕСПОЛОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ – размножение, связанное с образованием спор бесполого размножения.

БЕСПОЛЫЙ ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ – жизненный цикл, в котором у организма не показан половой процесс.

БИНАРНОЕ ДЕЛЕНИЕ (см. **ПРЯМОЕ ДЕЛЕНИЕ**)

БИОМОНИТОРИНГ – регулярное отслеживание и наблюдение биологических объектов.

БИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ – факторы живой среды, которые влияют на живые организмы и на неживую среду.

БИОТРОФНЫЕ ПАРАЗИТЫ – паразиты, которые могут питаться только за счёт живого хозяина.

БИОФИЗИКА – наука, изучающая физические процессы, протекающие в биологических системах разного уровня организации и влияние на биологические объекты различных физических факторов.

БИОХИМИЯ – наука, изучающая химический состав живых клеток и организмов и химические процессы, лежащих в основе их жизнедеятельности.

БОКОВОЙ ЖГУТИК (= ЛАТЕРАЛЬНЫЙ ЖГУТИК) – жгутик, прикрепленный сбоку клетки.

БОРОЗДА ДЕЛЕНИЯ – впячивание плазматической мембраны, образующееся при цитокинезе, растущее от периферии к центру клетки, в результате чего происходит разделение клетки надвое.

БУРАЯ ГНИЛЬ – гниль, вызываемая древоразрушающими грибами, при которой разлагается, прежде всего, целлюлоза и гемицеллюлоза.

БУРСИТ – воспаление околосуставных сумок у человека.

БУРЫЕ ВОДОРОСЛИ (PHAEOPHYCEAE) – класс водорослей, относящихся к отделу охрофит (Ochromphyta).

ВАКУОЛЬ – одномембранная органелла клеток эукариот, заполненная клеточным соком.

ВЕГЕТАТИВНОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ – размножение, связанное с образованием новой особи из части родительской.

ВИТАМИНЫ – необходимые для нормальной жизнедеятельности низкомолекулярные органические вещества, которые не синтезируются организмом или синтезируются в количестве, недостаточном для обеспечения его жизнедеятельности.

ВОДОРОСЛИ – группа фотоавтотрофных организмов, большинство из которых обитает в воде, имеет одноклеточные гаметангии, и вегетативное тело которых представлено талломом.

ВТОРИЧНЫЙ МИЦЕЛИЙ (*у базидиомицетов*) – дикариотичный многоклеточный мицелий, возникающий в результате первого этапа полового процесса – плазмогамии, когда сливаются гаплоидные клетки первичных мицелиев.

ВЫСШИЕ ГРИБЫ – грибы с многоклеточным септированным мицелием. К высшим грибам относятся аксомицеты и базидиомицеты.

ГАЗОВЫЕ ВАКУОЛИ (= ГАЗОВЫЕ ПСЕВДОВАКУОЛИ) (*у цианобактерий*) – структуры, состоящие из плотно расположенных газовых везикул.

ГАЗОВЫЕ ВЕЗИКУЛЫ (*у цианобактерий*) – цилиндрические белковые структуры, образующие газовые вакуоли. Газовые везикулы заполнены газом и обеспечивают клеткам плавучесть.

ГАЗОВЫЕ ПСЕВДОВАКУОЛИ (*см. ГАЗОВЫЕ ВАКУОЛИ*)

ГАМЕТА – половая клетка, способная сливаться с другой гаметой с образованием зиготы.

ГАМЕТАНГИЙ – половой орган, в котором формируются гаметы. У некоторых грибов содержимое гаметангиев не дифференцировано на гаметы.

ГАМЕТАНГИОГАМИЯ (*у грибов*) – половой процесс, при котором происходит слияние двух недифференцированных на гаметы гаметангиев.

ГАМЕТОФИТ – гаплоидная стадия в жизненном цикле, на которой развиваются органы полового размножения.

ГАПЛОБИОНТ – организм, у которого все клетки содержат гаплоидный набор хромосом; диплоидна только зигота.

ГАПЛО-ДИПЛОБИОНТ – организм, у которого в жизненном цикле присутствует два поколения – гаплоидный гаметофит и диплоидный спорофит.

ГАСТЕРОИДНЫЙ ТИП РАЗВИТИЯ (*у гастеромицетов*) – тип развития, при котором базидии образуются внутри плодового тела, часто располагаясь неупорядоченно (при этом гимений не выражен).

ГАСТЕРОИДНЫЕ БАЗИДИОМИЦЕТЫ (= ГАСТЕРОМИЦЕТЫ) – группа грибов, имеющая плодовые тела с гастероидным типом развития; плодовые тела имеют хорошо выраженную оболочку, которая вскрывается после полного созревания базидиоспор.

ГАСТЕРОМИЦЕТЫ (см. **ГАСТЕРОИДНЫЕ БАЗИДИОМИЦЕТЫ**)

ГЕНЕТИКА – наука, изучающая законы и механизмы наследственности и изменчивости.

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ РЕКОМБИНАЦИЯ – перераспределение генетического материала родителей в потомстве, приводящее к наследственной изменчивости живых организмов.

ГЕПАТОТОКСИНЫ – токсины, действующие, прежде всего, на печень.

ГЕТЕРОГАМИЯ (= АНИЗОГАМИЯ) – половой процесс, при котором происходит слияние двух морфологически разных и подвижных за счет жгутиков гамет; гамету большего размера называют условно «женской», меньшую – «мужской».

ГЕТЕРОКОНТНАЯ КЛЕТКА – клетка, несущая разные по длине жгутики.

ГЕТЕРОМЕРНЫЙ ТАЛЛОМ (у лишайников) – таллом, в котором фотобионт находится в определенной зоне, которая называется альгальный слой.

ГЕТЕРОМОРФНАЯ СМЕНА ГЕНЕРАЦИЙ (см. **ГЕТЕРОМОРФНАЯ СМЕНА ПОКОЛЕНИЙ**)

ГЕТЕРОМОРФНАЯ СМЕНА ПОКОЛЕНИЙ (= ГЕТЕРОМОРФНАЯ СМЕНА ГЕНЕРАЦИЙ) – смена поколений, при которой гаметофит и спорофит морфологически отличаются друг от друга.

ГЕТЕРОМОРФНЫЕ ЖГУТИКИ – жгутики, имеющие разную морфологию.

ГЕТЕРОТРОФНЫЕ ОРГАНИЗМЫ (см. **ГЕТЕРОТРОФЫ**)

ГЕТЕРОТРОФЫ (= ГЕТЕРОТРОФНЫЕ ОРГАНИЗМЫ) – организмы, использующие для конструктивного метаболизма в качестве источника углерода готовые органические вещества.

ГЕТЕРОЦИСТА (у цианобактерий) – клетка, покрытая толстой оболочкой, в которой отсутствуют гранулярные включения. Основная функция – фиксация атмосферного азота.

ГЕТЕРОЦИТНЫЙ ТАЛЛОМ (у цианобактерий) – таллом, в котором кроме вегетативных клеток присутствуют гетероцисты и/или акинеты.

ГИАЛОПЛАЗМА (= ЦИТОЗОЛЬ) – растворимый компонент цитоплазмы, занимающий пространство между органеллами.

ГИДРОЛАЗЫ – класс ферментов, катализирующих реакции гидролиза.

ГИДРОЛИЗ – обменная реакция между веществом и водой, приводящая к разложению молекулы вещества на более мелкие молекулы.

ГИМЕНИАЛЬНЫЙ ТИП РАЗВИТИЯ (у гименомицетов) – тип развития, при котором базидии образуют гимений на поверхности плодовых тел, покрывая всю их поверхность или только специализированную часть – гименофор.

ГИМЕНИЙ (*у аскомицетов и базидиомицетов*) – спороносный слой, состоящий из упорядоченно расположенных сумок или базидий.

ГИМЕНОМИЦЕТЫ – группа грибов, имеющая плодовые тела с гимениальным типом развития; включает группы порядков афиллофороидных и агарикоидных базидиомицетов.

ГИМЕНОФОР (*у гименомицетов*) – часть плодового тела, на которой расположен гимений.

ГИПОТЕКА (*у диатомовых водорослей*) – меньшая половинка кремнеземного панциря.

ГИФА – отдельная нить мицелия.

ГЛАЗОК (= СТИГМА) – окрашенная структура, характерная для монадных (= жгутиковых) клеток; участвует в фоторецепции. Глазок состоит из липидных глобул, которые содержат каротиноиды.

ГЛИКОГЕН – полисахарид, состоящий из остатков α -D-глюкозы.

ГЛИКОПРОТЕИНЫ – белки, ковалентно связанные с углеводами.

ГЛОТКА (*у эвгленовых водорослей*) – впячивание на переднем конце клетки.

ГЛУБОКИЕ МИКОЗЫ – микозы, при которых поражаются внутренние органы, центральная нервная и опорно-двигательная системы человека.

ГЛЮКАНЫ – полимеры глюкозы.

ГОЛОВНЕВЫЕ ГРИБЫ (USTILAGINOMYCETES) – класс грибов, относящихся к отделу базидиомицеты (Basidiomycota); облигатные паразиты растений, вызывающие заболевание, которое носит название «головня».

ГОЛОВНЯ – болезнь растений, вызываемая головневыми грибами (класс Головневые грибы).

ГОЛОСУМЧАТЫЕ (*см. САХАРОМИЦЕТЫ*)

ГОМЕОМЕРНЫЙ ТАЛЛОМ (*у лишайников*) – таллом, в котором фотобионт распределен равномерно.

ГОМОЦИТНЫЙ ТАЛЛОМ (*у цианобактерий*) – таллом, в котором все клетки нити одинаковые.

ГОМФ (= ПУПОК) (*у лишайников*) – пучок гиф, собранных вместе и растущих от сердцевины.

ГОНИДИАЛЬНЫЙ СЛОЙ (*у лишайников*) – устаревшее название альгального слоя (*см. АЛЬГАЛЬНЫЙ СЛОЙ*)

ГОРМОГОНИЙ (*у цианобактерий*) – фрагмент нити, возникающий путем распада нитчатого таллома, который способен к движению скольжения.

ГОРМОНЫ – сигнальные вещества, оказывающие воздействие на организм в целом, либо на определённые его органы.

ГРАМОТРИЦАТЕЛЬНЫЙ ТИП КЛЕТОЧНОЙ СТЕНКИ (*см. ОКРАСКА ПО К. ГРАМУ*)

ГРАНА – стопка дисковидных тилакоидов, в которой мембраны соседних тилакоидов сливаются, образуя непрерывную полость.

ГРИБНИЦА (*см. МИЦЕЛИЙ*)

ГРИБОПОДОБНЫЕ ОРГАНИЗМЫ (= ПСЕВДОГРИБЫ) – организмы, не родственные грибам, но имеющие с ними определенные сходства.

ГРИБЫ – эукариотные гетеротрофы, которые питаются осмотически.

ДЕЙТЕРОМИЦЕТЫ (= НЕСОВЕРШЕННЫЕ ГРИБЫ) (DEUTEROMYCOTA) – формальный отдел грибов, включающий бесполое стадии аскомицетов и базидиомицетов.

ДЕРМАТИТ – воспалительные реакции кожи в ответ на воздействие раздражителей внешней среды.

ДЕРМАТОМИКОЗЫ – заболевания кожи, вызванные грибами.

ДЕСТРУКТОРЫ (см. РЕДУЦЕНТЫ)

ДИАТОМЕИ (см. ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ)

ДИАТОМИТ – осадочная порода, состоящая преимущественно из панцирей диатомовых водорослей.

ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ (DIATOMOPHYCEAE) – класс водорослей, относящихся к отделу охрофит (Ochromphyta).

ДИКАРИОН (*у аскомицетов и базидиомицетов*) – пара разных по происхождению ассоциированных друг с другом ядер, которые синхронно делятся.

ДИКАРИОТИЧНАЯ СТАДИЯ (= ДИКАРИОФАЗА) (*у аскомицетов и базидиомицетов*) – стадия, на которой клетки содержат два разных по происхождению ядра; при этом деления этих ядер происходят синхронно.

ДИКАРИОФАЗА (см. ДИКАРИОТИЧНАЯ СТАДИЯ)

ДИКТИОСОМА – структурно-функциональная единица аппарата Гольджи, представленная группой уплощенных дисковидных цистерн и содержащая секреторные пузырьки.

ДИПЛОБИОНТ – организм, у которого все клетки содержат диплоидный набор хромосом; гаплоидны только гаметы.

ДНК – дезоксирибонуклеиновая кислота.

ДОРСОВЕНТРАЛЬНОЕ СТРОЕНИЕ (*у лишайников*) – строение таллома, при котором можно выделить вентральную – нижнюю, обращенную к субстрату и дорсальную (верхнюю) стороны.

ДРОЖЖИ – одиночные клетки грибов, размножающиеся почкованием или делением.

ЖГУТИК (*у эукариот*) – тонкий вырост цитоплазмы, покрытый плазматической мембраной и содержащий микротрубочки.

ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ (= ЦИКЛ РАЗВИТИЯ) – совокупность всех фаз развития, пройдя которые организм достигает зрелости и становится способным дать начало следующему поколению.

ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ С ГАМЕТИЧЕСКОЙ РЕДУКЦИЕЙ – жизненный цикл, при котором вегетативная особь диплоидна. Редукционное деление происходит перед образованием гамет.

ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ С ЗИГОТИЧЕСКОЙ РЕДУКЦИЕЙ – жизненный цикл, при котором вегетативная особь гаплоидна. Редукционное деление происходит при прорастании зиготы.

ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ С СОМАТИЧЕСКОЙ РЕДУКЦИЕЙ – жизненный цикл, при котором редукционное деление происходит в вегетативной клетке.

ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ СО СПОРИЧЕСКОЙ РЕДУКЦИЕЙ – жизненный цикл, при котором часть жизненного цикла проходит в гаплоидной стадии, а часть – в диплоидной. Редукционное деление происходит перед образованием спор бесполого размножения.

ЗАКРЫТЫЙ МИТОЗ – деление ядра, при котором ядерная оболочка сохраняется.

ЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРΟΣЛИ (CHLOROPHYTA) – отдел эукариотных водорослей.

ЗИГОМИЦЕТЫ (ZYGOMYCOTA) – отдел грибов.

ЗИГОТА – диплоидная клетка, образующаяся в результате полового процесса (оплодотворения).

ЗОИД (см. **МОНАДНАЯ КЛЕТКА**)

ЗООКСАНТЕЛЛЫ – клетки симбиотических динофитовых водорослей.

ЗООСПОРА – подвижные споры бесполого размножения, которые двигаются за счет жгутиков.

ЗООСПОРАНГИЙ – орган бесполого размножения, в котором формируются зооспоры.

ЗООХЛОРЕЛЛЫ – клетки симбиотических зеленых водорослей.

ИЗИДИЙ (у лишайников) – клетки водоросли, окруженные гифами гриба, представляющие собой вырост верхней коры.

ИЗОГАМИЯ – половой процесс, при котором происходит слияние двух морфологически одинаковых и подвижных за счет жгутиков гамет.

ИЗОКОНТНАЯ КЛЕТКА – клетка, несущая равные по длине жгутики.

ИЗОМОРФНАЯ СМЕНА ГЕНЕРАЦИЙ (см. **ИЗОМОРФНАЯ СМЕНА ПОКОЛЕНИЙ**)

ИЗОМОРФНАЯ СМЕНА ПОКОЛЕНИЙ (= ИЗОМОРФНАЯ СМЕНА ГЕНЕРАЦИЙ) – смена поколений, при которой гаметофит и спорофит морфологически не отличаются друг от друга.

ИЗОМОРФНЫЕ ЖГУТИКИ – жгутики, имеющие одинаковую морфологию.

КАРБОКСИСОМА (= ПОЛИЭДРИЧЕСКОЕ ТЕЛО) (у цианобактерий) – структура, в которой содержится фермент темновой фазы фотосинтеза – рубиско.

КАРИОГАМИЯ – слияние ядер половых клеток, в результате чего формируется ядро зиготы.

КАРИОКИНЕЗ (см. **МИТОЗ**)

КАРОТИНОИДЫ – жёлтые, оранжевые или красные пигменты, представляющие собой изопреноидные углеводороды. Различают две группы каротиноидов: каротины и их гидроксильированные производные – ксантофиллы.

КАРОТИНЫ – желто-оранжевые пигменты из группы каротиноидов; химическая формула $C_{40}H_{56}$.

КАРРАГИНАН – водорастворимый полисахарид, образованный остатками D-галактозы, связанными чередующимися $\alpha(1\rightarrow3)$ и $\beta(1\rightarrow4)$ связями, содержащийся в клеточных стенках красных водорослей.

КЕРАТИНЫ – семейство белков наружного слоя кожи, волос, ногтей, рогов и т.п., обеспечивающих их механическую прочность.

КЛЕТОЧНАЯ ОБОЛОЧКА (см. **КЛЕТОЧНАЯ СТЕНКА**)

КЛЕТОЧНАЯ ПЛАСТИНКА – структура, образующаяся при цитокинезе, растущая от центра к периферии клетки, в результате чего происходит деление клетки надвое.

КЛЕТОЧНАЯ СТЕНКА (= **КЛЕТОЧНАЯ ОБОЛОЧКА**) – клеточный покров, секретируемый кнаружи от плазматической мембраны, состоящий из аморфного матрикса и погруженного в него скелетного компонента.

КЛЕТОЧНЫЙ МИЦЕЛИЙ (= **СЕПТИРОВАННЫЙ МИЦЕЛИЙ**) (у грибов) – мицелий, разделенный на отдельные клетки, то есть, с перегородками (= септами).

КЛЕТОЧНЫЙ ЦЕНТР (= **ЦЕНТРОСОМА**) – главный центр организации микротрубочек и регулятор хода клеточного цикла у клеток эукариот.

КОККОИДНЫЙ ТИП ТАЛЛОМА (у водорослей) – объединяет одноклеточные и колониальные формы, клетки которых всегда имеют клеточную стенку и неподвижны в вегетативном состоянии (то есть, у них отсутствуют жгутики).

КОЛОНИЯ – группа совместно живущих клеток.

КОММЕНСАЛИЗМ – тип симбиоза, при котором отношения между организмами полезны для одной стороны и безразличны для второй.

КОНИДИЕНОСЕЦ (у грибов) – гифа, на которой образуются экзогенные споры (конидии).

КОНИДИИ (см. **ЭКЗОГЕННЫЕ СПОРЫ**)

КОНСУМЕНТЫ – гетеротрофные организмы, неспособные синтезировать органические вещества из неорганических. Потребляют органические вещества в готовом виде. Являются вторым, третьим и далее звеньями пищевой цепи.

КОНЬЮГАЦИЯ (у водорослей) – половой процесс, при котором происходит слияние протопластов двух вегетативных клеток.

КОПРОТРОФНЫЕ ОРГАНИЗМЫ (см. **КОПРОТРОФЫ**)

КОПРОТРОФЫ (= **КОПРОТРОФНЫЕ ОРГАНИЗМЫ**) – организмы, живущие на экскрементах животных.

КОРКОВЫЙ ТАЛЛОМ (см. **НАКИПНЫЙ ТАЛЛОМ**)

КРАСНЫЕ ВОДОРОСЛИ (= **БАГРЯНКИ**) (**RHODOPHYTA**) – отдел эукариотных водорослей.

КРАСНЫЕ ПРИЛИВЫ – явления, вызываемые массовым развитием динофитовых водорослей.

КРАХМАЛ (у зеленых водорослей) – резервный полисахарид, состоящий из амилозы и амилопектина, мономером которых является α -глюкоза.

КРЕМНЕЗЕМНЫЙ ПАНЦИРЬ (*у диатомовых водорослей*) – клеточный покров, секретлируемый снаружки от плазматической мембраны и состоящий из кремнезема. Панцирь состоит из двух половинок: большей – эпитеки и меньшей – гипотеки.

КРИОФИЛЫ (= **КРИОФИЛЬНЫЕ ОРГАНИЗМЫ**) – организмы, способные жить при относительно низких температурах, близких к 0°C. К ним относятся организмы, живущие в талых водах, на поверхности снега и льда.

КРИОФИЛЬНЫЕ ОРГАНИЗМЫ (*см. КРИОФИЛЫ*)

КСАНТОФИЛЛЫ – желтые пигменты, представляющие собой кислородсодержащие каротиноиды.

КСИЛИТ – многоатомный спирт; химическая формула $\text{CH}_2\text{OH}(\text{CHOH})_3\text{CH}_2\text{OH}$.

КСИЛОТРОФНЫЕ ОРГАНИЗМЫ (*см. КСИЛОТРОФЫ*)

КСИЛОТРОФЫ (= **КСИЛОТРОФНЫЕ ОРГАНИЗМЫ**) – древоразрушающие организмы.

КУСТИСТЫЙ ТАЛЛОМ (*у лишайников*) – таллом радиального строения, имеющий вид кустиков и крепящийся к субстрату гифами в одной точке.

ЛАМЕЛЛА – стопка тилакоидов, расположенная по всей длине хлоропласта.

ЛАТЕРАЛЬНЫЙ ЖГУТИК (*см. БОКОВОЙ ЖГУТИК*)

ЛЕЙКОПЛАСТ – бесцветная пластида различной формы и с разными функциями.

ЛЕЙШМАНИИ – паразитические простейшие, вызывающие лейшманиозы.

ЛИГНАЗЫ – ферменты, относящиеся к группе пероксидаз, инициирующие реакцию расщепления лигнина.

ЛИГНИН – сложный полимер фенольной природы, входящий в состав древесины.

ЛИГНИНРАЗРУШАЮЩИЕ ГРИБЫ – грибы, разлагающие лигнин и освобождающие целлюлозу, в результате чего образуется белая гниль.

ЛИЗЕРГИНОВАЯ КИСЛОТА – органическая кислота, содержащая остаток индола; химическая формула $\text{C}_{16}\text{H}_{16}\text{O}_2\text{N}_2$.

ЛИСТОВАТЫЙ ТАЛЛОМ (*у лишайников*) – таллом дорсовентрального строения, имеющий вид листоватой пластинки и крепящийся к субстрату с помощью ризоидов, ризин, гомфа или всей нижней поверхностью.

ЛИХЕНОЛОГИЯ – наука, изучающая лишайники.

ЛИШАЙНИК – ассоциация гриба и фотосинтезирующего микроорганизма, в результате которой возникает новый таллом специфической структуры.

ЛОЖНОТКАНЕВЫЙ ТИП ТАЛЛОМА (*у водорослей*) – объединяет формы, таллом которых образуется за счет срастания отдельных нитей, в результате чего формируются крупные объемные слоевища.

МАКРОМИЦЕТЫ – грибы, образующие крупные, хорошо заметные плодовые тела.

МАКРОСКОПИЧЕСКИЙ ТАЛЛОМ (*у водорослей*) – таллом, размер которого достигает нескольких десятков сантиметров и больше; водоросли с макроскопическими талломами называют макрофитами.

МАКРОФИТ – водоросль, таллом которой имеет макроскопические размеры.

МАННАНЫ – полисахариды, состоящие преимущественно из остатков D-маннозы.

МАННИТ – многоатомный спирт; химическая формула $C_6H_8(OH)_6$.

МЕЙОЗ (= **РЕДУКЦИОННОЕ ДЕЛЕНИЕ**) – деление ядер эукариот, при котором происходит уменьшение (редукция) числа хромосом в два раза.

МЕЙОСПОРЫ – споры, перед образованием которых первое деление – мейоз.

МИКОБИОНТ (*у лишайников*) – грибной компонент таллома.

МИКОЗЫ – заболевания, вызываемые грибами.

МИКОЛАМИНАРИН (*у грибоподобных организмов*) – резервный полисахарид, близкий по структуре к хризоламинарину.

МИКОЛОГИЯ – наука, изучающая грибы.

МИКОРИЗА – ассоциация гриба и корня растения.

МИКРОБИОЛОГИЯ – наука, изучающая микроорганизмы.

МИКРОМИЦЕТЫ – микроскопические, практически неразличимые без светового микроскопа, грибы.

МИКРОПОРОВАЯ СЕПТА (*у грибов*) – перегородка между клетками мицелия с многочисленными порами.

МИКРОСКОПИЧЕСКИЙ ТАЛЛОМ (*у водорослей*) – таллом, различимый только при использовании светового микроскопа.

МИКРОТРУБОЧКИ – полые внутриклеточные структуры, состоящие, главным образом, из тубулина; входят в состав цитоскелета, жгутиков, участвуют в расхождении хромосом при митозе и мейозе и т.д.

МИКСАМЕБЫ (*у слизевиков*) – одноклеточные одноядерные амебы, которые передвигаются с помощью псевдоподий и питаются фаготрофно.

МИКСОМИЦЕТЫ (МУХОМУСОТА) – отдел слизевиков.

МИКСОТРОФНЫЕ ОРГАНИЗМЫ (*см. МИКСОТРОФЫ*)

МИКСОТРОФЫ (= **МИКСОТРОФНЫЕ ОРГАНИЗМЫ**) – организмы, способные сочетать одновременно различные типы питания, то есть, использовать разные источники углерода и/или энергии.

МИТОЗ (= **КАРИОКИНЕЗ**, = **НЕПРЯМОЕ ДЕЛЕНИЕ**) – деление ядер эукариот, при котором сохраняется число хромосом.

МИТОСПОРЫ – споры, перед образованием которых происходит митоз(-ы).

МИТОХОНДРИЯ – двумембранная органелла клеток эукариот, содержащая дыхательные и

другие окислительно-восстановительные ферменты.

МИЦЕЛИЙ (= ГРИБНИЦА) – вегетативное тело (таллом) грибов.

МОНАДНАЯ КЛЕТКА (= ЗОИД) – любая клетка, имеющая жгутик(-и).

МОНАДНЫЙ ТИП ТАЛЛОМА (*у водорослей*) – объединяет одноклеточные и колониальные формы, клетки которых способны к движению с помощью жгутиков. Характерными атрибутами многих монадных клеток являются сократительная вакуоль и глазок.

МОЧЕВИНА – карбамид (диамид угольной кислоты); химическая формула $(\text{NH}_2)_2\text{CO}$.

МУРЕИН (*см. ПЕПТИДОГЛИКАН*)

МУТУАЛИЗМ (= МУТУАЛИСТИЧЕСКИЙ СИМБИОЗ) – тип симбиоза, при котором отношения между организмами полезны для обоих.

МУТУАЛИСТИЧЕСКИЙ СИМБИОЗ (*см. МУТУАЛИЗМ*)

НАДФ – никотинамидадениндинуклеотидфосфат; **НАДФ⁺** – окисленная форма, **НАДФН** – восстановленная форма.

НАКИПНЫЙ ТАЛЛОМ (= КОРКОВЫЙ ТАЛЛОМ) (*у лишайников*) – таллом, имеющий дорсовентральное строение и целиком прирастающий к субстрату всей нижней поверхностью.

НЕЙРОТОКСИНЫ – токсины, действующие на нервную систему.

НЕКЛЕТОЧНЫЙ МИЦЕЛИЙ (= НЕСЕПТИРОВАННЫЙ МИЦЕЛИЙ) (*у грибов и грибоподобных организмов*) – многоядерный мицелий без перегородок.

НЕКРОТРОФНЫЕ ПАРАЗИТЫ (*см. НЕКРОТРОФЫ*)

НЕКРОТРОФЫ (= НЕКРОТРОФНЫЕ ПАРАЗИТЫ) – организмы, сначала убивающие живые субстраты, а потом использующие их для питания.

НЕНАСЫЩЕННЫЕ ЖИРНЫЕ КИСЛОТЫ – органические кислоты, содержащие двойные связи между углеродными атомами в одном, двух и более участках своей молекулы.

НЕПРЯМОЕ ДЕЛЕНИЕ (*см. МИТОЗ*)

НЕСЕПТИРОВАННЫЙ МИЦЕЛИЙ (*см. НЕКЛЕТОЧНЫЙ МИЦЕЛИЙ*)

НЕСОВЕРШЕННАЯ СТАДИЯ (= БЕСПОЛАЯ СТАДИЯ) (*у аскомицетов и базидиомицетов*) – стадия гриба, не относящаяся к половой.

НЕСОВЕРШЕННЫЕ ГРИБЫ (*см. ДЕЙТЕРОМИЦЕТЫ*)

НИЗШИЕ ГРИБЫ – грибы с несептированным мицелием. К низшим грибам относятся хитридиомицеты и зигомицеты.

НИЗШИЕ РАСТЕНИЯ – растительноподобные организмы, вегетативное тело которых представлено талломом, или слоевищем.

НИТРОГЕНАЗЫ – ферменты, относящиеся к классу оксидоредуктаз, осуществляющие процесс фиксации атмосферного азота.

НИТЧАТЫЙ ТИП ТАЛЛОМА (*у водорослей*) – объединяет многоклеточные формы, характеризующиеся нитевидным расположением одетых оболочками клеток, которые образуются в результате клеточных делений только в одном поперечном направлении.

НУКЛЕОИД (= НУКЛЕОПЛАЗМА) (*у цианобактерий*) – ДНК-содержащая часть клеток прокариот.

НУКЛЕОПЛАЗМА (*см. НУКЛЕОИД*)

ОБЛИГАТНЫЕ ПАЗАРИТЫ – организмы, развивающиеся только на живом субстрате.

ОБЛИГАТНЫЕ САПРОТРОФЫ – организмы, развивающиеся только на мертвом субстрате.

ОБРАСТАТЕЛИ – совокупность организмов, обитающих на других живых организмах и различных предметах.

ОБЩЕЕ ПОКРЫВАЛО (*у агарикоидных базидиомицетов*) – покрывало, прикрывающее изначально целиком все плодовое тело.

ОКРАСКА ПО К. ГРАМУ (*у бактерий*) – способ окраски клеток, предложенный датским ученым К.Грамом. Окраска заключается в обработке клеток кристаллическим фиолетовым, а затем йодом, в результате чего образуется окрашенный комплекс. Далее клетки обрабатывают спиртом. У грамположительных бактерий этот комплекс удерживается клеткой (клетки остаются окрашенными), у грамотрицательных – красители вымываются из клеток (клетки обесцвечиваются).

ОКСИГЕННЫЙ ФОТОСИНТЕЗ – фотосинтез, при котором происходит выделение молекулярного кислорода.

ОКСИДОРЕДУКТАЗЫ – класс ферментов, катализирующих окислительно-восстановительные реакции.

ООГАМИЯ – половой процесс, при котором происходит слияние неподвижной женской гаметы – яйцеклетки с мужской гаметой.

ООГОНИЙ – женский гаметангий, в котором образуется яйцеклетка(-и).

ООМИЦЕТЫ (ООМУСОТА) – отдел грибоподобных организмов.

ОСМОТРОФНЫЕ ОРГАНИЗМЫ (*см. ОСМОТРОФЫ*)

ОСМОТРОФЫ (= ОСМОТРОФНЫЕ ОРГАНИЗМЫ) – гетеротрофные организмы, питающиеся растворенными веществами.

ОТКРЫТЫЙ МИТОЗ – деление ядра, при котором ядерная оболочка не сохраняется.

ОХРОФИТОВЫЕ ВОДОРОСЛИ (= ОХРОФИТЫ) (ОСНРОРНУТА) – отдел эукариотных водорослей.

ОХРОФИТЫ (*см. ОХРОФИТОВЫЕ ВОДОРОСЛИ*)

ПАЛЕОЭКОЛОГИЯ – наука, изучающая образ жизни и условия обитания вымерших организмов, их изменения в процессе исторического развития жизни на Земле.

ПАРАЗИТИЗМ – тип симбиоза, при котором отношения вредны для одной стороны и полезны для другой.

ПАРАМИЛОН (*у эвгленовых водорослей*) – резервный полисахарид, состоящий из остатков глюкозы, связанных $\beta(1\rightarrow3)$ связью.

ПЕКТИН – полисахарид, построенный из мономеров галактуроновой кислоты, соединенных $\alpha(1\rightarrow4)$ связью.

ПЕКТИНАЗЫ – ферменты, относящиеся к классу гидролаз, осуществляющие гидролиз гликозидных связей в молекуле пектина.

ПЕЛЛИКУЛА (*у эвгленовых водорослей*) – клеточный покров, включающий в себя плазматическую мембрану и расположенные под ней белковые полосы и систему микротрубочек.

ПЕНИЦИЛЛИН – антибиотик, впервые полученный на основе продуктов жизнедеятельности грибов.

ПЕПТИДОГЛИКАН – смешанный углевод-белковый полимер, содержащийся в клеточных стенках эубактерий. К пептидогликанам относятся муреины и мукопептиды.

ПЕРВИЧНЫЙ МИЦЕЛИЙ (*у базидиомицетов*) – гаплоидный многоклеточный мицелий, образующийся из прорастающей базидиоспоры.

ПЕРИТОНИТ – воспаление брюшной полости.

ПЕРОКСИДАЗЫ – ферменты класса оксидоредуктаз, катализирующие окислительно-восстановительные реакции, при которых акцептором служит перекись водорода.

ПИГМЕНТЫ – окрашенные соединения, цвет которых определяется наличием в их молекулах хромофорной группы (хромофора), обуславливающей избирательное поглощение света в видимой области спектра (380-760 нм).

ПИРЕНОИД – участок хлоропласта, в котором содержится фермент темновой фазы фотосинтеза рубиско.

ПЛАЗМАЛЕММА (*см. ПЛАЗМАТИЧЕСКАЯ МЕМБРАНА*)

ПЛАЗМАТИЧЕСКАЯ МЕМБРАНА (= **ПЛАЗМАЛЕММА**) – одномембранная органелла клеток, отделяющая протоплазму клетки от внешней среды или клеточной стенки.

ПЛАЗМОГАМИЯ – слияние цитоплазмы половых клеток, предшествующее слиянию ядер (кариогамии).

ПЛАЗМОДИЙ (*у миксомицетов*) – гигантская многоядерная диплоидная амеба.

ПЛАНКТОН – совокупность организмов, пассивно обитающих в толще воды и не способных активно сопротивляться переносу течениями.

ПЛАСТИДА – двумембранная органелла клеток фотосинтезирующих эукариот. В зависимости от строения и основных функций описаны разные типы пластид: хлоропласты, лейкопласты, амилопласты.

ПЛАСТИНЧАТЫЙ ГИМЕНОФОР – гименофор, состоящий из пластинок.

ПЛАСТИНЧАТЫЙ ТИП ТАЛЛОМА (*у водорослей*) – простейший тканевый тип таллома, имеющий вид одно- или двухслойной пластины, в которой все клетки функционально и морфологически одинаковые.

ПЛЕЙОМОРФИЗМ (= **ПЛЕОМОРФИЗМ**) – наличие в жизненном цикле грибов разных типов спороношений.

ПЛЕОМОРФИЗМ (*см. ПЛЕЙОМОРФИЗМ*)

ПЛЕСЕНЬ (*см. ПЛЕСНЕВЫЕ ГРИБЫ*)

ПЛЕСНЕВЫЕ ГРИБЫ (= **ПЛЕСЕНЬ**) – микроскопические грибы, образующие характерный налет на поверхности субстратов (например, на пищевых продуктах).

ПЛОДОВОЕ ТЕЛО (*у аксомицетов и базидиомицетов*) –местилище спороносящих органов (сумок или базидий), образованное плотным сплетением гиф мицелия и обычно составляющее видимую часть гриба.

ПОВЕРХНОСТНЫЕ МИКОЗЫ – микозы, при которых наблюдается местное поражение слизистых оболочек, кожи, волос, ногтей.

ПОЛИЭДРИЧЕСКОЕ ТЕЛО (*см. КАРБОКСИСОМА*)

ПОЛОВОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ – размножение, связанное с образованием новой особи из зиготы, образующейся в результате полового процесса.

ПОЛОВОЙ ПРОЦЕСС – процесс слияния гаплоидных половых клеток, приводящий к образованию зиготы.

ПОЛУЗАКРЫТЫЙ МИТОЗ – деление ядра, при котором ядерная оболочка частично остается.

ПОЧВЕННЫЕ ОРГАНИЗМЫ – организмы, обитающие в почве.

ПОЧКОВАНИЕ (*у дрожжей*) – способ вегетативного размножения, при котором новая клетка возникает за счет вздутия оболочки (почки), в которое переходят новые органеллы.

ПРОДУЦЕНТЫ – автотрофные организмы, производящие органические вещества из неорганических. Продуценты являются первым звеном пищевой цепи.

ПРОКАРИОТЫ – организмы, не обладающие оформленным клеточным ядром. К прокариотам относятся Археи, или Археобактерии (Archaea) и Собственно бактерии (Eubacteria).

ПРОМЕЖУТОЧНЫЕ ФИЛАМЕНТЫ – фибриллы, состоящие из разных белков и входящие в состав цитоскелета.

ПРОСТЕТИЧЕСКАЯ ГРУППА – органическое соединение небелковой природы, входящее в состав сложных белков.

ПРОТЕИНАЗЫ – ферменты, относящиеся к классу гидролаз, осуществляющие гидролиз пептидных связей в молекуле белка.

ПРОТИСТЫ – гетерогенная группа эукариот, включающая организмы, у которых отсутствует дифференцировка на органы и ткани.

ПРОТОПЛАЗМА – внутреннее содержимое клетки.

ПРОТОПЛАСТ – клетка, лишенная клеточной стенки и покрытая только плазматической мембраной.

ПРЯМОЕ ДЕЛЕНИЕ (= БИНАРНОЕ ДЕЛЕНИЕ) (*у цианобактерий*) – деление клеток прокариот, при котором молекулы ДНК после репликации остаются связанными с плазматической мембраной, которая растёт между точками связывания ДНК и разносит их в разные клетки.

ПСЕВДОГРИБЫ (*см. ГРИБОПОДОБНЫЕ ОРГАНИЗМЫ*)

ПСЕВДОМИЦЕЛИЙ (*у грибов*) – таллом, возникающий при нерасхождении клеток после почкования или деления.

РЕДУКЦИОННОЕ ДЕЛЕНИЕ (*см. МЕЙОЗ*)

РЕДУЦЕНТЫ (= ДЕСТРУКТОРЫ) – гетеротрофные организмы, превращающие в ходе жизнедеятельности органические остатки в неорганические вещества. Редуценты являются заключительным звеном пищевой цепи.

РЖАВЧИНА – болезнь растений, вызываемая ржавчинными грибами (класс Ржавчинные грибы).

РЖАВЧИННЫЕ ГРИБЫ (UREDINIOMYCETES) – класс грибов, относящихся к отделу базидиомицеты (*Basidiomycota*); облигатные паразиты растений, вызывающие заболевание, которое носит название «ржавчина».

РИБОСОМА – немембранная органелла клеток, осуществляющая биосинтез белков.

РИЗИНЫ (*у лишайников*) – отдельные пучки гиф, отходящие от нижней коры.

РИЗОИДЫ (*у водорослей*) – часть таллома, служащая для прикрепления к субстрату.

РИЗОИДЫ (*у грибов, лишайников*) – гифы, служащие для прикрепления к субстрату и поглощающие из него воду и питательные вещества.

РНК – рибонуклеиновая кислота.

РУБИСКО (= РИБУЛОЗОБИСФОСФАТ-КАРБОКСИЛАЗА/ОКСИГЕНАЗА) – фермент, катализирующий превращение углекислого газа в органические формы углерода во время темновой фазы фотосинтеза.

САПРОТРОФНЫЕ ОРГАНИЗМЫ (*см. САПРОТРОФЫ*)

САПРОТРОФЫ (= САПРОТРОФНЫЕ ОРГАНИЗМЫ) – гетеротрофные организмы, использующие для питания мертвые органические субстраты.

САХАРОМИЦЕТЫ (= ГОЛОСУМЧАТЫЕ) (SACCHAROMYCOTINA) – подотдел грибов, относящихся к отделу аскомицетов (*Ascomycota*); большинство сахаромицетов – почкующиеся дрожжевые формы.

СЕПТА (*у грибов*) – перегородка между клетками мицелия.

СЕПТА С ЦЕНТРАЛЬНОЙ ПОРОЙ – перегородка мицелия с одной центральной порой.

СЕПТИРОВАННЫЙ МИЦЕЛИЙ (*см. КЛЕТОЧНЫЙ МИЦЕЛИЙ*)

СИМБИОГЕНЕЗ (= **ТЕОРИЯ СИМБИОГЕНЕЗА**) – гипотеза о симбиотическом происхождении эукариотических организмов.

СИМБИОЗ – совместное существование живых организмов, относящихся к разным видам.

СИМБИОТРОФНЫЕ ОРГАНИЗМЫ (см. **СИМБИОТРОФЫ**)

СИМБИОТРОФЫ (= **СИМБИОТРОФНЫЕ ОРГАНИЗМЫ**) – организмы, которые питаются выделениями организма-хозяина и выполняют для него жизненно важные функции.

СИНЕЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРΟΣЛИ (= **ЦИАНОБАКТЕРИИ**) (**СYANOPHYTA**, или **СYANOBACTERIA**) – отдел прокариотных водорослей.

СЛИЗЕВИКИ – гетерогенная группа организмов, имеющих в жизненном цикле амебоидные стадии и образующих спороносные структуры.

СЛИЗИСТЫЙ ЧЕХОЛ – чехол, расположенный на поверхности клетки и состоящий из различных полисахаридов.

СЛОЕВИЩЕ (см. **ТАЛЛОМ**)

СОБСТВЕННО БАКТЕРИИ (**EUBACTERIA**) – прокариоты, отличающиеся от архебактерий по биохимическим и молекулярным признакам.

СОВЕРШЕННАЯ СТАДИЯ (= **ПОЛОВАЯ СТАДИЯ**) (у *аскомицетов* и *базидиомицетов*) – половая стадия в жизненном цикле.

СОКРАТИТЕЛЬНАЯ ВАКУОЛЬ – постоянная или временная одномембранная органелла клеток пресноводных одноклеточных эукариот, участвующая в выделении воды и растворённых веществ, а также в регуляции осмотического давления в клетке.

СОМАТОГАМИЯ (у *грибов*) – половой процесс, при котором происходит слияние клеток двух вегетативных мицелиев.

СОРАЛЬ (у *лишайников*) – скопление соредиев.

СОРБИТ – многоатомный спирт; химическая формула $C_6H_{14}O_6$.

СОРЕДИЙ (у *лишайников*) – клетки водоросли, окруженные гифами гриба, образующимися внутри таллома и выходящими наружу через разрывы верхней коры.

СПЕРМАТОЗОИД – мужская гамета, имеющая жгутик(-и).

СПЕРМАЦИЙ – мужская гамета, не имеющая жгутиков.

СПИРТОВОЕ БРОЖЕНИЕ – реакции превращения сахаров в этиловый спирт и углекислый газ.

СПОРАНГИЕНОСЕЦ (у *грибов* и *грибоподобных организмов*) – гифа, на которой образуется спорангий.

СПОРАНГИЙ – орган бесполого размножения, в котором образуются споры.

СПОРОФИТ – диплоидная стадия в жизненном цикле, на которой развиваются органы бесполого размножения.

СТЕРОИДЫ – вещества, имеющие в основе полициклический ненасыщенный углеводород эстран.

СТИГМА (см. ГЛАЗОК)

СУБАПИКАЛЬНЫЙ ЖГУТИК – жгутик, чуть сдвинутый от переднего конца клетки.

СУМКА (= АСК) – продукт полового процесса аскомицетов.

СУМЧАТЫЕ ГРИБЫ (см. АСКОМИЦЕТЫ)

СЫЧУЖНЫЕ ГРИБЫ – грибы, обитающие в желудке жвачных животных.

ТАЛЛОМ (= СЛОЕВИЩЕ) – вегетативное тело, не дифференцированное на отдельные органы (листья, стебли, корни).

ТЕОРИЯ СИМБИОГЕНЕЗА (см. СИМБИОГЕНЕЗ)

ТЕРМОФИЛЫ (= ТЕРМОФИЛЬНЫЕ ОРГАНИЗМЫ) – организмы, способные жить при высоких температурах.

ТЕРМОФИЛЬНЫЕ ОРГАНИЗМЫ (см. ТЕРМОФИЛЫ)

ТИЛАКОИД (у цианобактерий) – структура, имеющая вид уплощенного мешка, образованная за счет внутренней мембраны клетки.

ТИЛАКОИД (у эукариот) – структура, имеющая вид уплощенного мешка, образованная за счет внутренней мембраны хлоропласта.

ТКАНЕВЫЙ ТИП ТАЛЛОМА (у водорослей) – объединяет многоклеточные формы, клетки таллома которых способны делиться в трех взаимно перпендикулярных направлениях, в результате чего формируются обычно крупные, объемные слоевища.

ТОКСИНЫ – ядовитые вещества преимущественно белковой природы, обладающие антигенными свойствами.

ТРАМА – стерильная часть плодового тела гриба.

ТРАНСДУКЦИЯ – перенос ДНК с помощью бактериофагов или плазмид.

ТРАНСФОРМАЦИЯ – перенос ДНК одних клеток в другие без их контакта и переносчиков.

ТРЕГАЛОЗА – дисахарид, состоящий из двух молекул глюкозы, соединенных $\alpha(1\rightarrow1)$ связью.

ТРИПАНОСОМЫ – паразитические простейшие, вызывающие различные заболевания (например, сонную болезнь).

ТРУБЧАТЫЙ ГИМЕНОФОР – гименофор, состоящий из трубочек.

ТРУТОВИКИ (= ТРУТОВЫЕ ГРИБЫ) – группа афиллофороидных базидиомицетов, обитающих на различных породах деревьев.

ТРУТОВЫЕ ГРИБЫ (см. ТРУТОВИКИ)

ФАГОТРОФНЫЕ ОРГАНИЗМЫ (см. ФАГОТРОФЫ)

ФАГОТРОФЫ (= ФАГОТРОФНЫЕ ОРГАНИЗМЫ) – гетеротрофные организмы, активно захватывающие и поглощающие пищевые частицы.

ФАКУЛЬТАТИВНЫЕ ПАРАЗИТЫ – виды, развивающиеся как сапротрофы, но в определенных условиях способные переходить к паразитизму.

ФАКУЛЬТАТИВНЫЕ САПРОТРОФЫ – виды, развивающиеся как паразиты, но в определенных условиях способны переходить к сапротрофному питанию.

ФГА – фосфоглицериновый альдегид (= фосфоглицерат, = глицеролфосфат).

ФЕРМЕНТЫ – специфические белки, биокатализаторы, ускоряющие химические реакции в клетках.

ФИКОБИЛИНЫ – хромофоры фикобилипротеинов, представляющие собой линейные тетрапирролы. Различают три основные группы фикобилинов: красный – фикоэритрин, и синие – фикоцианин и аллофикоцианин.

ФИКОБИЛИПРОТЕИНЫ (*у цианобактерий и красных водорослей*) – пигменты, состоящие из белка и связанной с ним хромофорной группы – фикобилином.

ФИКОБИЛИСОМЫ (*у цианобактерий и красных водорослей*) – гранулы, расположенные на тилакоидах, образованные фикобилипротеинами.

ФИКОБИОНТ (*у лишайников*) – устаревшее название водорослевого компонента (*см. ФОТОБИОНТ*)

ФИЛАМЕНТЫ – общее название для внутриклеточных нитевидных белковых структур.

ФИТОБЕНТОС – совокупность фотосинтетических организмов, жизнь которых связана с дном водоема.

ФИТОПЛАНКТОН – совокупность фотосинтетических организмов, пассивно обитающих в толще воды и не способных активно сопротивляться переносу течениями.

ФИТОФТОРОЗ – болезнь растений, вызываемая представителями рода фитифтора (*Phytophthora*).

ФИТОХРОМ – фоторецептор, поглощающий красный свет и регулирующий жизненно важные процессы в растительной клетке.

ФОТОБИОНТ (*у лишайников*) – водорослевой компонент таллома.

ФОТОРЕЦЕПТОР – специализированное образование, участвующее в фоторецепции.

ФОТОРЕЦЕПТОРНЫЙ АППАРАТ – система, служащая для восприятия света.

ФОТОРЕЦЕПЦИЯ – восприятие организмами света.

ФОТОСИНТЕЗ – происходящий за счет световой энергии процесс усвоения углекислого газа и образования органического вещества.

ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИЕ ПИГМЕНТЫ – пигменты, участвующие в процессе фотосинтеза; к фотосинтетическим пигментам относятся хлорофиллы и дополнительные пигменты – каротиноиды и фикобилипротеины.

ФОТОТРОФЫ – организмы, использующие в качестве источника энергии свет.

ФУКОИДАНЫ – полисахариды, образованные сульфатированными остатками L-фукозы, содержащиеся в клеточных стенках бурых водорослей.

ФУКОКСАНТИН (*у диатомовых и бурых водорослей*) – жёлтый пигмент из группы каротиноидов, относящийся к ксантофиллам; химическая формула $C_{40}H_{56}O_6$.

ХЕМОТРОФЫ – организмы, использующие в качестве источника энергии окислительно-восстановительные реакции.

ХИТИН – полисахарид, состоящий из остатков N-ацетилглюкозамина, связанных $\beta(1\rightarrow4)$ связью; основной структурный компонент клеточных стенок грибов.

ХИТОЗАН – деацетилированный хитин.

ХИТРИДИОМИЦЕТЫ (CHYTRIDIOMYCOTA) – отдел грибов.

ХЛОРОПЛАСТ (= ХРОМАТОФОР) – пластида, в которой происходит фотосинтез.

ХЛОРОФИЛЛЫ – зеленые пигменты, участвующие в фотосинтезе, основой молекулы которых является магний-порфириновый комплекс. У водорослей известно четыре типа хлорофилла: *a*, *b*, *c* и *d*.

ХРИЗОЛАМИНАРИН (*у диатомовых и бурых водорослей*) – резервный полисахарид, состоящий преимущественно из остатков глюкозы, связанных $\beta(1\rightarrow3)$ связью.

ХРОМАТОПЛАЗМА (*у цианобактерий*) – периферическая часть клетки, где расположены тилакоиды.

ХРОМАТОФОР (*см. ХЛОРОПЛАСТ*)

ХРОМОФОР (= ХРОМОФОРНАЯ ГРУППА) – часть молекулы, определяющая ее окраску.

ХРОМОФОРНАЯ ГРУППА (*см. ХРОМОФОР*)

«ЦВЕТЕНИЕ» ВОДЫ – массовое развитие водорослей.

ЦЕЛЛОБИАЗЫ – специфичные целлюлазы, осуществляющие гидролиз дисахарида целлобиозы до конечного продукта – глюкозы.

ЦЕЛЛЮЛАЗЫ – ферменты, относящиеся к классу гидролаз, осуществляющие гидролиз гликозидных связей в молекуле целлюлозы до олигосахаридов.

ЦЕЛЛЮЛОЗА – полисахарид, образованный линейными микрофибриллами, состоящими из остатков D-глюкозы, связанных $\beta(1\rightarrow4)$ связью.

ЦЕЛЛЮЛОЗРАЗРУШАЮЩИЕ ГРИБЫ – грибы, разлагающие целлюлозу и освобождающие лигнин, в результате чего образуется бурая гниль.

ЦЕНОБИЙ – колония, состоящая из строго фиксированного числа клеток.

ЦЕНТР ОРГАНИЗАЦИИ МИКРОТРУБОЧЕК (ЦОМТ) – зона, в которой происходит сборка микротрубочек.

ЦЕНТРИОЛЬ – органелла, имеющая вид полого цилиндра и состоящая из девяти триплетов микротрубочек.

ЦЕНТРОПЛАЗМА (*у цианобактерий*) – центральная неокрашенная часть клетки.

ЦЕНТРОСОМА (*см. КЛЕТОЧНЫЙ ЦЕНТР*)

ЦИАНОБАКТЕРИИ (см. **СИНЕЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРОСЛИ**)

ЦИАНОФИЦИНОВЫЕ ГРАНУЛЫ (у *цианобактерий*) – резервные вещества, состоящие из полипептидов и являющиеся источником азота.

ЦИАНОФИЦИНОВЫЙ КРАХМАЛ (у *цианобактерий*) – резервный полисахарид, близкий по структуре к гликогену.

ЦИКЛОСПОРИН – мощный иммуносупрессивный препарат полипептидной природы.

ЦИТОЗОЛЬ (см. **ГИАЛОПЛАЗМА**)

ЦИТОКИНЕЗ – деление цитоплазмы клетки.

ЦИТОСКЕЛЕТ – немембранная органелла клеток эукариот, представляющая собой совокупность фибриллярных компонентов цитоплазмы. Основными фибриллярными компонентами являются актиновые филаменты, микротрубочки и промежуточные филаменты.

ЧАСТНОЕ ПОКРЫВАЛО (у *агарикоидных базидиомицетов*) – покрывало, прикрывающее гименофор, соединяя край шляпки с ножкой.

ШЛЯПОЧНЫЕ ГРИБЫ (см. **АГАРИКОИДНЫЕ БАЗИДИОМИЦЕТЫ**)

ЭВГЛЕНОВЫЕ ВОДОРОСЛИ (EUGLENOPHYTA) – отдел эукариотных водорослей.

ЭДАФОН – группа водорослей, обитающих на или в почве, при этом существует зависимость от физико–химических свойств субстрата.

ЭКЗОГЕННЫЕ СПОРЫ (= КОНИДИИ) (у *грибов*) – споры, которые образуются открыто, то есть, экзогенно.

ЭКТОМИКОРИЗА – тип микоризы, при котором мицелий гриба образует на поверхности корня мицелиальный чехол; морфология корня изменяется; в корне гриб образует мицелиальную сеть.

ЭКТОПАРАЗИТЫ – организмы, которые развиваются на поверхности хозяина.

ЭНДОГЕННЫЕ СПОРЫ – споры, которые образуются внутри спорангия.

ЭНДОПАРАЗИТЫ – организмы, которые развиваются внутри органов хозяина.

ЭНДОПЛАЗМАТИЧЕСКАЯ СЕТЬ (ЭПС) (см. **ЭНДОПЛАЗМАТИЧЕСКИЙ РЕТИКУЛУМ, ЭПР**)

ЭНДОПЛАЗМАТИЧЕСКИЙ РЕТИКУЛУМ (ЭПР) (= ЭНДОПЛАЗМАТИЧЕСКАЯ СЕТЬ, ЭПС) – одномембранная органелла клеток эукариот, состоящая из системы вакуолей и каналов, соединенных друг с другом.

ЭПИЗОИТЫ – организмы, живущие на животных.

ЭПИЗООТИЯ – массовое заболевание животных, носящее характер эпидемии.

ЭПИЛИТЫ – организмы, живущие на камнях.

ЭПИТЕКА (у *диатомовых водорослей*) – бóльшая половинка кремнеземного панциря.

ЭПИФИТОТИЯ – массовое заболевание растений, носящее характер эпидемии.

ЭПИФИТЫ – организмы, живущие на растениях.

ЭПР (см. **ЭНДОПЛАЗМАТИЧЕСКИЙ РЕТИКУЛУМ**)

ЭУКАРИОТЫ – организмы, обладающие оформленным клеточным ядром.

ЯДРО – двумембранная органелла клеток эукариот, содержащая хроматин.

ЯЙЦЕКЛЕТКА – женская неподвижная гамета.

ОСНОВНЫЕ ЛИТЕРАТУРНЫЕ ИСТОЧНИКИ

Альбертс Б., Брей Д., Льюис Д., Рэфф М., Робертс К., Уотсон Д. Молекулярная биология клетки: в 3-х т. Т. 1, 517 с., Т. 2, 539 с., Т. 3, 504 с. М.: Мир, 1994.

Биологический энциклопедический словарь /Гиляров М.С. (ред.). М.: Сов. энциклопедия, 1986. 831 с.

Ботаника в 4-х т.: Учебник для студ. высш. учеб. заведений /Белякова Г.А., Дьяков Ю.Т., Тарасов К.Л. Водоросли и грибы. Т. 1, 315 с., Т. 2, 315 с. М.: Академия, 2006.

Ботаника: Курс альгологии и микологии: Учебник /Дьяков Ю.Т. (ред.). М.: МГУ, 2007. 559 с.

Дьяков Ю.Т. Введение в альгологию и микологию: Учеб. пособие. М.: МГУ, 2000. 192 с.

Еськов К.Ю. История Земли и жизни на ней: От хаоса до человека. М.: НЦ ЭНАС, 2004. 312 с.

Курс низших растений: Учебник для студентов ун-тов /Горленко М.В. (ред.). М.: Высш. школа, 1981. 504 с.

Малый практикум по ботанике. Водоросли и грибы: Учеб. пособие для студентов высш. учеб. заведений /Барсукова Т.Н., Белякова Г.А., Прохоров В.П., Тарасов К.Л. М.: Академия, 2005. 240 с.

Маргелис Л. Роль симбиоза в эволюции клетки. М.: Мир, 1983. 351 с.

БЛАГОДАРНОСТИ

Хочу выразить глубокую благодарность моим друзьям и коллегам, в частности, Н.В. Беляевой, Е.Ю. Ворониной, И.Д. Инсаровой и Д.А. Чудаеву за помощь и поддержку, оказанную при написании пособия.

ПРИЛОЖЕНИЕ

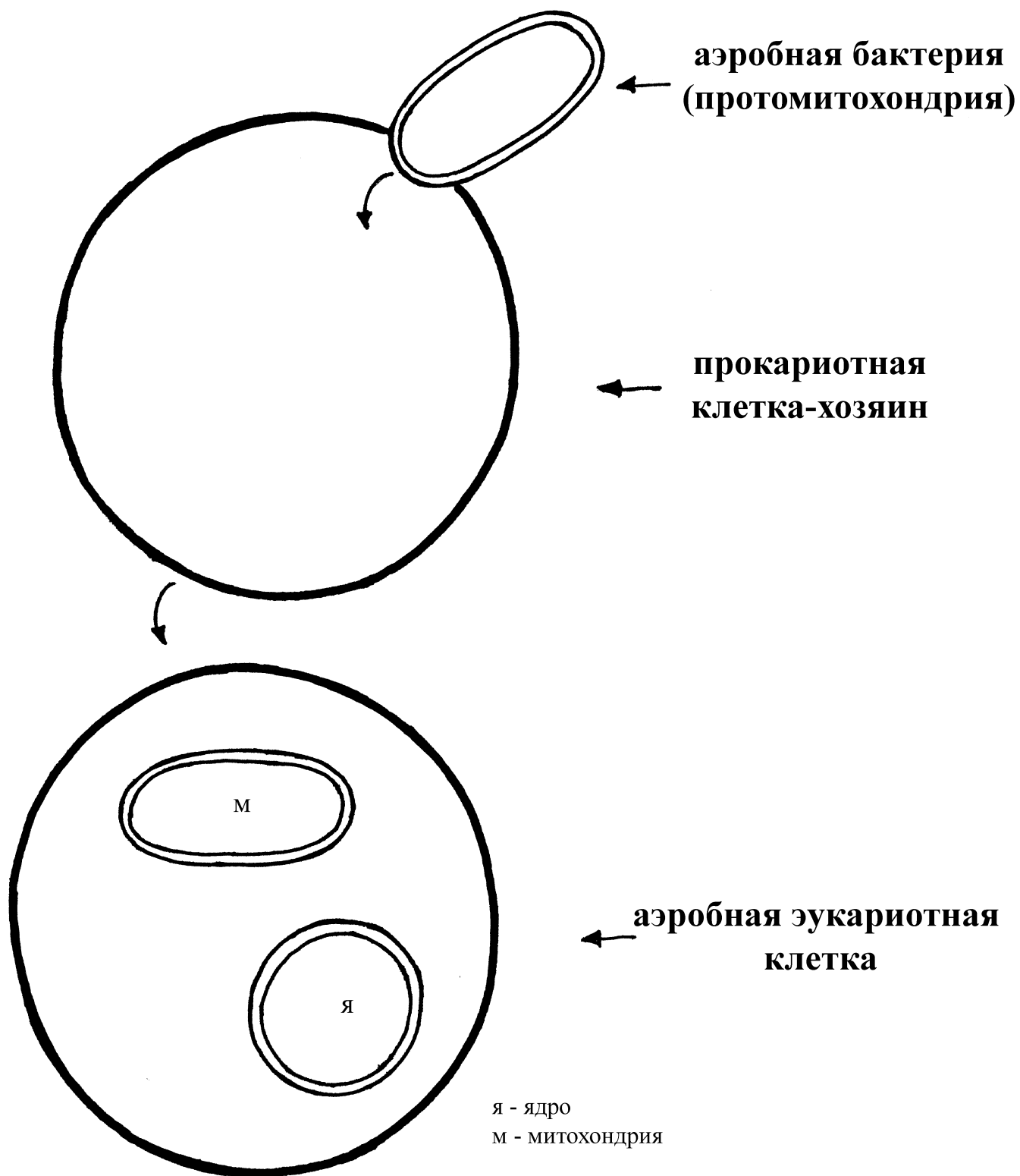


Рисунок 1.
Схема происхождения митохондрий

ST

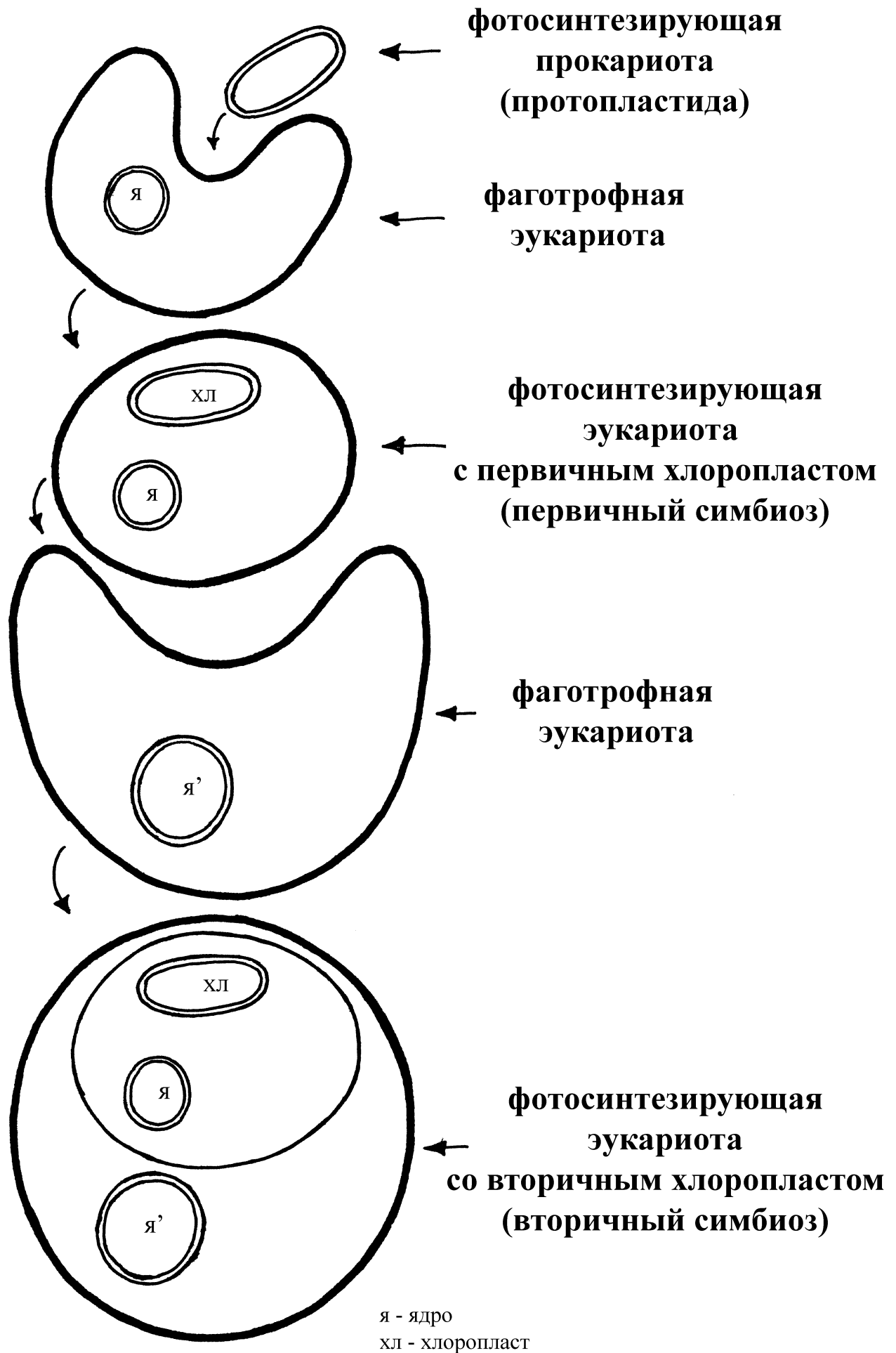


Рисунок 2.
 Схема происхождения хлоропластов

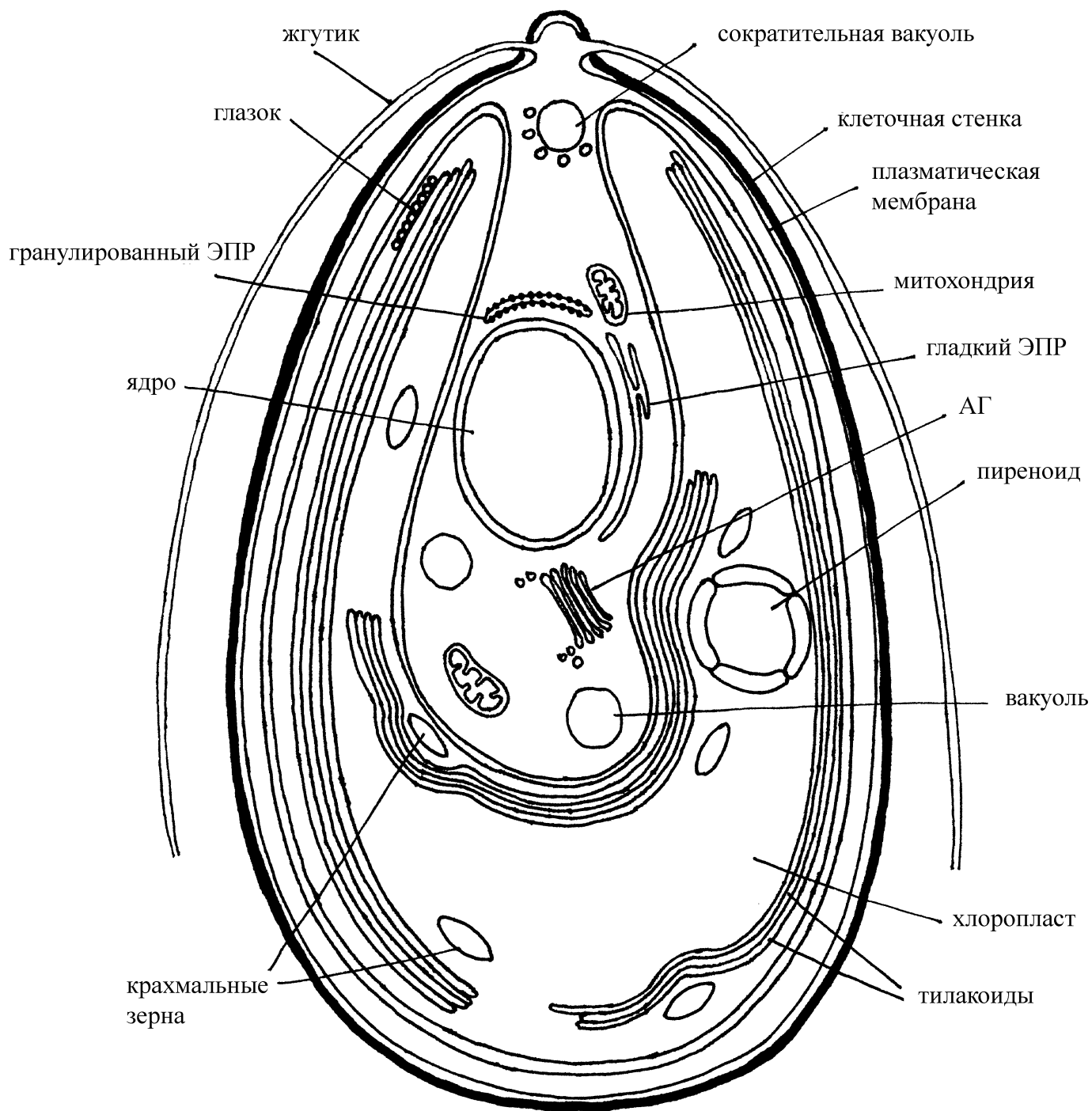


Рисунок 3.
Строение водорослевой клетки на примере *Chlamydomonas*

det

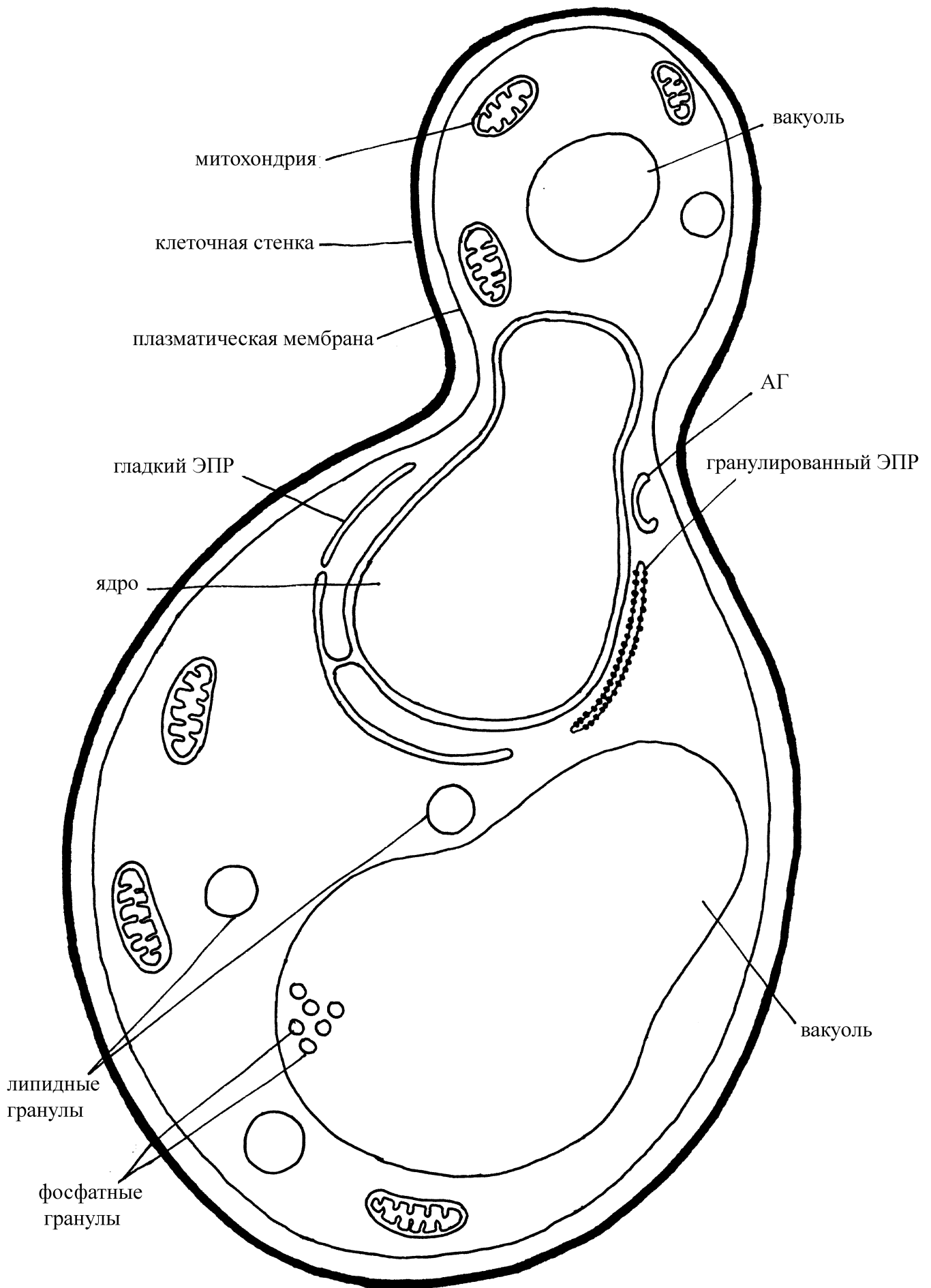


Рисунок 4.
Строение грибной клетки на примере *Saccharomyces cerevisiae*

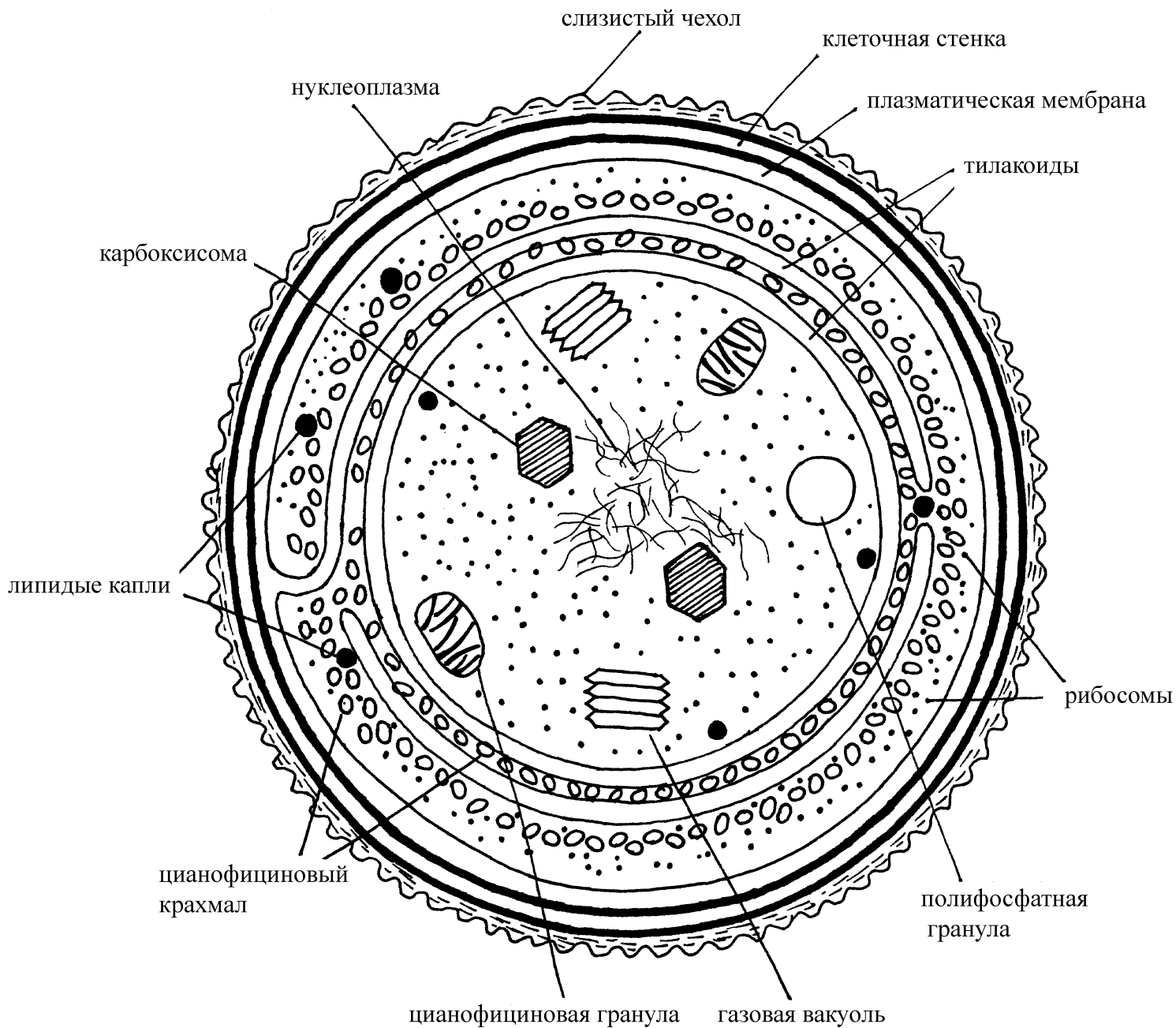
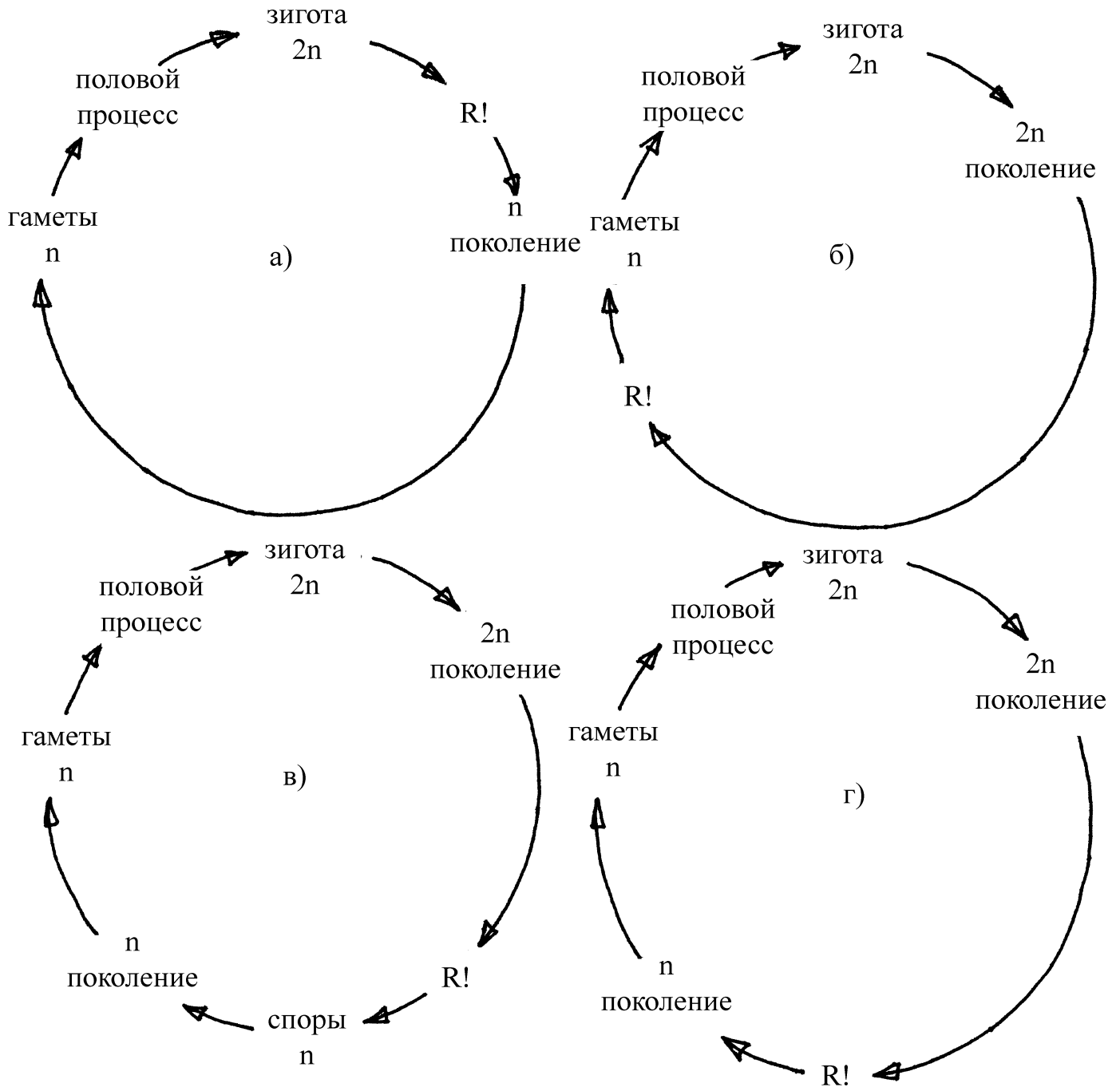


Рисунок 5.
Строение клетки цианобактерий

Just



n - гаплоидный набор хромосом
 2n - диплоидный набор хромосом
 R! - редукционное деление

а) жизненный цикл с зиготической редукцией
 б) жизненный цикл с гаметической редукцией
 в) жизненный цикл со спорической редукцией
 г) жизненный цикл с соматической редукцией

Рисунок 6.
 Схемы жизненных циклов водорослей

DTT

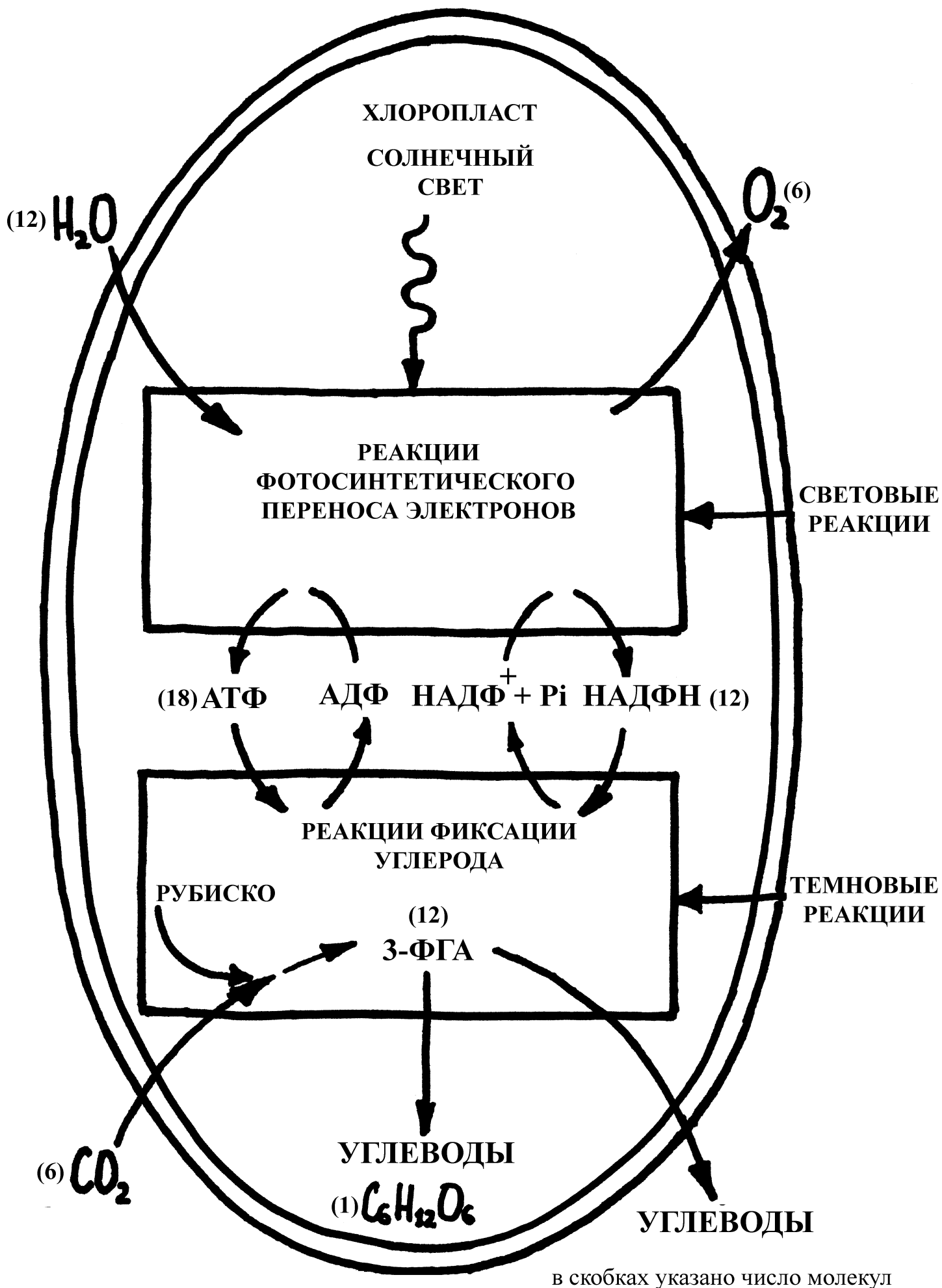
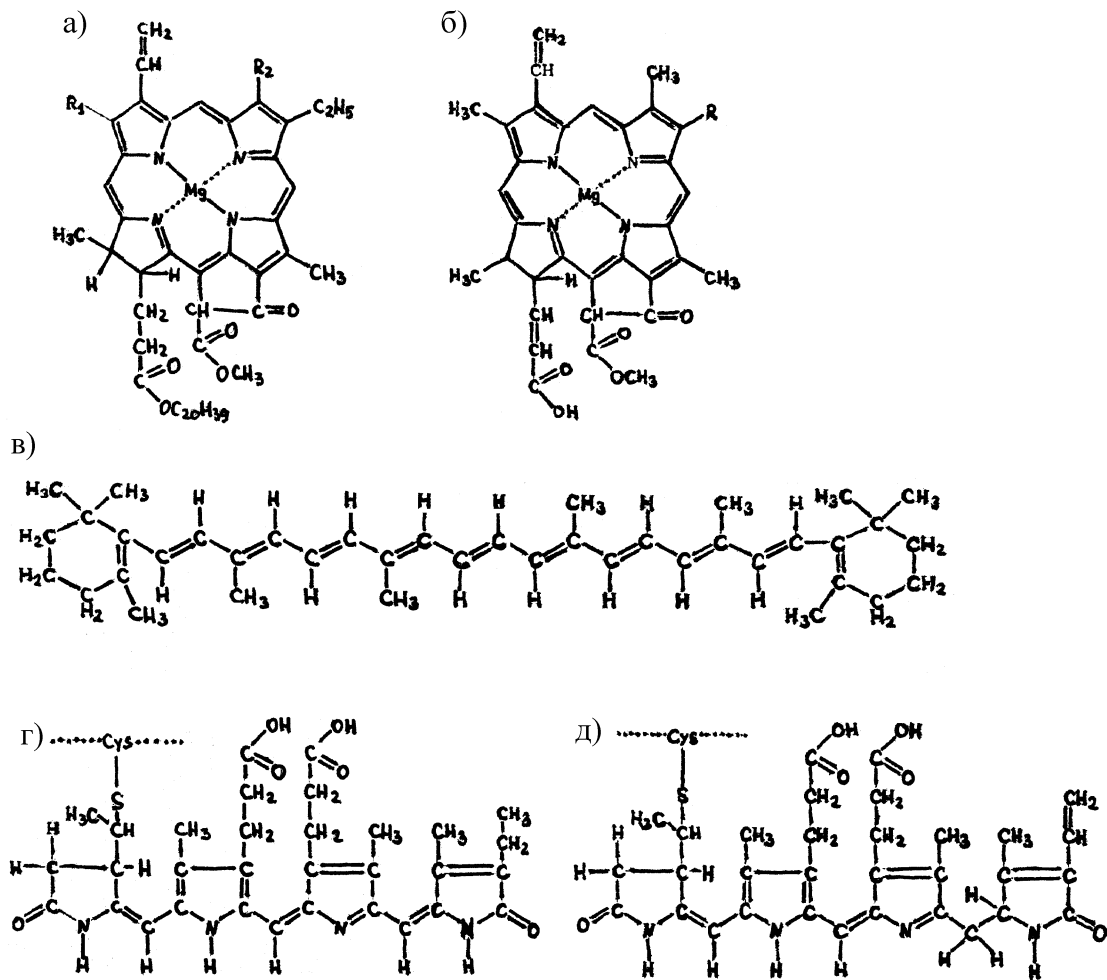


Рисунок 7.
Схема фотосинтетических процессов

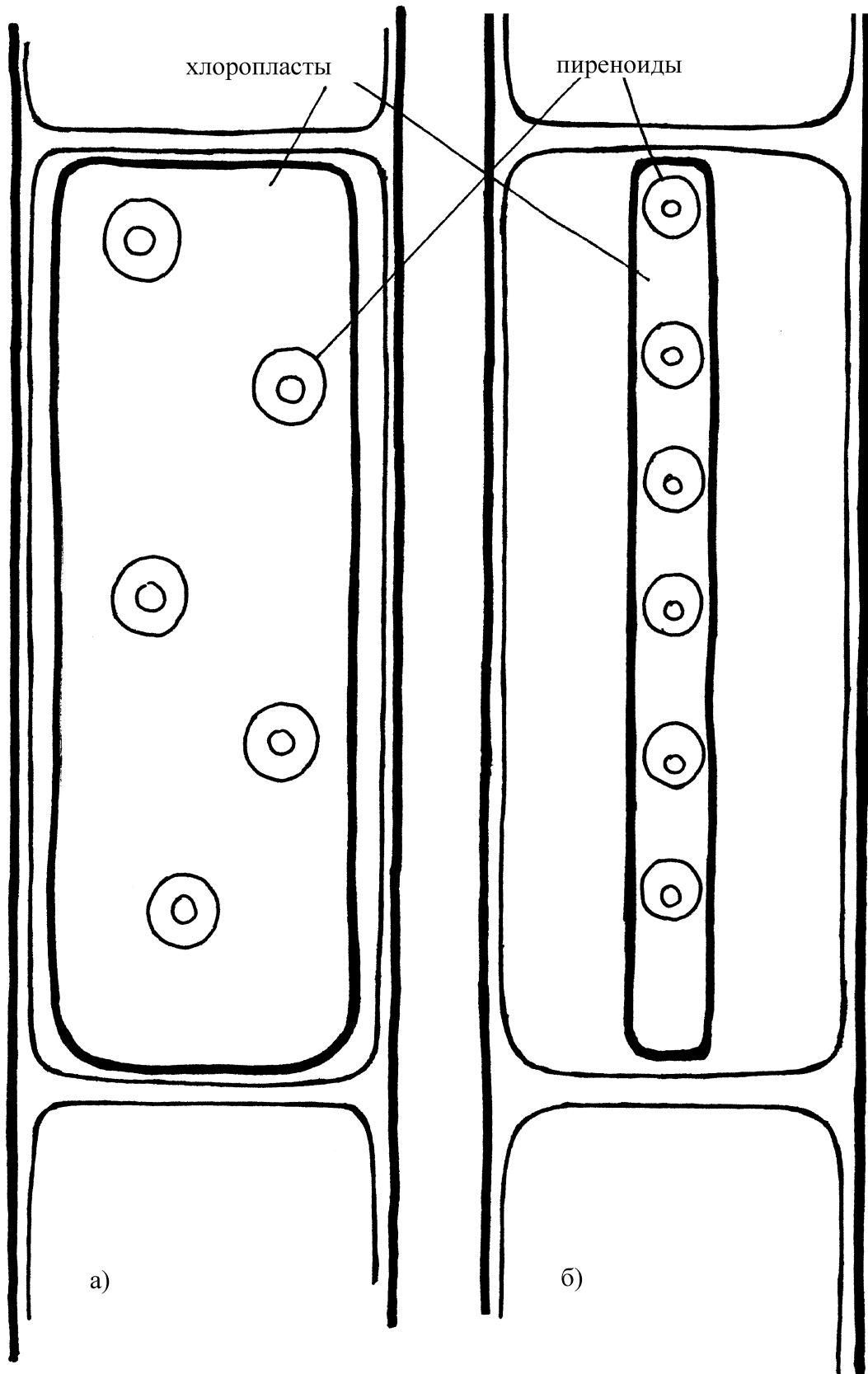
Handwritten signature



- а) хлорофилл *a*: R1= CH3, R2=CH3
хлорофилл *b*: R1= CH3, R2=CHO
б) хлорофилл *c1*: R1= C2H5
хлорофилл *c2*: R1= CH=CH2
в) β-каротин
г) простетическая группа фикоцианина
д) простетическая группа фикоэритрина

Рисунок 8.
Фотосинтетические пигменты водорослей





а)

б)

а) хлоропласт в плане
б) хлоропласт в профиль

Рисунок 9.
Вращение хлоропласта у *Mougeotia*

clw

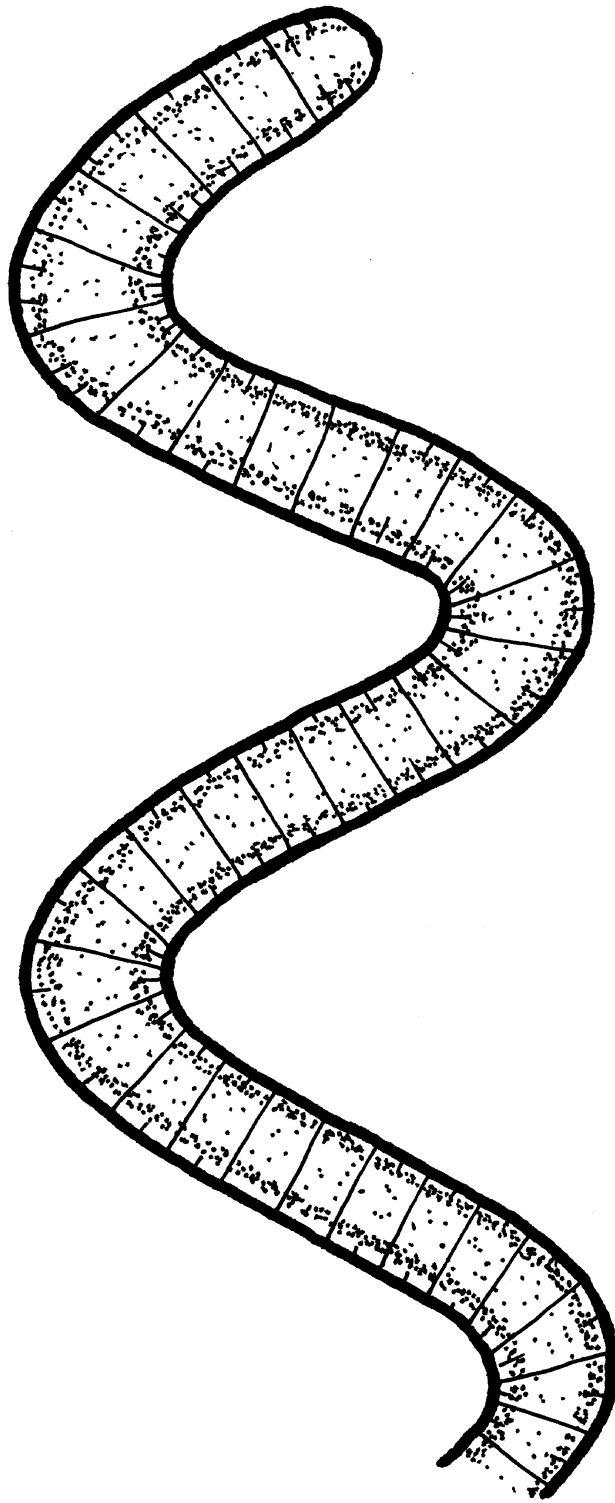
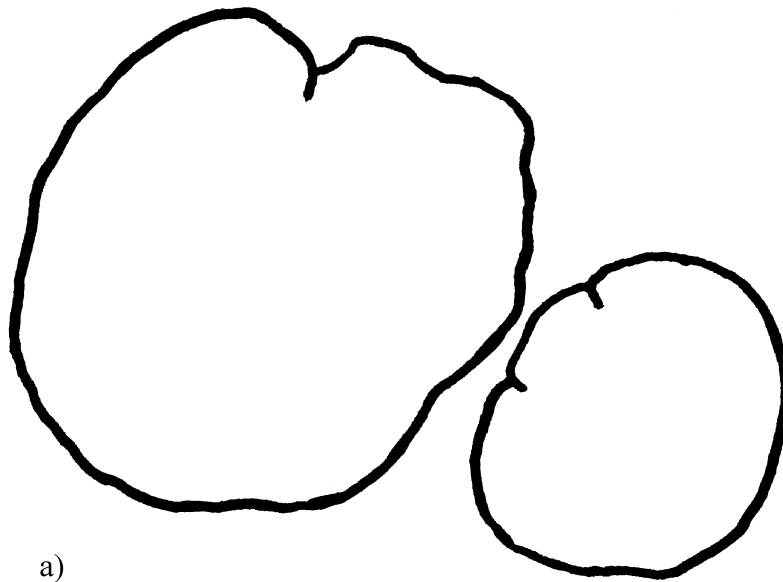
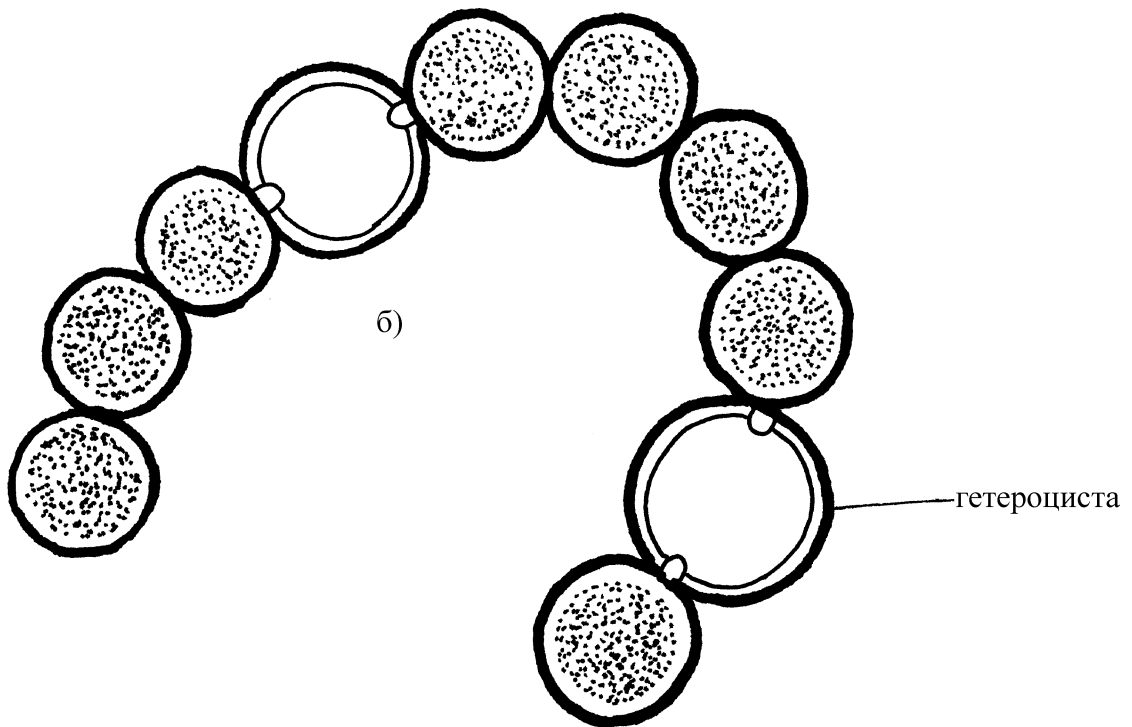


Рисунок 10.
Spirulina

dst



а)



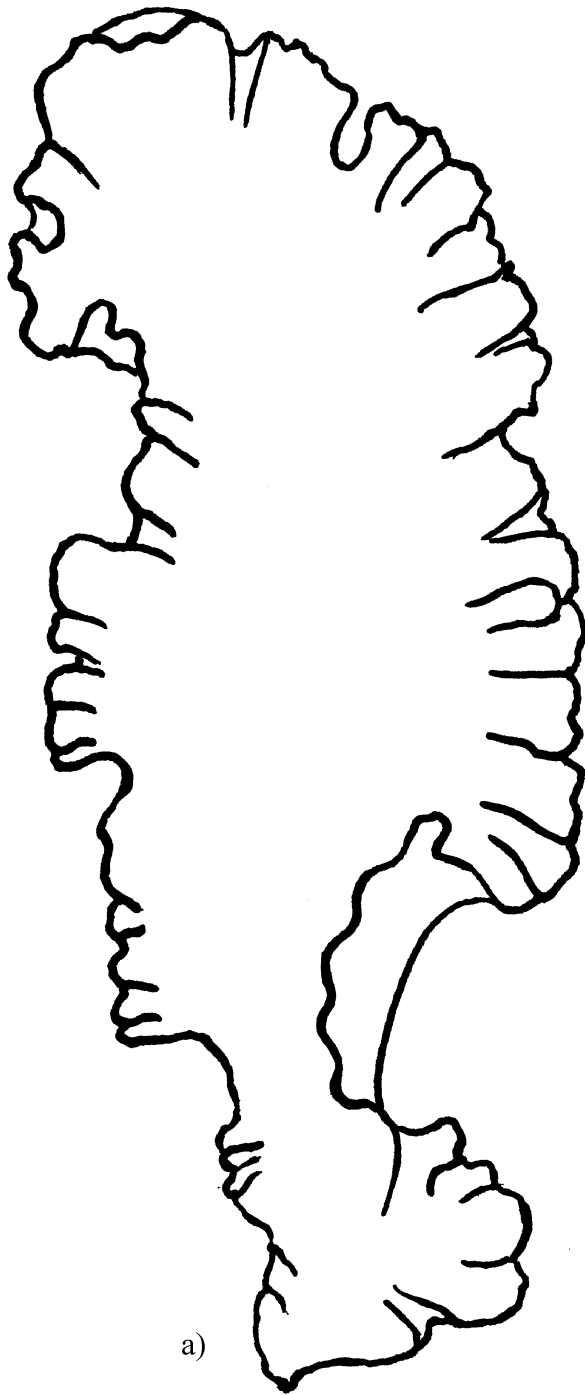
б)

гетероциста

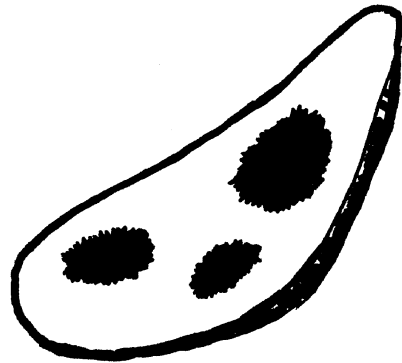
Рисунок 11.
Nostoc

а) внешний вид колоний
б) фрагмент таллома

A handwritten signature or initials in the bottom right corner of the page.



а)



б)

а) гаметофит
б) спорофит на раковине моллюска

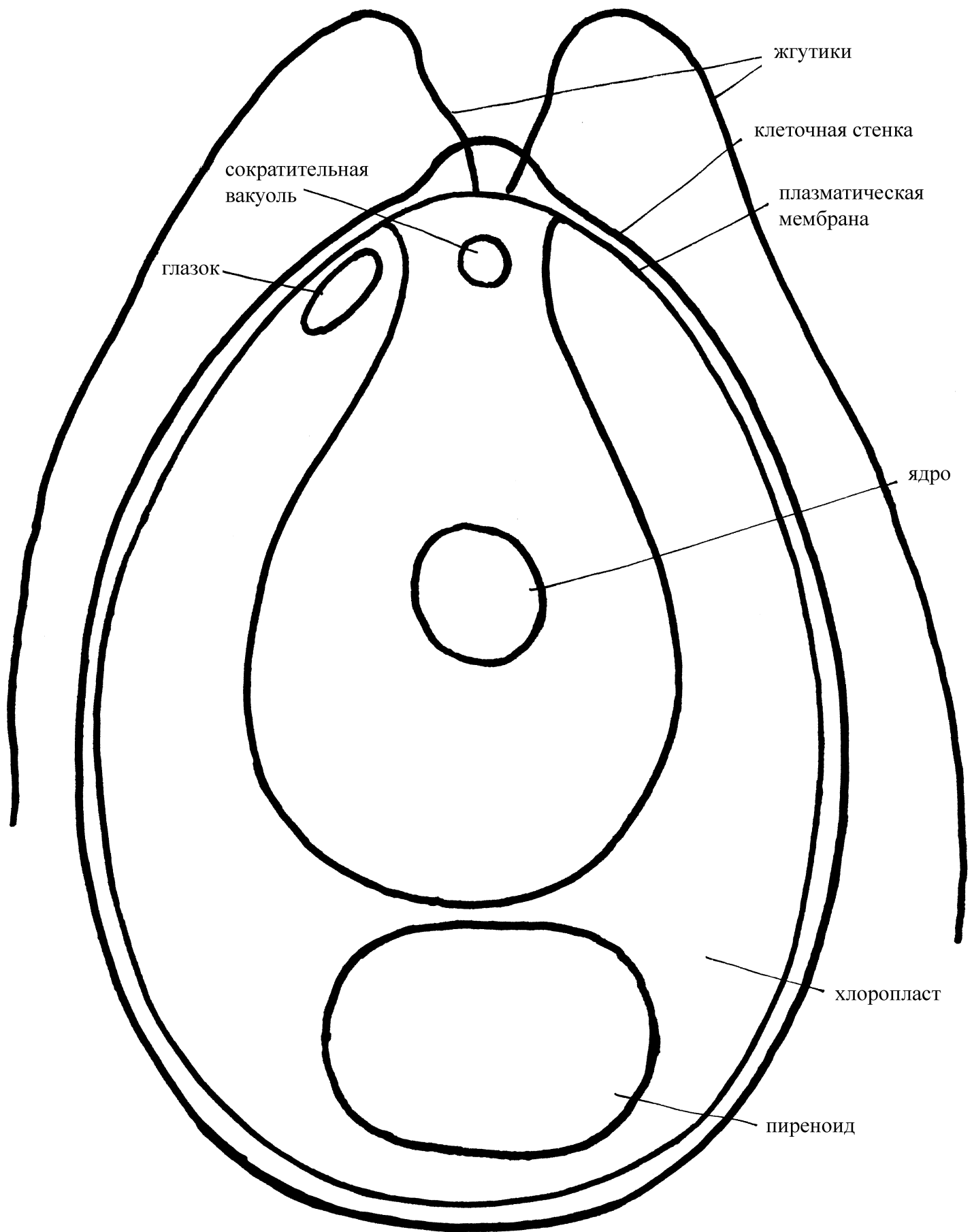


Рисунок 13.
Chlamydomonas

AW

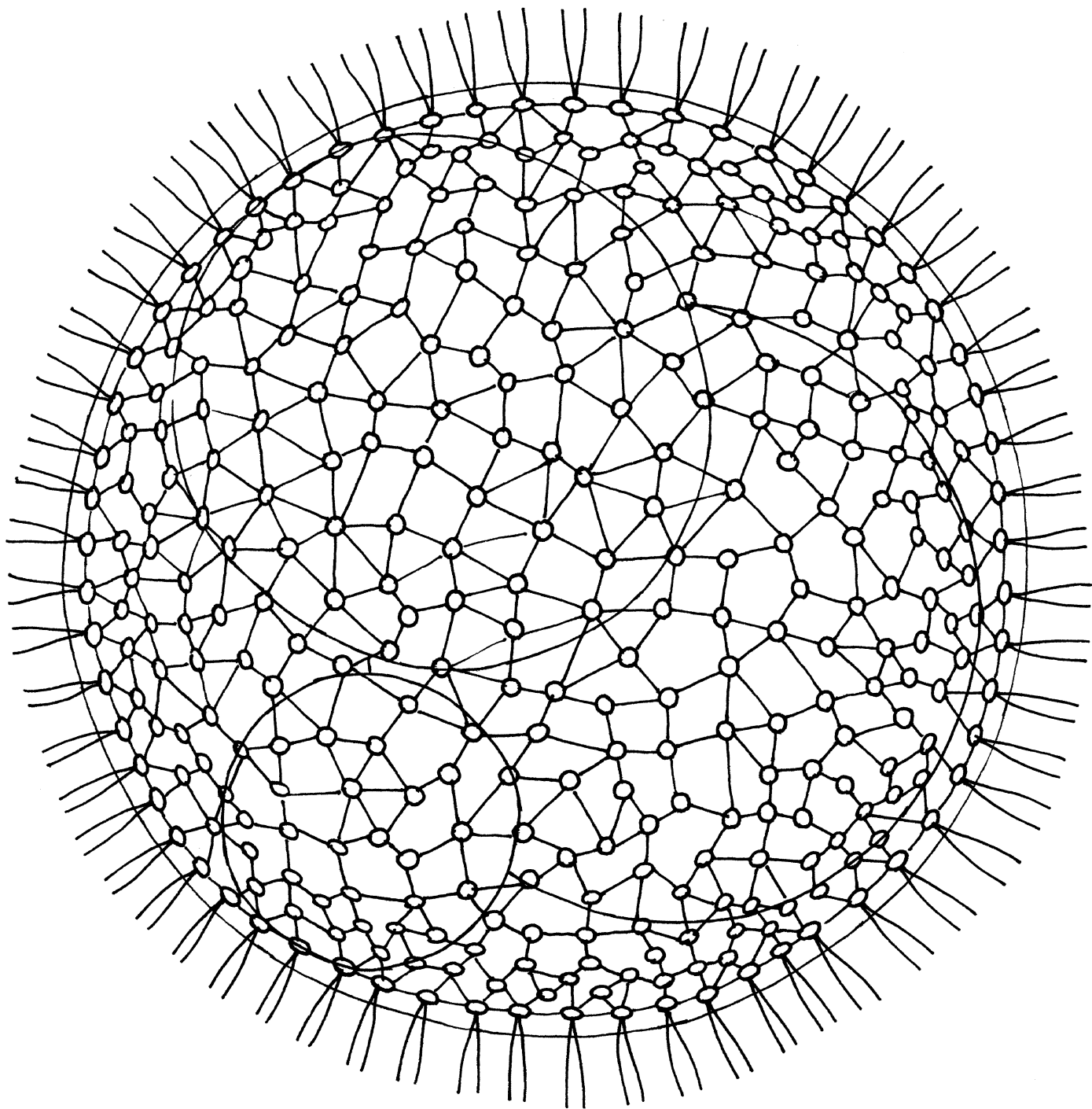
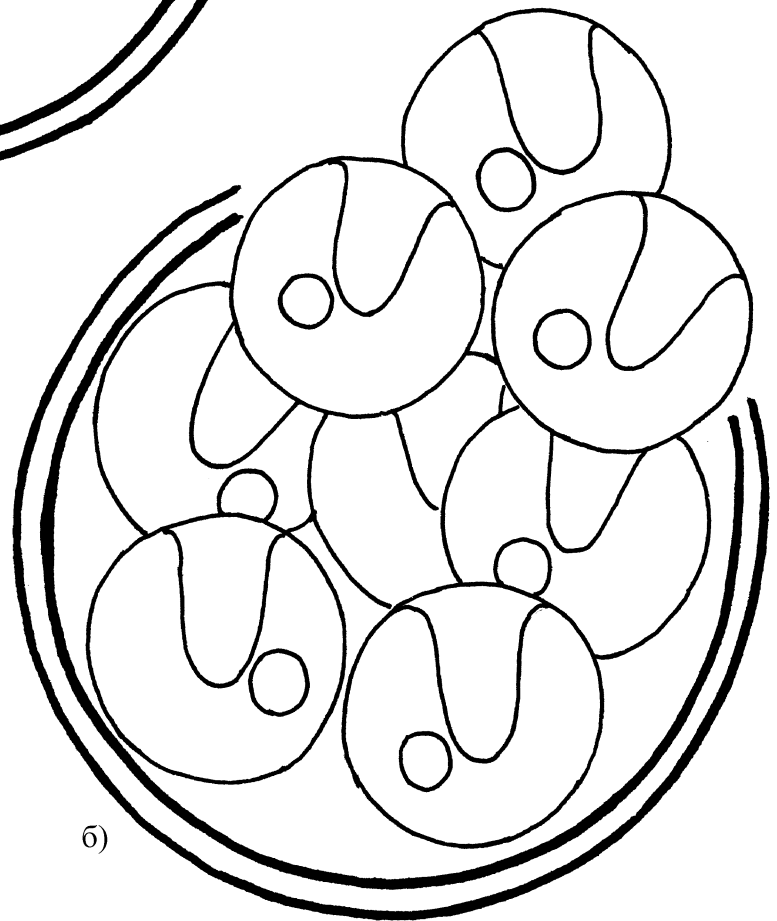
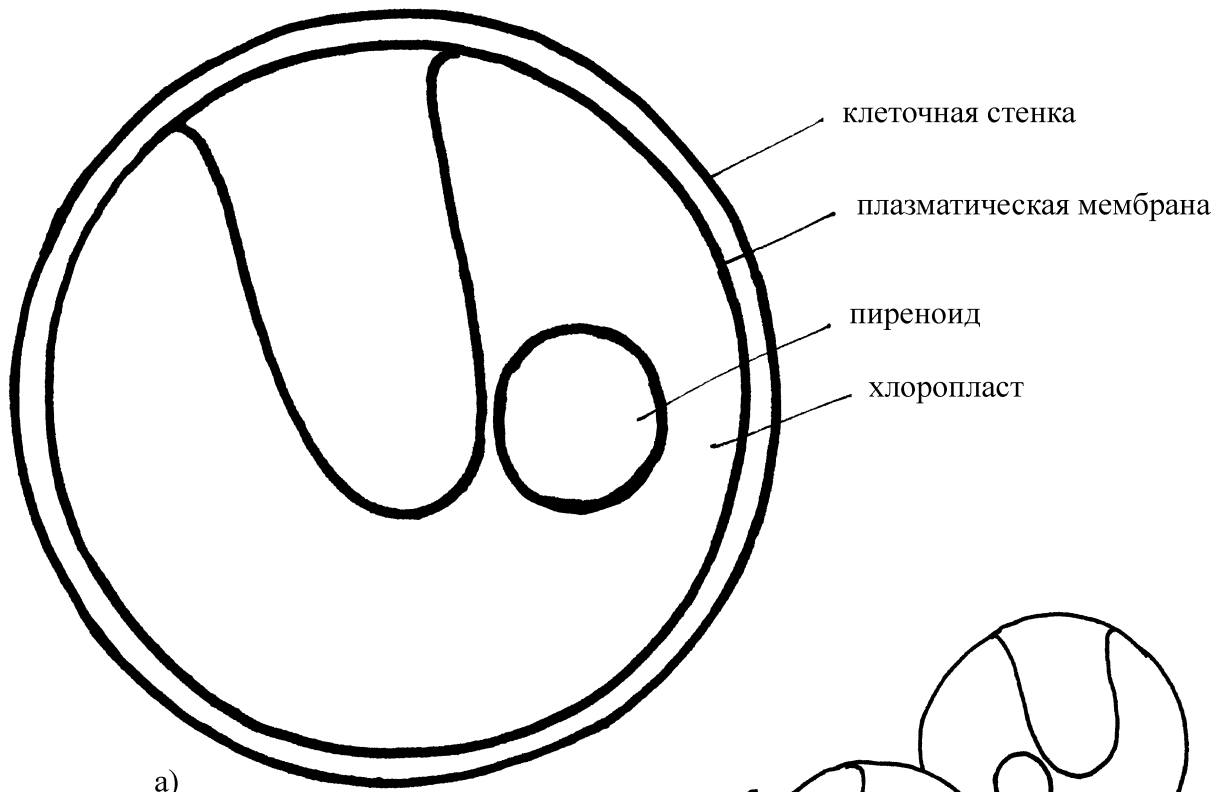


Рисунок 14.
Volvox

det



а) вегетативная клетка
б) выход спор

Рисунок 15.
Chlorella

dt

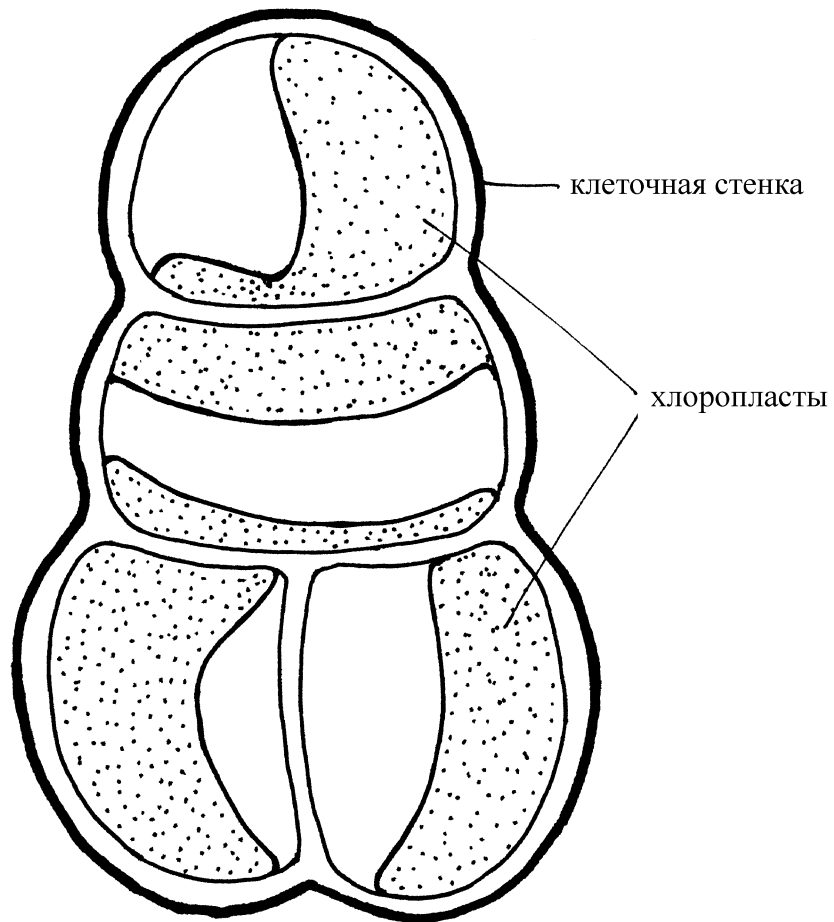


Рисунок 16.
Pleurococcus

AST

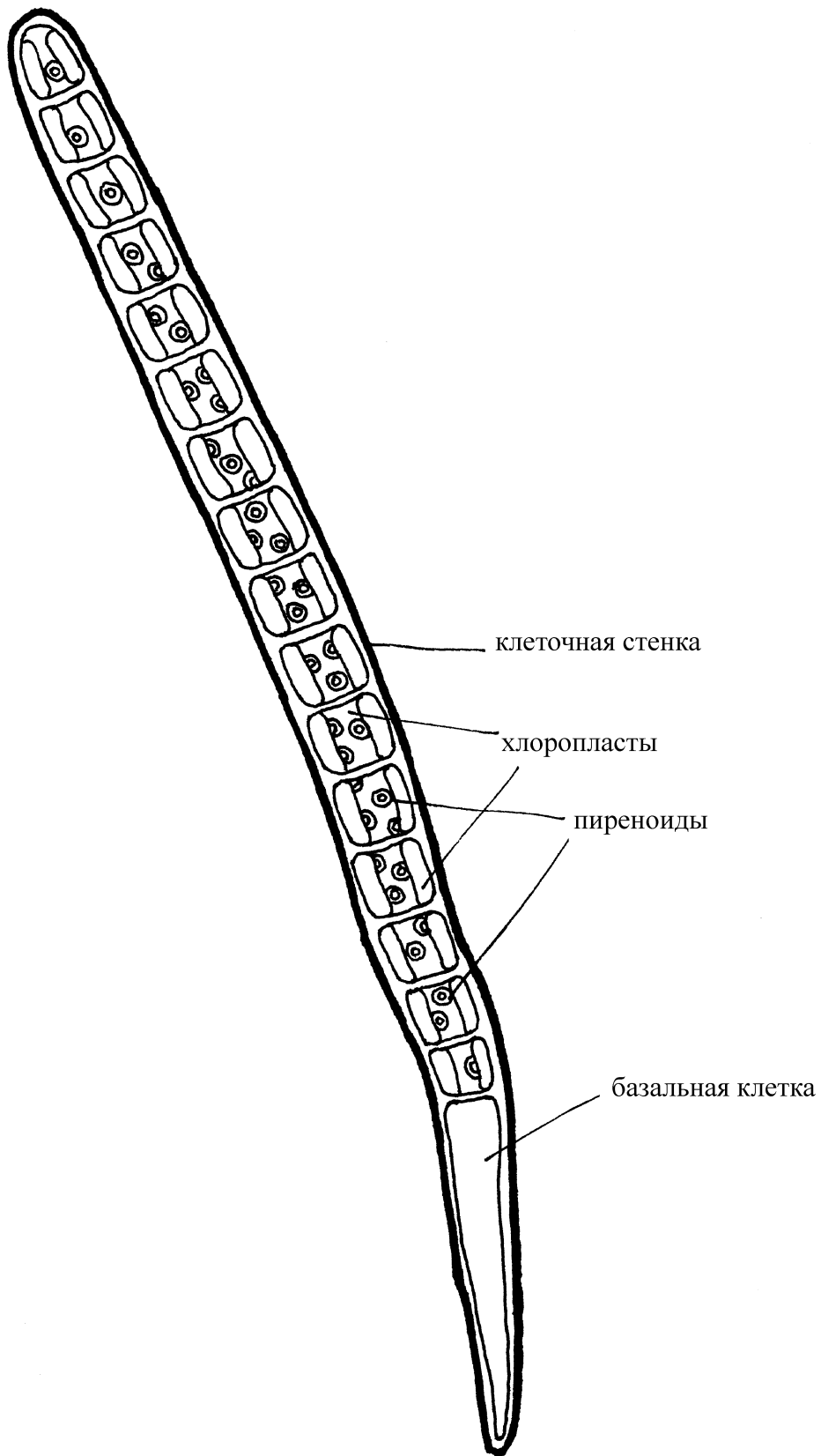


Рисунок 17.
Ulothrix

abr

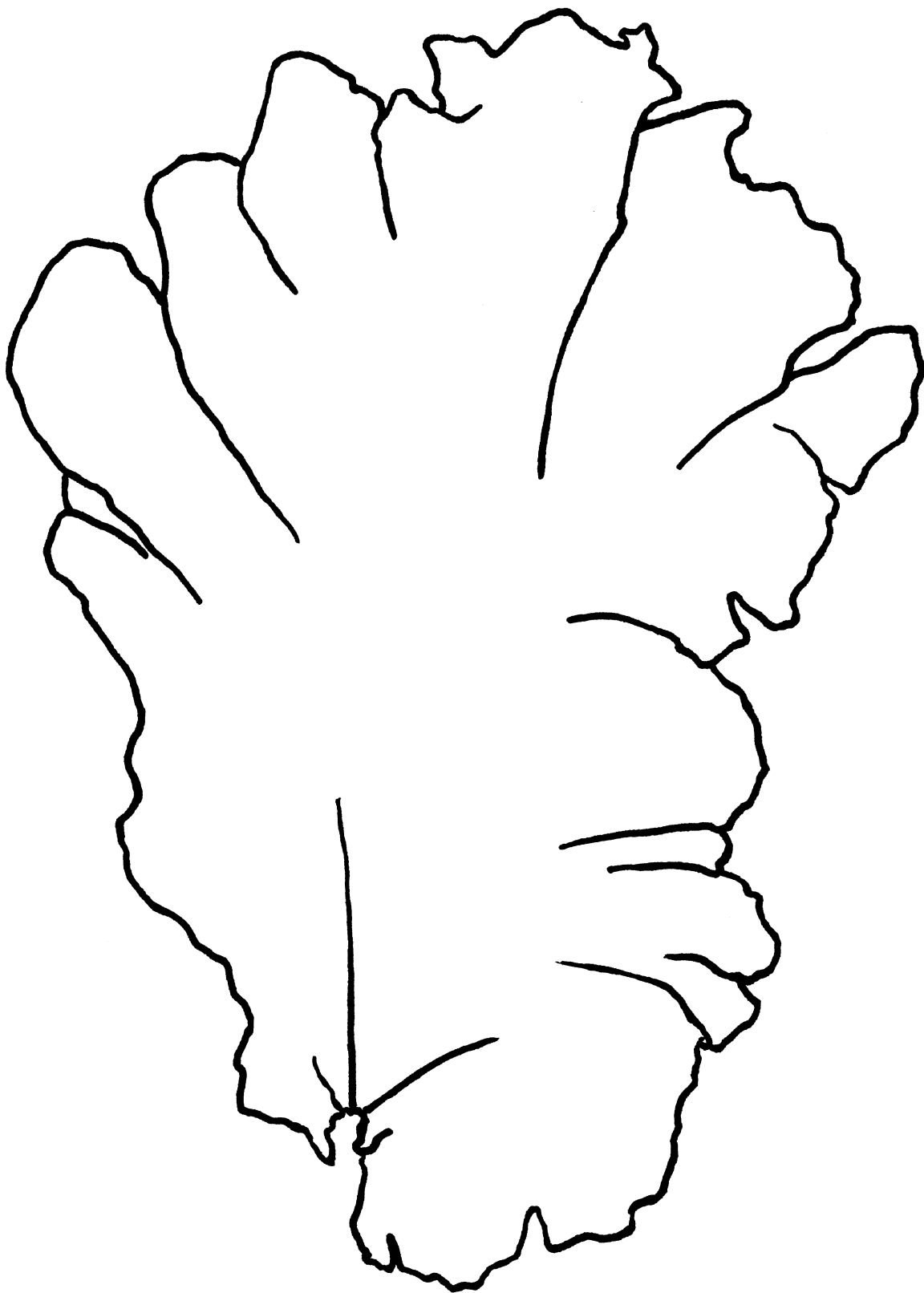


Рисунок 18.
Ulva

AT

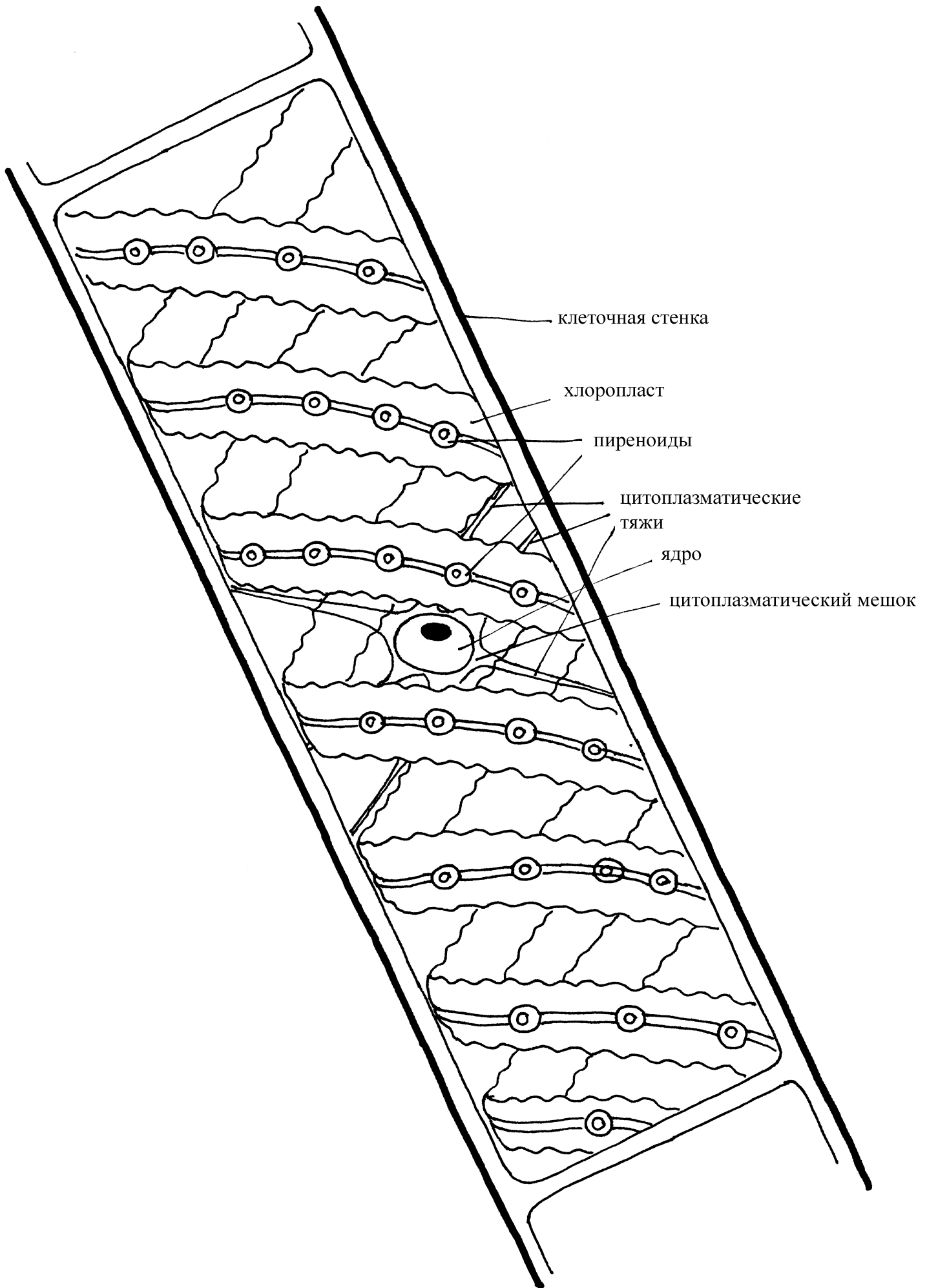


Рисунок 19.
Spirogyra

ДТ

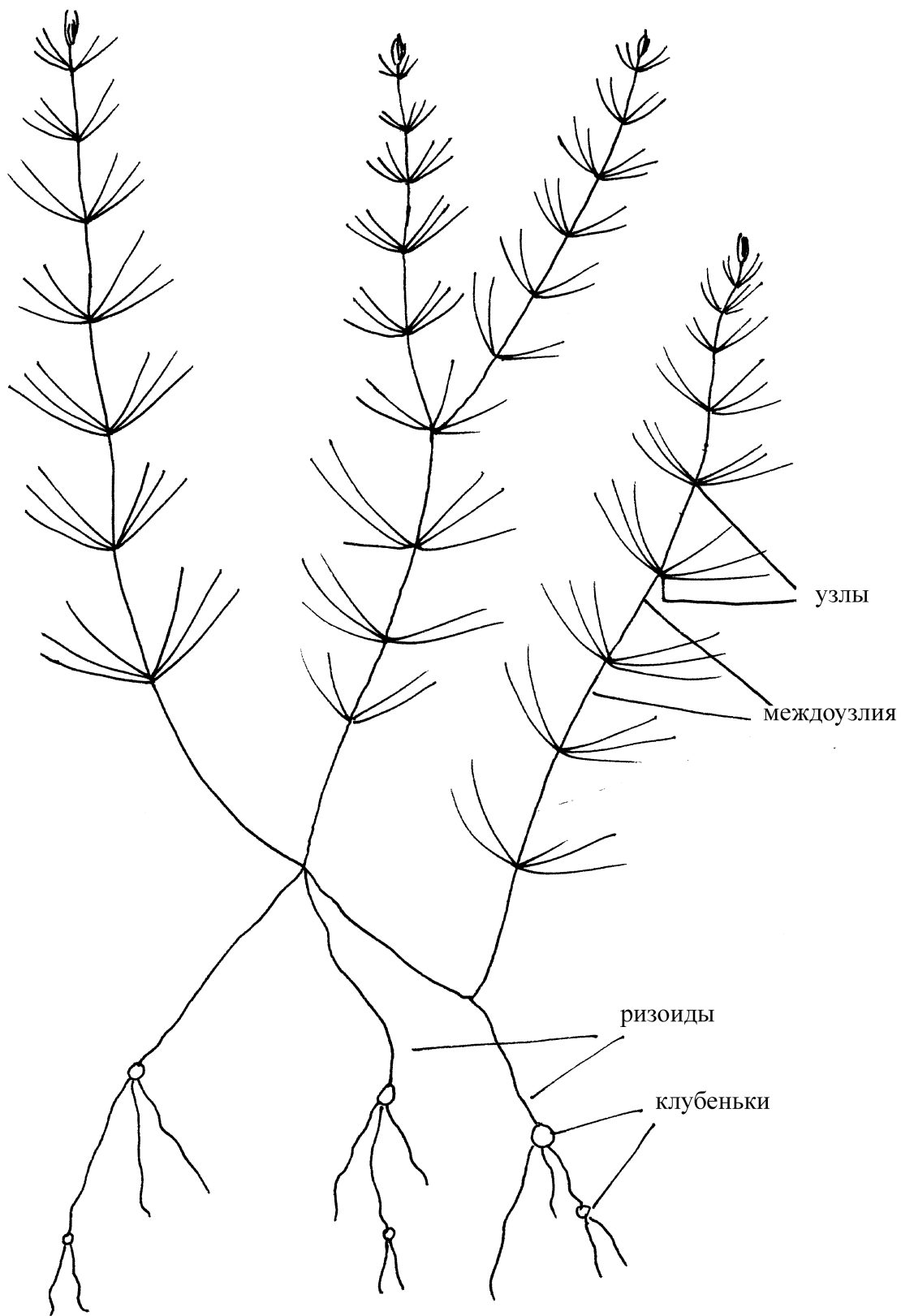
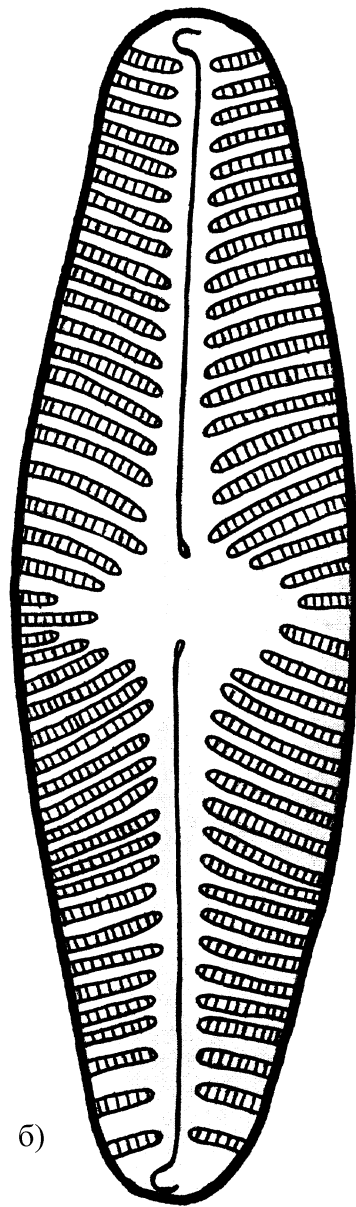
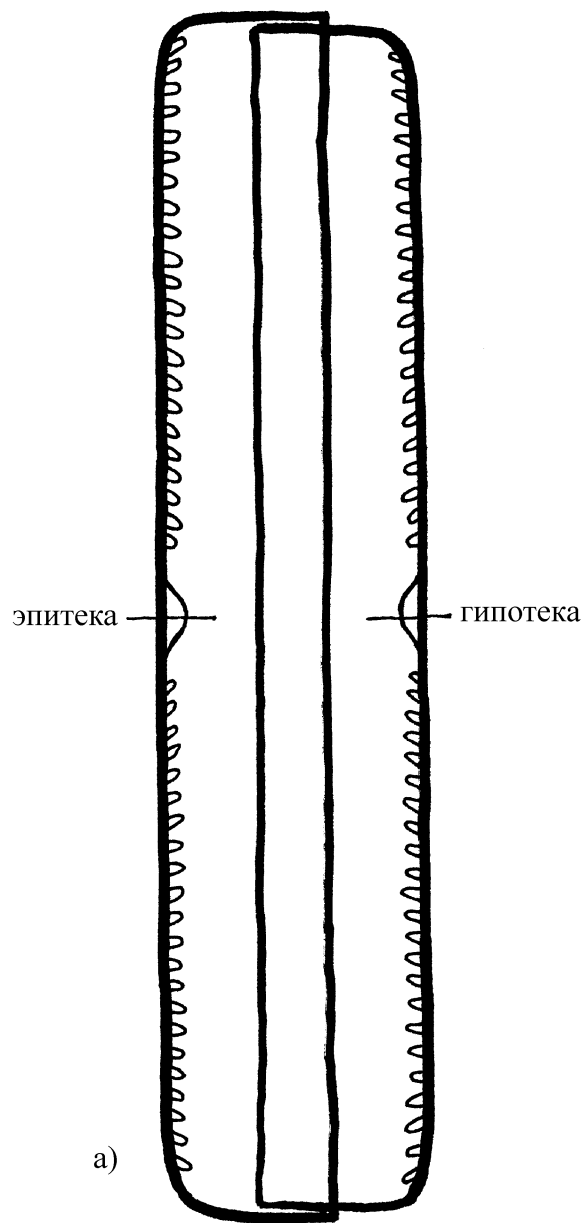
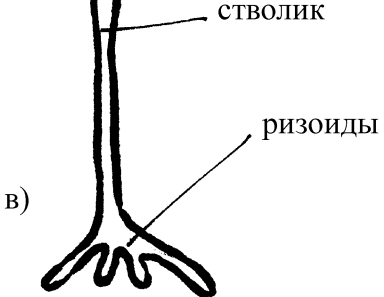
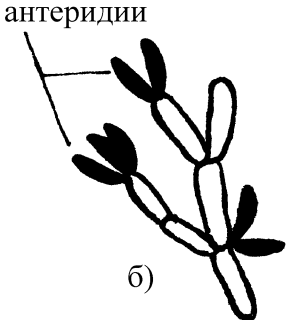
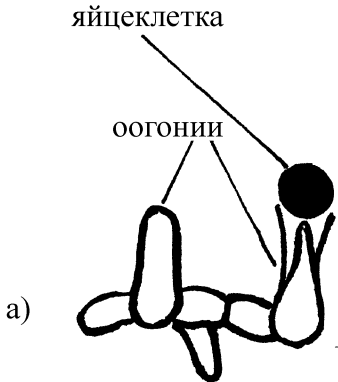
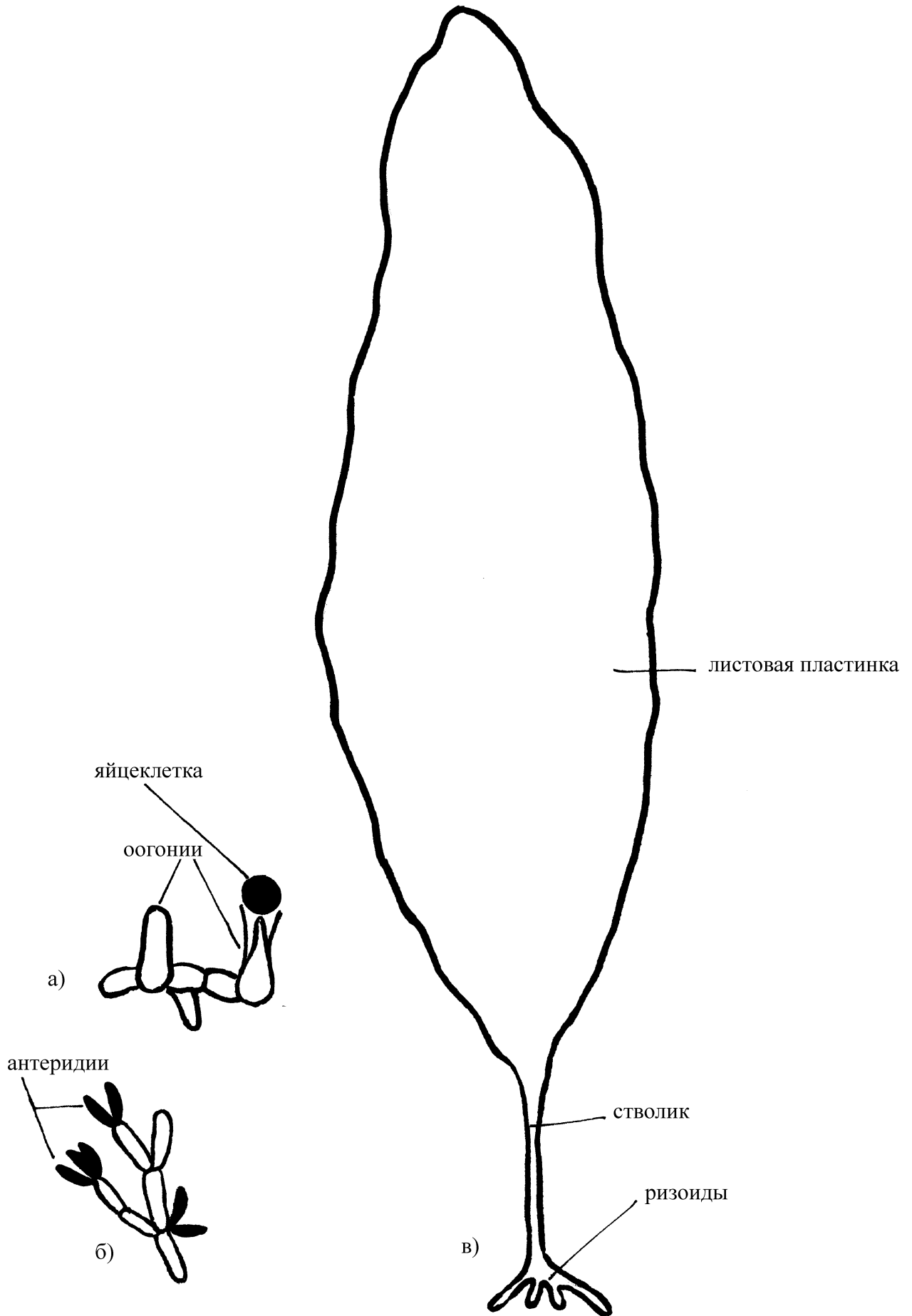


Рисунок 20.
Chara

ds



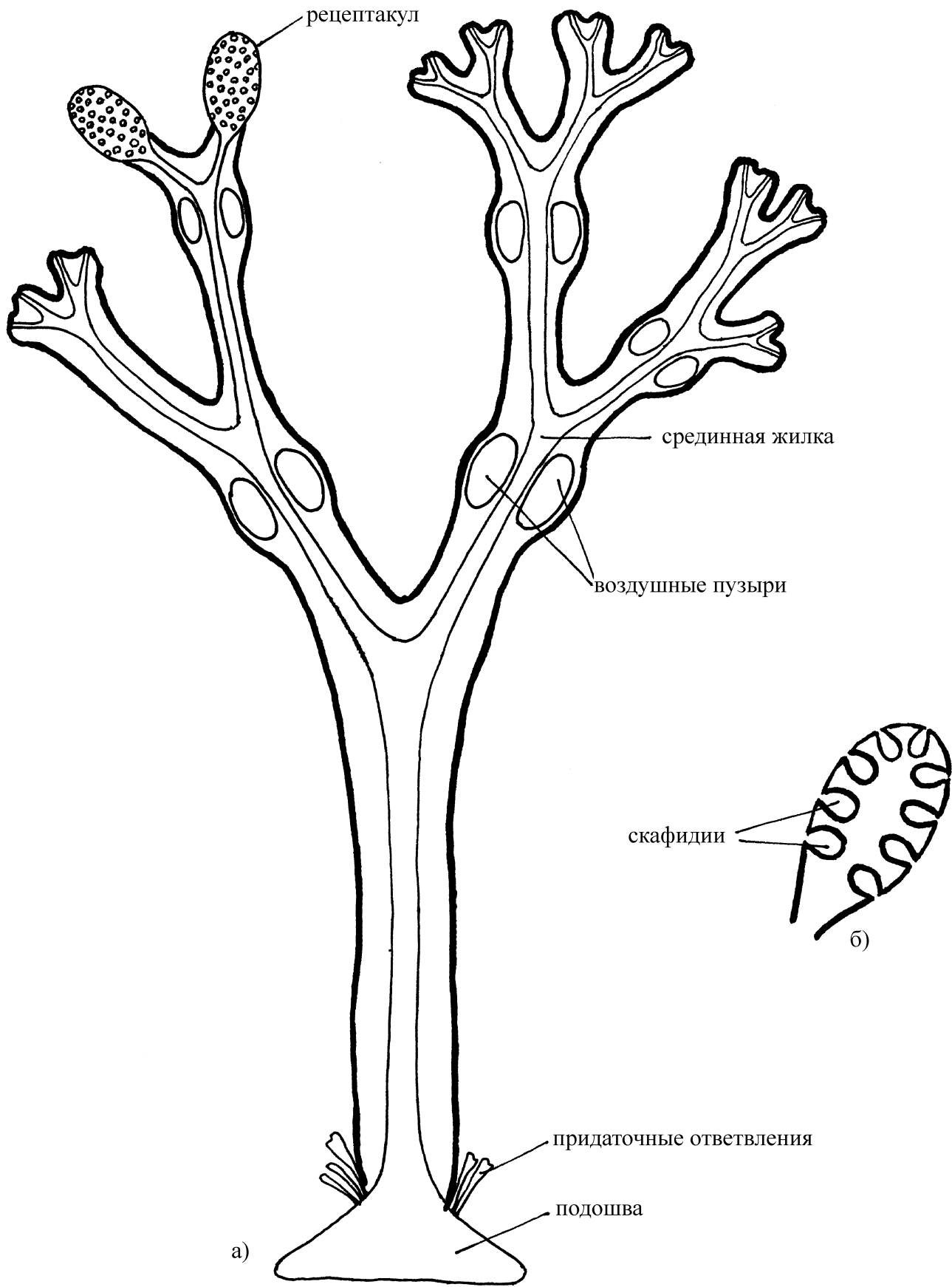
а) вид панциря сбоку
б) вид панциря спереди



а) женский гаметофит
 б) мужской гаметофит
 в) спорофит

Рисунок 22.
Laminaria

д.т.



а) внешний вид таллома
 б) вертикальный разрез плодущего конца (рецептакула)

Рисунок 23.
Fucus

Handwritten signature

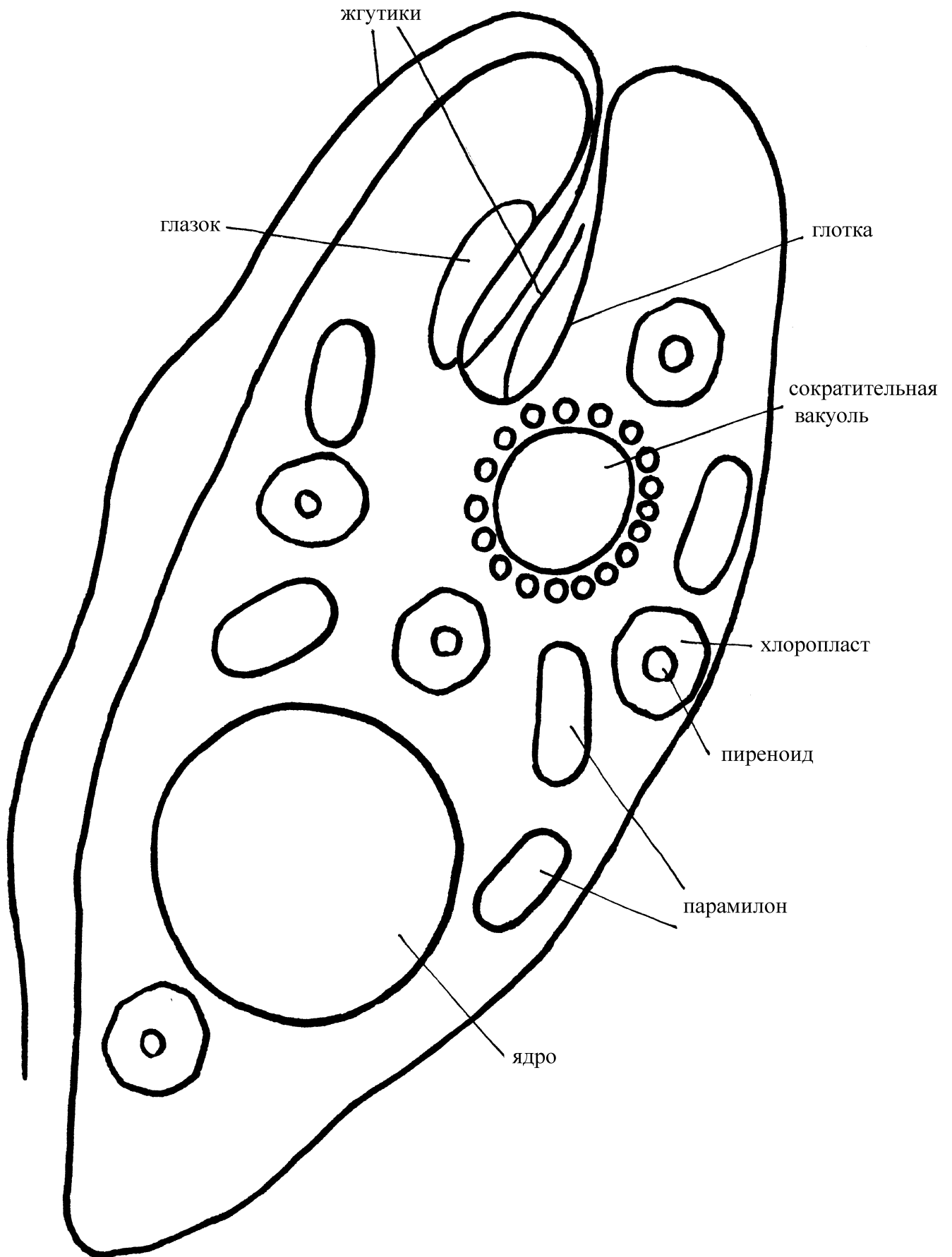
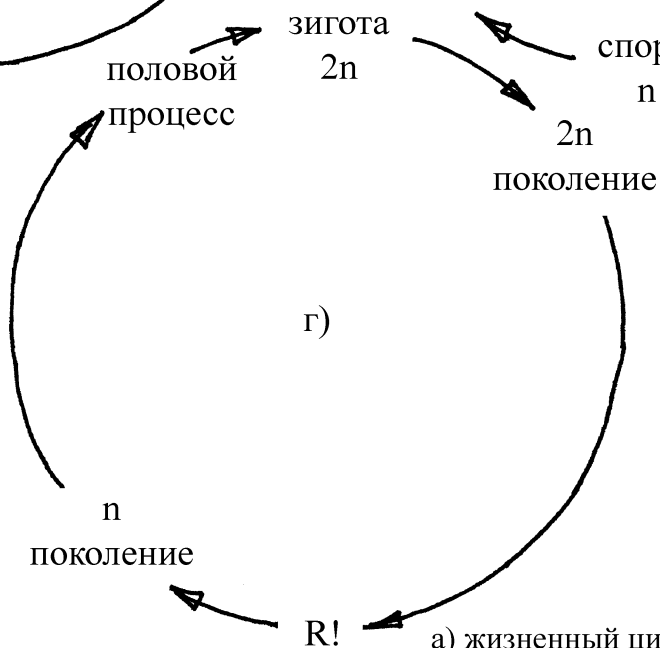
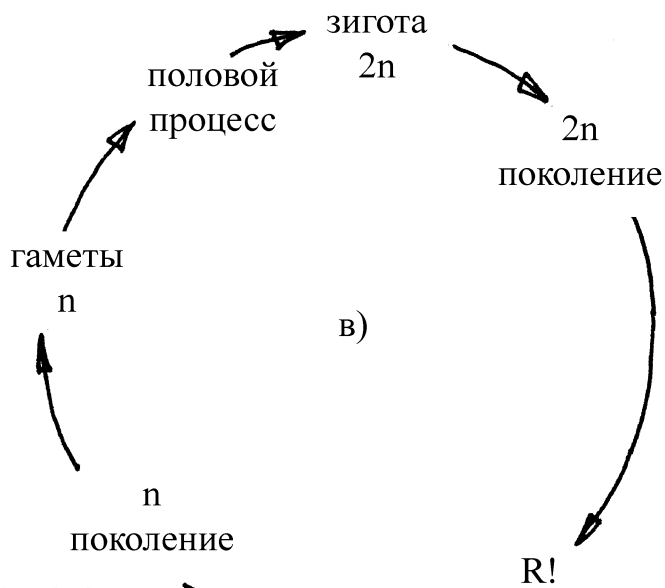
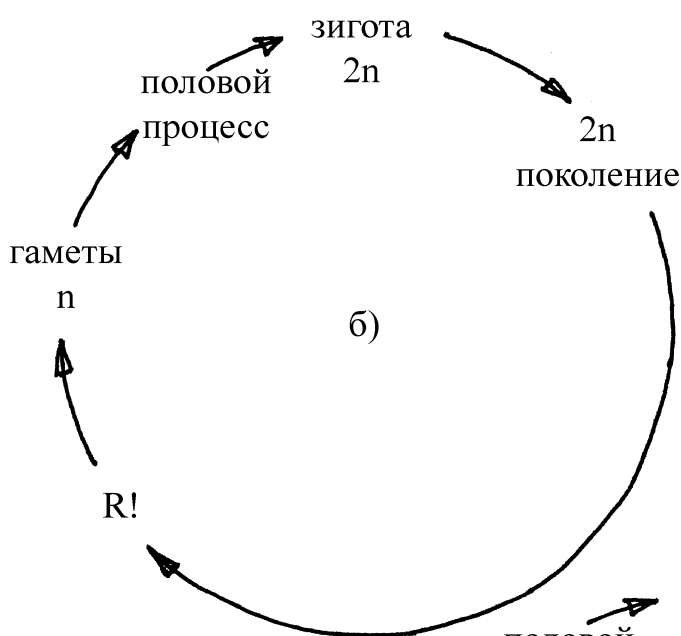
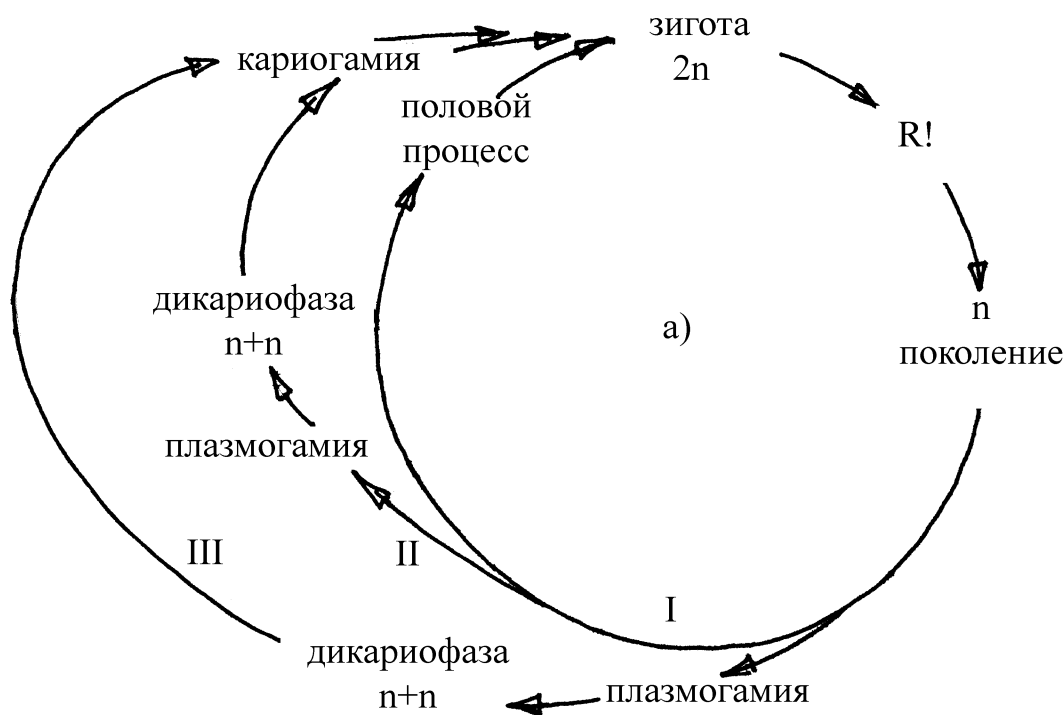


Рисунок 24.
Euglena

В.В.В.



n - гаплоидный набор хромосом
 2n - диплоидный набор хромосом
 R! - редукционное деление

Рисунок 25.
 Схемы жизненных циклов грибов

а) жизненный цикл с зиготической редукцией
 б) жизненный цикл с гаметической редукцией
 в) жизненный цикл со спорической редукцией
 г) жизненный цикл с соматической редукцией

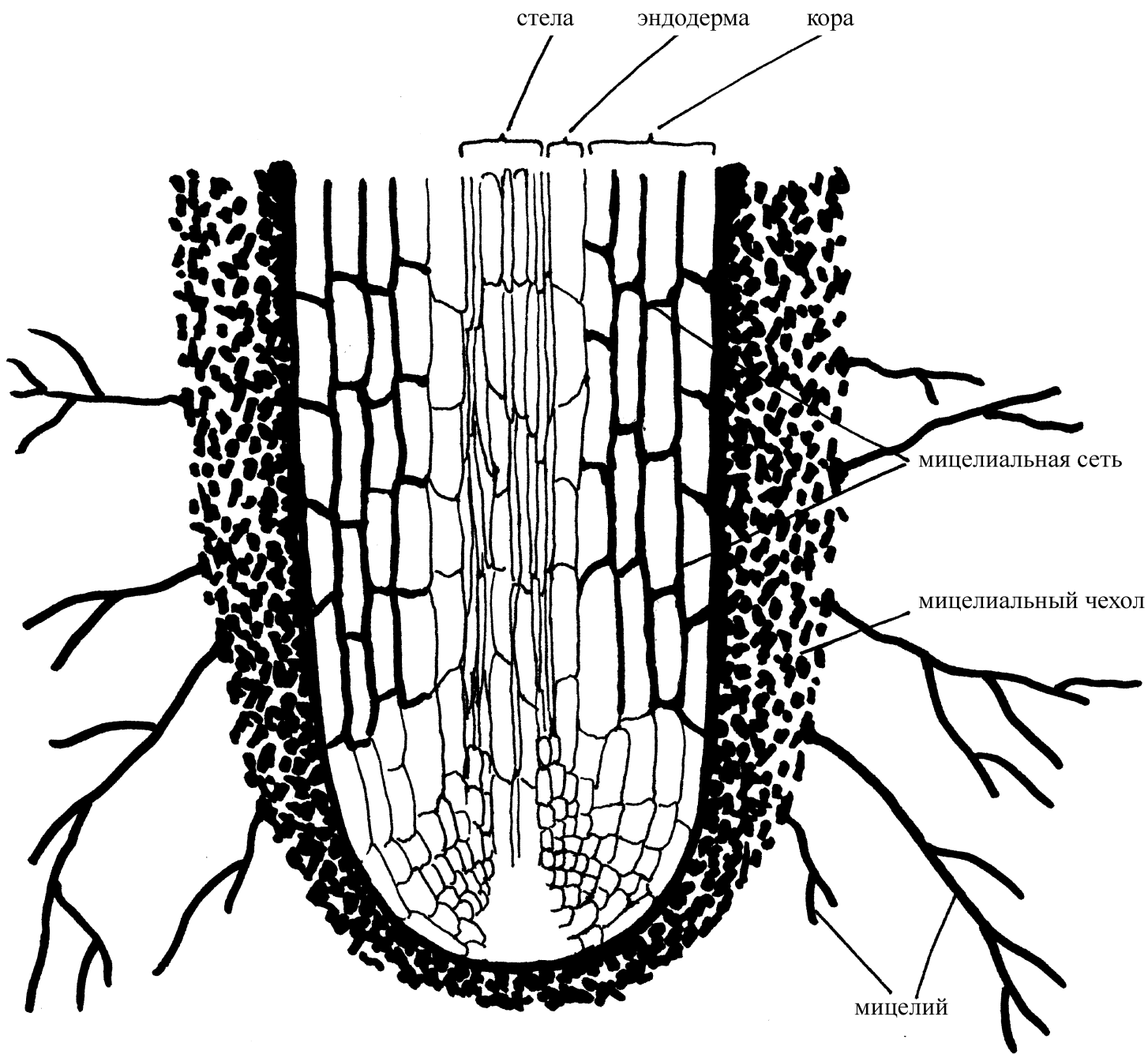
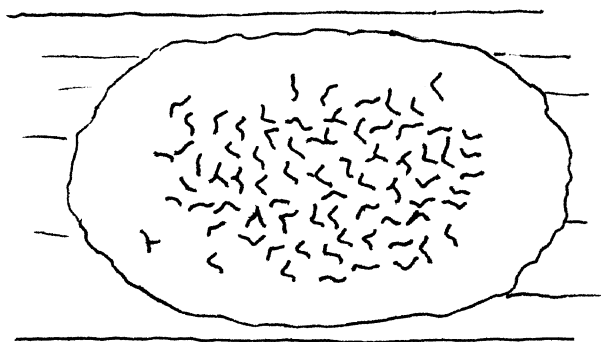


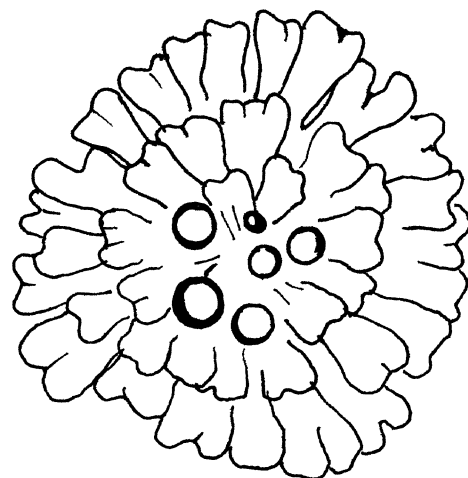
Рисунок 26.
Микориза

dst

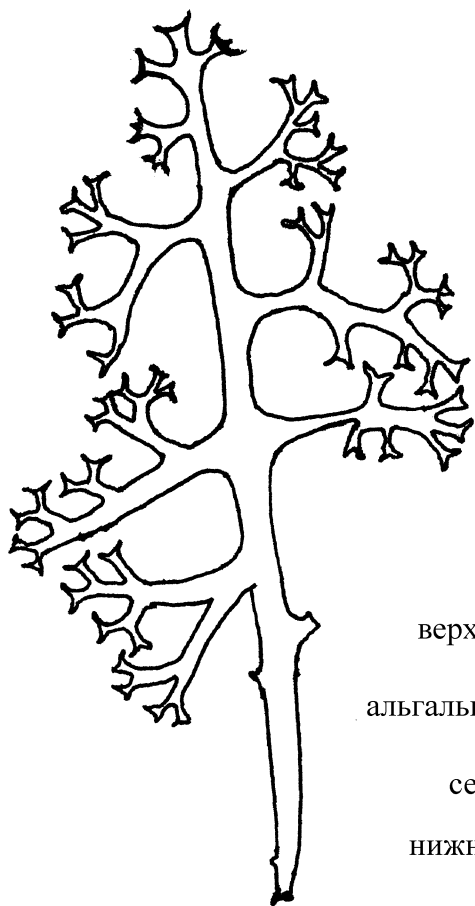
накипный таллом



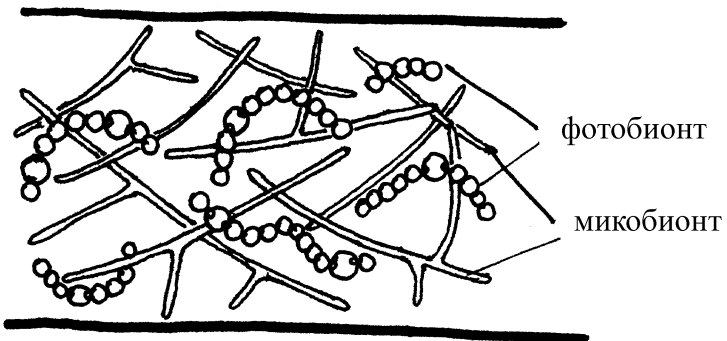
листоватый таллом



кустистый таллом



гомеомерный таллом



гетеромерный таллом

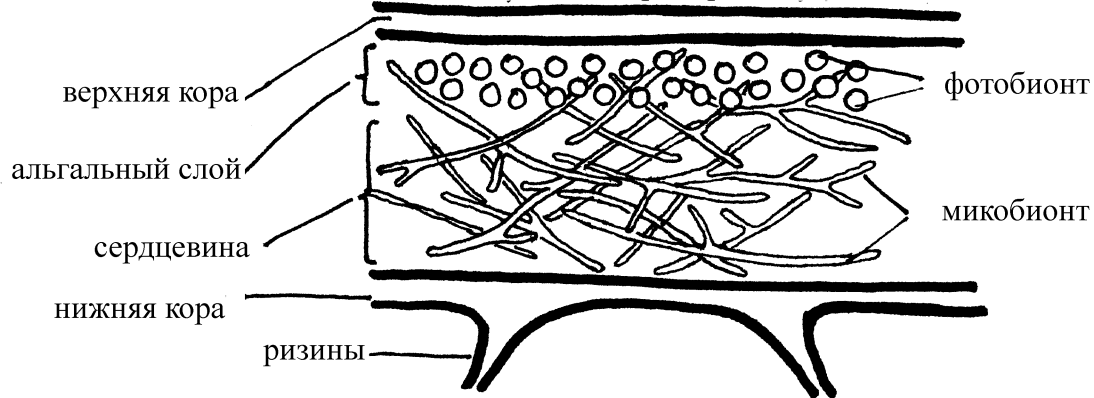


Рисунок 27.
Лишайники

det

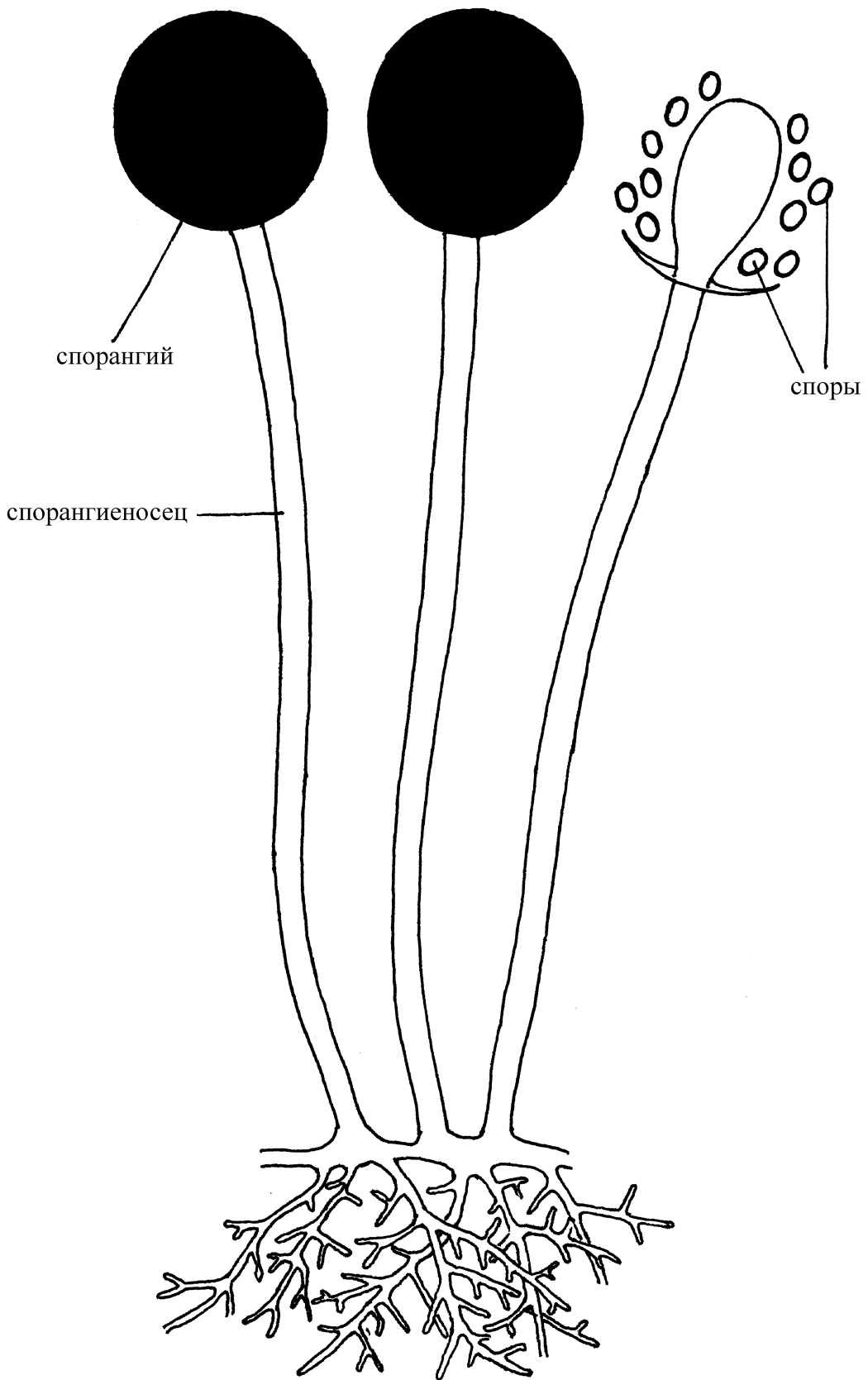


Рисунок 28.
Mucor

Handwritten signature

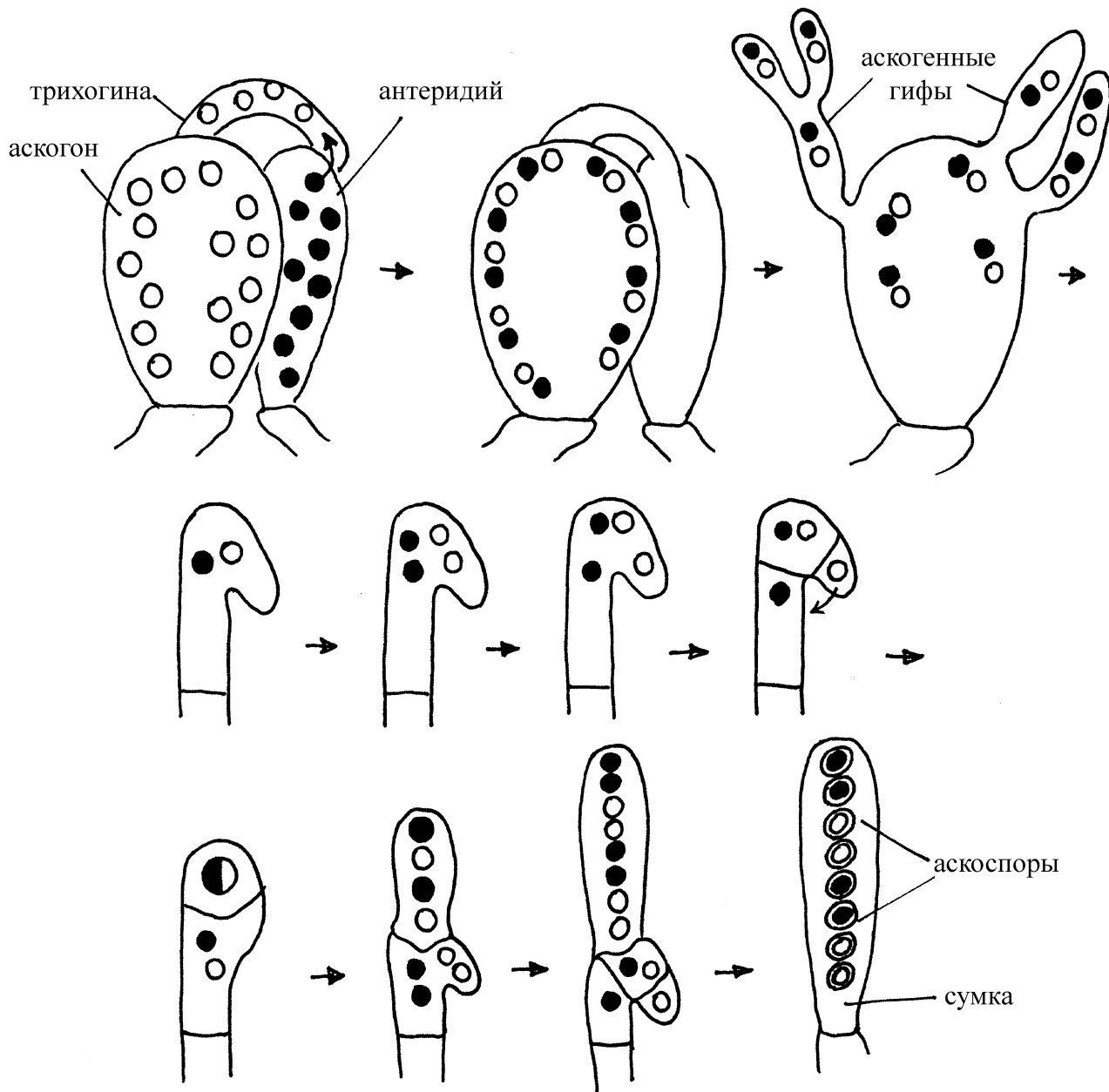
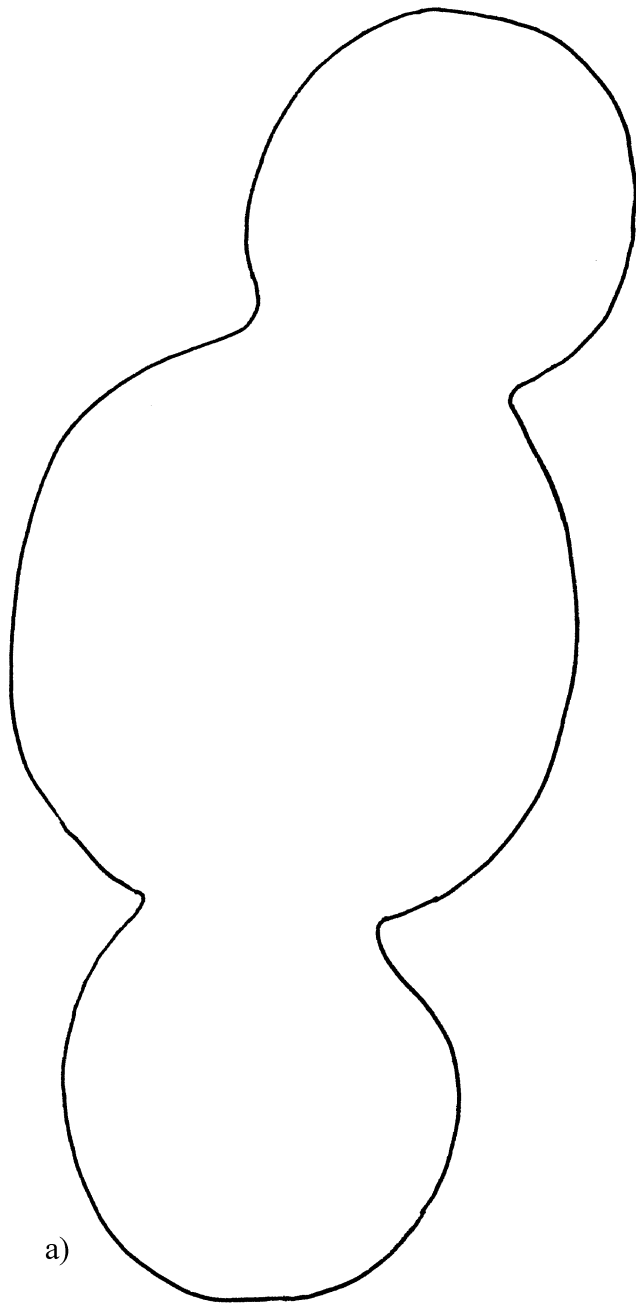
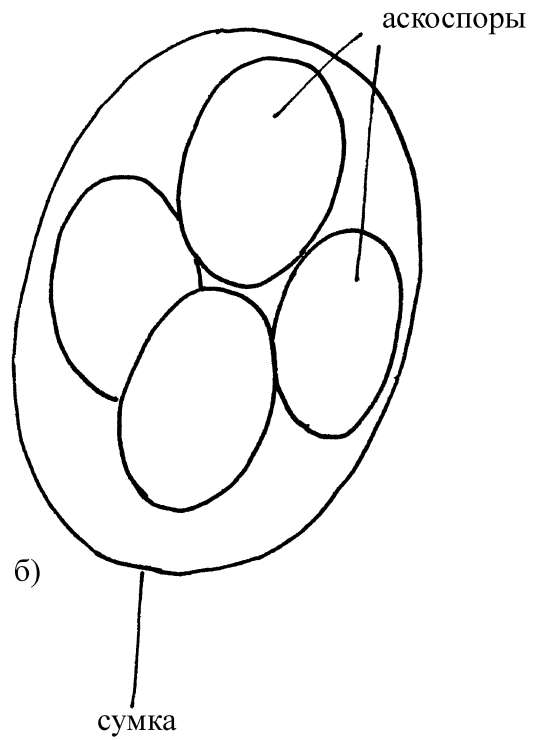


Рисунок 29.
Гаметангиогамия и развитие сумки у аскомицетов



а)



б)

а) почкующаяся клетка
б) сумка с аскоспорами

Рисунок 30.
Saccharomyces cerevisiae

A handwritten signature or set of initials in the bottom right corner of the page, appearing to be 'dvt'.

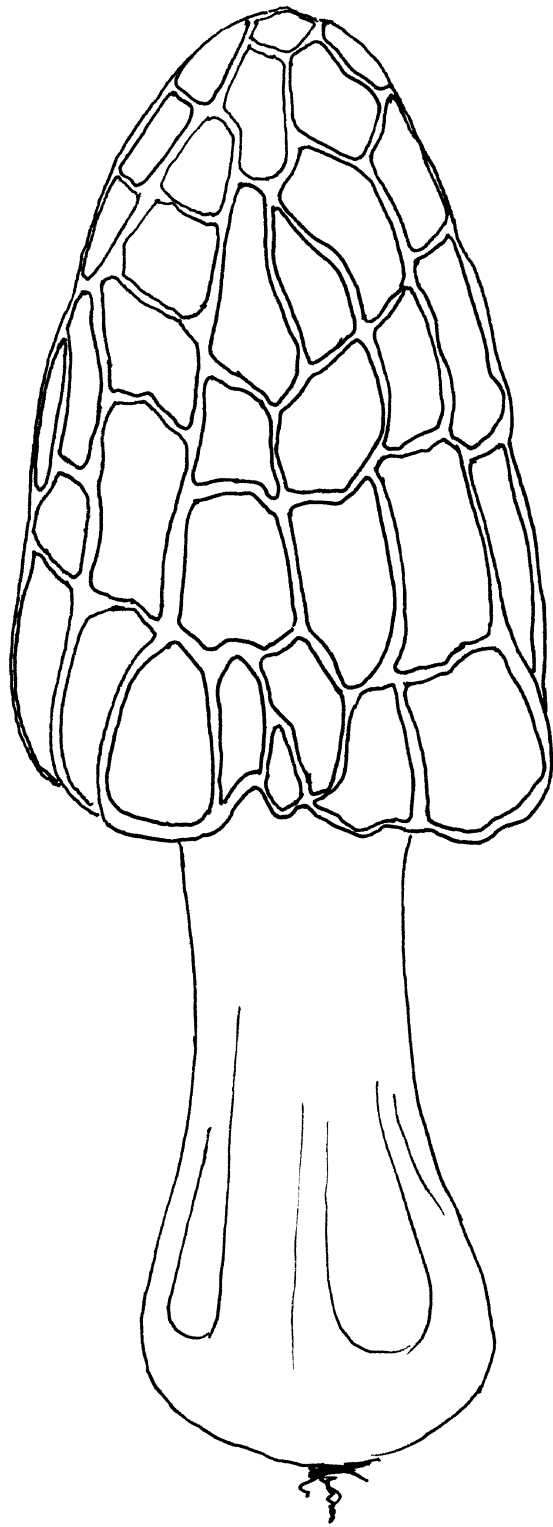


Рисунок 31.
Morchella

ds

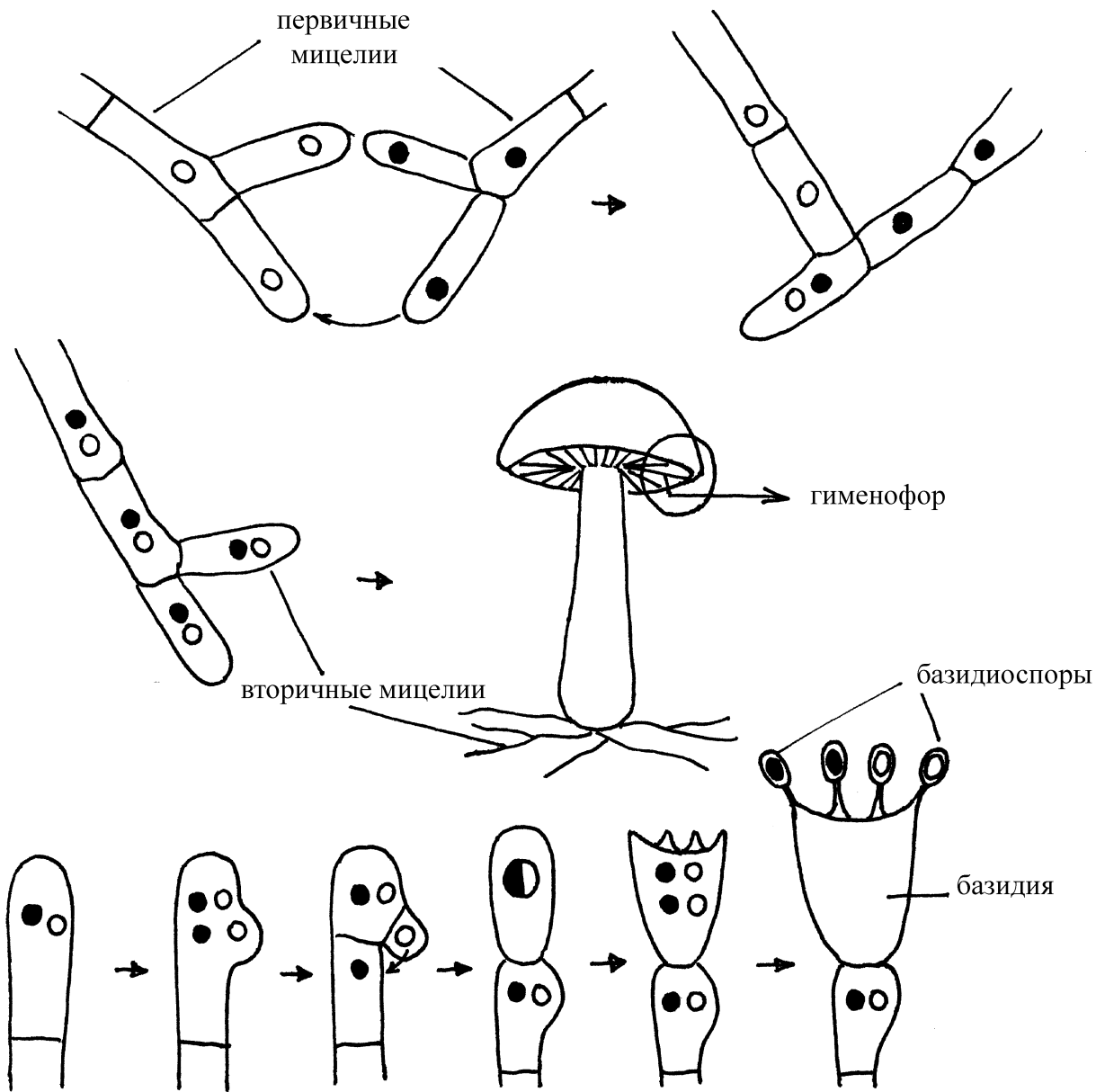
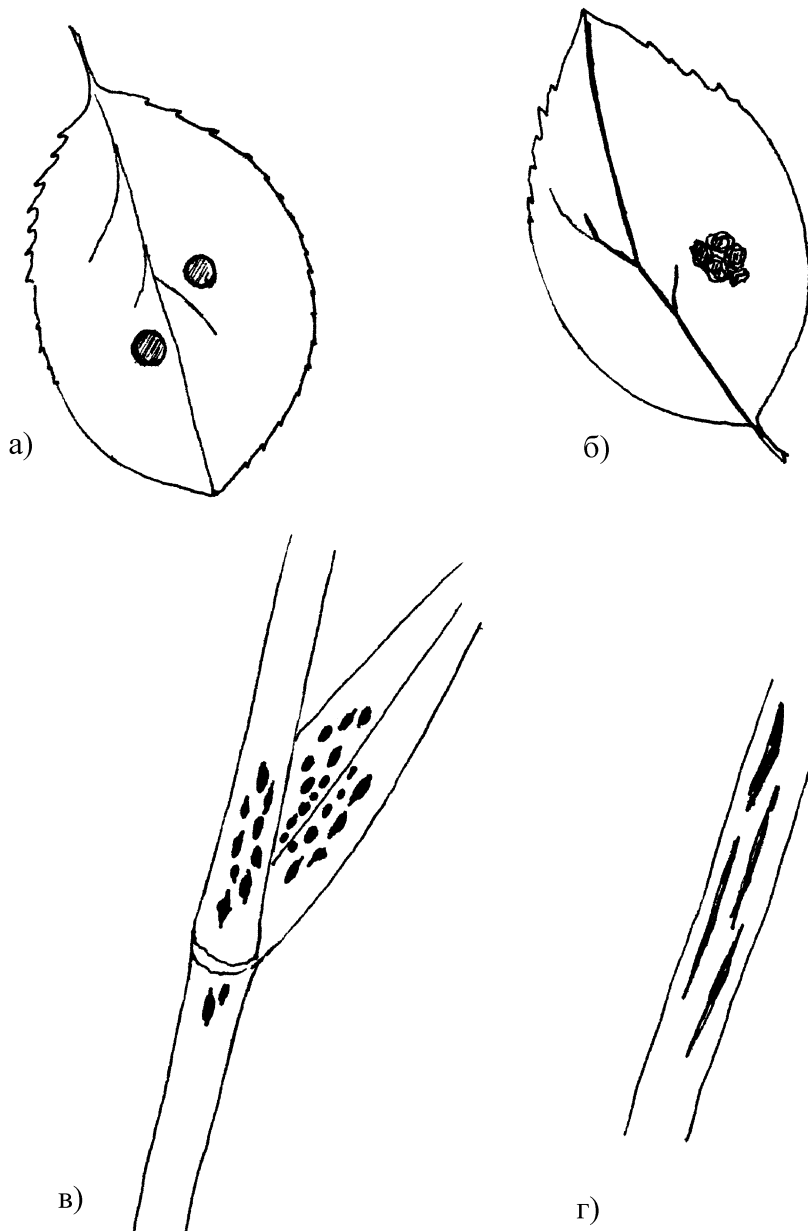


Рисунок 32.
Соматогамия и развитие базидии у базидиомицетов

Handwritten signature



- а) спороношение на верхней стороне листа барбариса
 б) спороношение на нижней стороне листа барбариса
 в) спороношение на листе и стебле злака
 г) спороношение на стебле злака

Рисунок 33.
Puccinia graminis

Just

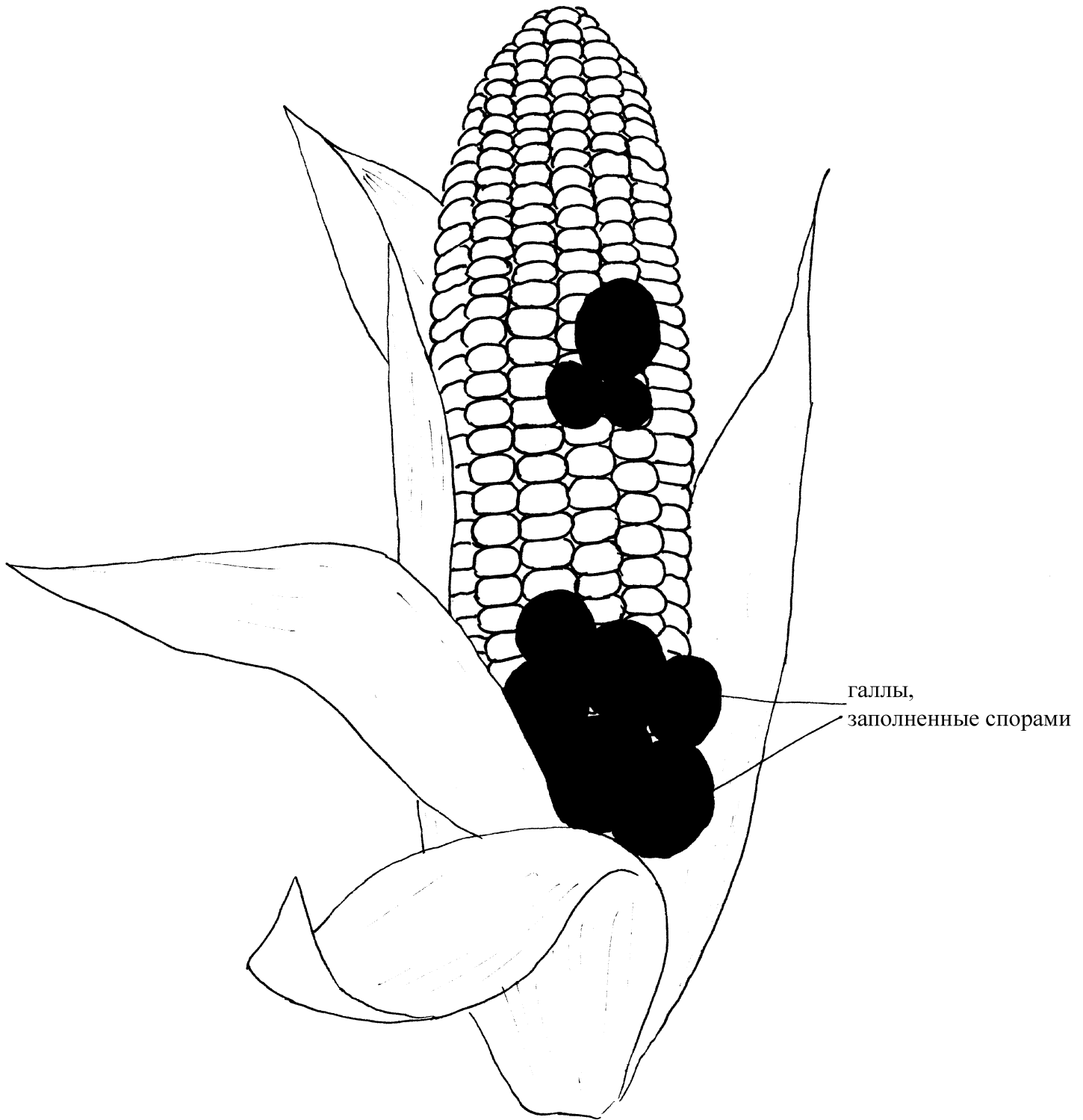


Рисунок 34.
Ustilago maydis

Ustilago

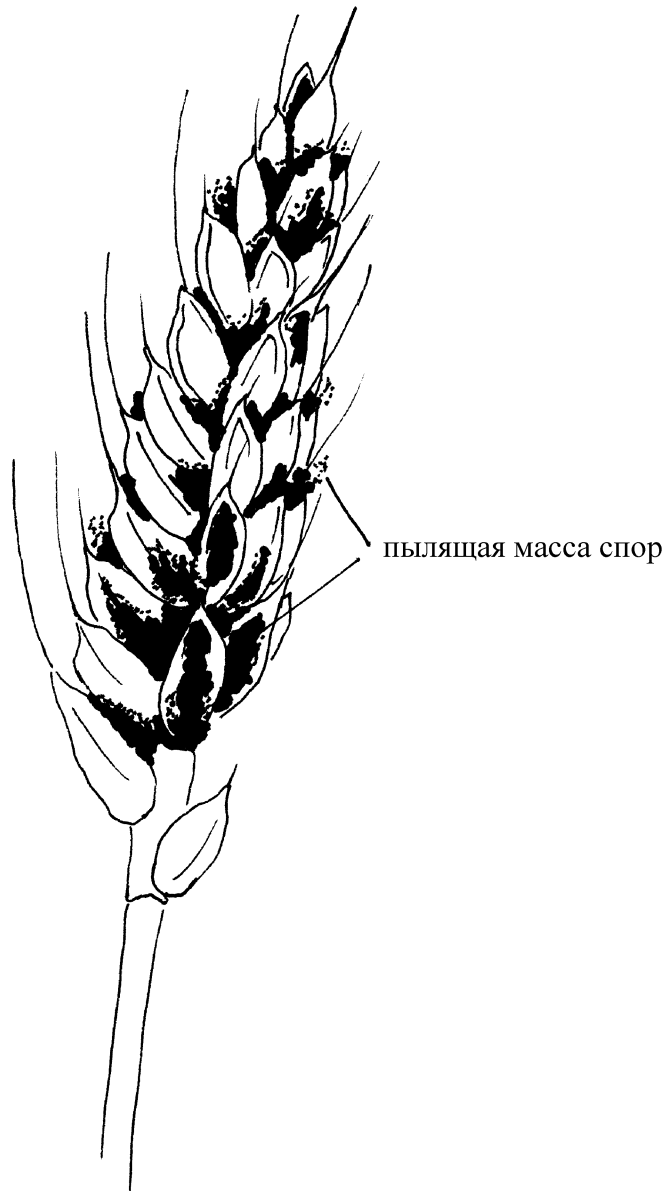
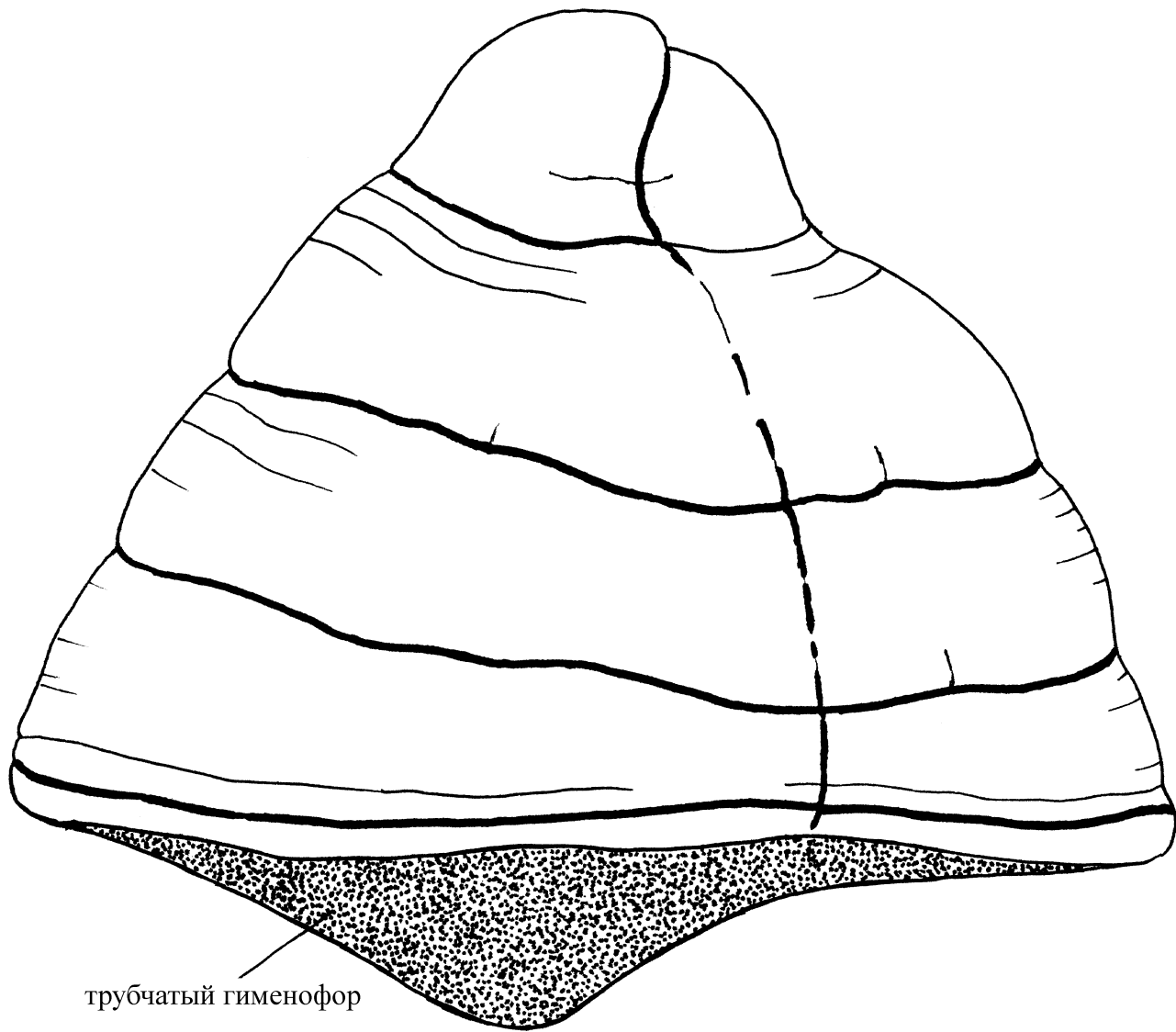


Рисунок 35.
Tilletia tritici

des

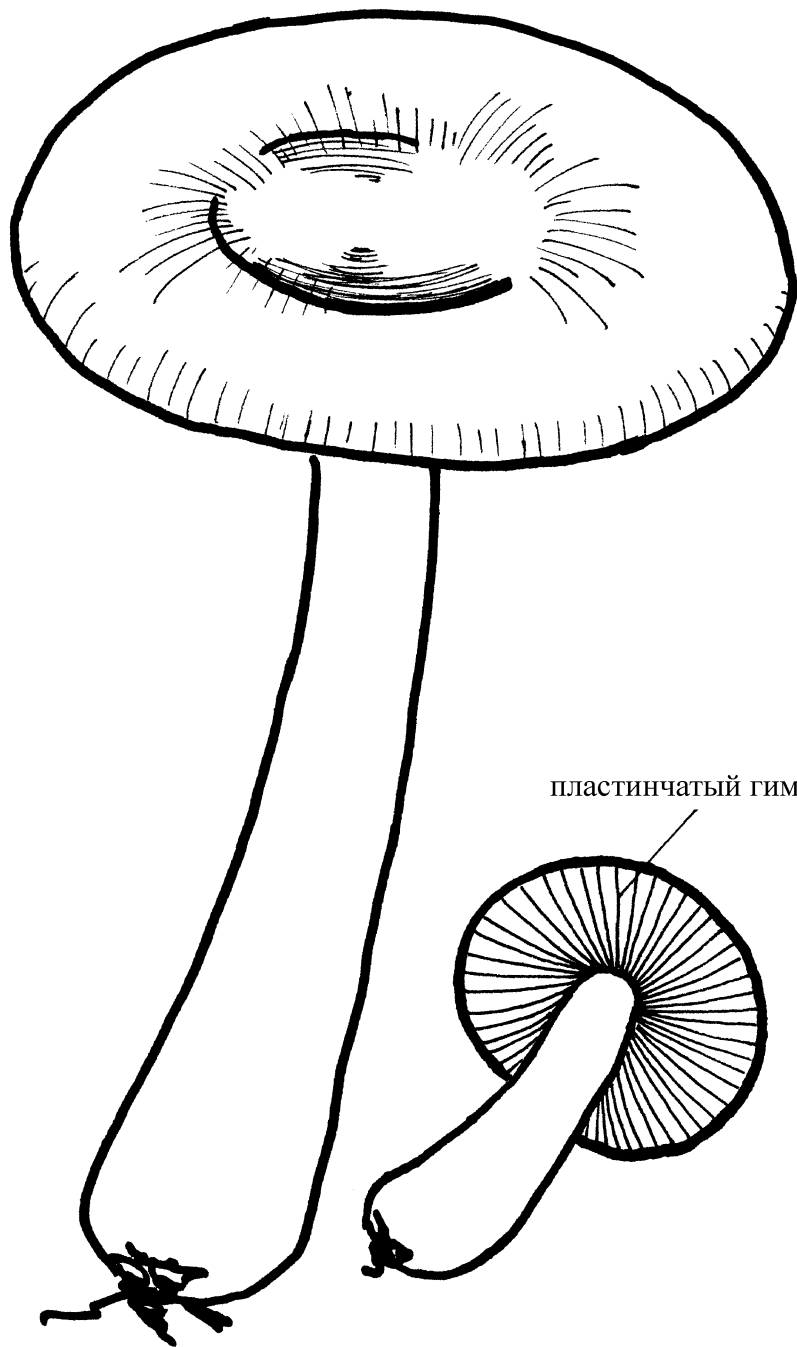


трубчатый гименофор

Рисунок 36.
Fomes fomentarius



Рисунок 37.
Heterobasidion annosum



пластинчатый гименофор

Рисунок 38.
Russula

A stylized, handwritten signature in black ink, located in the bottom right corner of the page.

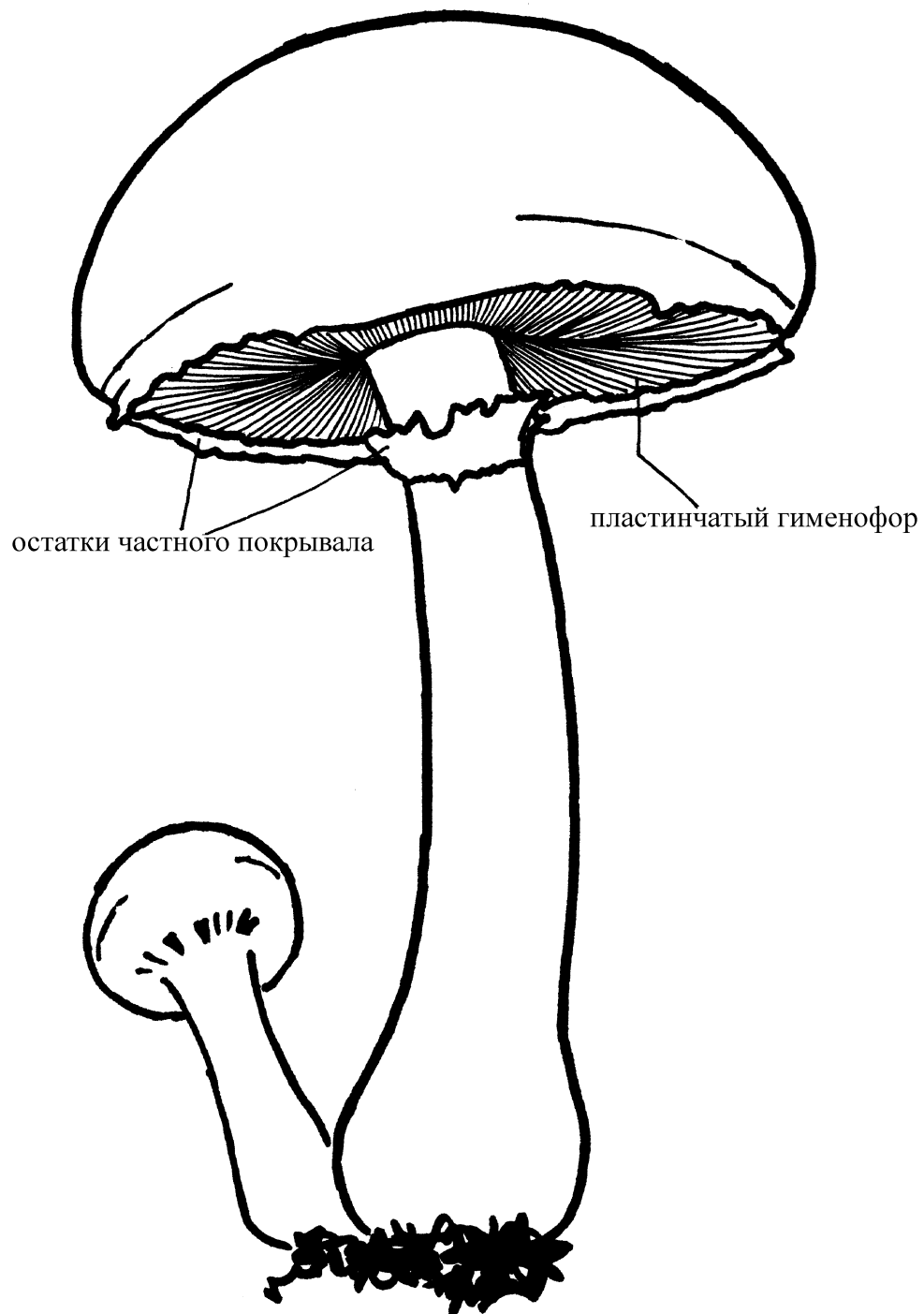


Рисунок 39.
Agaricus

clt

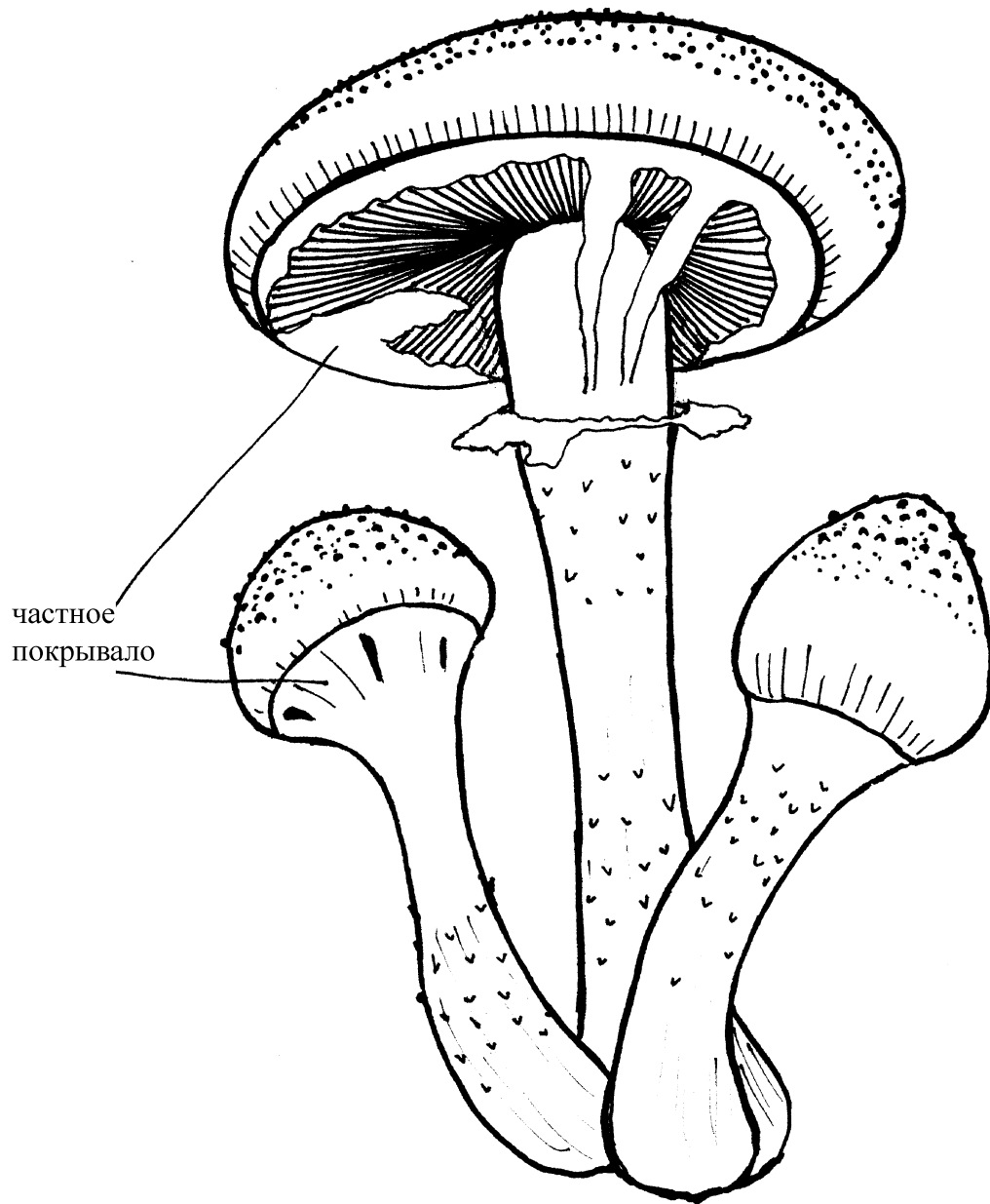


Рисунок 40.
Armillaria mellea

С.В.

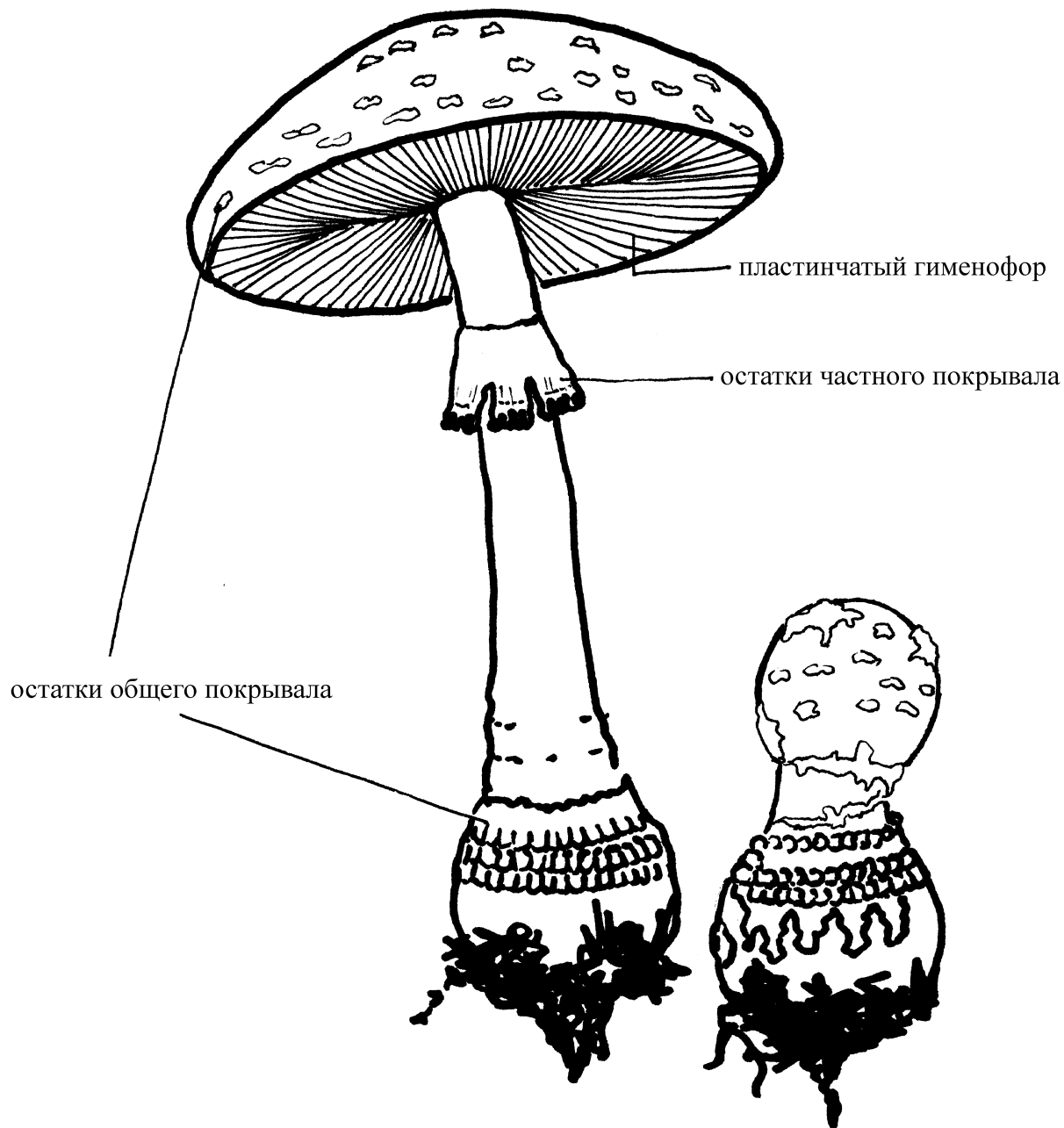


Рисунок 41.
Amanita muscaria

dst

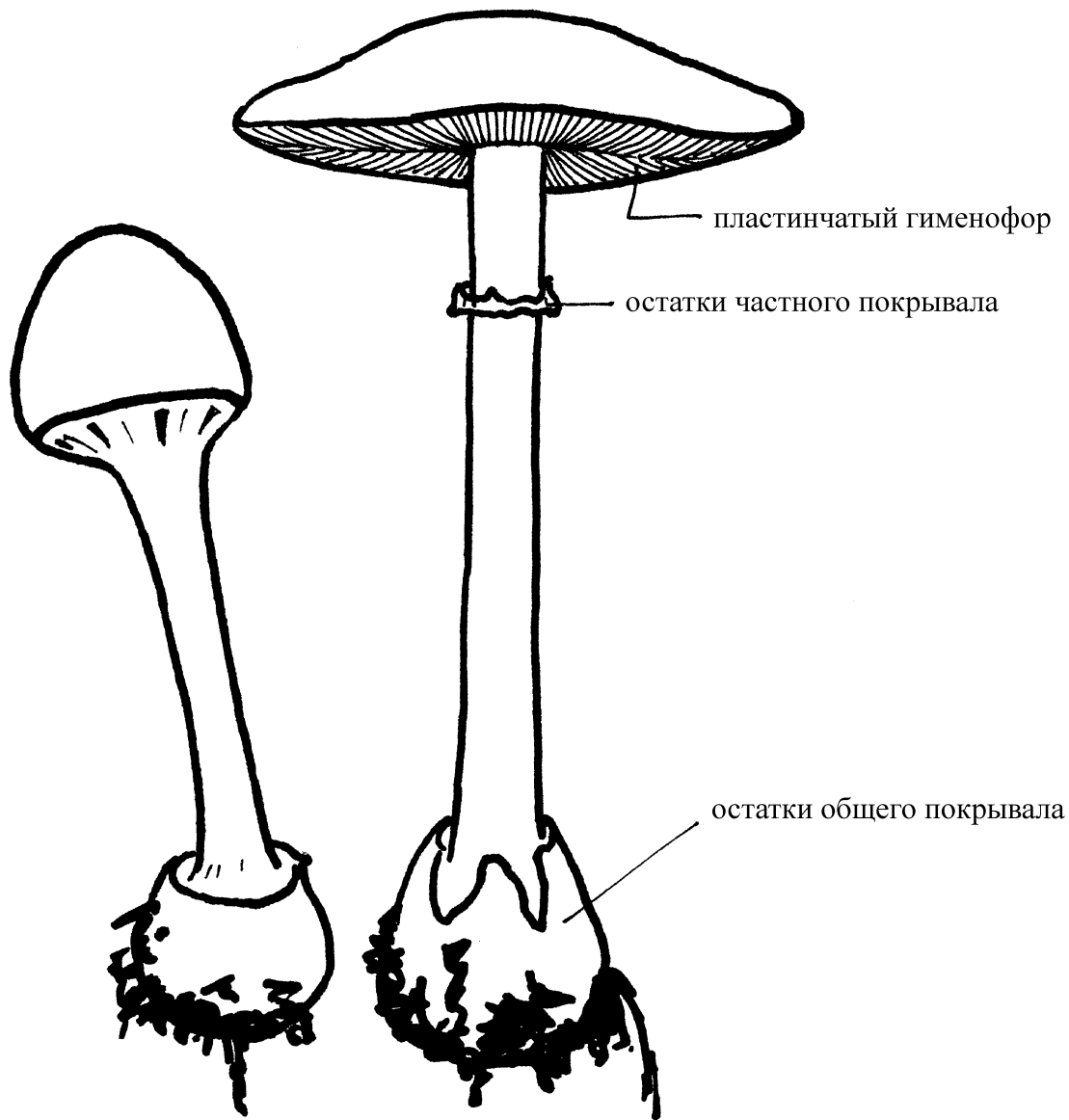


Рисунок 42.
Amanita phalloides

С.С.

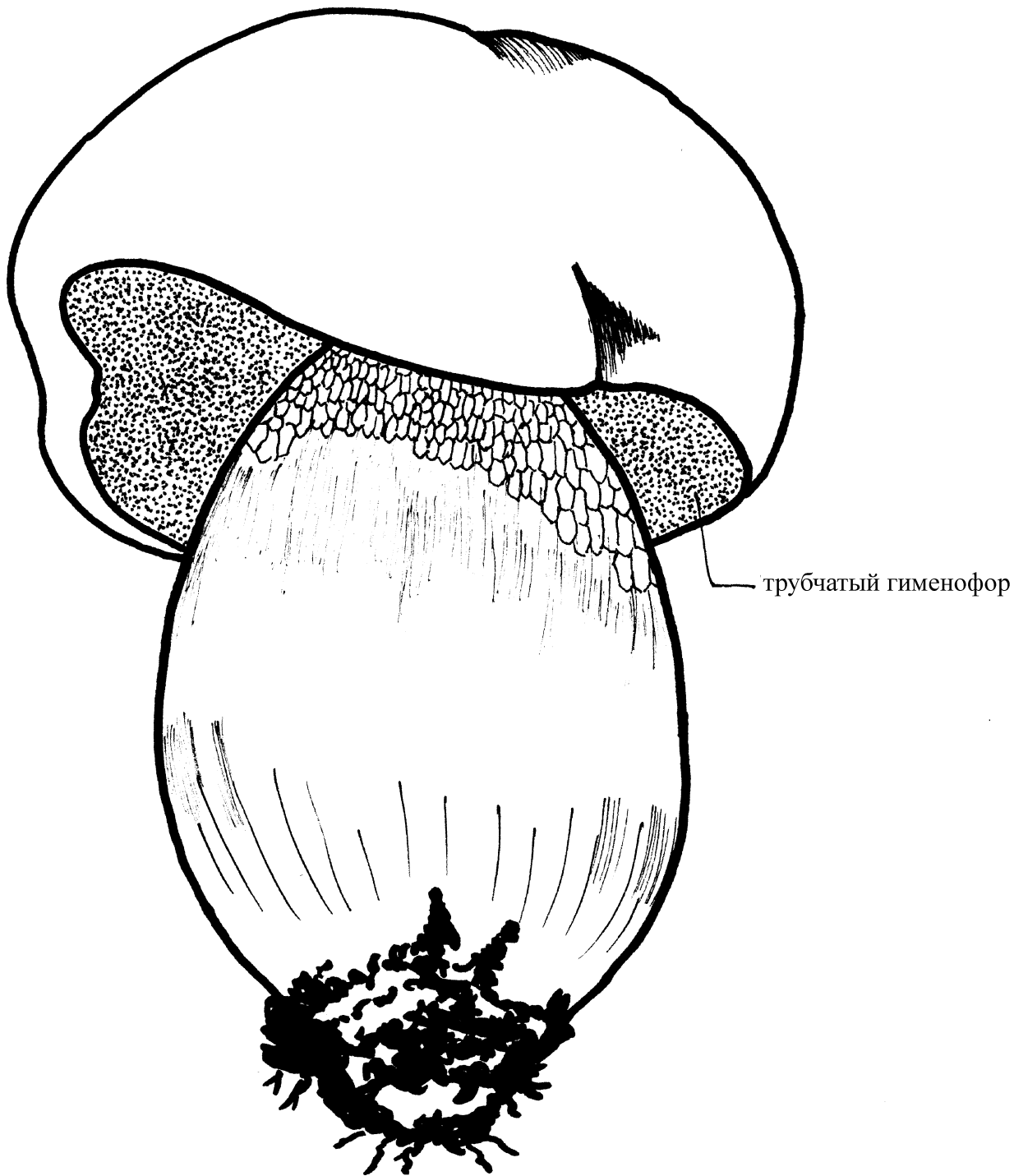


Рисунок 43.
Boletus edulis

dst

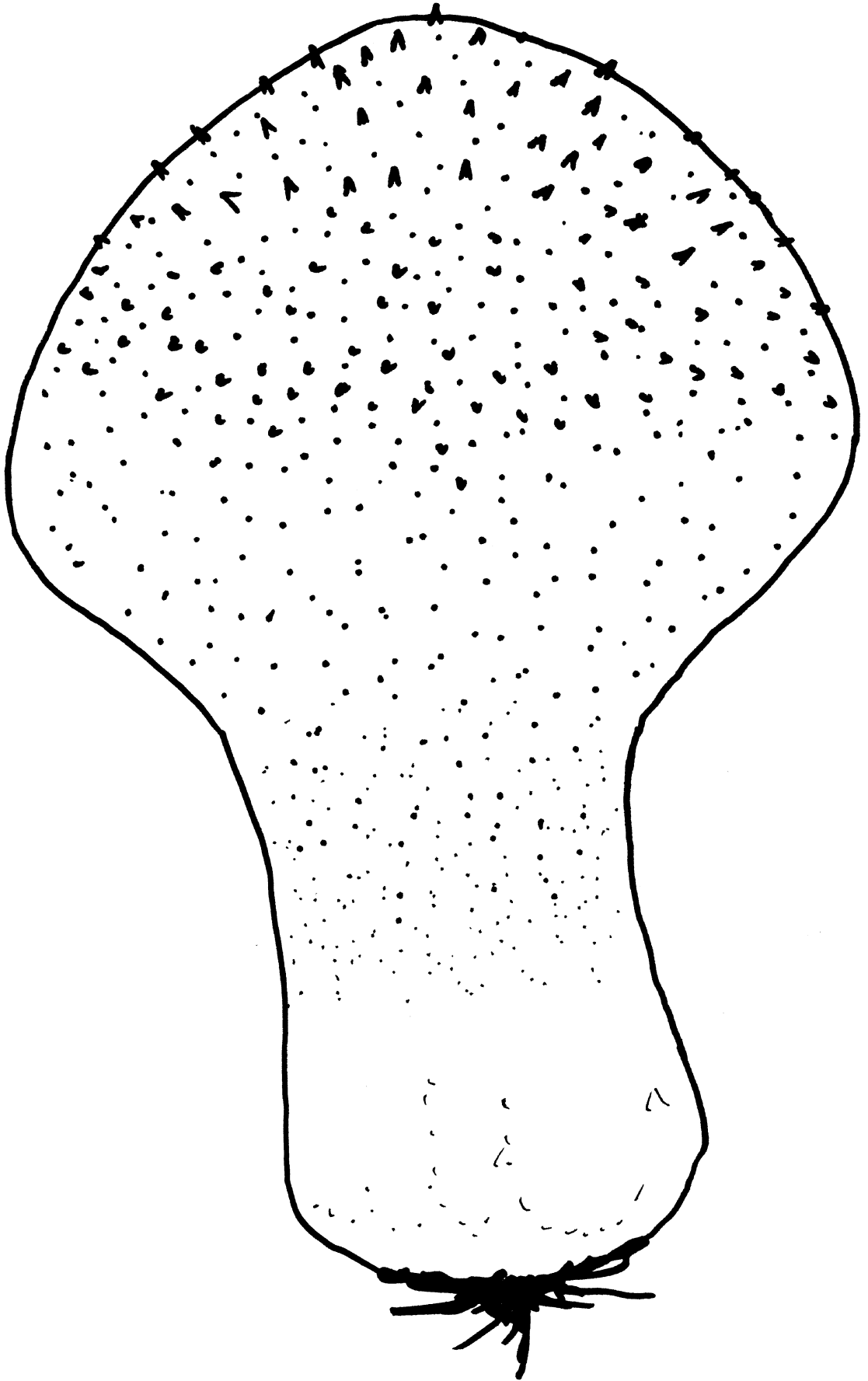


Рисунок 44.
Lycoperdon

Art

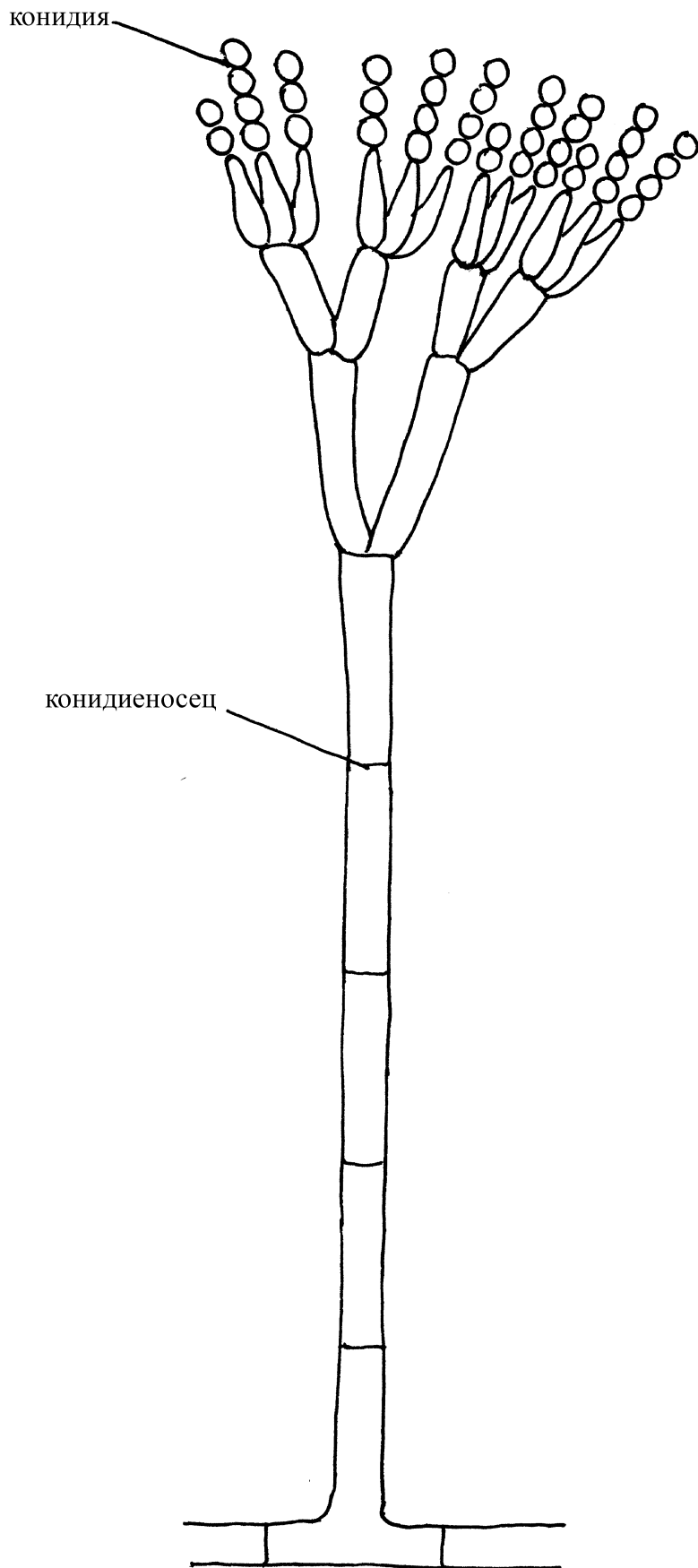


Рисунок 45.
Penicillium

Лит

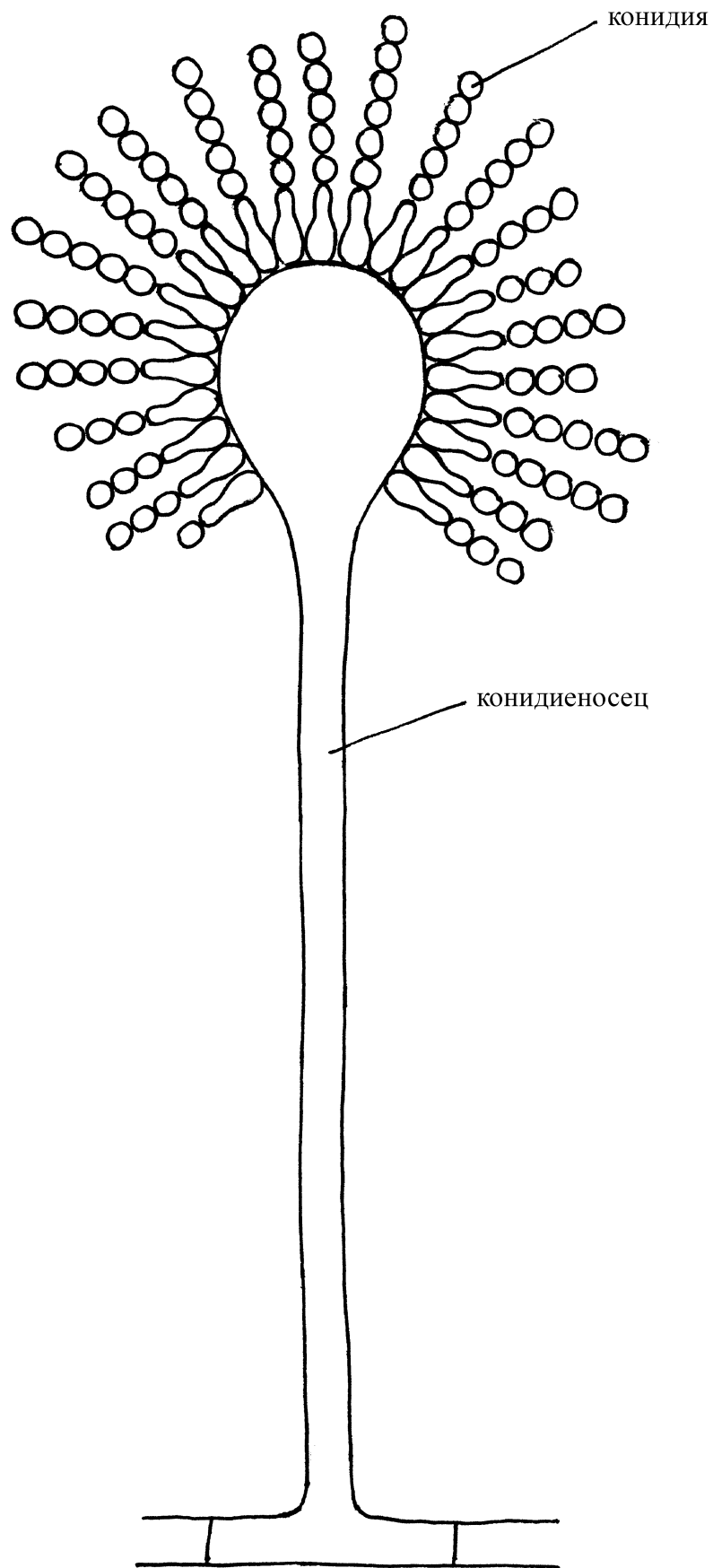
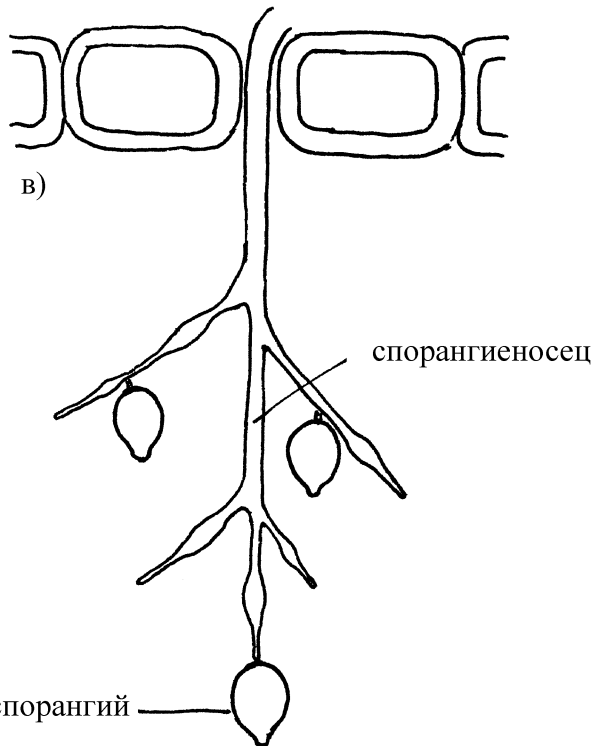
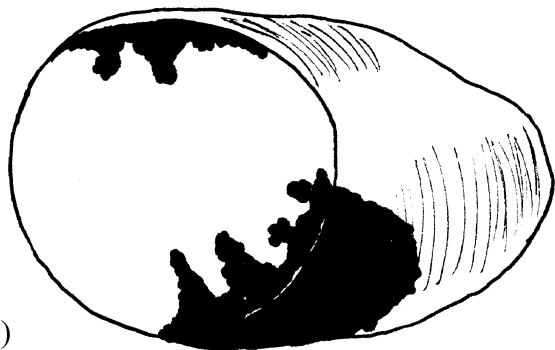
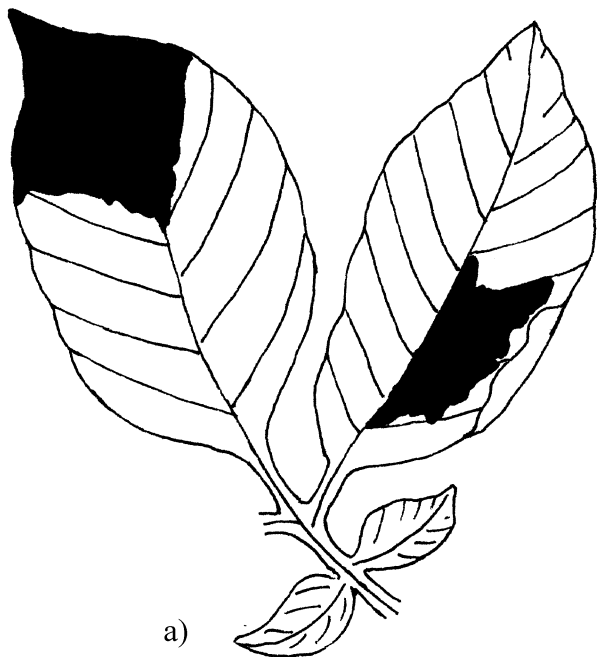


Рисунок 46.
Aspergillus

Лит



- а) пораженный лист картофеля
 б) пораженный клубень картофеля
 в) спороношение

Рисунок 47.
Phytophthora infestans

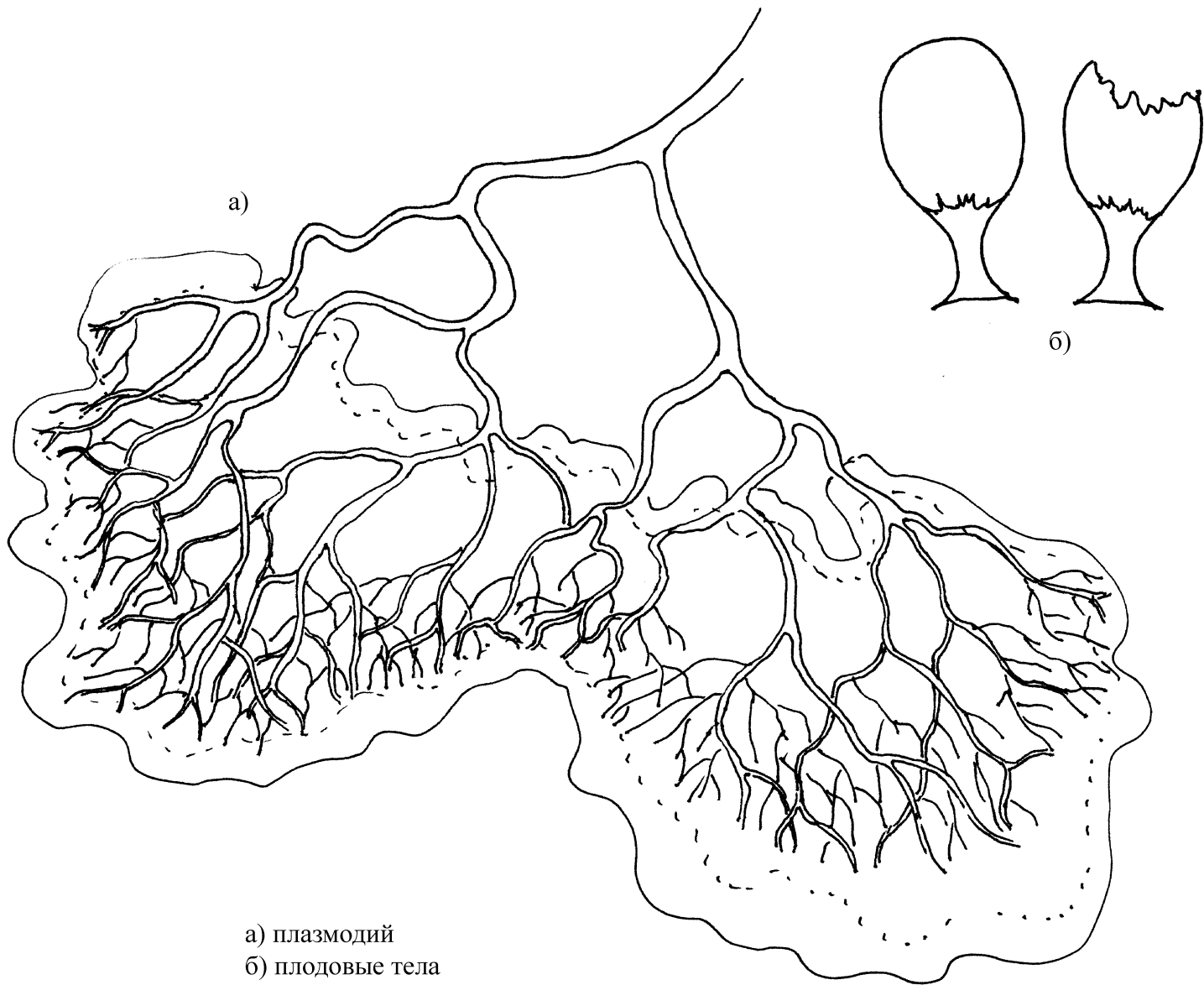


Рисунок 48.
Слизевики

det