

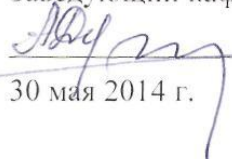
Учреждение образования «Белорусский государственный
педагогический университет имени Максима Танка»

Факультет естествознания
Кафедра общей биологии и ботаники

(рег. № УМ 26-15-Н. 2014)

СОГЛАСОВАНО

Заведующий кафедрой

 Деревинский А.В.

30 мая 2014 г.

СОГЛАСОВАНО

Декан факультета

 Наumenко Н.В.

31 мая 2014 г.

УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКИЙ КОМПЛЕКС ПО УЧЕБНОЙ ДИСЦИПЛИНЕ
Ботаника (альгология и микология)

для специальностей:

1-02 04 01 Биология и химия;

1-02 04 02 Биология и география

Составитель:

Свирид А.А., доцент кафедры общей биологии и ботаники учреждения
образования «Белорусский государственный педагогический университет
имени Максима Танка», кандидат биологических наук, доцент.

Рассмотрено и утверждено

на заседании Совета БГПУ «26» июня 2014 г., протокол № 9

Содержание УМК Ботаника (раздел Альгология и микология)

№ п/п	Наименование и содержание материалов	стр.
	Пояснительная записка к УМК	4
	I ВСПОМОГАТЕЛЬНЫЙ РАЗДЕЛ	7
I.1	Краткие методические указания по изучению учебной дисциплины	7
I.2	Перечень учебных изданий, рекомендуемых для изучения учебной дисциплины Ботаника (раздел Альгология и микология)	13
I.3	Часть учебной программы учебной дисциплины Ботаника (раздел Альгология и микология)	15
I.4	Учебно-методическая карта изучения раздела	24
I.5	Дополнения и изменения к программе на 2014-15 учебный год и на 2015-16 учебный год и учебно-методическая карта на 2015-16	32
	II ТЕОРЕТИЧЕСКИЙ РАЗДЕЛ	34
II.1	Тематика лекционных занятий	34
II.2	Материалы лекций	37
	III ПРАКТИЧЕСКИЙ РАЗДЕЛ	252
III.1	Тематика и задания для лабораторных занятий	252
III.2	Тематика и задания для семинарских занятий	255
	IV РАЗДЕЛ КОНТРОЛЯ ЗНАНИЙ	263
IV.1	Материалы текущей аттестации	263
IV.2	Материалы итоговой аттестации – вопросы и задания к экзамену	263
	ПРИЛОЖЕНИЕ	
1	Систематический список изучаемых таксонов водорослей, грибов и грибоподобных организмов, лишайников, слизевиков	269

ПОЯСНИТЕЛЬНАЯ ЗАПИСКА

Дисциплина «Ботаника» предусмотрена общеобразовательным стандартом и базовым учебным планом подготовки студентов по специальностям 1-02 04 01 Биология и химия и 1-02 04 02 Биология и география. Дисциплина «Ботаника» относится к блоку специальных дисциплин и состоит из четырех разделов: «Альгология и микология», «Анатомия растений», «Морфология растений», «Систематика растений».

Темы, рассматриваемые в процессе изучения раздела альгология и микология, позволят студентам овладеть основами фундаментальных и практических знаний в области таких современных биологических наук, как микология, лишенология, альгология. В предыдущие десятилетия благодаря использованию таких методов исследования как электронная микроскопия, кладистика, геносистематика и др. и анализа полученных результатов появились новые сведения о тонком строении, биологии, происхождении и филогенетических связях грибов, грибоподобных организмов, лишайников, водорослей. Сформировалось представление о многоцарственности системы органического мира. Произошедшие изменения значительно углубили и расширили объем изучаемого учебного материала, в связи с чем содержание раздела для восприятия студентами первого курса усложнилось. Для достижения высоких результатов им необходимо научиться систематически и вдумчиво работать над материалом курса. Этой цели способствует наличие научно-методического обеспечения в виде учебно-методического комплекса (УМК).

Целью УМК является **оказание методической помощи студентам в систематизации учебного материала в процессе подготовки к итоговой аттестации по учебной дисциплине Ботаника (раздел альгология и микология).**

К основным задачам УМК относятся:

- разработать комплекс учебно-методической документации для планомерного, поэтапного и эффективного овладения знаниями, умениями и навыками по учебной дисциплине Ботаника (раздел альгология и микология);
- раскрыть требования к содержанию и образовательным результатам усвоения учебной дисциплины, предъявляемыми стандартами высшего образования;
- предоставить учебно-методические рекомендации и другие средства обучения для эффективного выполнения лабораторных, практических и семинарских занятий в соответствии с учебным планом и учебно-программной документацией;
- разработать комплекс материалов текущей и итоговой аттестации, позволяющий определить соответствие результатов учебной деятельности обучающихся требованиям образовательных стандартов высшего образования;
- предоставить учебно-программную документацию, перечень учебных изданий и информационно-аналитических материалов, рекомендуемых для изучения учебной дисциплины.

УМК по учебной дисциплине «Ботаника» (альгология и микология) включает следующие рекомендованные положением об УМК разделы: теоретический, практический, раздел контроля знаний и вспомогательный. В электронном виде разделы представлены самостоятельными папками, внутри которых материал также структурирован по папкам. Часть УМК имеется в печатном виде и включает типовую и рабочую программу, лабораторные практикумы по альгологии и микологии, пособия по учебной практике по этим разделам и атлас контроля знаний, в котором представлены вопросы и задания для лабораторных, семинарских занятий и самоконтроля.

Теоретический раздел включает папки: материалы лекций, видеофильмы, основные учебники. Содержание лекций и основных учебных пособий позволяет иметь материалы для теоретического изучения альгологии и микологии в полном объеме, установленном типовым учебным планом по указанным специальностям. Последовательность изложения тем учитывает современные таксономические преобразования в макросистеме органического мира и логику всей учебной дисциплины «Ботаника»: грибы, лишайники, грибоподобные оомикоты,

слизевика, водоросли. Важное место для понимания процессов жизнедеятельности грибных организмов имеют видеофильмы, подборка которых представлена в данном разделе.

Практический раздел УМК содержит материалы для проведения лабораторных и семинарских занятий и занятий по учебной практике. В папках представлены электронные версии или отдельные материалы из опубликованных учебно-методических пособий и лабораторных практикумов. Для повышения эффективности лабораторных занятий создан атлас микрофотографий по основным объектам, изучаемым в лабораторном курсе. Эти фото можно использовать для детального рассмотрения строения таллома, клетки, хлоропласта на большом экране, после чего происходит осознанное самостоятельное исследование студентом микропрепарата под микроскопом. Фото из атласа и видеофильмы рекомендовано использовать студентам заочной формы обучения при выполнении лабораторных занятий на индивидуальном компьютере.

Раздел контроля знаний УМК содержит материалы текущей и итоговой (вопросы к экзамену) аттестации. Материалы текущей аттестации представляют собой электронную версию опубликованного атласа контроля знаний. В него включены тестовые вопросы, важнейшие термины по каждой теме, рисунки, вопросы для устного обсуждения, разнотипные задания на обобщение теории и практических умений, творческие задания. Открытые тесты из атласа являются обучающими и могут использоваться студентами для самостоятельного контроля усвоения знаний, чему способствуют имеющиеся в конце пособия ответы на вопросы. Контролирующие тесты по 4-м вариантам представлены отдельной папкой. Многообразие вопросов и заданий в разделе контроля знаний УМК позволяет эффективно использовать их в различном сочетании для студентов с разным уровнем подготовки.

Вспомогательный раздел УМК содержит все необходимые элементы учебно-программной документации, программно-планирующей документации воспитания, учебно-методической документации, перечень учебных изданий и информационно-аналитические материалы. Первые два раздела включают требуемые документы: типовой учебный план, учебный план и стандарт по указанной выше специальности; базовую и рабочую учебные программы, план воспитательной работы факультета естествознания.

Учебно-методическая документация содержит методические рекомендации автора УМК по изучению альгологии и микологии, материалы и рекомендации по проведению самостоятельной работы из учебного электронного текстового издания А.С. Воронина Самостоятельная работа студентов (ГОУ ВПО «Уральский государственный технический университет – УПИ», 2005). Проработка содержания данного пособия позволит первокурсникам овладеть технологиями самостоятельной работы. Имеются электронные версии учебных изданий методических рекомендаций в редакциях БГУ и Гомельского университета.

Перечень учебных изданий в виде отдельной папки в составе вспомогательного раздела включает в себя файл со списком основной и дополнительной литературы и электронные версии рекомендованных для изучения учебников и учебных пособий.

Информационно-аналитические материалы включают файлы с перечнем электронных образовательных ресурсов и терминами по микологии и альгологии, учебный терминологический словарь по альгологии и микологии Гомельского университета, словарь по микологии БГУ.

Надеемся, что УМК Ботаника (альгология и микология), позволит студентам первого года обучения овладеть содержанием дисциплины и приобрести необходимые компетенции.

С целью оптимизации использования материалов УМК в связи с наличием учебно-методических пособий по отдельным разделам, в данном сокращенном варианте УМК в виде одного файла представлены следующие материалы, отраженные в содержании. Учебно-методические пособия, используемые при изучении раздела «Альгология и микология» представлены самостоятельными файлами в **репозитории** БГПУ. В настоящем УМК в виде одного файла представлены следующие материалы:

РЕПОЗИТОРИЙ БГПУ

I ВСПОМОГАТЕЛЬНЫЙ РАЗДЕЛ

Краткие методические указания по изучению учебной дисциплины

Уважаемые студенты, Вы приступаете к изучению учебной дисциплины Ботаника. Дисциплина «Ботаника» предусмотрена общеобразовательным стандартом и базовым учебным планом подготовки студентов по специальностям 1-02 04 01 Биология и химия и 1-02 04 02 Биология и география. Учебная дисциплина **Ботаника** входит в цикл специальных дисциплин Государственный компонент состоит из четырех разделов: Альгология и микология, Анатомия растений, Морфология растений, Систематика растений.

Прежде всего, познакомимся с **требованиями образовательного стандарта Республики Беларусь**. На освоение ботаники Типовой учебный план отводит следующий объем работы (в часах): всего 284, из них аудиторные занятия составляют 190 и самостоятельная работа студентов – 94 часа. В часы, отводимые на самостоятельную работу по учебной дисциплине, включается время, предусмотренное на подготовку к экзаменам. Числовой способ выражения трудоемкости учебной работы студента, основанный на достижении результатов обучения, обозначается как «**Зачетная единица**». Одна зачетная единица соответствует 36–40 академическим часам. Трудоемкость учебной работы студента для достижения результатов обучения учебной дисциплине «Ботаника» выражается в 6,5 зачетных единицах.

В пункте 7.5 **образовательного стандарта** изложены требования к обязательному минимуму содержания учебных программ и компетенциям по учебным дисциплинам

Обязательный минимум содержания учебной дисциплины «Ботаника» и требования к знаниям, умениям и владениям представлены ниже.

Ботаника

Грибы и грибоподобные организмы. Лишайники как биологическая группа лишенизированных грибов. Водоросли как совокупность ряда самостоятельных отделов фотосинтезирующих талломных организмов. Строение, размножение, способы питания, экология и распространение, классификация, значение в природе и жизни человека.

Растительные ткани: образовательные, покровные, механические, проводящие, основные и выделительные. Вегетативные органы растения. Первичное строение корня. Вторичное строение корня. Стебель. Типы первичной и вторичной структуры стебля двудольных, однодольных покрытосеменных и голосеменных растений. Стеллярная теория. Лист. Анатомическое строение листа двудольных, однодольных и голосеменных растений. Генеративные органы растений. Спорогенез. Гаметогенез. Двойное оплодотворение у цветковых растений. Апомиксис. Строение семян однодольных и двудольных растений.

Морфология растений. Вегетативные органы растений. Корень и корневые системы. Строение побега. Типы побегов. Строение почки. Типы почек. Нарастание и системы ветвления побегов. Лист. Морфология листа. Простые и сложные листья. Дробление листовой пластинки. Жилкование. Разнообразие листьев. Листорасположение. Специализация и метаморфоз побегов. Надземные и подземные метаморфозы побега. Метаморфозы корней. Метаморфоз листьев. Бесполое и половое размножение растений. Типы естественного и искусственного вегетативного размножения растений. Спорофит. Гаметофит. Закономерности циклов развития основных групп растений. Строение соцветия. Типы соцветий. Общие закономерности строения цветка. Многообразие цветков. Андроцей. Гинецей. Завязь. Семязачаток. Формула и диаграмма цветка. Опыление: автогамия и аллогамия. Приспособления к опылению. Семя. Морфологические типы семян. Проросток. Надземное и подземное прорастание семян. Образование и строение плодов. Морфологическая и морфогенетическая классификации плодов. Распространение плодов и семян.

Отделы: Моховидные, Риниофиты, Псилотофиты, Плауновидные, Хвощевидные, Папоротниковидные. Голосеменные. Покрытосеменные. Общая характеристика, классы, порядки, семейства, специфика строения и размножения.

В результате изучения учебной дисциплины студент должен:

знать:

- происхождение, строение и принципы функционирования растительных тканей;
- микро-, макроструктуру и выполняемые функции вегетативных (стебля, корня и листа) и генеративных (цветка, плода и семени) органов растений;
- способы бесполого и полового размножения, особенности циклов развития отделов грибов, водорослей и растений;

– структурно-функциональная организация и общие эволюционные закономерности развития отделов водорослей, грибов, лишайников, моховидных, плауновидных, хвощевидных, папоротниковидных, голосеменных и покрытосеменных растений.

уметь:

- использовать микроскопическое оборудование для изучения внутреннего строения организмов различных таксономических групп (водоросли, грибы, лишайники и растения);
- владеть навыками приготовления временных и постоянных препаратов органов и тканей и составлять их характеристику;
- устанавливать видовую принадлежность грибов, лишайников, водорослей и растений, используя определители, и оценивать значение их в природе и жизни человека;
- составлять схемы жизненных циклов и анализировать их с позиций приспособления организмов к определенной среде обитания и форме существования.

владеть:

- знаниями об особенностях морфологии, экологии, размножения и географического распространения растений, водорослей, грибов и лишайников; их роли в природе и хозяйственной деятельности человека;

методиками анализа и оценки результатов лабораторных и полевых исследований; методикой определения растений, морфологического описания растений; навыками техники безопасности при работе в биологической лаборатории и в природе.

Освоение образовательной программы учебной дисциплины «Ботаника» должно обеспечить **формирование следующих групп компетенций:**

- **академических компетенций**, включающих знания и умения по изученным учебным дисциплинам, умение учиться;
- **социально-личностных компетенций**, включающих культурно-ценностные ориентации, знание идеологических, нравственных ценностей общества и государства и умение следовать им;
- **профессиональных компетенций**, включающих способность решать задачи, разрабатывать планы и обеспечивать их выполнение в избранной сфере профессиональной деятельности.

Компетенция – знания, умения, опыт и личностные качества, необходимые для решения теоретических и практических задач.

Компетентность – выраженная способность применять свои знания и умения (СТБ ИСО 9000-2006).

Для учебной дисциплины «Ботаника» в учебном плане установлены следующие виды деятельности: теоретическое обучение на протяжении 4-х семестров, два экзамена (первый и четвертый семестры) и два зачета (второй и третий семестр), учебная практика после первого и второго курсов.

Типовым учебным планом для теоретического обучения и практики по дисциплине «Ботаника» предусмотрено формирование следующих компетенций, расшифрованных в таблице.

Таблица: Состав компетенций, их коды и требования к ним

Группа	Код	Требования к компетенциям
Теоретическое обучение учебной дисциплине «Ботаника»		
Академическая компетенция	АК-1	Уметь применять базовые научно-теоретические знания для решения теоретических и практических задач.
	АК-2	Владеть системным и сравнительным анализом.
	АК-3	Владеть исследовательскими навыками.
	АК-4	Уметь работать самостоятельно.
	АК-6	Владеть междисциплинарным подходом при решении проблем.
	АК-7	Иметь навыки, связанные с использованием технических устройств, управлением информацией и работой с компьютером.
	АК-8	Обладать навыками устной и письменной коммуникации.
	АК-9	Уметь учиться, повышать свою квалификацию в течение всей жизни.
	АК-10	Уметь осуществлять учебно-исследовательскую деятельность.

Социально-личностные компетенции	СЛК-1	Обладать качествами гражданственности.
	СЛК-2	Быть способным к социальному взаимодействию.
	СЛК-3	Обладать способностью к межличностным коммуникациям.
	СЛК-4	Владеть навыками здоровьесбережения.
	СЛК-5	Быть способным к критике и самокритике.
	СЛК-6	Уметь работать в команде.
	СЛК-7	Быть способным к осуществлению самообразования и самосовершенствования профессиональной деятельности.
Практики учебные (14 недель): – по ботанике (2,5 недели)		
АК-3	Владеть исследовательскими навыками.	
АК-4	Уметь работать самостоятельно.	
СЛК-6	Уметь работать в команде.	
СЛК-7	Быть способным к осуществлению самообразования и самосовершенствования профессиональной деятельности.	
Профессиональные компетенции – Обучающая деятельность		
ПК-1-О	– эффективно реализовывать обучающую деятельность.	
ПК-3-О	– использовать оптимальные методы, формы, средства обучения.	
Профессиональные компетенции – Воспитательная деятельность		
ПК-1-В	эффективно реализовывать воспитательную деятельность.	
ПК-2-В	использовать оптимальные методы, формы, средства воспитания.	
Профессиональные компетенции – Развивающая деятельность		
ПК-2-Р	– развивать навыки самостоятельной работы обучающихся с учебной, справочной, научной литературой и др. источниками информации.	
Профессиональные компетенции – Ценностно-ориентационная деятельность		
ПК-4-ЦО	– осуществлять самообразование и самосовершенствование профессиональной деятельности.	

Раздел «Альгология и микология» учебной дисциплины «Ботаника»

На изучение раздела Альгология и микология предусмотрено 50 часов аудиторных и 62 часа самостоятельной работы (3 зачетные единицы). Реально, как показывает опыт, на самостоятельную работу приходится в зависимости от уровня подготовленности студента, до 100 часов. Аудиторные часы распределены следующим образом: – 26 ч. лекции, 18 ч. лабораторные занятия, 6 часов семинары. В зимнюю сессию – экзамен.

Темы, рассматриваемые в процессе изучения дисциплины, позволяют Вам, студенты овладеть основами фундаментальных и практических знаний в области таких современных биологических наук, как альгология, микология, лишенология.

Целью изучения раздела «Альгология и микология» является формирование системы знаний о многообразии водорослей, грибов грибоподобных организмов, лишайников во взаимосвязи их структурно-функциональной организации, биологии, образа жизни, экологии, эволюции, распространения, значения в природе и практического использования в хозяйственной деятельности человека.

К основным задачам раздела относятся:

- изучение морфолого-биологических характеристик основных таксонов водорослей, грибов лишайников, принципов их классификации, распространения и роли в природных экосистемах;
- изучение способов бесполого и полового размножения, закономерностей онтогенеза, циклов развития и направления эволюции различных систематических групп грибов, водорослей и лишайников;

- развитие умений и навыков определения таксонов водорослей, грибов и лишайников на макроскопическом и микроскопическом уровнях, их характеристики, понимание путей рационального использования и охраны.

РЕПОЗИТОРИЙ БГПУ

ТРЕБОВАНИЯ К ПОДГОТОВКЕ СТУДЕНТОВ

Т.к., компетенция – это знания, умения, опыт и личностные качества, необходимые для решения теоретических и практических задач, ниже перечислим основные требования к знаниям и умениям студентов в ходе изучения раздела «Альгология и микология» учебной дисциплины «Ботаника».

*В результате изучения раздела «Альгология и микология» учебной дисциплины «Ботаника» студент должен **знать**:*

- предмет, объект, методы исследования и задачи наук альгология и микология;
- понятие о водорослях как совокупности ряда самостоятельных отделов фотосинтезирующих талломных организмов, объединяемых в несколько филогенетических групп ранга царство;
- понятие о грибах как особой морфо-эколого-трофической группе гетеротрофных осмотротрофных преимущественно мицелиальных организмах;
- понятие о грибах, как особом монофилетичном Царстве Mycota;
- понятие о лишайниках как биологической группе лишенизированных грибов;
- понятие о грибоподобных организмах отдела Oomycota, сходных с грибами морфо-эколого-трофически, но имеющих родственные связи с хромобионтными водорослями и относящиеся к царству Chromista;
- понятие о слизевиках как особой эколого-трофической группе гетеротрофных организмов, на вегетативной (трофической) стадии, живущих подобно амебам, на репродуктивной – формирующих спороносные структуры подобно грибам, но разные по происхождению и родственным связям (В XIX веке А.Де Бари назвал их «грибоживотными» – Mycetozoa);
- строение талломов водорослей, грибов, лишайников и направления их эволюции;
- строение клеток водорослей и грибов;
- состав клеточных оболочек, запасных веществ, пигментов указанных групп организмов;
- способы бесполого и полового размножения;
- строение органов полового и бесполого размножения;
- типы и способы половых процессов;
- строение спороносных структур и плодовых тел;
- особенности циклов развития отделов грибов, водорослей;
- место мейоза в циклах развития;
- чередование стадий и ядерных фаз в течение цикла развития;
- общие эволюционные закономерности развития отделов водорослей, грибов, лишайников;
- строение, размножение и жизненные циклы важнейших представителей, указанных в списке приложения полужирным начертанием

***уметь*:**

- изучать макроскопические объекты (талломы, плодовые тела, растения, пораженные грибными болезнями) визуально и с помощью лупы и давать им характеристику;
- распознавать группы талломных организмов по внешним признакам строения их тела, структур размножения (спороншения, плодовые тела, вегетативные структуры – соредии, изидии, клубеньки), пораженных частей растений;
- использовать оптические приборы (лупы, бинокляры, микроскопы) при изучении биологических объектов;
- готовить временные препараты и изучать их для составления характеристики;
- определять тип таллома, форму клеток (соотношение диаметра к высоте) на временном препарате, находить ядро, хлоропласты, оболочку;
- схематически рисовать общий вид талломов и клеток, хлоропласта;
- распознавать состояние клеток в талломе (интерфазное, состояние митотического деления, цитокинез);
- устанавливать видовую принадлежность грибов, лишайников, водорослей, используя определители, и оценивать значение их в природе и жизни человека;
- составлять схемы жизненных циклов и анализировать их с позиций приспособления организмов к определенной среде обитания и форме существования.

владеть:

- знаниями об особенностях морфологии, экологии, размножения и географического распространения водорослей, грибов и лишайников, их роли в природе и хозяйственной деятельности человека;
- методиками анализа и оценки результатов лабораторных и полевых исследований;
- методикой определения групп водорослей, грибов и лишайников и морфологического и анатомического описания;
- навыками техники безопасности при работе в биологической лаборатории и в природе.

**Методы и методические приемы, необходимые для овладения содержанием дисциплины
Ботаника (альгология и микология) и приобретения необходимых компетенций**

1. Осознанное, мотивированное запоминание на лекции. Умение слышать, а не только слушать. Мобилизация имеющихся знаний и пополнение их новыми сведениями. Четко и конкретно ответить на вопрос, выходя из аудитории: Что я узнал нового? Можно подчеркивать красным цветом или ставить любые привлекательные символы.

2. Работа с учебником и имеющейся дополнительной литературой. Возможно использование интернет или электронных учебников. При этом делать краткие записи в лекционной тетради или выписки в отдельной тетради.

3. Подготовка к лабораторным и семинарским занятиям, выполнение самостоятельной работы.

4. Заполнение сравнительных таблиц по отделам грибов и водорослей. (Образцы таблиц смотри ниже)

Таблица 1. Краткая характеристика отделов водорослей

Отделы, классы	Строение таллома	Строение клетки: оболочка, хлоропласты	Пигменты и запасные вещества	Бесполое размножение	Половой процесс	Циклы развития	Представители
----------------	------------------	--	------------------------------	----------------------	-----------------	----------------	---------------

Возможно, составить более подробные таблицы (табл. 2). Характеристики можно записать в горизонтальных рядах, а в вертикальных столбцах представить наименование отделов.

Таблица 2. Характеристика отделов водорослей

Признаки/ Отдел	Зеленые	Харовые	Бурые	Красные
Латинское название				
число классов				
число видов				
среда обитания				
таллом				
оболочка клетки (строение)				
оболочка клетки (состав)				
внешняя форма хлоропластов				
внутреннее строение				
пиреноид				
происхождение хлоропластов				
пигменты				
окраска				
запасные вещества				
типичные особенности				
бесполое размножение				
половой процесс				
тип жизненного цикла				
смена поколений				
классификация				
представители				
практическое значение				

Эвгленовые; Золотистые; Желто-зеленые; Дiatомовые; Криптофитовые; Динофитовые.

Таблица 3. Краткая характеристика отделов царства Грибы (Mycota).

Отделы, классы	Строение вегетативного тела	Цитологические и биохимические особенности	Бесполое размножение, тип митоспороношений	Половой процесс	Половые, или мейоспороношения	Тип плодового тела	Представители
----------------	-----------------------------	--	--	-----------------	-------------------------------	--------------------	---------------

Таблица 4. Характеристика отделов грибов и грибоподобных организмов

Признаки/ Отдел	Хитридиомикота	Зигомикотоа	Аскомикота	Базидиомикота
Латинское название				
число классов				
число видов				
среда обитания				
таллом				
оболочка клетки (строение)				
оболочка клетки (состав)				
жгутиковая стадия				
запасные вещества				
типичные особенности				
бесполое размножение				
половой процесс				
тип жизненного цикла				
классификация				
представители				
практическое значение				

Царство Chromista. Отдел Oomycota. Царство Protozoa. Отделы: Мухомycota, Plasmodiophoromycota, Dictyosteliomycota, Acrasiomycota.

5. При подготовке к лабораторным занятиям составлять по материалам учебников и лекций краткие записи в табличном или ином варианте по особенностям строения тела и клетки, биологии, экологии, циклов развития некоторых видов грибов и водорослей, важных в теоретическом или практическом плане.

Таблица 5. Сравнительная обобщающая таблица по разнообразию видов грибов

Представители	Положение в системе	Особенности					Значение и образ жизни
		Вегетативное тело	Плодовое тело	Бесполое размножение	Половой процесс и половое спороношение	Цикл развития	

6. Составление классификационных схем. Ведение терминологического словаря.

8. Творческое участие в подготовке и проведении внеаудиторных мероприятий и учебных конференций.

9. Выполнение заданий из учебного пособия «Атлас контроля знаний» и обобщающих заданий тематики «Развитие общебиологических понятий в курсе «Альгология и микология».

10. При характеристике изучаемых под микроскопом препаратов водорослей использовать следующий план.

- Назвать вид водоросли и положение в системе.
- Охарактеризовать строение таллома: тип таллома, внешний вид таллома, каким образом расположены клетки в талломе.
- Строение клеток: соотношение диаметра к высоте клетки, строение оболочки, строение и положение хлоропластов, пиреноид.
- Состояние клеток в талломе: в стадии вегетации, в стадии деления: только начало деления без перегородки между дочерними клетками, в конце деления, когда намечается формирование клеточной оболочки между дочерними клетками.
- Указать способ роста многоклеточного таллома: диффузный, верхушечный, вставочный.
- Указать способы бесполого (вегетативного и спорового) размножения, тип и способ полового процесса, место оплодотворения и формирования зиготы, последующее состояние зиготы. Способы переживания неблагоприятного периода. Каким образом появляется дочерний организм следующего поколения с иными генетическими признаками? Каким образом новый дочерний организм следующего поколения начинает размножаться при благоприятных условиях, становясь родительским?

- Краткая характеристика последовательных этапов в жизненном цикле вида. Наименование жизненного цикла по наиболее продолжительной ядерной стадии? Местообитание вида. Приспособления к образу жизни. Распространение. Значение в природе и использование.

РЕПОЗИТОРИЙ БГПУ

ПЕРЕЧЕНЬ УЧЕБНЫХ ИЗДАНИЙ, РЕКОМЕНДУЕМЫХ ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ УЧЕБНОЙ ДИСЦИПЛИНЫ БОТАНИКА (РАЗДЕЛ АЛЬГОЛОГИЯ И МИКОЛОГИЯ)

Основная литература

1. Альгология и микология: учеб. Пособие / А.С.Шуканов [и др.]. – Минск: БГУ, 2009. – 423 с.
2. Ботаника: Курс альгологии и микологии: Учебник / Под ред. Ю.Т. Дьякова. – М.: Изд-во МГУ, 2007. – 550 с. – (Классический университетский учебник).
3. Гарибова, Л.В., Лекомцева, С.Н. Основы микологии: морфология и систематика грибов и грибоподобных организмов. Учебн. пособие. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2005.
4. Кавцевич, В.Н. Лабораторный практикум по альгологии. / В.Н. Кавцевич, А.А. Свирид, И.Э. Бученков. — Минск, 2004.
5. Курс низших растений: Учебник для студентов ун-в. /Под ред. М.В. Горленко.— М., 1981.
6. Свирид А.А. Атлас контроля знаний по микологии и альгологии: пособие / А.А. Свирид, А.В. Деревинский, И.В. Бученков. – Минск: БГПУ, 2011. – 192 с.
7. Свирид, А.А. Микология и лишенология. Лабораторный практикум. / А.А. Свирид, В.Н. Кавцевич, А.В. Деревинский, А.А. Деревинская. — Минск, 2007.
8. Белякова Г.А Ботаника: в 4 т. Т. 1. Водоросли и грибы : учебник для студ. высш. учеб. заведений / Г.А. Белякова, Ю.Т. Дьяков, К.Л. Тарасов – М.: Издательской центр «Академия», 2006.
9. Белякова Г.А Ботаника: в 4 т. Т. 2. Водоросли и грибы : учебник для студ. высш. учеб. заведений / Г.А. Белякова, Ю.Т. Дьяков, К.Л. Тарасов – М.: Издательской центр «Академия», 2006 – 320 с.
10. Стрельская, О.Я. Низшие растения. Систематика. / Под. ред. акад. Н.А. Дорожкина. — Минск: Вышэйшая школа, 1985.

Дополнительная

1. Альгология и микология: летняя учебная практика: Учебное пособие / А.С. Шуканов и др. – Минск, 2007.
2. Бученков, И.Э. Учебно-полевая практика по ботанике. Альгология, лишенология. / И.Э. Бученков, В.Н. Кавцевич, А.А. Свирид. — Минск, 2004.
3. Бученков, И.Э. Учебно-полевая практика по ботанике. Микология. / И.Э. Бученков, А.А. Свирид, В.Н. Кавцевич. — Минск, 2005.
4. Водоросли. Справочник / Вассер С.П., Кондратьева Н.В., Масюк Н.П. и др. – Наук. думка, 1989. – 608 с.
5. Горленко М.В., Гарибова Л.В., Сидорова И.И. и др. Все о грибах. – М.: Лесная промышленность, 1986.
6. Жизнь растений в 6 т. Т.2 Грибы /Под ред. М.В. Горленко. – М.: Просвещение, 1976.
7. Жизнь растений в 6 т. Т.3 Водоросли / Под ред. М.М. Голлербаха. – М.: Просвещение, 1977.
8. Лемеза Н.А., Шуканов А.С. Малый практикум по низшим растениям. – Минск: изд-во Універсітэцкае, 1994 и 2008 г.
9. Микология: основные понятия и термины. – Мн.: БГУ, 2004
10. Саут, Р. Основы альгологии. / Р Саут, А Уиттик. — М., 1990.

Список дополнительной литературы по лишайникам:

1. Г. Бязров Лишайники в экологическом мониторинге. – М.: Научный мир, 2002. – 336
2. Голубкова Н.С. К вопросу о происхождении и путях эволюции лишайникового симбиоза // новости систематики низших растений. СПб.: Наука, 1993. Т. 29. С. 84-104.

ИНФОРМАЦИОННЫЕ РЕСУРСЫ

Источники Интернет:

Сайт: популярный сайт о фундаментальной науке <http://elementy.ru/>

1. Научный центр «Академгородок», Новосибирск: <http://www.nsc.ru/>
2. Базы данных "Лотус" <http://www.florin.ru/florin/db/lotus.htm>
3. Всероссийский институт научной и технической информации РАНЕИ:
<http://www.viniti.msk.su/>
4. Государственные научные центры России
<http://www.extech.msk.su/gnc/vxod.htm>
5. Долгосрочные исследовательские гранты, США: <http://www.friends-partners.org/fp/friends/search/isf.html>
6. Издательский дом "Питер", заказ книг: <http://www.piter-press.ru/> по электронной почте Этот адрес электронной почты скрывается от разных спамерских поисковых роботов. Чтобы увидеть ее нужно активировать Ява-скрипт..
7. Институт биоорганической химии: <http://www.siohc.ras.ru/>
8. Институт молекулярной биологии им.Энгельгардта, Москва: <http://www.eimb.rssi.ru/>
9. Институт физико-химической биологии им. Белозерского МГУ: <http://www.genebee.msu.su/>
10. Институт цитологии и генетики, Новосибирск: <http://www.bionet.nsk.su/>
11. Международный научный фонд (фонд Сороса): <http://www.isf.ru/>
12. Международный центр научно-технической информации: <http://www.icsti.su/>
13. Морские лаборатории: <http://www.ocean.ru/>
14. Московский государственный университет им. М.В.Ломоносова: <http://www.msu.ru/>
16. Научная библиотека МГУ: <http://www.lib.msu.su/>
17. Научные исследования в МГУ: <http://www.msu.ru/win/sci/home.html>
18. Российская Академия наук:
<http://www.ras.ru/>
<ftp://ftp.ras.ru/>
<gopher://gopher.ras.ru/>
20. Русский фонд фундаментальных исследований: <http://www.rfbr.ru/>
21. Санкт-петербургский государственный университет: <http://www.pu.ru/>

Выписка из учебной программы Ботаника (раздел альгология и микология)

ПРИМЕРНЫЙ ТЕМАТИЧЕСКИЙ ПЛАН

№	Названия разделов и тем занятий	Количество аудиторных часов				СУРС
		Всего	в том числе			
лекций	семинарских занятий		лабораторных занятий			
Раздел I. Альгология и микология						
1.1	Введение	2	2			
1.2	Грибы, лишайники, грибоподобные организмы	30	14	4	12	
1.2.1	Царство Грибы(Mycota)	2	2			
1.2.1.1	Многообразие, эволюция, экологические группы грибов	2		2		
1.2.2	ОтделыChytridiomycota и Zygomycota	2	2			
1.2.2.1	Порядки Chytridiales, Mucorales	2			2	
1.2.3	ОтделAscomycota	2	2			
1.2.3.1	ОтделAscomycota: классификация и представители	2			2	
1.2.4	Отдел Basidiomycota. Класс Basidiomycetes	2	2			
1.2.4.1	Класс Basidiomycetes	2			2	
1.2.5	Классы Urediniomycetes и Ustilaginomycetes	2	2			
1.2.5.1	Порядки Uredinales и Ustilaginales	2			2	
1.2.6	Отдел Deuteromycota	1	1			
1.2.6.1	Класс Nyphomycetales	1			1	
1.2.7	Лишайники	1	1			
1.2.7.1	Строение и размножение лишайников	1			1	
1.2.7.2	Лишайники как лишенизированные грибы	2		2		
1.2.8	Грибоподобные организмы. Отдел Oomycota. Слизевик	2	2			
1.2.8.1	Классы Oomycetes, Мухомycetes, Plasmodiophoromycetes	2			2	
1.3	Водоросли	18	10	2	6	
1.3.1	Водоросли. Общая характеристика.	2	2			
1.3.1.1	Многообразие, эволюция, экологические группы водорослей	2		2		
1.3.2	Отделы Зеленые, Эвгленовые водоросли	2	2			
1.3.2.1	Отдел Зеленые: классификация	2			2	
1.3.3	Отделы Харовые, Золотистые, Желто-зеленые водоросли	2	2			
1.3.3.1	Отделы Харовые, Желто-зеленые водоросли: классификация	1			1	
1.3.4	Отделы Диатомовые, Бурые водоросли	2	2			
1.3.4.1	Отдел Диатомовые, Бурые водоросли: классификация	2			2	
1.3.5	Отделы Красные водоросли, Динофиты, Крптофиты	2	2			
1.3.5.1	Отделы Красные водоросли: классификация	1			1	
	Всего по разделу	50	26	6	18	

II. СОДЕРЖАНИЕ УЧЕБНОГО МАТЕРИАЛА

РАЗДЕЛ I. АЛЬГОЛОГИЯ И МИКОЛОГИЯ

Тема 1.1. Введение

Объект, предмет, методы изучения ботаники. Краткий очерк истории развития ботаники. Основные современные системы органического мира: пятицарственная система Уиттекера, многоцарственные системы. Общие и специфические признаки водорослей, грибов, грибоподобных организмов (уровни организации и типы талломов, типы и способы питания, размножение, жизненные циклы, роль в круговороте веществ в природе).

Краткая характеристика разделов «Альгология» и «Микология». Связь с другими науками (зоологией, микробиологией, фитопатологией, медициной).

1.2. Грибы, лишайники, грибоподобные организмы

Тема 1.2.1. Царство Грибы (*Mycota*, *Fungi*)

Общая характеристика. Вегетативное тело. Одноклеточные талломы. Ризомицелий. Неклеточный (ценоцитный) и многоклеточный мицелий. Септы. Талломы дрожжей. Псевдомицелий. Развитие вегетативного мицелия из спор, характер роста и ветвления. Видоизменения мицелия: апрессории, инфекционные гифы, гаустории, столоны, ризоиды, ловчие гифы, мицелиальные тяжи, ризоморфы, склероции, плектенхима и др.

Особенности строения и деления клеток грибов. Структурные углеводы и запасные вещества, пигменты, токсины (фитотоксины, микотоксины, антибиотики). Питание грибов.

Размножение. Вегетативное (регенерация участков мицелия, деление и почкование дрожжей, хламидоспоры). Бесполое размножение с помощью спор. Зооспорангии и зооспоры. Спорангии и спорангиоспоры. Конидиеносцы и конидии. Плеоморфизм. Эволюция бесполого спороношения в связи с переходом грибов от водного к наземному образу жизни. Роль и место бесполого спороношения в цикле развития различных грибов. Анаморфа.

Половое воспроизведение у грибов. Гомоталлические и гетероталлические виды. Холокарпические и эукарпические виды. Типы и способы осуществления половых процессов. Три стадии полового цикла – плазмогамия, кариогамия, мейоз. Половое спороношение – телеоморфа.

Смена ядерных фаз: гаплофаза, дикариотичная фаза, диплофаза. Основные варианты циклов развития: гаплоидный, гапло-дикариотичный, дикариотичный, гапло-диплофазный, диплофазный. Утрата типичного полового процесса в разных группах грибов. Гетерокариоз. Парасексуальный процесс.

Экологические группы грибов по трофическим связям (сапрофитизм, паразитизм, симбиоз), типу субстрата, по отношению к среде обитания. Влияние факторов окружающей среды на рост и развитие грибов. Распространение грибов. Способы перенесения неблагоприятных условий.

Охрана и рациональное использование грибов. Принципы классификации грибов.

Тема 1.2.2. Отделы *Chytridiomycota* и *Zygomycota*

Отдел *Chytridiomycota*. Отличительные признаки как водных грибов. Класс Хитридиомикеты (*Chytridiomycetes*). Экология и распространение. Вегетативное тело (амебоид, ризомицелий, ценоцитный мицелий). Бесполое размножение. Формирование и строение зооспор. Половые процессы. Порядок *Chytridiales*. Приспособления к внутриклеточному паразитированию на однолетних растениях возбудителей черной ножки капустных (*Olpidium brassicae*) и рака картофеля (*Synchytrium endobioticum*). Меры борьбы с болезнями. Работы белорусских ученых. Порядок *Monoblepharidales*. Строение, размножение, экология. Происхождение и эволюция хитридиомикетов.

Отдел *Zygomycota*. Отличительные признаки как первой группы первичноназемных грибов. Класс Зигомицеты (*Zygomycetes*). Экология и распространение. Приспособления к наземной среде обитания. Строение мицелия и его дифференциация. Бесполое размножение.

Спорангии (стило-, мероспорангии, спорангиоли), конидии. Эволюция бесполого спороношения в пределах класса. Половой процесс. Зигоспорангий. Порядок Mucorales. Строение и жизненный цикл представителей плесневых грибов. Гетероталлизм. Порядок Entomophthorales. Особенности строения и размножения в связи с паразитическим образом жизни. Везикулярно-арбускулярная микориза грибов рода гломус (*Glomus*).

Тема 1.2.3. Отдел Ascomycota

Отдел Ascomycota. Отличительные признаки. Экология и распространение. Вегетативное тело – дрожжевидный таллом и септированный мицелий. Бесполое размножение. Конидии. Органы полового размножения. Половой процесс и развитие полового спороношения (сумок). Биологическое значение аскогенных гиф. Типы сумок. Способ формирования сумкоспор и их рассеивание. Типы плодовых тел. Аскострома. Типичный гаплодигамитический цикл развития сумчатых грибов с чередованием анаморфы и телеоморфы. Критерии классификации сумчатых грибов.

Класс Hemiascomycetes или голосумчатые. Отличительные признаки. Порядок Saccharomycetales. Дрожжевые грибы. Строение вегетативного тела. Бесполое размножение. Варианты полового процесса. Чередование диплоидной и гаплоидной ядерных фаз в циклах развития. Распространение и использование дрожжей.

Класс Euascomycetes или плодосумчатые. Отличительные признаки. Половой процесс. Переход от гаметангиогамии к соматогамии. Чередование трех ядерных фаз в цикле развития. Классификация.

Порядок Eurotiales. Краткая характеристика. Плесневые грибы. Экология, распространение, практическое использование. Анаморфа пеницилла и аспергилла.

Порядок Erysiphales. Биология и цикл развития возбудителей настоящей мучнистой росы. Приспособления к паразитизму. Гаустории, апрессории, клейстотетий. Меры борьбы.

Порядок Clavicipitales. Строение и цикл развития возбудителя спорыньи злаков. Склеротий, строма, перитеций. Вредоносность и практическое использование спорыньи.

Порядок Helotiales. Строение конидиального спороношения возбудителя плодовой гнили (*Monilinia fructigena*). Цикл развития. Меры борьбы.

Порядок Pezizales. Строение и цикл развития сапротрофных грибов (*Peziza*, *Morchella*, *Gyromitra*). Апотеций. Гимений.

Порядок Tuberales. Особенности строения плодовых тел в связи с подземным образом жизни. Представители. Охраняемые виды.

Класс Loculoascomycetes. Отличительные признаки. Представители. Внешние признаки поражения паршой яблони и груши. Меры борьбы.

Происхождение и эволюция сумчатых грибов.

Тема 1.2.4. Отдел Basidiomycota. Класс Basidiomycetes

Отдел Basidiomycota. Общая характеристика. Первичный и вторичный мицелий и их соотношение в цикле развития. Половой процесс. Развитие базидий. Типы базидий. Рассеивание базидиоспор. Критерии классификации.

Класс Basidiomycetes. Общая характеристика. Плодовые тела (базидиомы): тип и консистенция, гименофор, гимений (базидии, базидиолы, цистиды, щетинки), общее и частное покрывало. Цикл развития с преобладанием дикариотической фазы на примере шляпочного гриба. Деление на подклассы.

Подкласс Homobasidiomycetidae. Отличительные особенности.

Гименомицеты. Характерные признаки. Строение и эволюция плодовых тел и гименофора. Гимений. Деление на группы: непластинчатые или афиллофороидные и пластинчатые или агарикоидные.

Порядки: Polyporales, Cantharellales, Boletales, Agaricales, Russulales. Характерные признаки. Представители. Экологические группы. Микориза. Роль в природе и хозяйственной деятельности человека. Съедобные и ядовитые грибы. Культивирование грибов.

Гастеромицеты. Характерные признаки. Строение и эволюция плодовых тел. Приспособления к распространению базидиоспор. Экологические группы гастеромицетов. Порядки: Lycoperdales, Phallales. Представители.

Тема 1.2.5. Классы Urediniomycetes и Ustilaginomycetes

Класс Urediniomycetes. Общая характеристика. Порядок Uredinales. Характер проявления болезни ржавчина на растениях. Типы спороношений в цикле развития на примере возбудителя линейной ржавчины хлебных злаков. Однохозяйные и разнохозяйные ржавчинные грибы. Меры борьбы. Другие представители ржавчинных грибов. Работы белорусских ученых.

Класс Ustilaginomycetes. Характерные признаки. Порядок Ustilaginales. Головневые как высокоспециализированные паразиты растений. Типы проявления головни на растениях. Образование головневых спор. Основные пути заражения растений. Головня кукурузы, проса, овса, пшеницы. Циклы развития представителей. Вред, наносимый головневыми грибами. Меры борьбы.

Происхождение и основные направления эволюции базидиальных грибов.

Тема 1.2.6. Отдел Deuteromycota

Отдел Deuteromycota. Отличительные признаки. Положение в системе организмов. Гетерокариоз. Парасексуальный процесс. Цикл развития. Группировка конидиеносцев (конидиальные структуры). Принципы классификации. Экологические группы и роль в природе. Хозяйственное значение. Представители: *Penicillium*, *Aspergillus*, *Botrytis*, *Fusarium* и др.. Полифилетическое происхождение и эволюция.

Тема 1.2.7. Лишайники

Lichenes. Лишайники как биологическая группа лишенизированных грибов. Место в системе организмов. Своеобразие лишайников. Морфологические типы талломов (накипные, листоватые, кустистые) и их анатомическая структура (гомеомерные, гетеромерные). Компоненты лишайников и их взаимоотношения. Микобионт, систематическое положение, особенности в сравнении со свободноживущими грибами. Фотобионт, систематическое положение, особенности в сравнении со свободноживущими водорослями и цианобактериями. Размножение лишайников. Скорость роста, продолжительность жизни. Принципы классификации. Главнейшие представители, их распространение. Экология лишайников. Экологические группы лишайников. Роль лишайников в природе. Практическое использование лишайников. Лихеноиндикация. Полифилетическое происхождение лишайников, основные направления их эволюции.

Тема 1.2.8. Грибоподобные организмы. Отдел Oomycota. Слизевики.

Царство Chromista. Отдел Oomycota. Отличительные признаки отдела. Положение в системе организмов. Черты сходства с грибами и хромобионтными водорослями. Класс Oomycetes. Характерные особенности строения, бесполого и полового размножения представителей порядков Saprolegniales и Peronosporales. Приспособления к водной и наземной среде обитания. Переход от зооспорангиев к конидиям. Фитофтороз картофеля: проявление и распространение болезни, цикл развития возбудителя, меры борьбы.

Царство Protozoa. Отдел Мухомycota – свободноживущие слизевики. Класс Мухомycetes. Положение в системе организмов. Характерные особенности строения, питания, размножения, образа жизни на примере *Lycogala* и *Stemonites*. Цикл развития. Типы спороношений. Значение в природе.

Отдел Plasmodiophoromycota – внутриклеточные паразитические слизевики. Отличительные признаки. Положение в системе организмов. Биология возбудителя килы капусты, характеристика и проявление болезни. Меры борьбы.

Отделы Dictyosteliomycota и Acrasiomycota. Краткая характеристика.

1.3. Водоросли

Тема 1.3.1. Водоросли. Общая характеристика

Общая характеристика водорослей. Водоросли как совокупность ряда самостоятельных отделов фотосинтезирующих талломных организмов.

Строение клетки водорослей. Клеточные покровы, вакуоли, (пульсирующие, с клеточным соком). Ядро, понятие о мезокарионе. Способы деления клетки. Жгутики (число, строение). Хлоропласты (внешняя форма, компоновка тилакоидов), пиреноиды, стигма. Понятие о первично- и вторично эндосимбиотических пластидах. Пигментный состав и запасные вещества. Питание водорослей.

Ступени морфологической дифференциации таллома (монадный, амебоидный, пальмеллоидный, коккоидный, нитчатый, разноритчатый, пластинчатый (паренхиматозный), псевдопаренхиматозный, сифональный, сифонокладальный). Параллелизм в эволюции разных отделов.

Размножение водорослей. Жизненные циклы без смены и со сменой поколений. Чередование ядерных фаз. Место редукционного деления.

Экологические группы и распространение водорослей. Роль в природе и хозяйственное использование. Методы сбора, изучения, гербаризации.

Общие принципы классификации водорослей. Различные взгляды на положение водорослей в системе организмов. Основные современные системы водорослей.

Тема 1.3.2. Отделы Зеленые, Эвгленовые водоросли

Отдел Chlorophyta. Общая характеристика. Морфологические типы таллома, их эволюция. Строение клетки (клеточные покровы, протопласт, хлоропласты, жгутики). Пигменты, запасные вещества. Способы деления клетки. Размножение, типы половых процессов и циклов развития. Происхождение, филогенетические связи. Распространение. Значение. Принципы классификации в различных системах зеленых водорослей.

Класс Volvocophyceae. Общая характеристика. Монадный тип структуры таллома. Соотношение гапло- и диплофазы в цикле развития. Зиготическая редукция.

Порядок Polyblepharidales. *Dunaliella*. Среда обитания. Черты древней организации. Размножение. Половой процесс. Образ жизни.

Порядок Chlamydomonadales. Распространение, экология. Строение клетки. Размножение. Половые процессы. Цикл развития на примере *Chlamydomonas*.

Порядок Volvocales. Распространение, экология. Колониальные водоросли различной степени сложности. Ценобии. Размножение, половые процессы, цикл развития на примере *Volvox*.

Класс Protococcophyceae. Отличительные черты класса. Коккоидная структура таллома.

Порядок Chlorococcales. Одноклеточные, ценобиальные, колониальные формы. Строение клетки. Размножение и циклы развития представителей (*Chlorella*, *Chlorococcum*, *Hydrodictyon*). Экология, приспособления к планктонному и наземному образу жизни. Понятие о культивировании водорослей.

Класс Ulotrichophyceae. Отличительные черты. Типы жизненных циклов.

Порядок Ulotrichales. Морфология и рост нитчатого таллома. *Ulothrix* как типичный представитель. Строение клетки, хлоропласта. Бесполое размножение, половой процесс. Цикл развития. Нерегулярная смена поколений.

Порядок Ulvales. Особенности строения пластинчатого таллома. *Ulva*, *Enteromorpha*. Размножение. Цикл развития с изоморфной сменой генераций. Спорическая редукция. Образ жизни и распространение.

Порядок Chaetophorales. Отличительные черты. Дифференциация многоклеточного таллома. Представители (*Stigeoclonium*, *Coleochaete*, *Draparnaldia*). Приспособления к наземному образу жизни (*Trentepohlia*, *Pleurococcus*).

Класс Siphonophyceae. Отличительные признаки класса. Строение таллома (сифональный, сифонокладальный). Размножение. Гаметическая редукция. Распространение, экология. Значение. Происхождение и филогенетические связи сифоновых.

Порядок Siphonales. Краткая характеристика строения, размножения, распространения на примере рода *Caulerpa*.

Порядок Siphonocladales. Общая характеристика. Cladophora, ее строение и размножение, распространение.

Класс Conjugatophyceae. Характеристика класса. Уровни морфологической организации. Особенности полового процесса. Цикл развития. Экология конъюгат. Принципы классификации.

Порядок Mesotaeniales. Общая характеристика. Представители.

Порядок Zygnematales. Общая характеристика. Строение талломов. Размножение и распространение. Представители (Spirogyra, Mougeotia, Zygnema).

Порядок Desmidiaceae. Отличительные признаки. Строение одноклеточных и колониальных форм. Размножение. Распространение. Типичные представители (Cosmarium, Closterium и др.).

Отдел Euglenophyta. Характерные признаки строения клетки. Особенности размножения и цикла развития эвгленовых. Происхождение и филогенетические связи. Распространение. Значение. Классификация. Основные представители порядка Euglenales.

Тема 1.3.3. Харовые, Золотистые, Желто-зеленые водоросли

Отдел Charophyta. Характерные черты морфологии, размножения и цикла развития харовых водорослей. Происхождение и эволюция. Экология и распространение. Значение. Класс Charophyceae. Порядок Charales. Представители: Chara, Nitella.

Отдел Chrysophyta. Общая характеристика отдела. Уровни организации и варианты морфологической структуры. Происхождение, филогенетические связи. Распространение и экология. Принципы классификации. Типичные представители порядков Chrysomonadales, Coccolithales.

Отдел Xanthophyta. Характерные признаки. Типы структуры тела. Строение клетки. Жгутиковый аппарат. Пигменты и продукты запаса. Размножение. Происхождение, филогенетические связи. Распространение. Значение. Классификация. Класс Xanthosiphonophyceae. Особенности структуры таллома (сифональный), размножения, цикла развития на примере Vaucheria. Распространение и экология.

Тема 1.3.4. Отделы Диатомовые, Бурые водоросли

Отдел Bacillariophyta. Отличительные признаки. Строение клетки. Панцирь: химический состав, структура, форма. Шов и движение клетки. Пигменты и запасные вещества. Особенности вегетативного размножения, половые процессы, биологическое значение аукоспоры. Циклы развития. Распространение и условия существования диатомей. Приспособления к планктонному и донному образу жизни. Значение диатомовых водорослей в природе. Использование в практической деятельности (метод диатомового анализа и фитоиндикация). Происхождение и эволюция диатомовых водорослей. Принципы классификации. Классы Centrophyceae и Pennatophyceae. Типичные представители. Особенности строения, размножения. Черты приспособленности к образу жизни.

Отдел Phaeophyta. Морфологическая и анатомическая структура таллома. Способы нарастания таллома. Строение клетки. Пигменты. Продукты запаса. Размножение. Циклы развития. Изоморфная и гетероморфная, нерегулярная и регулярная смена поколений. Происхождение и эволюция, филогенетические связи бурых водорослей. Среда обитания. Значение и роль в природе. Хозяйственное использование бурых водорослей. Марикультура (искусственное выращивание). Принципы классификации.

Класс Phaeozooporphyceae. Отличительные признаки класса. Морфологическая организация таллома. Циклы развития. Порядки Ectocarpales, Laminariales. Строение и цикл развития Laminaria. Другие представители.

Класс Cyclosporophyceae. Отличительные признаки: структура таллома, органы размножения, цикл развития. Порядок Fucales. Строение и жизненный цикл Fucus. Другие представители. Значение и распространение.

Тема 1.3.5. Отделы Красные водоросли, Динофиты, КRYPTOФиты

Отдел Rhodophyta. Отличительные признаки отдела. Строение клетки. Пигменты, их физиологическое значение. Хроматическая адаптация красных водорослей к большой глубине

обитания. Запасные вещества. Типы талломов (коккоидный, нитчатый, разноритчатый, пластинчатый, псевдопаренхиматозный). Половой процесс. Особенности размножения, своеобразие онтогенеза. Варианты циклов развития. Распространение. Практическое значение. Происхождение и эволюция красных водорослей. Принципы классификации.

Класс *Bangiophyceae*. Общая характеристика. Строение вегетативного тела, размножение. Представители *Porphyridium*, *Porphyra*.

Класс *Florideophyceae*. Характерные признаки. Строение вегетативного тела. Половые процессы, размножение и циклы развития типичных представителей (*Batrachospermum* и др.). Чередование трех поколений.

Отдел *Dinophyta*. Общая характеристика отдела. Класс *Dinophyceae*. Основные представители порядков *Gymnodiniales* и *Peridinales*.

Отдел *Cryptophyta*. Общая характеристика отдела. Класс *Cryptophyceae*. Основные представители порядка *Cryptomonadales*.

РЕПОЗИТОРИЙ БГПУ

УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКАЯ КАРТА УЧЕБНОЙ ДИСЦИПЛИНЫ

Номер раздела, темы, занятия	Название раздела, темы, занятия; перечень изучаемых вопросов	Количество аудиторных часов				Методическ ие пособия, средства обучения (оборудован ие, учебно- наглядные пособия и др.)	Литерат ура	Форма контроля знаний
		лекций	(семинарские)	лабораторные	занятия управляемая (контролируемая) самостоятельная работа студента			
1	2	3	4	5	6	7	8	9
I.	Альгология и микология (50 ч.)	26	6	18	-			
1.1	Введение 1. Объект, предмет, методы изучения ботаники. 2. Краткий очерк истории развития ботаники. Понятие о таксономических категориях и таксонах. 3. Основные современные системы органического мира: пятицарственная система Уиттекера, многоцарственные системы. 4. Общие и специфические признаки водорослей, грибов, грибоподобных организмов (уровни организации и типы талломов, типы и способы питания, размножение, жизненные циклы, роль в круговороте веществ в природе). 5. Краткая характеристика разделов «Альгология» и «Микология». Связь с другими науками (зоологией, микробиологией, фитопатологией, медициной и др.).	2	-	-	-	Компьютерная презентация № 1. <u>Таблицы:</u> Царства живой природы. <u>Таблицы:</u> Грибная клетка, Вегетативное тело грибов и его видоизменения, Типы половых спороношений грибов, Бесполое спороношение.	[1-5, 9, 10]	- программиров анный тестовый контроль
1.2	Грибы, лишайники, грибоподобные организмы (30 ч.)	14	4	12				
1.2.1	Царство Грибы(Мусота). Общая характеристика 1. Строение грибной клетки. 2. Вегетативное тело и его видоизменения. 3. Размножение грибов. 4. Онтогенез и смена ядерных фаз. 5. Образ жизни, экология и распространение грибов. 6. Классификация грибов.	2				Компьютерная презентация № 2	[1-5, 9, 10]	- программиров анный тестовый контроль

1	2	3	4	5	6	7	8	9
1.1.1.1	Многообразие, эволюция, экологические группы грибов 1. Разнообразие и эволюция вегетативного тела грибов. 2. Разнообразие и эволюция бесполовых и половых спороношений грибов. 3. Разнообразие и эволюция циклов развития. 4. Экологические группы грибов. 5. Значение грибов в природе. 6. Использование грибов в хозяйственной деятельности человека. 7. Классификация и филогенетические связи грибов. 8. История микологии как науки.		2			Компьютерная презентация № 1 и № 2. <u>Таблицы:</u> Царства живой природы <u>Таблицы:</u> Грибная клетка, Вегетативное тело грибов и его видоизменения, Типы половых спороношений грибов, Бесполое спороношение. Видео – и кинофильмы	[1-5, 8- 10]	- устный опрос, контрольная работа
1.2.2	Отделы Хитридиомикота (Chytridiomycota) и Зигомикота (Zygomycota). Грибы с ценоцитным мицелием и гаплофазным жизненным циклом. 1. Отличительные признаки отдела Хитридиомикота. 2. Вегетативное тело и способы размножения. 3. Классификация и характеристика важнейших порядков хитридиевые и моноблефаридовые. 4. Экология, значение, направления эволюции хитридиевых. 5. Отличительные признаки отдела Zygomycota и класса Zygomycetes. 6. Вегетативное тело и способы размножения. 7. Классификация и характеристика важнейших порядков мукоровые и энтомофторовые. 8. Экология, значение, направления эволюции зигомицетовых.	2				Компьютерная презентация № 3 <u>Таблицы:</u> Черная ножка капусты. Рак картофеля. Черная ножка капусты. Цикл развития ризопуса. Мукоровые грибы.	[1-5, 8- 10]	- тестовый контроль, устный контроль на экзамене
1.2.2.1	Порядки Chytridiales, Mucorales 1. Строение таллома и цист синхитриума и ольпидиума 2. Биология и циклы развития представителей порядка хитридиевые возбудителей черной ножки капустной рассады и рака картофеля. 3. Ценоцитный мицелий, спорангии, гаметангии, зигоспоры мукора. 4. Биология и циклы развития представителей порядка мукоровые мукор, ризопус, пиллоболус.			2		<u>Таблицы:</u> Черная ножка капусты. Рак картофеля. Цикл развития ризопуса. <u>Фиксации</u> большие раком и черной ножкой органы. Постоянные препараты пораженных тканей. Культура мукора. Микроскопы.	[1-5, 8- 10]	-текущий контроль, - заполнение обзорных аналитических таблиц; самоконтроль по вопросам лабораторного практикума и атласа контроля знаний; - терминологический словарь
1.2.3	Отдел Ascomycota. Грибы с септированным мицелием, конидиальным и сумчатым спороношением, гапло-дикариотичным жизненным циклом 1. Общая характеристика отдела Аскомикота: мицелий, бесполое и половое размножение, половое спороношение. 2. Принципы классификации. 3. Класс археаскомицеты (Archaeascomycetes). Краткая характеристика. 4. Класс гемиааскомицеты (Hemiascomycetes). 5. Класс эуаскомицеты (Euascomycetes). Порядки эризифовые, спорыньевые, гелотиевые, пецицевые, трюфелевые. 6. Класс локулоаскомицеты (Loculoascomycetes). 7. Происхождение и эволюция сумчатых грибов.	2				Компьютерная презентация № 4 <u>Таблицы:</u> Типы плодовых тел. Развитие сумок. Строение половых органов сумчатых грибов. Дрожжевые грибы. Типы клейстотециев. Типы плодовых тел мучнистая роса крыжовника, спорынья пурпурная, монилиния, вентурия. Видео – и	[1-5, 8- 10]	- тестовый контроль, устный контроль на экзамене

1	2	3	4	5	6	7	8	9
						кинофильмы		
1.2.3.1	Отдел Ascomycota: классификация и представители 1. Класс гемискомицеты (Hemiascomycetes). Порядок сахаромикетовые (строение клетки дрожжей). 2. Класс эуаскомицеты (Euascomycetes). Порядки эризифовые (строение септированного мицелия, клейстогеция, сумки с сумкоспорами), спорыньевые (строение склероция), гелициевые (строение конидиального спороошения монилии), пецицевые (строение апотеция, гимения, сумки с сумкоспорами). 3. Класс локулоаскомицеты (Loculoascomycetes). Порядок плеоспоровые (внешний вид пораженных паршой плодов и листьев).			2		Таблицы к лекции. Лабораторные практикумы, культура дрожжевых грибов, гербарные образцы растений, пораженных названными грибами, фиксированные больные плоды и корнеплоды, фиксированные плодовые тела сморчка, строчка, пецицы. Микроскопы.	[1-5, 8- 10]	- текущий контроль, - заполнение обзорных аналитических таблиц; самоконтроль по вопросам лабораторного практикума и атласа контроля знаний; - терминологический словарь
1.2.4	Отдел Basidiomycota. Класс Basidiomycetes. Грибы с базидиальным спороношением, плодовыми телами и преобладанием дикариофазы в жизненном цикле. 1. Отличительные признаки отдела Базидиомикота и одноименного класса (вегетативное тело, половой процесс и половое спороношение) 2. Разнообразие плодовых тел и типов гименофора. 3. Принципы классификации. Характеристика подклассов холобазидиомицеты (Holobasidiomycetidae) и гетеробазидиомицеты (Heterobasidiomycetidae). 4. Афиллофороидные и агарикоидные гименомицеты. Порядки: полипоровые, кантарелловые, болевые, агариковые, сыроежковые. 5. Группа порядков гастеромицеты (Gasteromycetidae). Порядки: дождевиковые, гнездовковые, веселковые. 6. Подкласс гетеробазидиомицеты. Порядок дрожжалковые. 7. Направления эволюции в пределах класса.	2				Компьютерная презентация № 5 Таблицы: Типы базидий, Циклы развития базидиальных грибов, Образование базидий и сумок Анатомическая структура пластинчатого гименофора, Пленчатый дождевик, Трубчатый и пластинчатый гименофор, Грибы шляпочные, Съедобные и ядовитые грибы. Плодовые тела гастеромицетов.	[1-5, 8- 10]	- тестовый контроль, устный контроль на экзамене
1.2.4.1	Класс Basidiomycetes 1. Подкласс холобазидиомицеты (Holobasidiomycetidae) Афиллофороидные и агарикоидные гименомицеты. Порядки: полипоровые, кантарелловые, болевые, агариковые, сыроежковые (внешняя форма, консистенция плодовых тел, внутреннее строение (перидий, мякоть, гименофор), внешний вид гименофора, внутреннее строение (трама, субгимений, гимений), клетки гимения (базидии, базидиолы, цистиды, щетинки), базидии, стригмы, базидиоспоры). 2. Группа порядков гастеромицеты (Gasteromycetidae). Порядки: дождевиковые (внешний вид плодового тела дождевика, внутреннее строение молодого (перидий и глеба) и зрелого плодового тела (нити капиллиция и базидиоспоры)), гнездовковые, веселковые. 3. Подкласс гетеробазидиомицеты (Heterobasidiomycetidae). Порядок дрожжалковые.			2		Таблицы к лекции. Лабораторные практикумы. Коллекции плодовых тел, фиксированные плодовые тела агариковых грибов, 10% раствор КОН. Микроскопы.	[1-5, 8- 10]	- текущий контроль, - заполнение обзорных аналитических таблиц; самоконтроль по вопросам лабораторного практикума и атласа контроля знаний; - терминологический словарь

1	2	3	4	5	6	7	8	9
1.2.5	Классы Urediniomycetes и Ustilaginomycetes. Базидиальные грибы-паразиты без плодовых тел. 1. Общая характеристика класса урединиомицеты. 2. Порядок Ржавчинные грибы как разнохозяйные паразиты с полиморфизмом бесполой спороношения. 3. Биология возбудителя линейной ржавчины ржи. Другие представители. 4. Общая характеристика класса устилагомицеты. 5. Порядок Головневые грибы как паразиты злаковых культур: пути инфицирования растений. 6. Биология важнейших представителей: возбудители головни проса, пшеницы, кукурузы. Меры борьбы. 7. Эволюция жизненных циклов в направлении сокращения гаплоидной стадии. 8. Происхождение и основные направления эволюции базидиальных грибов.	2				Компьютерная презентация № 6. Видеофильмы Таблицы: Грибные болезни; Головня пшеницы; Пузырчатая головня кукурузы; Линейная ржавчина ржи.	[1-5, 8- 10]	- тестовый контроль, устный контроль на экзамене
1.2.5.1	Порядки Uredinales и Ustilaginales. 1. Порядок Uredinales. Строение бесполой спор и спороношений возбудителя линейной ржавчины ржи и других ржавчинных грибов (пикниды, эцидии и эцидиоспоры, урединиумы и уредоспоры, телии и телиоспоры). 2. Биология и цикл развития возбудителя линейной ржавчины ржи.. 3. Порядок Ustilaginales. Общий вид пораженных разными видами головни органов злаковых растений, строение устоспор на примере возбудителя пузырчатой головни кукурузы. 4. Биология и циклы развития представителей порядка устилагомицетов: возбудители головни проса, пшеницы, кукурузы.			2		Таблицы к лекции. Лабораторные практикумы Гербарные образцы растений, пораженных головней и ржавчиной. Наглядные пособия по циклам развития данных грибов. Фиксированные органы кукурузы, пораженные пузырчатой головней. 10% раствор КОН. Микроскопы.	[1-5, 8- 10]	- текущий контроль, - заполнение обзорных аналитических таблиц; амоконтроль по вопросам лабораторного практикума и атласа контроля знаний; - терминологический словарь
1.2.6	Отдел Deuteromycota. Формальная группа грибов, утративших половой процесс с преобладанием конидиального спороношения. 1. Отличительные признаки отдела Дейтеромицота. 2. Конидиальные структуры. 3. Гетерокариоз, парасексуальный процесс. 4. Порядки гифомицеты, меланкониевые и сферопсидные. Важнейшие представители и их значение.	1				Компьютерная презентация № 7 Таблицы: Типы спороношений несовершенных грибов. Видеофрагменты	[1-5, 8- 10]	- тестовый контроль, устный контроль на экзамене
1.2.6.1	Класс Hyphomycetes 1. Порядок Hyphomycetales (Общий вид бархатистой плесени, вызываемой гифомицетовыми грибами на примере плесени, вызываемой пенициллами и аспергиллами). 2. Микроскопическое строение спороношения пеницилла (веточки, меточки, фиалиды, конидии). 3. Микроскопическое строение спороношения аспергилла (конидиеносец, пузыревидное вздутие, профиаиды, фиалиды,			1		Таблицы к лекции. Лабораторные практикумы наглядные пособия по основным болезням плодовых культур; гербарные образцы пораженных органов. Культура пеницилла и	[1-5, 8- 10]	- текущий контроль, - заполнение обзорных аналитических таблиц; амоконтроль по вопросам лабораторного практикума и атласа контроля знаний; - терминологический

1	2	3	4	5	6	7	8	9
	конидии).					аспергилла. 10% раствор КОН, Микроскопы.		словарь
1.2.7	Лишайники. Биологическая группа лишенизированных грибов. 1. Лишайники как биологическая группа лишенизированных грибов. 2. Микобионт 3. Фотобионт 4. Взаимоотношения гриба и водоросли в лишайнике. 5. Внешнее и анатомическое строение таллома. 6. Размножение лишайников.	1				Компьютерная презентация № 8. Таблицы: Тип талломов лишайников; Анатомическая структура талломов; Строение стеной золотянки. Лишайники: кладония, цетрария, уснея.	[1-5, 8- 10]	- тестовый контроль, устный контроль на экзамене
1.2.7.1	Строение и размножение лишайников. Важнейшие представители. 1. Внешнее строение таллома (накипные, листоватые, кустистые). 2. Анатомическое строение таллома (гомеомерные, гетеромерные: верхняя кора, альгальный слой, сердцевина, нижняя кора). 3. Размножение лишайников (сорали и соредии, изидии, плодовые тела (леканоринового и лецидиевого типов)). 4. Важнейшие представители.			1		Таблицы к лекции. Лабораторные практикумы. Коллекции лишайников. Наглядные пособия. Раздаточный материал для изучения способ размножения лишайников. 10% раствор КОН. Бинокляры. Микроскопы	[1-5, 8- 10]	- текущий контроль, - заполнение обзорных аналитических таблиц; самоконтроль по вопросам лабораторного практикума и атласа контроля знаний; - терминологический словарь
1.2.7.2	Лишайники как лишенизированные грибы: взаимоотношения компонентов, экологические группы, распространение, роль в природе и использование. 1. Специфические признаки и свойства лишайников: в анатомо-морфологическом строении вегетативного тела; способах размножения; физиолого-биохимических признаках; распространении и экологии. 2. Микобионт лишайника в сравнении со свободно живущими грибами. 3. Фотобионт в сравнении со свободно живущими водорослями и цианобактериями. 4. Основные концепции о взаимоотношениях компонентов в талломе. 5. Своеобразие симбиотической лишайниковой ассоциации в сравнении микоризой. 6. Распространение и экологические группы лишайников. 7. Роль лишайников в природе и использование человеком.		2			Компьютерная презентация № 8 Таблицы: Тип талломов лишайников; Анатомическая структура талломов; Строение стеной золотянки; Лишайники: кладония, цетрария, уснея.	[1-5, 8- 10]	- тестовый контроль, устный контроль на экзамене
1.2.8	Грибоподобные организмы. Отдел Oomycota. Слизевики 1. Грибоподобные организмы. 2. Отдел Оомикота (Oomycota). Характерные особенности строения. Классификация. 3. Порядки Saprolegniales и Peronosporales. 4. Своеобразие слизевиков. Положение слизевиков в системе	2				Компьютерная презентация № 9. Видеофрагменты Таблицы: Размножение сапролегни и моноблефариса. Фитофтора. Кила на корнях капусты.	[1-5, 8- 10]	- тестовый контроль, устный контроль на экзамене

1	2	3	4	5	6	7	8	9
	организмов. Принципы классификации. 5. Отдел Миксомикота. Общая характеристика, биология. Ликогала, стемонитес. 6. Отдел Плазмодиофоромикота. Отличительные признаки. Возбудитель килы капусты. 7. Отдел Акразиомикота. Краткая характеристика. 8. Отдел Диктиостелиевые. Краткая характеристика.					Сапрофитные миксомицеты; Цикл развития слизевиков.		
1.2.8.1	Классы Oomycetes, Mucomycetes, Plasmodiophoromycetes 1. Класс Oomycetes. Вегетативное тело и способы размножения на примере сапролегнии паразитической фитопатогенной. 2. Биология и цикл развития сапролегнии паразитической. 3. Биология и цикл развития фитопатогенной. 4. Класс Mucomycetes. Строение таллома и плодовых тел ликогалы и стемонитеса. Споры, нити капиллиция и псевдокапиллиция. 5. Цикл развития свободноживущего слизевика. 6. Класс Plasmodiophoromycetes. Внешний вид пораженного килы корня капусты. Внутриклеточный плазмодий и споры плазмодиофоры.			2		Таблицы к лекции. Лабораторные практикумы Коллекционные образцы сапрофитных миксомицетов; Фиксированные образцы корней капусты, пораженных килы. Микроскопы. 10% раствор КОН Биокуляры Микроскопы.	[1-5, 8- 10]	- текущий контроль, - заполнение обзорных аналитических таблиц; самоконтроль по вопросам лабораторного практикума и атласа контроля знаний; - терминологический словарь
1.3	Водоросли (18).	10	2	6				
1.3.1	Водоросли. Общая характеристика. 1. Альгология как наука о водорослях. 2. Ступени морфологической дифференциации талломов. 3. Строение клетки и пигментный состав. 4. Размножение водорослей. 5. Жизненные циклы, смена поколений, чередование ядерных фаз. 6. Принципы классификации, экология, значение и роль в природе.	2				Компьютерная презентация № 10. Видеофрагменты	[1-6, 8- 10]	- тестовый контроль, устный контроль на экзамене
1.3.1.1	Многообразие, эволюция, экологические группы водорослей. 1. Разнообразие и эволюция талломов водорослей. 2. Разнообразие и эволюция бесполого размножения водорослей. 3. Разнообразие и эволюция полового размножения водорослей. 4. Разнообразие и эволюция циклов развития водорослей. 5. Экологические группы водорослей. 6. Значение водорослей в природе. 7. Использование водорослей в хозяйственной деятельности человека. 8. История альгологии как науки. 9. Развитие представлений о месте отделов водорослей в системе органического мира. Филогенетические связи водорослей.		2			Компьютерная презентация № 10. Видеофрагменты Таблицы: Разные типы структур талломов эукариотических водорослей. Строение клетки.	[1-6, 8- 10] [доп. 4,5,9]	- устный опрос, контрольная работа
1.3.2	Отделы Зеленые, Эвгленовые водоросли 1. Строение клетки, пигменты, типы талломов. 2. Размножение и циклы развития. 3. Экология и распространение. Значение и роль в природе. 4. Классификация. 5. Классы вольвоксовые, протококковые, улотриковые. Характерные	2				Компьютерная презентация №11 Видеофрагменты Таблицы: Хламидомонада; вольвокс; педиаструм и сценедесмус; хлорелла	[1-6, 8- 10]	- тестовый контроль, устный контроль на экзамене

1	2	3	4	5	6	7	8	9
	признаки. Важнейшие порядки и представители. 6. Классы сифоновые, конъюгаты. Характерные признаки. Важнейшие порядки и представители. 7. Происхождение, эволюция, филогенетические связи зеленых водорослей. 8. Отдел эвгленовые водоросли. Характерные признаки. Классификация.					водяная сеточка; улотрикс; ульва и энтероморфа; каулерпа; спирогира.		
1.3.2.1	Отдел Зеленые: классификация 1. Типы талломов, строение клетки, хлоропластов представителей классов: вольвоксовые (дуналиелла, хламидомонас, вольвокс), протококковые (хлорелла, гидродиктион), улотриксые (улотрикс, ульва), сифоновые (кладофора), конъюгаты (спирогира, клостериум, космариум). 2. Размножение и циклы развития представителей.			2		Таблицы к лекции. Лабораторные практикумы. Культура живых водорослей (эвглена, дуналиелла, хлорелла, педиаструм). Фиксированные образцы: водяная сеточка, спирогира, клостериум и др. Постоянный препарат волькса. Микроскопы.	[1-6, 8- 10]	- текущий контроль, - заполнение обзорных аналитических таблиц; самоконтроль по вопросам лабораторного практикума и атласа контроля знаний; - терминологический словарь
1.3.3	Отделы Харовые, Золотистые, Желто-зеленые водоросли 1. <i>Отдел Charophyta</i>. Строение, размножение и цикл развития. 2. Экология и распространение. Представители: Chara, Nitella. 3. <i>Отдел Chrysophyta</i>. Общая характеристика отдела. Классификация. Представители. 4. <i>Отдел Xanthophyta</i>. Характерные признаки. Особенности структуры таллома (сифональный), размножения, цикла развития на примере Vaucheria. Распространение и экология.	2				Компьютерная презентация №12. Видеофрагменты. <u>Таблицы</u>: харовые водоросли, вошерия.	[1-6, 8- 10]	- тестовый контроль, устный контроль на экзамене
1.3.3.1	Отделы Харовые, Желто-зеленые водоросли: классификация. 1. Отдел Харовые. Строение харофитного таллома и многоклеточных органов полового размножения (оогониев и антеридиев) на примере хары. 2. Цикл развития хары (гаплофазный). 3. Отдел Желто-зеленые водоросли. Строение сифонального таллома и одноклеточных оогониев и антеридиев на примере вошерии. 4. Цикл развития вошерии (гаплофазный).			1		Лабораторные практикумы. <u>Таблицы</u>: харовые водоросли, вошерия. Фиксированные образцы хары, вошерии. Микроскопы.	[1-6, 8- 10]	- текущий контроль, - заполнение обзорных аналитических таблиц; самоконтроль по вопросам лабораторного практикума и атласа контроля знаний; - терминологический словарь
1.3.4	Отделы Диатомовые, Бурые водоросли. 1. <i>Отдел Bacillariophyta</i>. Отличительные признаки. 2. Строение клетки. 3. Размножение, цикл развития. Приспособления к планктонному и донному образу жизни. 4. Значение диатомовых водорослей в природе. Использование. 5. Классификация. Типичные представители. 6. <i>Отдел Phaeophyta</i>. Таллом.	2				Компьютерная презентация №13. <u>Таблицы</u>: Строение панциря пиннулярии. Перистые диатомеи. Центрические диатомеи. Цикл развития и строение таллома вошерии и ботридиум. формы талломов бурь	[1-6, 8- 10]	- тестовый контроль, устный контроль на экзамене

1	2	3	4	5	6	7	8	9
	7. Размножение. Циклы развития. Изоморфная и гетероморфная, нерегулярная и регулярная смена генераций. 8. Распространение. Классификация. 9. Строение и цикл развития Laminaria. Другие представители. Строение и жизненный цикл Fucus.					водорослей; Эктокарпус; ламинария. Цикл развития ламинарии; анатомическое строение ламинарии; фукуса.		
1.3.4.1	Отдел Диатомовые, Бурые водоросли: классификация. 1. Диатомовые водоросли: строение коккоидного таллома на примере клетки с панцирем. 2. Класс центрические диатомовые водоросли (мелозира, циклотелла), приспособленность к планктонному образу жизни. 3. Класс перистые диатомовые водоросли (синедра, фрагилярия, пиннулярия), приспособленность к донному образу жизни. 4. Размножение и жизненный цикл на примере мелозиры и пиннулярии. 5. Бурые водоросли: внешнее и анатомическое строение паренхиматозного таллома на примере ламинарии и фукуса. Концептакулы фукуса с антеридиями и оогониями. 6. Биология и цикл развития представителей классов фозооспоровые (ламинария) и циклоспоровые (фукус).			1+1		Таблицы к лекции. Лабораторные практикумы Фиксированные образцы диатомовых водорослей. <u>Таблицы</u> Гербарные образцы ламинарии, эктокарпуса, фукуса. Постоянные препараты анатомического строения черешка ламинарии, концептакулы фукуса. Микроскопы.	[1-6, 8- 10]	- текущий контроль, - заполнение обзорных аналитических таблиц; самоконтроль по вопросам лабораторного практикума и атласа контроля знаний; - терминологический словарь
1.3.5	Отделы Красные водоросли (Rhodophyta), Динофиты (Dinophyta), Крпифиты (Cryptophyta). 1. Отличительные особенности Rhodophyta. Строение клетки, пигменты, типы талломов. 2. Размножение и циклы развития. 3. Значение и роль в природе. Классификация. 3. Классы: Bangiophyceae, Florideophyceae. Представители. 4. Отдел Динофиты. Краткая характеристика. Представители. 5. Отдел Крпифиты. Краткая характеристика. Представители.	2				Компьютерная презентация №14 <u>Таблицы:</u> Жизненный цикл морской багрянки. Формы хлоропластов багрянок; Родимения и полисифония; Размножение красных водорослей; Порфира; Хондрус; Батрахоспермум, леманея, полисифония;	[1-6, 8- 10]	- тестовый контроль, устный контроль на экзамене
1.3.5.1	Отделы Красные водоросли: классификация. 1. Класс: Bangiophyceae. Строение пластинчатого таллома на примере порфиры. 2. Цикл развития порфиры. 3. Класс Florideophyceae. Строение псевдопаренхиматозного таллома на примере батрахоспермума. 4. Цикл развития батрахоспермума.			1		Таблицы к лекции. Лабораторные практикумы Гербарные образцы красных водорослей. Фиксации батрахоспермума.	[1-6, 8- 10]	- текущий контроль, - заполнение обзорных аналитических таблиц; самоконтроль по вопросам лабораторного практикума и атласа контроля знаний; - терминологический словарь

РЕПОЗИТОРИЙ БГПУ

**ДОПОЛНЕНИЯ И ИЗМЕНЕНИЯ К УЧЕБНОЙ ПРОГРАММЕ
ПО УЧЕБНОЙ ДИСЦИПЛИНЕ БОТАНИКА
(РАЗДЕЛ АЛЬГОЛОГИЯ И МИКОЛОГИЯ)**

для студентов отделения 1-02 04 01 Биология и химия и 1-02 04 02 Биология и география на 2014-2015 учебный год. (Лекций – 26 ч., сем. – 6 ч., лаб. – 18 ч.)

№ п/п	Дополнения и изменения	Основание
1.	Изменить последовательность изучения подразделов раздела «Альгология и микология» и начать изучение с раздела «Альгология». Сохранить предлагаемую в типовой программе последовательность тем и количество часов в подразделах «Альгология» и «Микология». Тематический план на 2014-15 учебный год дан в приложении.	Трудность усвоения материала первых тем по разделу «Микология» студентами первого курса
2.	Дополнить в разделе «Альгология» общую характеристику водорослей вопросом «Понятие о первичном и вторичном симбиозе хлоропластов»	Соответствие учебного материала современной научной и учебной альгологической литературе
3.	Расширить в разделе «Микология» вопрос «Питание грибов» и изложить его в следующей редакции: «Питание сапротрофов, облигатных паразитов, микоризообразователей».	Важность содержания вопросов для понимания роли грибов в экосистемах в свете современной научной и учебной микологической литературы

Учебная программа пересмотрена и одобрена на заседании кафедры общей биологии и ботаники (Протокол № 2 от 17.09.2014)

Заведующий кафедрой
к.с.-х.н., доцент

А.В. Деревинский

УТВЕРЖДАЮ
Декан факультета
к.с.-х.н., доцент

Н.В. Науменко

**ПРИЛОЖЕНИЕ К ДОПОЛНЕНИЯМ И ИЗМЕНЕНИЯМ К УЧЕБНОЙ ПРОГРАММЕ
ПО УЧЕБНОЙ ДИСЦИПЛИНЕ БОТАНИКА (РАЗДЕЛ АЛЬГОЛОГИЯ И МИКОЛОГИЯ)**

для студентов отделения 1-02 04 01 Биология и химия и 1-02 04 02 Биология и география на 2014-2015 учебный год. (Лекций – 26 ч., сем. – 6 ч., лаб. – 18 ч.)

ТЕМАТИЧЕСКИЙ ПЛАН НА 2014-15 УЧЕБНЫЙ ГОД

№	Названия разделов и тем занятий	Количество аудиторных часов				СУРС
		Всего	в том числе			
			лекций	семинарских	лабораторных	
РАЗДЕЛ I. АЛЬГОЛОГИЯ И МИКОЛОГИЯ						
1.1	Введение	2	2			
1.2	Водоросли	18	10	2	6	
1.2.1	Водоросли. Общая характеристика.	2	2			
1.2.1.1	Многообразие, эволюция, экологич. группы водорослей	2		2		
1.2.2	Отдел Зеленые водоросли	2	2			
1.2.2.1	Отдел Зеленые: классификация	2			2	
1.2.3	Отделы Харовые, Эвгленовые, Золотистые, Желто-зеленые водоросли	2	2			
1.2.3.1	Отделы Харовые, Желто-зеленые водоросли: классификация	1			1	
1.2.4	Отделы Диатомовые, Бурые водоросли	2	2			
1.2.4.1	Отдел Диатомовые, Бурые водоросли: классификация	2			2	
1.2.5	Отделы Красные водоросли, Динофиты, КRYPTOфиты	2	2			
1.2.5.1	Отделы Красные водоросли: классификация	1			1	
1.3	Грибы, лишайники, грибоподобные организмы	30	14	4	12	
1.3.1	Царство Грибы (Mycota). Общая характеристика.	2	2			
1.3.1.1	Многообразие, эволюция, экологич. группы грибов	2		2		
1.3.2	Отделы Chytridiomycota и Zygomycota	2	2			
1.3.2.1	Порядки Chytridiales, Mucorales	2			2	
1.3.3	Отдел Ascomycota	2	2			
1.3.3.1	Отдел Ascomycota: классификация и представители	2			2	
1.3.4	Отдел Basidiomycota. Класс Basidiomycetes	2	2			
1.3.4.1	Класс Basidiomycetes	2			2	
1.3.5	Классы Urediniomycetes и Ustilaginomycetes	2	2			
1.3.5.1	Порядки Uredinales и Ustilaginales	2			2	
1.3.6	Отдел Deuteromycota	1	1			
1.3.6.1	Порядок Nyphomycetales	1			1	
1.3.7	Лишайники	1	1			
1.3.7.1	Строение и размножение лишайников	1			1	
1.3.7.2	Лишайники как лишенизированные грибы	2		2		
1.3.8	Грибоподобные организмы. Отдел Oomycota. Слизевики	2	2			
1.3.8.1	Классы Oomycetes, Myxomycetes, Plasmodiophoromycetes	2			2	
Всего по разделу		50	26	6	18	

ДОПОЛНЕНИЯ И ИЗМЕНЕНИЯ К УЧЕБНОЙ ПРОГРАММЕ ПО ИЗУЧАЕМОЙ УЧЕБНОЙ ДИСЦИПЛИНЕ «БОТАНИКА»

для специальностей:

1-02 04 01 Биология и химия;

1-02 04 02 Биология и география.

на 2015/2016 учебный год

№№ пп	Дополнения и изменения	Основание
1.	В раздел «Пояснительная записка» включить: «Изучение учебной дисциплины «Ботаника» должно обеспечивать формирование у студентов академических, социально-личностных компетенций. Требования к академическим компетенциям Студент должен: - АК-1. Уметь применять базовые научно-теоретические знания для решения теоретических и практических задач; - АК-2. Владеть системным и сравнительным анализом; - АК-3. Владеть исследовательскими навыками; - АК-4. Уметь работать самостоятельно; - АК-6. Владеть междисциплинарным подходом при решении проблем; - АК-7. Иметь навыки, связанные с использованием технических устройств, управлением информацией и работой с компьютером; - АК-8. Обладать навыками устной и письменной коммуникации; - АК-9. Уметь учиться, повышать свою квалификацию в течение всей жизни; - АК-10. Уметь осуществлять учебно-исследовательскую деятельность. Требования к социально-личностным компетенциям Студент должен: - СЛК-1. Обладать качествами гражданственности. - СЛК-2. Быть способным к социальному взаимодействию. - СЛК-3. Обладать способностью к межличностным коммуникациям. - СЛК-4. Владеть навыками здоровьесбережения. - СЛК-5. Быть способным к критике и самокритике. - СЛК-6. Уметь работать в команде. - СЛК-7. Быть способным к осуществлению самообразования и самосовершенствования профессиональной деятельности. Включить в разряд формируемых компетенций профессиональную компетенцию ПК-14 Студент должен: ПК-14. Развивать навыки самостоятельной работы с учебной, справочной, научной литературой и др. источниками информации.	Приказ Министерства образования Республики Беларусь № 143 от 07.03.2013 года. «О разработке образовательных стандартов и учебной программной документации образовательных программ высшего образования»
2.	Включить в учебно-методическую карту: 1) распределение внеаудиторной самостоятельной работы студентов по разделам учебной дисциплины следующим образом: Раздел I. Альгология и микология – 26 часов (приложение 1); Раздел II. Анатомия растений - 22 часа (приложение 2); Раздел III. Морфология растений – 22 часа (приложение 3); Раздел IV. Систематика растений – 34 часа (приложение 4). 2) Распределение разделов и тем по семестрам с указанием формы	Приказ Министерства образования Республики Беларусь № 405 от 27.05.2013 года. «Порядок разработки и

	контроля в конце семестра следующим образом: 1 семестр – раздел Альгология и микология – экзамен; 2 семестр – раздел Анатомия растений – зачет; 3 семестр – раздел Морфология растений, раздел Систематика растений тема Споровые растения – зачет; 4 семестр – раздел Систематика растений темы Голосеменные растения, Покрытосеменные растения – экзамен по разделу Систематика растений.	утверждения учебных программ и программ практики для реализации образовательных программ высшего образования I ступени»
3.	Включить в учебно-методическую карту рейтинговые контрольные работы: Раздел I: Альгология и микология: Тема 1.2.1.1. Многообразие, эволюция, экологич. группы водорослей – Рейтинговая контрольная работа № 1. Тема 1.3.1.1. Многообразие, эволюция, экологич. группы грибов. – Рейтинговая контрольная работа № 2. Тема 1.3.7.2. Лишайники как лишенизированные грибы. – Рейтинговая контрольная работа № 3. Раздел II: Анатомия растений: Тема 2.2. Растительные ткани – Рейтинговая контрольная работа № 1. Тема 2.3.3. Анатомическое строение споровых растений – Рейтинговая контрольная работа № 2. Тема 2.3. Анатомическое строение вегетативных органов семенных растений – Рейтинговая контрольная работа № 3. Раздел III: Морфология растений: Тема 3.1. Морфология вегетативных органов – Рейтинговая контрольная работа № 1 Тема 3.3.1- 3.3.2. Морфология цветка и соцветий – Рейтинговая контрольная работа № 2 Тема 3.3.3-3.3.4. Морфология плодов, семян и проростков – Рейтинговая контрольная работа № 3 Раздел IV. Систематика растений: Тема 4.1.2. <i>Отдел Моховидные (Bryophyta). Отдел Плауновидные (Lycopodiophyta).</i> Рейтинговая контрольная работа № 1 Тема 4.1.6.: 4.1.7. <i>Отдел Хвощевидные (Equisetophyta). Отдел Папоротниковидные (Polypodiophyta).</i> Рейтинговая контрольная работа № 2 Тема 4.2.1. <i>Отдел Голосеменные (Pinophyta).</i> Рейтинговая контрольная работа № 3 Тема 4.3.1: 4.3.3. <i>Отдел Покрытосеменные или Цветковые (Magnoliophyta) Подкласс Дилленииды (Dilleniidae).</i> Рейтинговая контрольная работа № 4 Тема 4.3.3.1: 4.3.4: 4.3.4.2 <i>Подкласс Розиды (Rosidae). Подкласс Lamiidae. Подкласс Астериды (Asteridae).</i> Рейтинговая контрольная работа № 5 Тема 4.3.5 <i>Класс Liliopsida.</i> Рейтинговая контрольная работа № 6	Организация рейтинговой системы оценки компетенций студентов (положение № 03-39/2 от 12.09.13 г.)
4.	В раздел III «Морфология растений» включить тему «Морфология корня и корневых систем» в следующей редакции: 3.1.1. Корень и корневые системы. Побег. Почка. Нарастание и ветвление побегов. 3.1.1.1. Морфология корневых систем. Морфология побега. Строение почек. Ветвление побегов (приложение 3).	

Учебная программа пересмотрена и одобрена на заседании кафедры общей биологии и ботаники (протокол № 9 от 26 марта 2015 г.)

РЕПОЗИТОРИЙ БГПУ

УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКАЯ КАРТА НА 2015-16 УЧЕБНЫЙ ГОД

(Лекций – 26 часов, семинарских занятий – 6 часов, лабораторных занятий – 18 часов, самостоятельных (внеаудиторных) – 26 часов)

№ п/п	Названия разделов и тем занятий	Всего аудитор ных часов	Количество аудиторных часов			Самостояте льных (внеаудитор ных) часов	Форма контроля знаний
			лекций	Семинарских занятий	Лаборатор- ных занятий		
РАЗДЕЛ I. АЛЬГОЛОГИЯ И МИКОЛОГИЯ (I СЕМЕСТР)							
1.1	Введение	2	2				
1.2	Водоросли	18	10	2	6	10	
1.2.1	Водоросли. Общая характеристика.	2	2				
1.2.1.1	Многообразие, эволюция, экологич. группы водорослей	2		2		4	Рейтинговая контрольная работа № 1
1.2.2	Отделы Зеленые, Эвгленовые водоросли	2	2				
1.2.2.1	Отдел Зеленые: классификация	2			2	2	
1.2.3	Отделы Харовые, Золотистые, Желто-зеленые водоросли	2	2				
1.2.3.1	Отделы Харовые, Желто-зеленые водоросли: классификация	1			1	1	
1.2.4	Отделы Диатомовые, Бурые водоросли	2	2				
1.2.4.1	Отдел Диатомовые, Бурые водоросли: классификация	2			2	2	
1.2.5	Отделы Красные водоросли, Динофиты, Криптофиты	2	2				
1.2.5.1	Отделы Красные водоросли: классификация	1			1	1	
1.3	Грибы, лишайники, грибоподобные организмы	30	14	4	12	16	
1.3.1	Царство Грибы (Mycota). Общая характеристика.	2	2				
1.3.1.1	Многообразие, эволюция, экологич. группы грибов	2		2		2	Рейтинговая контрольная работа № 2
1.3.2	Отделы Chytridiomycota и Zygomycota	2	2				
1.3.2.1	Порядки Chytridiales, Mucorales	2			2	2	
1.3.3	Отдел Ascomycota	2	2				
1.3.3.1	Отдел Ascomycota: классификация и представители	2			2	2	
1.3.4	Отдел Basidiomycota. Класс Basidiomycetes	2	2				
1.3.4.1	Класс Basidiomycetes	2			2	2	
1.3.5	Классы Urediniomycetes и Ustilaginomycetes	2	2				
1.3.5.1	Порядки Uredinales и Ustilaginales	2			2	2	
1.3.6	Отдел Deuteromycota	1	1				
1.3.6.1	Порядок Hyphomycetales	1			1	1	
1.3.7	Лишайники	1	1				
1.3.7.1	Строение и размножение лишайников	1			1	1	
1.3.7.2	Лишайники как лишенизированные грибы	2		2		2	Рейтинговая контрольная работа № 3
1.3.8	Грибоподобные организмы. Отдел Oomycota. Слизевики	2	2				
1.3.8.1	Классы Oomycetes, Mucromycetes, Plasmodiophoromycetes	2			2	2	
Всего по разделу		50	26	6	18	26	Экзамен 36 часов

II ТЕОРЕТИЧЕСКИЙ РАЗДЕЛ ТЕМАТИКА ЛЕКЦИОННЫХ ЗАНЯТИЙ

Лекция 1. Введение

Цель: Раскрыть структуру учебной дисциплины Ботаника, рассмотреть и обобщить имеющиеся и познакомить с современными наиболее общими характеристиками водорослей, грибов, грибоподобных организмов.

Вопросы для рассмотрения.

1. Объект, предмет, методы изучения ботаники.
2. Понятие о таксономических категориях и таксонах.
3. Основные современные системы органического мира: пятицарственная система Уиттекера, многоцарственные системы.
4. Общие и специфические признаки водорослей, грибов, грибоподобных организмов (уровни организации и типы талломов, типы и способы питания, размножение, жизненные циклы, роль в круговороте веществ в природе).
5. Краткая характеристика разделов «Альгология» и «Микология». Связь с другими науками (зоологией, микробиологией, фитопатологией, медициной и др.).

Лекция 2. Водоросли. Общая характеристика.

Цель: Дать понятие об альгологии как науке о водорослях. Охарактеризовать водоросли как совокупность ряда самостоятельных отделов фотосинтезирующих талломных организмов, имеющих общие признаки.

Вопросы для рассмотрения.

1. Альгология как наука о водорослях.
2. Ступени морфологической дифференциации талломов.
3. Строение клетки и пигментный состав.
4. Размножение водорослей.
5. Жизненные циклы, смена поколений, чередование ядерных фаз.
6. Принципы классификации, экология, значение и роль в природе.

Лекция 3. Отдел Зеленые водоросли

Цель: Охарактеризовать своеобразие отдела.

Вопросы для рассмотрения.

1. Строение клетки, пигменты, типы талломов.
2. Размножение и циклы развития.
3. Экология и распространение. Значение и роль в природе.
4. Классификация.
5. Классы вольвоксовые, протококковые, улотриксковые. Характерные признаки. Важнейшие порядки и представители.
6. Классы сифоновые, конъюгаты. Характерные признаки. Важнейшие порядки и представители.
7. Происхождение, эволюция, филогенетические связи зеленых водорослей.

Лекция 4. Отделы Харовые, Эвгленовые, Золотистые, Желто-зеленые водоросли.

Цель: Охарактеризовать своеобразие названных отделов.

Вопросы для рассмотрения.

1. Отдел *Charophyta*. Строение, размножение и цикл развития.
2. Экология и распространение. Представители: *Chara*, *Nitella*.
3. Отдел эвгленовые водоросли. Характерные признаки. Классификация.
4. Отдел *Chrysophyta*. Общая характеристика отдела. Классификация. Представители.
5. Отдел *Xanthophyta*. Характерные признаки.
6. Особенности структуры таллома (сифональный), размножения, цикла развития на примере *Vaucheria*. Распространение и экология.

Лекция 5. Отделы Диатомовые, Бурые водоросли.

Цель: Охарактеризовать своеобразие названных отделов.

Вопросы для рассмотрения.

1. Отдел *Bacillariophyta*. Отличительные признаки.
2. Строение клетки.
3. Размножение, цикл развития. Приспособления к планктонному и донному образу жизни.

4. Значение диатомовых водорослей в природе. Использование.
5. Классификация. Типичные представители.
6. Отдел *Phaeophyta*. Таллом. Клетка.
7. Размножение.
8. Циклы развития. Изоморфная и гетероморфная, нерегулярная и регулярная смена генераций.
9. Распространение. Классификация.
10. Строение и цикл развития *Laminaria*. Другие представители.
11. Строение и жизненный цикл *Fucus*.

Лекция 6. Отделы Красные водоросли (Rhodophyta), Динофиты (Dinophyta), КRYPTOФиты (Cryptophyta).

Цель: Охарактеризовать своеобразие названных отделов.

Вопросы для рассмотрения.

1. Отличительные особенности Rhodophyta.
2. Строение клетки, пигменты, типы талломов.
3. Размножение и циклы развития.
4. Значение и роль в природе. Классификация.
5. Классы: Bangiophyceae, Florideophyceae. Представители.
6. Отдел Динофиты. Краткая характеристика. Представители.
7. Отдел КRYPTOФиты. Краткая характеристика. Представители.

Лекция 7. Царство Грибы (Mycota). Общая характеристика.

Цель: Познакомить с особенностями строения, размножения, онтогенеза, образа жизни грибов; обосновать филогенетическое родство, основываясь на данных биохимии, генетики, онтогенеза представителей.

Вопросы для рассмотрения.

1. Строение грибной клетки.
2. Вегетативное тело и его видоизменения.
3. Размножение грибов.
4. Онтогенез и смена ядерных фаз.
5. Образ жизни, экология и распространение грибов.
6. Классификация грибов.

Лекция 8. Отделы Хитридиомикота (Chytridiomycota) и Зигомикота (Zygomycota). Грибы с ценоцитным мицелием и гаплофазным жизненным циклом.

Цель: Обосновать положение отдела Хитридиомикота в царстве Грибы, основываясь на особенностях биохимии, строения, размножения, онтогенеза представителей, несмотря на наличие жгутиковой стадии. Охарактеризовать зигомикот как типичных представителей царства Грибы.

Вопросы для рассмотрения.

1. Отличительные признаки отдела Хитридиомикота.
2. Вегетативное тело и способы размножения.
3. Классификация и характеристика важнейших порядков хитридиевые и моноблефаридовые.
4. Экология, значение, направления эволюции хитридиевых.
5. Отличительные признаки отдела Zygomycota и класса Zygomycetes.
6. Вегетативное тело и способы размножения.
7. Классификация и характеристика важнейших порядков мукоровые и энтомофторовые.
8. Экология, значение, направления эволюции зигомикотовых.

Лекция 9. Отдел Ascomycota. Грибы с септированным мицелием, конидиальным и сумчатым спороношением, гапло-дикариотичным жизненным циклом.

Цель: Охарактеризовать аскомицет как типичных представителей царства Грибы. Обосновать принципы классификации сумчатых грибов. Познакомить с их разнообразием, биологией важнейших представителей, обосновать меры борьбы с заболеваниями, вызываемыми этими паразитами.

Вопросы для рассмотрения.

1. Общая характеристика отдела Аскомикота: мицелий, бесполое и половое размножение, половое спороношение.
2. Принципы классификации.
3. Класс археаскомицеты (Archaeascomycetes). Краткая характеристика.
4. Класс гемияскомицеты (Hemiascomycetes).
5. Класс эуаскомицеты (Euascomycetes). Порядки эризифовые, спорыньевые, гелоциевые, пецицевые, трюфелевые.

6. Класс локулоаскомицеты (Loculoascomycetes).
7. Происхождение и эволюция сумчатых грибов.

Лекция 10. Отдел Basidiomycota. Класс Basidiomycetes. Грибы с базидиальным спороношением, плодовыми телами и преобладанием дикариофазы в жизненном цикле.

Цель: Охарактеризовать базидиомицот как высших грибов с преобладанием дикариотичной фазы в цикле развития.

Вопросы для рассмотрения.

1. Отличительные признаки отдела Базидиомицота и одноименного класса (вегетативное тело, половой процесс и половое спороношение)
2. Разнообразие плодовых тел и типов гименофора.
3. Принципы классификации. Характеристика подклассов холобазидиомицеты (Holobasidiomycetidae) и гетеробазидиомицеты (Heterobasidiomycetidae).
4. Афиллофороидные и агарикоидные гименомицеты. Порядки: полипоровые, кантарелловые, болевые, агариковые, сыроежковые.
5. Группа порядков гастеромицеты (Gasteromycetidae). Порядки: дождевиковые, гнездовковые, веселковые.
6. Подкласс гетеробазидиомицеты. Порядок дрожжалковые.
7. Направления эволюции в пределах класса.

Лекция 11. Классы Urediniomycetes и Ustilaginomycetes. Базидиальные грибы-паразиты без плодовых тел.

Цель: Охарактеризовать классы урединиомицеты и устилагиниомицеты как специализированных паразитических грибов.

Вопросы для рассмотрения. Общая характеристика. Порядок Головневые. Порядок Ржавчинные

1. Общая характеристика класса урединиомицеты.
2. Порядок Ржавчинные грибы как разнохозяйные паразиты с полиморфизмом бесполой спороношений.
3. Биология возбудителя линейной ржавчины ржи. Другие представители.
4. Общая характеристика класса устилагиниомицеты.
5. Порядок Головневые грибы как паразиты злаковых культур: пути инфицирования растений.
6. Биология важнейших представителей: возбудители головни проса, пшеницы, кукурузы. Меры борьбы.
7. Эволюция жизненных циклов в направлении сокращения гаплоидной стадии.
8. Происхождение и основные направления эволюции базидиальных грибов.

Лекция 12.1 час. Отдел Deuteromycota. Формальная группа грибов, утративших половой процесс с преобладанием конидиального спороношения. **Лишайники.**

Цель: Охарактеризовать дейтеромицеты как грибы, не имеющие полового спороношения. Обобщить научные сведения по вегетативному телу, анаморфам и телеоморфам грибов, циклам их развития.

Вопросы для рассмотрения.

1. Отличительные признаки отдела Дейтеромицота.
2. Конидиальные структуры.
3. Гетерокариоз, парасексуальный процесс.
4. Порядки гифомицеты, меланкониевые и сферопсидные. Важнейшие представители и их значение.

Лекция 12.2 час. Лишайники как биологическая группа лишенизированных грибов. Отдел Lichenes.

Цель: Рассмотреть особенности биологии, строения, размножения лишайников.

Вопросы для рассмотрения:

1. Трактовка объекта «лишайники».
2. Систематическое положение компонентов лишайника.
3. Внешнее строение таллома (накипные, листоватые, кустистые).
4. Анатомическое строение таллома (гомеомерные, гетеромерные).
5. Размножение лишайников (как «целостного» организма (частями таллома и специализированными структурами) и компонентов (половое и бесполое)). Строение соредиев и изидиев, апотеция леканоринового и лецидеинового.
6. Распространение и экологические группы лишайников.
7. Классификация. Важнейшие представители. Использование.
8. Доказательства двойственной природы лишайника.

9. Доказательства единства и целостности организма лишайника.

Лекция 13. Грибоподобные организмы. Отдел Oomycota. Слизевики.

Цель: Познакомить с особенностями строения, размножения, онтогенеза, образа жизни грибоподобных организмов; обосновать неоднозначное положение отделов в системе организмов, основываясь на особенностях биохимии, строения, размножения, онтогенеза представителей.

Вопросы для рассмотрения.

1. Грибоподобные организмы.
2. Отдел Оомикота (Oomycota). Характерные особенности строения. Классификация.
3. Порядки Saprolegniales и Peronosporales.
4. Своеобразие слизевиков. Положение слизевиков в системе организмов. Принципы классификации.
5. Отдел Миксомикота. Общая характеристика, биология. Ликогала, стемонитес.
6. Отдел Плазмодиофоромикота. Отличительные признаки. Возбудитель килы капусты.
7. Отдел Акразиомикота. Краткая характеристика.
8. Отдел Диктиостелиевые. Краткая характеристика.

ЛЕКЦИОННЫЕ МАТЕРИАЛЫ

представлены в последовательности, использованной в 2014-15 и последующих учебных годах, т.е., с первоначальным изучением альгологии, за ней микологии; в последовательности тем согласно дополнению и изменению в программы 2014-15 учебного года и последующих годов.

ЛЕКЦИЯ 1

Тема: Введение в раздел I «Альгология и микология» учебной дисциплины «Ботаника». Общие признаки талломных организмов.

Вопросы для рассмотрения:

1. Краткая характеристика разделов «Альгология» и «Микология» и их место в рамках учебной дисциплины «Ботаника». Связь с другими науками (зоологией, микробиологией, фитопатологией, медициной и др.). Объект, предмет. Методы изучения.
2. Уникальные признаки водорослей, грибов, лишайников, грибоподобных организмов, слизевиков (структурно-морфологические: особенности таллома, особенности структуры клетки; эколого-трофические: тип питания, способ поглощения пищи (способ питания)).
3. Общие признаки водорослей, грибов, лишайников, грибоподобных организмов, слизевиков (таллом, уровни организации, типы талломов, структура клетки, размножение и расселение).
4. Классификация живых организмов. Понятие о таксономических категориях и таксонах. Современная мегасистема живых организмов.

1.

Учебная дисциплина Ботаника состоит из 3 крупных разделов (блоков):

1 – Альгология и микология.

2 – Морфология и анатомия растений. (Вегетативное тело тканевое, листостебельное, имеет общий план строения, иначе говоря, дифференцировано на ткани и органы)

3 – Систематика растений. (Отделы: Моховидные, Папоротниковидные, Голосеменные, Покрытосеменные растения)

Раздел Альгология и микология.

Учебно-методические материалы.

На его изучение по программе выделено для био. и хим., био. и гео. **50 часов** аудиторных и **100 часов** самостоятельной работы.

Аудиторные часы распределены: – 26 ч. лекции, 18 ч. лабораторные занятия, 6 часов семинары. В зимнюю сессию – экзамен. Нижняя планка – умение не только ответить на вопрос, но и объяснить важнейшие понятия.

Рейтинговая система оценки знаний.

Рекомендуемая литература (см. выше)

Необходимые принадлежности: халат, альбом, линейка, карандаш простой и цветные, ручка, резинка.

Альгология и микология как учебная биологическая дисциплина имеет свои объекты:
водоросли – наука альгология или фикология (уч. дисциплина **Альгология и микология**)
грибы и грибоподобные организмы, слизевики или миксомицеты – наука микология (уч. дисц. **Альгология и микология**)

лишайники – наука лихенология (уч. дисциплина **Альгология и микология**).

Какие еще организмы известны в природе?

Растения – наука ботаника (уч. дисц. 1 курс анатомия растений, 2 курс – морфология растений и систематика растений)

Животные – наука и учебная дисциплина зоология (1 курс беспозвоночных, 2 – позвоночных);

Бактерии (прокариотические клеточные организмы) – наука бактериология (уч. дисциплина микробиология 3к.)

Вирусы (доклеточные формы жизни) – наука вирусология (уч. дисциплина микробиология 3 курс)

Предмет изучения: строение, размножение, онтогенез (жизненные циклы), разнообразие, экологию, роль в природе и др. особенности этих живых организмов.

Методы и основные направления исследования грибов и водорослей.

1. Наблюдение. Описание. Эксперимент. Статистические методы

1. Световая микроскопия - > до 1000-1500 раз. (Возможности исчерпаны в первой трети XX столетия).

2. Электронная микроскопия - > до 250000 раз. Используется не пучок света, а пучок электронов.

- трансмиссионный – просвечивающий микроскоп,

- сканирующий – дает объемное изображение (изучены ультраструктурные признаки).

3. Биохимические методы (биохимические признаки).

4. Молекулярно-генетические методы (в настоящее время они лежат в основе геносистематики)

- а) электрофорез ферментных белков,

- б) секвенирование молекул ДНК и РНК (малых субъединиц Р - РНК),

- в) определение степени комплементарности ДНК методом реассоциации.

2.

В чем их отличия (водоросли, грибы, лишайники, грибоподобные организмы, слизевики)?

1) Тип питания (зависит от того минеральным или органическим углеродом пользуются организмы):

грибы, грибоподобные, слизевики – гетеротрофы, т.е. питаются органическим углеродом, готовыми органическими веществами и сходны по этому свойству с животными; как и животные они запасают гликоген, выделяют в качестве продукта обмена мочевины, в составе клеточной оболочки имеют хитин.

водоросли – фотоавтотрофы с оксигенным типом фотосинтеза, т.е. сами синтезируют органические вещества из минерального углерода в виде CO_2 и воды. Используют воду в качестве донора водорода и выделяют кислород в процессе фотосинтеза. Такой тип фотосинтеза имеют **тканевые** растения и цианобактерии. Цианобактерии по этому признаку изучаются среди водорослей в разделе Альгология.

2) Способ поглощения пищи:

– **Осмотрофный** (всасывание питательных веществ со среды обитания всей поверхностью тела) у грибов, лишайников, грибоподобных, водорослей, слизевиков.

Осмотрофно питаются и растения, всасывая воду с растворенными минеральными веществами с помощью корневых волосков. Грибы, как и растения, неподвижны в вегетативном состоянии,

имеют клеточную оболочку, запасющую вакуоль растительного типа, неограниченный верхушечный рост таллома и боковое ветвление.

– **Голозойный** способ питания заглатыванием пищи с помощью фагоцитоза и пиноцитоза у слизевиков. Голозойно питаются и животные, заглатывая пищу с помощью глотки.

– **Смешанный (миксотрофный)** способ питания и всасыванием и заглатыванием пищи происходит у слизевиков (миксомицеты) и некоторых водорослей, таких как эвглена.

3) **Функциональная роль в экосистемах большинства представителей:**

грибы, грибоподобные – редуценты, разрушители, деструкторы;

слизевики – консументы, потребители и преобразователи;

водоросли – продуценты.

Вывод.

Таким образом, на основании эколого-трофического критерия изучаемые нами талломные организмы можно разделить на три большие группы:

водоросли (фототрофы с окислительным фотосинтезом и осмотротрофным способом поглощения пищи или *талломные фототрофные осмотротрофы*);

грибы грибоподобные организмы (гетеротрофы с осмотротрофным способом поглощения пищи или *мицелиальные гетеротрофные осмотротрофы*);

слизевики или миксомицеты (гетеротрофы со смешанным (миксотрофным) способом питания, т.е. они и голозойно и осмотротрофно поглощают пищу или *плазмодиальные голозойно-осмотротрофные гетеротрофы*).

Грибоподобные организмы по эколого-трофическому критерию также являются мицелиальными гетеротрофными осмотротрофами, но филогенетически не родственны грибам, а родственны водорослям царства Хромиста или Страменопила. Представителями грибоподобных организмов, которые мы будем изучать, является отдел Оомикота.

Клеточная оболочка имеет разное строение и состав, но основные структурные вещества оболочки у **грибов – хитин**, у **водорослей – целлюлоза и др. компоненты**.

3.

Что объединяет эти организмы (водоросли, грибы, лишайники, грибоподобные организмы, слизевики)?

- 1) Вегетативное тело в виде таллома. Таллом может иметь разный уровень организации (одноклеточный, колониальный, многоклеточный), но никогда не имеет четкой дифференциации и специализации на ткани и органы, как у тканевых эукариот (наземных растений и животных). Не имеет проводящей сосудистой системы. Может быть разного типа: амeboидный, монадный, нитчатый, мицелиальный и др. Можно говорить, что вегет. тело может быть одно и многоклеточное талломное.
- 2) Эукариотическое строение клетки (за исключением цианобактерий, которые изучаются в данном курсе в разделе альгология).
- 3) Наличие (у большинства представителей, за исключением слизевиков и некоторых водорослей) в клетке клеточной оболочки.
- 4) Наличие (у большинства представителей, за исключением слизевиков и жгутиковых клеток) в клетке накопительной вакуоли (вакуоли растительного типа).
- 5) Размножение бесполом и половым способом чередуются. Бесполое размножение происходит обычно в благоприятных условиях в период активного роста, а половой процесс обычно наступает перед наступлением неблагоприятных условий к концу периода вегетации.
- 6) Одноклеточные органы полового (гаметангии: женские оогонии, архикарпы и др. и мужские антеридии) и бесполого размножения (зооспорангии, спорангии и др.) (за единичным исключением у харовых водорослей). У животных яичники и семенники, соответственно.
- 7) Расселение в основном с помощью спор – структур, чаще состоящих из одной клетки, которые способны прорасти в новый организм без слияния с другой клеткой.

Учитывая другие признаки организмов, можно дать следующие Краткие характеристики

- **Водоросли** – фототрофные осмотротрофные эукариоты с разнотипным талломом, живущие преимущественно в воде.

- Грибы – это гетеротрофные эукариотические организмы с осмотрофным питанием и в основном мицелиальным талломом, который находится в субстрате, над которым поднимаются органы спороношения.
- Грибоподобные организмы на примере оомицет – это как и грибы гетеротрофные эукариотические организмы с осмотрофным питанием и в основном мицелиальным талломом, но филогенетически не родственные грибам, а близки к хромобионтным водорослям.
- Лишайники – симбиотические организмы или симбиотрофные ассоциации двух и более организмов, в которых клетки водорослей или цианобактерий оплетены гифами грибов со специфическими накипным, листоватым и кустистым талломами, специфическими особенностями физиологии, биохимии, образа жизни.
- Слизевики или миксомицеты – это гетеротрофные эукариотические организмы со смешанным (миксотрофным питанием) голозойным (путем заглатывания пищи) и осмотрофным питанием и одноклеточным амeboидным или многоядерным плазмoидным талломом.

4. Классификация живых организмов. Понятие о таксономических категориях и таксонах. Современная мегасистема живых организмов.

Классификация – система упорядоченно сгруппированных объектов, в нашем случае – живых организмов.

Живые организмы обладают многими свойствами, которыми их можно охарактеризовать. Эти свойства называются признаками. Каждый признак может находиться в нескольких состояниях. Например, состав клеточной оболочки – это признак, а то, какое вещество (хитин или целлюлоза) входит в ее состав – это состояние данного признака.

Признаки, в соответствии с которыми осуществляется классифицирование (распределение объектов по группам в соответствии со сходством присущих им признаков), называются критериями. Элементарная классификация строится на основании одного критерия.

Чаще всего в таксономии талломных организмов используются следующие критерии:

1. Морфолого-анатомические – особенности внешнего и внутреннего строения: размеры, форма, окраска, строение клеток, органелл.
2. Физиологические – особенности функционирования организма, например, тип питания (автотрофное или гетеротрофное), способ поглощения пищи (осмотрофно или голозойно), тип дыхания (аэробное, кислородное или анаэробное, бескислородное).
3. Биохимические – особенности химического состава организма, например, состав клеточной оболочки, фотосинтетических пигментов, пути синтеза такой аминокислоты как лизин (через какое промежуточное вещество – диаминопимелиновую кислоту у хромист или адипиновую кислоту у грибов) и триптофан.
4. Генетические – особенности наследственного аппарата организма, напр., число и строение хромосом, последовательность нуклеотидов в молекулах ДНК или РНК (напр., РНК малых субъединиц рибосом).
5. Экологические – особенности взаимодействия с другими организмами и окружающей средой. Например, приуроченность к определенным местообитаниям, специализация паразита к организму-хозяину.
6. Биологические (в узком смысле) – особенности жизни, например, черты размножения и жизн. цикла.
7. Филогенетический критерий. Организмы объединяются на основе общности происхождения, которое устанавливается на основе изучения ископаемых находок остатков организмов, а сейчас – главным образом методами геносистематики. Именно

методы геносистематики позволили в последнее время существенно пересмотреть классификацию организмов и разделить царство Протиста на несколько филогенетически родственных царств. Их характеристики мы рассмотрим при изучении конкретных групп организмов.

В каждом конкретном случае при описании группы организмов принято указывать, какие критерии являются наиболее существенными для узнавания этой группы. Такие наиболее значимые критерии называют диагностическими.

На основании диагностических критериев организмы объединяются в группы, называемыми таксонами.

Таксон – группа индивидуумов, создаваемая в процессе классифицирования. Первыми создаются обычно самые мелкие таксоны, которые затем объединяются в более крупные, а последние – в еще более крупные. В результате образуется иерархия таксонов.

Иерархия – расположение групп объектов в порядке соподчинения, т.е. включения одних групп в состав других.

В соответствии с положением данного таксона в иерархической системе, определяется его ранг.

Ранг таксона – это присущий таксону уровень иерархии, т.е. ступень, на которой находится таксон в иерархической системе. Например, в словосочетании семейство аманитацев (Amanitaceae) слово Amanitaceae (мухоморовые) является названием таксона, а слово семейство указывает на ранг этого таксона.

С целью упорядочения системы органического мира, для всех групп организмов принята единая система иерархии, образованная общепринятыми таксономическими категориями.

Таксономическая категория – это совокупность всех таксонов одного ранга, уровень иерархии в целом, ступенька в иерархической лестнице.

В настоящее время используются следующие основные таксономические категории: Империя – доминион – царство – отдел (филум) (тип) – класс – порядок (отряд) – семейство – род – вид – разновидность – форма.

Таксон данного ранга может включать в себя один или несколько таксонов более низкого ранга. Например, семейство Amanitaceae включает 2 рода и более 40 видов.

СОВРЕМЕННАЯ МЕГАСИСТЕМА ЖИВЫХ ОРГАНИЗМОВ.

Для построения современных филогенетических систем с использованием указанных выше критериев, среди которых большое значение придается молекулярно-генетическим, ультроструктурным, биохимическим признакам, характерно выделение большого числа самостоятельно эволюционирующих групп (царств), причем у разных исследователей (по-разному понимающих объем отдельных царств) это число неодинаково. Все исследователи выделяют среди эукариотических организмов царства Растения, Животные (*Animalia*), Грибы (*Fungi* или *Mycota*). Царство Протиста (*Protista*) претерпело наибольшие преобразования. Из него выделено несколько царств, наиболее крупным из которых являются царство Хромиста (*Chromista*) или Страменопила (*Stramenopila*) и царство Протозоа (*Protozoa*). Эвгленовые и Красные водоросли выделены также в качестве самостоятельных царств Эвгленобионтес (*Euglenobiontes*) и Родобионтес (*Rhodobiontes*).

Царство Грибы — *Fungi*, или *Mycota* объединяет 4 отдела: Хитридиомикота — *Chytridiomycota*, Зигомикота — *Zygomycota*, Аскомикота — *Ascomycota* и Базидиомикота — *Basidiomycota*. Сюда же относят анаморфные грибы, половая стадия которых —

телеоморфа — неизвестна. Эти грибы проходят весь жизненный цикл в бесполой стадии, называемой *анаморфой*. Ранее их относили к несовершенным грибам — дейтеромицетам — *Deuteromycetes*. Отделы, в свою очередь, делят на **классы**, учитывая при этом особенности их размножения.

В царство Хромиста — *Chromista* включены отделы: Оомикота — *Oomycota*, Гифохитридиомикота — *Hyphochytridiomycotai* Лабиринтуломикота — *Labyrinthulomycota*.

Отделы Миксомикота — *Мухомycota*, Плазмодиофоромикота — *Plasmodiophoromycota*, Акразиомикота - *Acrasiomycotai* Диктиостелиомикота — *Dictyosteliomycota* включены в царство Простейшие — *Protozoa*. Отделы различают по наличию или отсутствию подвижных — жгутиковых стадий в цикле развития, типу вегетативного тела, составу клеточной стенки, запасным питательным веществам, метаболизму, ультраструктуре клеток, типу митоза и другим признакам.

В таблице 3 представлен один из вариантов мегасистемы, предлагаемый в новом учебнике (Ботаника: Курс альгологии и микологии: Учебник / Под ред. Ю.Т.Дьякова. – М.: Изд-во МГУ, 2007. – 559 с. – (Классический университетский учебник)).

Таблица отчетливо показывает, что водоросли и грибы в широком смысле слова (*sensu lato*) — понятия не филогенетические, ибо могут находиться не только в разных, но и в общих (одних и тех же) филах, которые могут объединять практически все эколого-трофические группы организмов — растения (водоросли), животные (простейшие) и грибы. Это, с одной стороны, свидетельствует о единстве живой природы, а с другой — усложняет принципы изложения материала в учебнике, где в целях оптимального восприятия нужны четкие разделительные признаки, которых, к сожалению, в природе нет.

Таблица 3 Мегасистема организмов, изучаемых в курсе альгологии и микологии

Царство	Отдел	Трофическая группа
Прокариоты Gracilicutobiontes	Cyanophycota	Водоросли
Эукариоты Euglenobiontes	Euglenophycota	Водоросли
Мухобонтеры	Acrasiophytes Dictyosteliophytes	Миксомицеты
	Myxogasteroides	Миксомицеты
	Plasmodiophorophytes	
Rhodobiontes	Rhodophycota	Водоросли
Alveolobiontes	Dinophycota	Водоросли
Cryptobiontes	Cryptomonadophycota	Водоросли
Primnesiabiontes	Primnesiophycota (Haptophycota)	Водоросли
Stramenopiles	Labyrinthulomycota	Миксомицеты
	Oomycota	Грибы
	Ochrophycota	Водоросли
Chlorobiontes	Prasinophycota	Водоросли
	Chlorophycota	Водоросли
	Streptophycota	Водоросли
		Водоросли, высшие растения
Mycobiontes	Chytridiomycota	Грибы
	Zygomycota	Грибы
	Dikariomycota	Грибы

Ниже представлена Схема филогении эукариот, построенная в результате синтеза многих филогенетических деревьев, представленная в учебном 4- томном пособии Ботаника (Ботаника : в 4 т.Т.1 и Т.2. Водоросли и грибы: учебник для студ. высш. учеб. заведений / Г.А.Белякова, Ю.Т.Дьяков, К.Л.Тарасов. – М.: Издательский центр "Академия". "2006. – 320 с.).

«Альгология» – наука о водорослях

Тема 2. Общая характеристика водорослей. Принципы классификации. Многообразие, эволюция, экологические группы.

Цель: Дать понятие об альгологии как науке о водорослях. Охарактеризовать водоросли как совокупность ряда самостоятельных отделов фотосинтезирующих талломных организмов, имеющих общие признаки.

Вопросы для рассмотрения.

1. Альгология как наука о водорослях.
2. Ступени морфологической дифференциации талломов.
3. Строение клетки и пигментный состав.
4. Размножение водорослей.
5. Жизненные циклы, смена поколений, чередование ядерных фаз.
6. Принципы классификации, экология, значение и роль в природе.

Учебно-методические материалы.

Таблицы, видео- и кинофильмы, презентация.

1. Альгология как наука о водорослях.

Альгология (от лат. *alga* – морская трава, водоросль и греч. *Logos* – слово, учение), или **фикология** (от греч. *φῑκος* – водоросль) – наука, изучающая водоросли (морфологию, цитологию, генетику, онтогенез, физиологию и биохимию, экологию, флористику, систематику, эволюцию и филогению).

Водоросли (представляют собой) традиционно объединяют талломные (или слоевищные), бессосудистые споровые организмы, способные к оксигенному фотосинтезу, т. е. фотоавтотрофному способу питания, с одноклеточными без специальных покровов органами бесполого и полового размножения (**исключение – харовые водоросли**) и обитающие преимущественно в водной среде. Воду и минеральные вещества всасывают всей поверхностью тела, т.е., как и грибы, являются осмотрофами.

Под такое определение подходят как прокариотные, так и эукариотные формы.

Среди водорослей встречаются бесцветные и даже беспластидные формы с гетеротрофным типом питания, формы с многоклеточными органами полового размножения (харовые водоросли) и формы, которые приспособились вторично к существованию во вневодных биотопах: на поверхности почвы и в почве, в снегах и льдах, на стволах деревьев и в других местообитаниях.

Понятие «водоросли» (Algae) биологическое (эколого-трофическое), а не систематическое. Т.к., объединяет организмы, сходные по строению тела и образу жизни, но не обязательно имеющие родственные связи. Оно объединяет не менее 13 отделов, относимых к разным царствам и даже надцарствам, т.е., самостоятельным филогенетическим группам. Одни и те же филы (филогенетические или родственные группы организмов) могут объединять различные эколого-трофические группы организмов – растения (водоросли), животные (простейшие) и грибы (царство Хромиста).

Водоросли насчитывают более 40 тыс. видов.

В систематическом отношении понятие «Водоросли» объединяет от 6 до 8-13 самостоятельных отделов:

Прокариотические водоросли

Отдел Синезеленые водоросли – *Cyanophyta*

Отдел Прокариотические зеленые водоросли – *Prochlorophyta*

Эукариотические водоросли

1. Отдел Эвгленовые водоросли – *Euglenophyta*
2. Отдел Динофитовые водоросли – *Dinophyta*
3. Отдел Криптофитовые водоросли – *Cryptophyta*

4. Отдел Рафидофитовые водоросли – Raphidophyta
5. Отдел Золотистые водоросли – Chrysophyta
6. Отдел Диатомовые водоросли – Bacillariophyta
7. Отдел Желтозеленые водоросли – Xanthophyta
8. Отдел Бурые водоросли – Phaeophyta
9. Отдел Красные водоросли – Rhodophyta
10. Отдел Зеленые водоросли – Chlorophyta
11. Отдел Харовые водоросли – Charophyta

Критерии для выделения отделов:

1. Биохимические: - набор пигментов,
- состав клеточной стенки,
- запасные вещества.
2. Субмикроскопические: - структура корешков жгутикового аппарата,
- тонкая структура хлоропласта,
- структура митохондрий.
3. Цитологические: - строение клеточной стенки,
- строение хлоропластов: внешний вид, положение в клетке, расположение тилакоидов внутри хлоропласта;
- число и строение жгутиков или их отсутствие,
- специфика митоза,
- специфика цитокинеза,
- наличие особых внутриклеточных структур.
4. Молекулярно-генетические: последовательности нуклеотидов в молекулах РНК и ДНК (например, в молекуле 18S рРНК)
5. Морфологические – тип таллома.
6. Биологические – типы и способы размножения и циклы развития.

Возникнув в разное время и от разных предков, различные группы водорослей развивались затем независимо друг от друга, но в результате конвергентной эволюции и сходных условий обитания, приобрели много сходных черт. Т.е., водоросли — группа организмов различного происхождения, объединённых следующими признаками:

Краткая общая характеристика водорослей,
т.е. для водорослей характерны следующие общие признаки:

1. Талломный уровень организации вегетативного тела — отсутствие чёткой дифференцировки тела на органы, отсутствие ярко выраженной проводящей системы; Таллом может быть 1 клеточным, колониальным и многоклеточным различной структуры. (Размеры водорослей колеблются от долей микрона (кокколитофориды и некоторые диатомеи) до 40 м (макроцистис).

2. Наличие фотосинтезирующих пигментов и **фотоавтотрофного питания** (оксигенного фотосинтеза – поглощение CO_2 и H_2O и в результате реакций световой и темновой фаз фотосинтеза синтез сахаров и крахмала, выделение O_2);

2а. Некоторые водоросли способны к гетеротрофии (питанию готовой органикой), как осмотротрофной (поверхностью клетки), напр. Жгутиконосцы, так и путём заглатывания через клеточный рот (эвгленовые, динофитовые). При этом одни из них сохраняют окрашенные хлоропласты и способны к фотосинтезу, а есть бесцветные и даже беспластинные формы, утратившие такую способность.

2б. Минеральные вещества всасывают всей поверхностью тела.

3. Обитают преимущественно в водной среде, но есть виды, которые приспособились вторично к существованию во влажных условиях вневодных биотопов:

на поверхности почвы и в почве, в снегах и льдах, на стволах деревьев и в других местообитаниях.

4. Клетки водорослей — типичные для эукариот и очень похожи на клетки наземных растений (мхов, плаунов, папоротникообразных, голосеменных и цветковых). Основные отличия — на биохимическом уровне (различные фотосинтезирующие и маскирующие пигменты, запасющие вещества, основы клеточной стенки и т. д.) и в цитокинезе (процессе деления клетки).

4.1. В типичном случае состоит из аморфного матрикса, образованного гемицеллюлозами и пектиновыми веществами, в который погружены микрофибриллы целлюлозы. В составе имеются полисахариды, белки, гликопротеиды, минеральные соли, пигменты, липиды, вода, **но всегда отсутствует лигнин** — характерный для высших растений. Часто в толще клеточной стенки присутствуют добавочные компоненты: кремний, соли железа, карбонат кальция, альгиновая (альговая) кислота и др.

У ряда видов водорослей целлюлозная оболочка отсутствует, и клеточные покровы представлены преимущественно белковыми слоями — пелликулой (у эвгленовых) (по классификации, принятой у зоологов, оболочка эвгленовых называется кутикулой, а под пелликулой понимают оболочку у альвеолат), перипластом (у криптофитовых), текой или амфиесмой (у динофитовых), располагающимися под плазмалеммой, реже над ней. Эти клеточные покровы содержат эджективные (стрекательные) органеллы — эджектосомы, трихоцисты, рабдосомы. У диатомовых имеется своеобразный кремниевый панцирь.

У примитивных водорослей (простейшие виды золотистых и зеленых водорослей), клетки покрыты лишь цитоплазматической мембраной, т.е. голые.

4.2. Жгутики имеют типичное строение (9 пар периферических микротрубочек и 2 центральные микротрубочки). Их может быть 1, 2 или много. Важно строение частей жгутика: базальных тел (кинетосом), корней жгутика, самих свободных частей.

4.3. Хлоропласты.

Хлоропласт имеет две (красные, зелёные, харовые водоросли), три (эвглены, динофлагелляты) или четыре (охрофитовые водоросли) мембраны. Наружные мембраны принадлежат каналу ЭПС, который окружает хлоропласт. Внутренняя мембрана выпячивается внутрь, образуя складки — тилакоиды, собранные в стопки: одиночные тилакоиды у красных и синезелёных, двух- и больше у зелёных и харовых, трёхтилакоидные у остальных. В тилакоиды встроены основные пигменты. Хлоропласты у водорослей имеют различную форму (мелкие дисковидные, спиралевидные, чашевидные, звёздчатые и т. д.).

У многих в хлоропласте имеются плотные образования — пиреноиды.

Пиреноид. Своеобразная плотная структура внутри хлоропласта, образование белковой природы. Состоит в основном из фермента рибулезодифосфаткарбоксилазы, имеет размер 3-12 мкм. Пиреноид обычно окружен крахмальными зёрнами (у зеленых и харовых водорослей) — амилогенной обкладкой, в образовании которой может принимать участие ламинарин (бурые водоросли), липиды (золотистые и диатомовые водоросли).

4.4. Фотосинтетический аппарат.

Это пигментные системы и переносчики электронов.

Пигменты: — **хлорофиллы:**

— **каротиноиды:**

каротины:

ксантофиллы:

— **фикобилины** растворяются в воде, и после отмирания клеток вымываются из них

4.5. Как и у других эукариот, митохондрии покрыты оболочкой, состоящей из двух мембран. Внутренняя мембрана образует складки — *кристы*. Кристы различаются по форме: *дисковидные* (имеют вид теннисных ракеток — уплощенные, округлые с суженным основанием) у эвгленовых, *трубчатые* у страменопил, примнезиофитовых,

динофитовых, хлорархнофитовых, *пластинчатые* у зеленых, красных, криптоноад и глаукоцистофитовых водорослей. Самыми примитивными считаются дисковидные кристы.

5. Имеются такие важные органеллы как пероксисомы и вакуоли.

6. Продукты фотосинтеза, в данный момент излишние, сохраняются в форме различных запасных веществ: крахмала, гликогена, других полисахаридов (больше свойственно пресноводным), липидов (морским формам (особенно планктонным диатомовым, которые за счёт масла держатся на плаву со своим тяжёлым панцирем). Имеются специфические для отделов продукты запаса.

7. Митоз может быть: открытый, как у высших растений, закрытый, как у грибов, полуоткрытый.

8. Цитокинез осуществляется с помощью клеточной пластинки фрагмопласта, как у высших растений, с помощью клеточной пластинки фикопласта (только у водорослей), с помощью кольцевой борозды как у клеток животных и сочетанием этих способов.

Типы морфологической структуры талломов

Таллом, или слоевище — вегетативное тело, которое не имеет общего плана строения, может быть одноклеточным, колониальным или многоклеточным и иметь разную форму. В

Талломы водорослей могут быть отнесены к одноклеточному, колониальному и многоклеточным уровням организации

Морфологически талломы чрезвычайно разнообразны. Разные авторы выделяют от 4 до 12 основных типов морфологической структуры тела водорослей, которые отражают ступени морфологической эволюции водорослей. По Голлербаху и Полянскому (Жизнь растений, 1977) выделяют 9 типов структуры таллома:

1) амебоидная или ризоподиальная; 2) монадная; 3) пальмеллоидная; 4) коккоидная; 5) нитчатая; 6) пластинчатая; 7) разнонитчатая; 8) сифональная; 9) харофитная.

По Н.П. Масюк (Водоросли. Справочник, 1989 г. С. 63) выделяют 11 типов морфологической структуры: кроме 8 первых типов еще псевдопаренхиматозный (ложнотканевой), паренхиматозный (тканевой), сифонокладальный и др.. Харофитный тип структуры рассматривается как разновидность разнонитчатого.

Рассмотрим основные типы морфологической структуры.

1 – монадный тип структуры. Широко распространен у водорослей. Доминирует у эвгленовых, динофитовых, криптофитовых, рафидофитовых, золотистых. Встречается у зеленых и желтозеленых. У диатомовых и бурых в вегетативном состоянии отсутствует, но репродуктивные стадии (сперматозоиды и зооспоры) представлены монадными клетками. Только у красных водорослей не выявлены.

Существенные признаки: имеются жгутики, стигма, сократительные вакуоли.

Жгутиков обычно один-два и более. С их помощью монадные организмы активно передвигаются в воде. Тонкое строение осевой структуры жгутиковой аксонемы у всех эукариот однотипно – она состоит из 9 пар периферических микротрубочек и 2 центральных. Стигма – своеобразная органелла монадных форм. Она ранее считалась светочувствительной органеллой или фоторецептором. Сейчас установлено, что стигма выполняет роль ширмы или экрана, периодически затеняющей фоторецептор или рефлектора, усиливающего световой сигнал. Сократительные вакуоли выполняют осморегуляторную функцию.

Другие важные особенности монадной структуры: полярность в строении клеток (выделяется передний и задний конец). Клеточные покровы разнообразны: плазмалемма, пелликула, перипласт, тека, состоящая из органических, кремнеземных, или известковых чешуек, домик, клеточная оболочка. Может быть инкрустирована солями железа или

кальция. Своеобразные органеллы монадной клетки – это слизистые тельца и эджективные (стрекательные) структуры.

Считается, что монадный тип структуры оказался эволюционно перспективным. На его основе развились другие, более сложные структуры, связанные с утратой подвижности в вегетативном состоянии.

2 – амeboидная или ризоподияльная структура. Наблюдается данный тип структуры не часто, а в тех отделах, где имеется большое разнообразие монадных форм: **золотистые, желтозеленые, динофитовые**. Характерен для примитивных форм.

Существенные признаки: клетки не имеют клеточной плотной оболочки, покрыты только плазмалеммой и способны к амeboидному движению, образуя цитоплазматические отростки (псевдоподии или ризоподии), меняя свою форму при передвижении.

Некоторые ученые считают этот тип структуры первичным, т.к. гетеротрофный тип питания является исходным. Широко распространена теория происхождения водорослей от амeboидных предков (Топачевский, 1962).

Другие считают (Водоросли, 1989, с. 66), что амeboидное движение возникло в результате приспособления жгутиковых клеток к упрощенным условиям жизни в биотопах, богатых органикой. Многие амeboидные организмы ведут прикрепленный образ жизни, могут строить домики, образовывать колонии с помощью слизи или без нее. Многие амeboидные организмы имеют признаки монадных форм (полярность в строении клетки, наличие базальных тел, способность временно образовывать жгутики и выделять клеточные покровы, формировать репродуктивные клетки монадной структуры). Поэтому ризоподияльный тип структуры считается вторичным от монадного и эволюционным тупиком.

3 – пальмеллоидный тип структуры (= гемимонадный, = тетраспоральный). Распространен у **золотистых и некоторых зеленых водорослей**. У хламидомонады такое состояние временно, наступает при высыхании водоема и называется пальмеллоидным состоянием.

Существенные признаки: неподвижные вегетативные клетки, в которых имеются органеллы, характерных монадным организмам: жгутики или их производные псевдоцилии, стигма, сократительные вакуоли, заключены в общую слизистую массу.

Слизь защищает клетки от неблагоприятных воздействий среды. Форма слизистых колоний разная, в простейшем случае бесструктурная.

Протоплазматические связи между клетками отсутствуют. Клетки существуют независимо друг от друга и способны размножаться делением. Псевдоцилии – неподвижные жгутиковидные выросты, тонкое строение которых напоминает жгутики, но в отличие от жгутиков не имеют центральной пары микротрубочек.

Клеткам свойственна полярность, как и для монадных клеток. Клеточная оболочка есть или нет. Клетки могут быть и не покрыты слизью, могут быть заключены в домики, имеющие отверстия для выхода псевдоцилий.

Возникновение гемимонадного типа структуры рассматривают как важный этап на пути морфологической эволюции водорослей в направлении от подвижных монадных к типично растительным неподвижным формам, как крупный арогенез, определивший дальнейший путь развития всего растительного мира.

4 – коккоидный тип структуры. Широко распространен почти во всех отделах водорослей. Доминирует у протококковых, конъюгат из зеленых, диатомовых. Встречается у **зеленых, золотистых, динофитовых, криптофитовых и желтозеленых**. Только у **рафидофитовых и эвгленовых** не выявлен. У бурых не встречен.

Существенные признаки: неподвижные вегетативные клетки, одетые клеточной оболочкой, и имеющие протопласт растительного типа (с тонопластом (вакуоль растительного типа) без сократительных вакуолей, стигм, жгутиков.

Имеются одиночные, т.е. одноклеточные и колониальные формы.

Утрата признаков монадной структуры в строении клетки у организмов, ведущих растительный неподвижный образ жизни, приобретение новых структур, свойственных растительным клеткам, – следующий крупный шаг арогенного характера в эволюции водорослей по растительному пути. Однако, покрытые клеточной оболочкой клетки коккоидных водорослей еще не приобрели способности к вегетативному делению клеток и поэтому не способны к образованию многоклеточных слоевищ.

В эволюционном плане коккоидную структуру рассматривают как исходную ступень для возникновения многоклеточных слоевищ, а также сифонального и сифонокладального типа структуры.

Клетки коккоидного типа структуры имеют форму от шаровидной до эллипсоидной, веретеновидной, цилиндрической, грушевидной, спиралевидной, трехлучевой, звездчато-лопастной и др. Их клеточные покровы имеют различные выросты, шипы, щетинки. Перифитонные водоросли прикрепляются к субстрату с помощью слизистых подушечек или стебельков.

5 – нитчатый тип структуры. Представлен в отделах зеленых, золотистых, желтозеленых, красных.

Существенные признаки: клетки соединены в нити, простые или разветвленные, клетки делятся в поперечном направлении (преимущественно в одной плоскости). Клетки, составляющие нить, имеют полярное строение, способны расти лишь в одном направлении, совпадающем с осью ядерного веретена.

Им присуще важнейшее свойство растительных организмов – способность к неограниченному росту в течение вегетативной фазы жизненного цикла и возможность возникновения многоклеточных макроскопических слоевищ. Рост нитей чаще апикальный (делятся только клетки меристемальной зоны, или зоны роста, которая располагается на верхушке нити), но может быть диффузный (все клетки способны делиться), интеркалярный, базальный.

В простейшем случае все клетки нити одинаковые, но могут различаться: конечные клетки утончаются и вытягиваются, базальная клетка может превращаться в ризоид или стопу, лишенные хлоропласта и служащие для прикрепления к субстрату. Нити могут быть простые или ветвящиеся, одно- или многорядные.

В эволюционном плане возникновение нитчатой структуры считают качественно новым этапом в развитии растительного мира, на котором сформировался ряд важных свойств многоклеточных растений, он послужил отправным пунктом для развития других, более сложных типов структуры.

6 – разнонитчатый тип структуры. Наблюдается у многих зеленых, бурых, красных, некоторых золотистых и желтозеленых водорослей.

Существенные признаки: слоевище состоит большей частью из горизонтальных, стелящихся по субстрату нитей, выполняющих функцию прикрепления, и вертикальных нитей, поднимающихся над субстратом и выполняющих ассимиляционную функцию. Обычно на вертикальных нитях формируются органы размножения.

Иногда одна из частей может редуцироваться, а другая чрезмерно развиваться. (представители порядка улотриковые).

В эволюционном плане возник на базе нитчатой структуры в ходе ее функционально-морфологической дифференциации для выполнения различных функций: прикрепительной, опорной, ассимиляционной, воспроизводящей. Рассматривается как арогенез в морфологической эволюции водорослей, обусловивший появление новых крупных таксонов, завоевание ими новых экологических ниш и послуживший отправным пунктом для развития паренхиматозного и псевдопаренхиматозного типов структуры.

7 – харофитный тип структуры. Наблюдается у многих харовых водорослей.

Существенные признаки: таллом расчленен на «стебель» с узлами и междоузлиями, «листья» и ризоиды.

Некоторые ученые не выделяют отдельно этот тип структуры, а рассматривают его в составе разноритчатой структуры как видоизмененное разноритчатое строение: вертикальные нити дифференцированы на междоузлия и узлы, от которых отходят мутовки боковых ветвей, имеющих также членистое строение. От узлов могут отрастать также дополнительные нити, образующие коровое покрытие междоузлий. Функцию прикрепления к субстрату выполняют ризоиды.

В эволюционном отношении является тупиковой.

8 – пластинчатый тип структуры. Н.П. Масюк называет его **паренхиматозный** (тканевой) тип структуры. Представлен у **зеленых, бурых, красных** водорослей.

Существенные признаки: таллом в виде паренхиматозных пластинок, которые образовались в результате деления клеток первичной нити не только в поперечной плоскости, но и в разных плоскостях.

Способность к неограниченному росту и делению клеток в разных плоскостях привела к образованию объемных крупных слоевищ с морфофункциональной дифференциацией клеток в зависимости от положения в слоевище, т.е. к возникновению тканей.

В пределах паренхиматозного типа структуры наблюдается постепенное усложнение слоевищ от простых недифференцированных пластинок с диффузным ростом (порфира, ульва) до сложно дифференцированных слоевищ с тканями, выполняющими ассимиляционную, проводящую, запасающую, опорную функции и примитивными многоклеточными органами (лиминария, фукус).

В эволюционном плане возник на базе нитчатой и разноритчатой структуры как ароморфоз в морфологической эволюции водорослей, обусловивший формирование таксонов большого морфологического разнообразия на данном уровне организации, завоевание ими новых биотопов, и закрепило господство водорослей в растительном мире водной среды, подобно тому как высшие растения доминируют на суше.

Паренхиматозный тип структуры рассматривают как наивысшую ступень в морфологической дифференциации тела водорослей.

9 – сифональный (неклеточный) тип структуры. Представлен у некоторых **зеленых и желтозеленых** водорослей.

Существенные признаки: отсутствие внутри таллома (слоевища) клеточных перегородок при наличии большого количества ядер и органелл. При этом таллом простой нитевидный или сложно дифференцирован, сравнительно крупный, обычно макроскопических размеров.

Перегородки в слоевище могут появляться лишь случайно, при его повреждении или при образовании репродуктивных органов. Способ их образования несколько иной, чем при формировании клеточных стенок в многоклеточных растениях.

В пределах сифонального типа структуры наблюдается постепенное усложнение слоевищ от простых шаровидных телец, размером с булавочную головку, снабженных разветвленными ризоидами (ботридиум) к нитевидным типа вошерия и (у морских представителей) сложно дифференцированным (как морфологически так и функционально) слоевищам, имеющим вид высших растений (у каулерпы слоевище расчленено на стебли, листья, корни). Внутри таких сложных форм обычно образуются втягивания стенок, придающие такому сифону механическую прочность.

В эволюционном плане предположения о пути возникновения сифонального типа структуры различны. Допускают независимое происхождение двумя путями: от водорослей коккоидной структуры в результате усложнения одноклеточного строения в связи с тенденцией к полимеризации органелл в клетке; от водорослей нитчатой структуры в результате упрощения многоклеточного строения.

Возникновение сифонального типа структуры привело к формированию крупных таксонов, представители которых, особенно в прошедшие геологические эпохи, широко распространились в морях и океанах всего мира.

В эволюционном отношении сам сифональный тип структуры оказался тупиковым.
10 – сифонокладальный тип структуры. Представлен лишь у некоторых зеленых водорослей.

Существенные признаки: способность к образованию из первичного неклеточного слоевища в результате сегрегативного деления сложно устроенных слоевищ, состоящих из первично многоядерных сегментов.

Характерная особенность сегрегативного деления – это разобщенность во времени процессов митоза и цитокинеза.

В пределах сифонокладального типа структуры есть разные морфологические варианты талломов, одним из которых являются неразветвленные или обильно ветвящиеся нитевидные слоевища с разной степенью дифференциации (кладофора).

Направление морфологической эволюции, возникшее на базе сегрегативного деления, хотя и привело к формированию новых крупных таксонов и завоеванию новых биотопов и экологических ниш, но оказалось еще одной побочной тупиковой ветвью морфологической эволюции растений.

Более подробные сведения можно найти в справочнике «Водоросли», 1989 г. стр. 63-74.

Морфологический параллелизм

Рассматривая различные типы структуры вегетативного тела водорослей, видим, что каждый из них представлен в нескольких отделах. Этот факт рассматривают как доказательство морфологического параллелизма в эволюционном развитии различных таксономических групп водорослей. Идея параллельного развития водорослей принадлежит А. Пашеру, в дальнейшем ее развили Ф.Е. Фритч, М.М. Голлербах, В.И. Полянский, А.В. Топачевский и др. Суть идеи: различно окрашенные водоросли, берущие начало от разных предков, в своем эволюционном развитии проходили сходные этапы – ступени морфологической дифференциации слоевища.

Явление морфологического параллелизма в мире водорослей универсально: оно проявляется как на одном и том же структурно-эволюционном уровне в пределах разных эволюционных стволов (монадный тип структуры у зеленых, эвгленовых, динофитовых, криптофитовых, рафидофитовых, золотистых, желтозеленых), так и на разных структурно-функциональных уровнях в пределах одной и той же эволюционной ветви (монадный, коккоидный, нитчатый, разнонитчатый и т.д. у зеленых, желтозеленых), у близкородственных и неродственных организмов, в наследственной и модификационной изменчивости.

Предполагают, что возникновение множественных параллелизмов могло быть обусловлено, с одной стороны, общностью первичных исходных форм, с другой – влиянием сходных экологических условий, в которых развивались водоросли.

Из уч-ка под ред. Дьякова, 2007г. Считается, что монадная организация – исходная для всех остальных типов организации талломов. Монадная клетка может легко терять жгутики и переходить в ризоподиальное или пальмеллоидное состояние. Если в таком состоянии организм живет большую часть жизни, а формирует монадные клетки в период размножения, то получают ризоподиальный и пальмеллоидный типы таллома. Нитчатый таллом получается из монадного, что всегда наблюдается при прорастании зооспоры в нить. Из нити легко возникает пластинчатый таллом. Усложнение строения и переход к многоклеточности сопровождалась потерей подвижности в вегетивном состоянии. Исходная монадная организация сохранялась только у репродуктивных клеток и то не всегда.

Широкое распространение морфологического параллелизма в мир водорослей создает определенные трудности при их классификации и идентификации. Морфологически сходные организмы могут принадлежать к разным систематическим группам. Поэтому для целей систематики используют более трудоемкие дополнительные критерии (ультраструктурные, методы молекулярной биологии и др.). С другой стороны

открытие морфологического параллелизма позволяет ученым филогенетическое древо на уровне водорослей изображать в виде нескольких параллельных стволов.



Вегетативное:

1) У одноклеточных водорослей

– **простое деление надвое** (митоз) (у подвижных и неподвижных клеток)

2) У многоклеточных

– частями таллома, отделяющегося от материнского таллома, без каких-либо заметных изменений в клетках – **фрагментация**. Формы: - разрыв на отдельные участки талломов нитчатых водорослей (у зигнемовых водорослей); - регенерация оторвавшейся части слоевища; – спонтанное отпадание ветвей; – отрастание ризоидов и образование отростков (у низших представителей бурых и красных водорослей и у улотриковых из зеленых)

– специализированными образованиями (структурами) вегетативного размножения (эта форма вегетативного размножения имеется у тканевых форм зеленых, бурых, красных водорослей, что сближает их с высшими растениями):

Выводковыми почками,

Столонами,

Клубеньками,

Акинетами.

Бесполое споровое

Осуществляется с помощью специализированных клеток – **спор**. Споры отличаются от обычных вегетативных клеток формой и более мелкими размерами. Споры образуются или в клетках, которые не отличаются ни формой, ни размерами от обычных вегетативных клеток; или в особых клетках – **спорангиях**. Спорангии отличаются от обычных вегетативных клеток размером и формой, а также происхождением. Они возникают как выросты обычных клеток и выполняют только функцию образования спор.

Спорообразование обычно сопровождается делением протопласта на части и выходом продуктов деления из оболочки материнской клетки (спорангия). При делении клетки происходит реорганизация протопласта и организм омолаживается. Выход продуктов деления из оболочки материнской клетки (спорангия) – наиболее существенное отличие настоящего бесполого размножения от вегетативного.

В зависимости от способа образования, стадии развития, на которой споры выходят из под оболочки материнской клетки и строения различают разные типы спор:

– экзо- и эндоспоры – неподвижные споры цианей или сине-зеленых водорослей;

– апланоспоры – неподвижные споры зеленых и бурых водорослей: автоспоры – апланоспоры, которые внутри материнской клетки не только одеваются оболочкой, но и приобретают форму материнской клетки, гипноспоры – апланоспоры с утолщенной оболочкой, способные длительное время находиться в состоянии покоя;

– гемизооспоры – неподвижные споры зеленых водорослей, утратившие жгутики, но сохранившие сократительные вакуоли и стигму;

– зооспоры – подвижные споры зеленых и бурых водорослей;

– моно- и тетраспоры бурых и красных водорослей;

– биспоры и полиспоры – неподвижные споры красных водорослей.

В основе экзоспорообразования лежит линейное почкование клеток. Оно родственно фрагментации слоевища, но в данном случае отчленяется не часть слоевища, а специализированная клетка – спора.

В основе эндоспорообразования лежит повторное и множественное деление клетки.

Половое размножение

Половое размножение у водорослей связано с половым процессом, который заключается в слиянии (оплодотворении): двух клеток в одну (копуляция) или содержимого двух клеток через особый канал (конъюгация), в результате чего образуется зигота, вырастающая в новую особь или дающая зооспоры. Двойственная наследственность организма, развивающегося из диплоидной зиготы, обеспечивает большую жизнеспособность и большую приспособленность организмов к изменяющимся условиям среды.

Половой процесс у водорослей представлен несколькими типами.

Сохранился наиболее примитивный тип. Этому способствовала водная среда, которая и сама мало изменилась в течение веков.

Половой процесс без образования специализированных половых клеток.

1 – хологамия (гологамия) – слияние двух целых подвижных лишенных клеточных оболочек вегетативных клеток. (У *Dunaliella salina* Teod. из зеленых водорослей).

2 – конъюгация – слияние содержимого двух безжгутиковых вегетативных клеток через специально образующийся конъюгационный канал, в результате чего получается одноклеточная зигота, которая покрывается толстой оболочкой и превращается в покоящуюся спору (зигоспору у конъюгат из зеленых водорослей). Поле периода покоя зигоспора прорастает с редукционным делением и дает начало одному, двум или четырем проросткам – новым организмам.

При конъюгации две сливающиеся клетки не различимы одна от другой, но скорость перетекания протопласта может быть различна:

а) если одинакова, тогда процесс называется физиологическая изогамия, и зигота образуется в конъюгационном канале;

б) если протопласт одной клетки (мужской) активно перетекает через канал в сравнительно неподвижную (женскую), тогда процесс называется физиологическая анизогамия или гетерогамия, и зигота образуется в женской клетке.

Половой процесс, осуществляемый с помощью специализированных клеток – гамет–гаметогамия.

Гаметы – специализированные гаплоидные половые клетки, осуществляющие половой процесс (оплодотворение). Обычно из одной гаметы, в отличие от споры, новый организм не развивается (исключение партеногенез). Гаметы образуются в клетках, которые не отличаются от вегетативных, или в особых клетках, гаметангиях. Гаметангии, в которых созревают яйцеклетки называются оогонии, а те, в которых формируются сперматозоиды или спермации – антеридии.

Различают следующие формы полового процесса:

1 – изогамия;

2 – гетерогамия;

3 – оогамия; (У красных водорослей наблюдается специфическая оогамия)

Если ♂ и ♀ гаметы развиваются на одной особи или колонии то такие виды называются однодомными или обоеполыми. Если на разных — двудомными или раздельнополыми.

У водорослей с изогамным половым процессом существуют виды: гомоталлические – сливаются гаметы из одного слоевища или колонии; гетероталлические – из разных.

Зигота обычно покрывается плотной одно- или многослойной оболочкой и превращается в зигоспору. Зигоспора у одних водорослей прорастает без периода покоя, давая начало новым диплоидным слоевищам (новым диплоидным особям). У других видов зигоспора находится в состоянии покоя до нескольких месяцев, а после периода

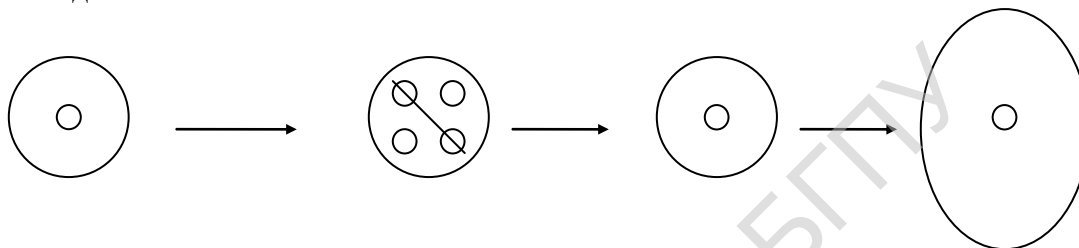
покоя в зигоспорах происходит мейотическое деление ядра и формируются гаплоидные зооспоры. Зигоспоры при этом предварительно растут и из них выходят в зависимости от размеров от 4 до 32 зооспор.

4 – Автогамия – особый тип редуцированного полового процесса, который не сопровождается попарным слиянием двух клеток и увеличением числа особей, происходит лишь их омоложение и весь процесс происходит в пределах одной клетки.

Суть автогамии в том, что диплоидное ядро в клетке делится мейозом, в результате образуются 4 ядра. 2 из них отмирают, а два сливаются снова, образуя диплоидную зиготу. Она без периода покоя резко увеличивается в размерах и превращается в ауксоспору. После созревания ауксоспоры, в ней развивается новая клетка, которую называют инициальной. По размерам она значительно превышает исходную материнскую клетку, в которой происходил мейоз. Ауксоспорообразование присуще только диатомовым водорослям, у которых имеется панцирь и в ходе вегетативного деления наблюдается

измельчение

клеток.



5 – У водорослей наблюдается случаи партеногенетического развития (без оплодотворения) женских гамет. Морфологически развивающиеся гаметы напоминают зигоспоры и называются партеноспорами или азиготами.

Жизненные циклы, смена поколений, чередование ядерных фаз

У одного и того же вида водорослей, имеющих половой процесс, в зависимости от времени года и внешних условий наблюдаются разные формы размножения (бесполое и половое). При этом происходит смена ядерных фаз (гаплоидной и диплоидной).

Жизненный цикл или цикл развития – это совокупность всех этапов (фаз, стадий) развития индивидов, все изменения, которые претерпевает индивид между одноименными этапами (от споры до споры, или от зиготы до зиготы).

У водорослей они разнообразны, пластичны и предопределены многими экологическими факторами.

1 – Гаплофазный тип.

Вся вегетативная жизнь особи проходит в гаплоидном состоянии, т.е. особи являются гаплонтами. Диплоидна лишь зигота, которая перед прорастанием делится редукционно (зиготическая редукция или зиготический мейоз) и развивающиеся из нее проростки или споры оказываются гаплоидными. Споры в ходе вегетативного роста становятся гаплоидными особями. Нет чередования поколений.

Такой тип жизненного цикла характерен для вольвоксовых, большинства хлорококковых, конъюгат из отдела зеленые водоросли; для харовых водорослей, для желтозеленых (вошерия).

2 – Диплофазный тип.

Вся вегетативная жизнь особи проходит в диплоидном состоянии, т.е. особи являются диплонтами. Диплоидная зигота без редукционного деления прорастает в новый таллом. Гаплоидная фаза представлена только гаметами, перед образованием которых в органах размножения происходит мейоз (**материнские клетки гамет делятся редукционно**) (гаметическая редукция или гаметический мейоз). Нет чередования поколений.

Такой тип жизненного цикла характерен для сифоновых из отдела зеленые водоросли; для всех диатомовых водорослей, для фукусовых из отдела бурые водоросли..

3 – Диплогамфазный тип – это такой тип, при котором

Имеет место чередование форм развития (генераций): диплоидного спорофита, формирующего споры (бесполое поколение) и гаплоидного гаметофита, формирующего гаметы (половое поколение). Диплоидная зигота прорастает в диплоидное растение (новый организм) **спорофит**, на котором формируются только органы бесполого размножения. В этих органах перед формированием спор происходит редукционное деление, мейоз (спориическая редукция). Гаплоидная спора развивается в гаплоидное растение (новый организм) **гаметофит**, на котором формируются только органы полового размножения, в которых уже в результате митоза формируются гаметы (например, сперматозоиды и яйцеклетки), при слиянии которых формируется диплоидная зигота.

Если оба поколения гаметофит и спорофит по внешнему виду не различаются и занимают одинаковое место в цикле развития – это изоморфная смена генераций.

Диплогаплофазный тип с изоморфной сменой генераций характерен для ульвы, энтероморфы, кладофоры из зеленых водорослей, для многих бурых и большинства красных водорослей.

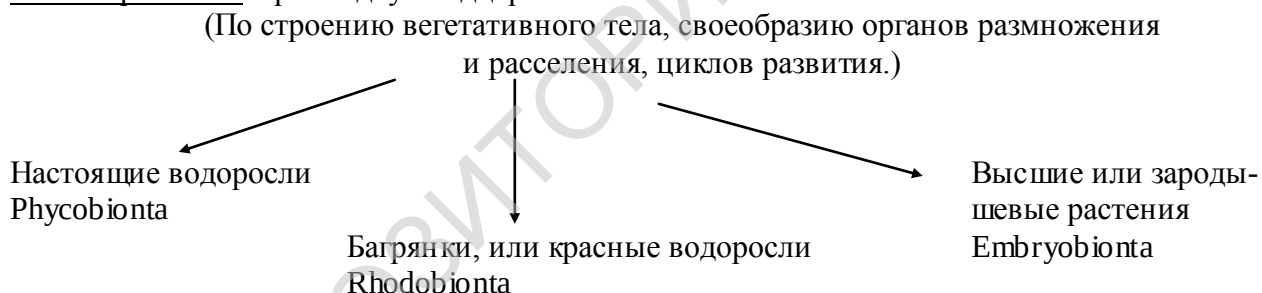
Если оба поколения гаметофит и спорофит по внешнему виду резко различаются – это гетероморфная смена генераций. В свою очередь, при этом может преобладать (доминировать) или спорофит или гаметофит.

Диплогаплофазный тип с гетероморфной сменой генераций с преобладанием как гаметофита, так и спорофита, характерен для бурых, реже зеленых и красных водорослей.

Подробнее жизненные циклы будем изучать при характеристике отделов водорослей.

Место водорослей в системе организмов

Долгое время со времен Линнея водоросли рассматривали в царстве растений как низшие растения в ранге двух подцарств:



по «Курс низших растений» под ред. М.В. Горленко, 1981 г. с. 42.

Водоросли – это низшие фотоавтотрофные растения, живущие преимущественно в воде.

по справочнику «Водоросли», 1989 г. Водоросли – это слоевцовые бессосудистые споровые растения – являются типичными представителями низших растений.

Традиционно, начиная с XIX в., курс ботаники разделяли на две части: высшие растения, имеющие *листочечное строение тела*, и низшие растения, лишенные такового. Тело низших растений — *таллом*, или *слоевище*, — не имеет общего плана строения, может быть одноклеточным, колониальным или многоклеточным и иметь разную форму. Поэтому низшие растения называют еще *талломными*, или *слоевищными*. Высшие растения более крупные и яркие, чем низшие, и обитают в более доступных для исследователя местах, поэтому они были изучены раньше и более детально, чем низшие, и в традиционных курсах ботаники им уделяют несравнимо больше внимания.

В школьном учебнике (по 5-царственной системе Уиттекера и Маргулис) большинство одноклеточных водорослей, а затем и все многоклеточные талломные водоросли относили к царству Protista (или Protoctista), объединяя в группу фототрофные протисты.

В книге Карпова «Строение клетки протиста», где водоросли относят к царству Protista дается следующее определение:

Водоросли – сборная группа фотосинтезирующих одноклеточных, колониальных, или многоклеточных **протистов** (организмов), не имеющих специализации слоевища на фотосинтезирующие и поглощающие части. Система сосудов отсутствует. Органы размножения одноклеточные, отсутствуют многоклеточных половых органы за исключением харовых, у которых оогонии и антеридии многоклеточные.

В настоящее время водоросли как экологическая группа, рассматриваются в составе двух надцарств и нескольких царств: *Chromista*, *Euglenobiontes*, *Cercozoa*, *Plantae* и др.. Наименование этих царств будем давать при изучении каждого отдела водорослей.

Для их обоснования использованы, помимо морфологического и эколого-трофического критериев: ультраструктура внутриклеточных образований, особенности митоза, цитокинеза, метаболизма клетки; химический состав клетки, молекулярно-генетические признаки. Прежде недоступные критерии, имеют высокий таксономический вес и привели к глобальному пересмотру таксономических систем.

Доказано, что использование сравнительного анализа последовательностей 18S рДНК является мощной альтернативой морфологии и экологии при определении филогенетических взаимоотношений на всех таксономических уровнях. Эта молекула, как функционально стабильный маркер, эволюционирует независимо от морфологии (Woese, 1987; Bhattacharya et al., 1992). Гены малой субъединицы рРНК функционально консервативны во всех клетках, и для них не имеется доказанных случаев горизонтального переноса (Bhattacharya et al., 1992; Medlin et al., 1993). Анализ этих генов подтверждает монофилетическое происхождение диатомовых водорослей среди других линий простейших пигментированных гетероконтов, а ближайшей сестринской группой диатомей являются *Bolidophyceae* (Guillou et al., 1999).

БОЛЕЕ ПОДРОБНЫЕ ДАННЫЕ ПО ОБЩЕЙ ХАРАКТЕРИСТИКЕ ВОДОРΟΣЛЕЙ

Строение клетки и пигментный состав

См. учебные пособия Ботаника : в 4 т. Т.1 и Т.2. Водоросли и грибы: учебник для студ. высш. учеб. заведений / Г.А.Белякова, Ю.Т.Дьяков, К.Л.Тарасов. – М.: Издательский центр "Академия". "2006. – 320 с.

Заключение по теме лекции

Мы кратко рассмотрели общую характеристику эукариотических водорослей, как талломных, первично водных организмов, которые доминируют в водной среде, но широко распространены и в других биотопах. Они имеют ряд специфических черт строения клетки и многообразные типы таллома на 1-клеточном, колониальном и многоклеточном уровнях организации. Размножение имеет общие черты с таковым растений. Характерно большее, чем у растений разнообразие циклов развития. В отличие от грибов, отсутствует дикариотичная ядерная фаза. Как и у растений у высокоорганизованных водорослей имеет место чередование поколений с доминированием в цикле развития спорофита. Отделы имеют специфические признаки, которые необходимо рассмотреть отдельно.

Отделы Зеленые водоросли (Chlorophyta), Харовые (Charophyta)

Тема 3-2014-15. Общая характеристика отдела Зеленые водоросли. Классификация.

Классы вольвоксовые, протококковые, улотриковые, сифоновые, конъюгаты. Отдел Харовые водоросли (Charophyta).

Цель: Рассмотреть общие признаки зеленых и харовых водорослей и их классификацию.

Вопросы для рассмотрения.

1. Общая характеристика отдела:

- 1.1. Краткое определение с указанием важнейших критериев.
- 1.2. Строение клетки, пигменты, запасные вещества, типы талломов.
- 1.3. Размножение и циклы развития.
- 1.4. Значение и роль в природе.
- 1.5. Происхождение и эволюция
- 1.6. Классификация.

2. Классы Вольвоксовые, протококковые, улотриковые.

3. Классы, сифоновые, конъюгаты.

4. Отдел харовые водоросли (Charophyta). Характерные черты. Порядок харовые (Charales).

Учебно-методические материалы.

Мультимедийная презентация.

Введение.

Зеленые водоросли насчитывают более 20 000 микроскопических и макроскопических видов в большинстве с зеленой окраской талломов.

Распространены широко по всему земному шару, как в пресных, так и в морских водоемах, в болотах, почвах, на деревьях как аэрофиты.

Входят в состав планктона, бентоса, эпифитона, почвенных и ледовых группировок, аэрофитона, являются симбионтами лишайников.

1. Общая характеристика.

1.1. Краткое определение с указанием важнейших критериев.

Зеленые водоросли – это одноклеточные, колониальные и многоклеточные эукариотические организмы (водоросли) размером от нескольких микрометров (1 микрон = 0,001 мм) до нескольких метров с разнообразной структурой таллома (от монадной до паренхиматозной, за исключением амебоидной и харофитной) и большим разнообразием цитологических признаков, имеющие зеленую окраску хлоропластов и таллома. В пигментном составе преобладают хлорофиллы *a* и *b*; имеются каротины, ксантофиллы (лютеин, сифонеин, сифоноксантин, виолоксантин, зеаксантин) при отсутствии фукоксантина. Запасной продукт у большинства – крахмал, а в состав клеточной оболочки входит целлюлоза.

1.2. Строение клетки, пигменты, запасные вещества, типы талломов.

1. Хлоропласты:

– Хлоропласты разнообразны по форме, размерам и расположению в клетке.

Покрываются двумя мембранами, как и у высших растений. Вокруг хлоропластов нет канала эндоплазматической сети, который бы их опоясывал.

– Большое разнообразие способов компоновки ламеллярной системы в хлоропласте: от пачек, состоящих из 2-6 тилакоидов до многодисковых, граноподобных стопок (псевдограны) и до настоящих гран. Опоясывающая ламелла отсутствует.

– Хлоропласты обычно окрашены в различные оттенки зеленого цвета, зависящие от преобладания хлорофиллов *a* и *b* над каротиноидами (α -, β -, γ -, ϵ -каротином) и их окисленными производными – ксантофиллами (лютеином, неоксантином, виолаксантином, зеаксантином, антераксантином и др.).

– Пиреноиды обычно содержатся, хотя есть и беспиреноидные формы. Пиреноиды преимущественно погруженного типа, пронизаны почти всегда ламеллярной системой (у

бурых водорослей – пиреноиды голые, поверхностные). Вокруг пиреноида в больших количествах скапливается крахмал в виде массивного кольца.

– Кольцевые молекулы хлоропластной ДНК имеют вид маленьких шариков (нуклеоидов) и распределены по всему хлоропласту. ДНК никогда не организуется в виде единственного кольцевого нуклеоида.

2. Глазок (стигма) имеется у монадных форм и стадий зеленых водорослей. Он расположен внутри хлоропласта и не связан со жгутиковым аппаратом. Состоит из нескольких рядов пигментных глобул.

3. Митохондрии с пластинчатыми кристами.

4. Крахмал как запасной продукт откладывается в виде зерен в строме хлоропласта. (у охрофитовых – масла в цитоплазме)

5. Основной компонент клеточной стенки – целлюлоза, у некоторых (сифоновых) ксилан и маннан. Сами клеточные покровы разнообразны:

– встречаются голые клетки (окружены только плазмолеммой);

– у других плазмалемма покрыта дополнительными образованиями в виде субмикроскопических чешуек, или напоминает пелликулу эвгленовых и перипласт криптомонад;

– у подавляющего большинства – жесткая целлюлозная оболочка, состоящая обычно из внутреннего целлюлозного и наружного пектинового слоев;

– у некоторых в состав клеточных оболочек входит гликопротеин (хламидомонас), галактоза, арабиноза, глюкуроновая и галактуриновая кислоты;

маннаны и ксиланы (у сифоновых);

наружный слой из спорополленина (у хлореллы, хары, педиаструма);

– оболочки могут быть инкрустированы солями железа (Phacotaceae); солями кальция (Charophyceae, Bryopsidales); иметь дополнительный твердый покров из кутина (кутикула) (у Oedogonium);

– клеточная оболочка обычно цельная, реже (у Desmidiaceae) состоит из двух-нескольких фрагментов.

– На поверхности оболочки образуются разнообразные выросты: шипы, гранулы, щетинки, выполняющие защитную функцию и облегчающие парение в воде.

– Часто через поры выделяется слизь; у некоторых (Chlamydomonas) при неблагоприятных условиях клеточные оболочки временно ослизняются, и клетки переходят в пальмеллеидное состояние.

6. Подвижные клетки хлорофита имеют внешнюю и внутреннюю симметрию. Т.е., жгутики прикрепляются не сбоку, а на переднем конце клетки. У бурых клетки бобовидной формы.

7. Жгутики типичного строения, обычно равные по длине, покрыты волосками или чешуйками, т.е. изоконтные и изоморфные, без трехчастных матигонем. Их чаще 2, но может быть и больше. Строение переходной зоны и микротрубочковых корешков отличается от такового у охрофитовых водорослей.

8. Клетки одно- и многоядерные. Митоз может быть открытым, полузакрытым и закрытым (в том числе и метацентрическим).

9. При цитокинезе (разделении клетки) наблюдается большое разнообразие поведения клеточных оболочек:

– деление клетки перетяжкой при участии кольцевой борозды;

– заложение клеточной пластинки (Volvocales, Chlorococcales, Ulotrichales, Oedogoniales);

– одновременное формирование кольцевой борозды и клеточной пластинки, которые при срастании образуют клеточную перегородку.

В формировании клеточной перегородки у большинства водорослей принимает участие клеточная пластинка – фикопласт; в редких случаях, как и у высших растений – фрагмопласт (*spirogyra*, *coeleochaete*).

Фикопласт – система микротрубочек, располагающихся параллельно плоскости клеточного деления (обычно при этом ядерная оболочка сохраняется в течение всего митотического цикла).

Фрагмопласт – система микротрубочек, ориентированных параллельно оси веретена деления и перпендикулярно плоскости клеточного деления; клеточная пластинка образуется путем слияния пузырьков Гольджи.

10. Разнообразие в проявлении цитоплазматических признаков у зеленых водорослей сочетается с таким же разнообразием талломов:

- по уровню организации – 1 клеточный, колониальный, многоклеточный.
- по типу таллома: монадный, коккоидный, пальмеллоидный, нитчатый, разнонитчатый, пластинчатый или паренхиматозный, псевдопаренхиматозный, сифональный, сифонокладальный.

1.3. Размножение и циклы развития.

Размножение

– все типы свойственны: вегетативное (акинеты, участки талломов), бесполое споровое (2-х 4-х жгутиковые зооспоры, апланоспоры, автоспоры) и половое (холо-, изо-, гетеро-, оогамия, конъюгация).

Имеются гомо- и гетероталлические виды.

Продукт оплодотворения – зигота, обычно покрытая плотной оболочкой, пропитанной гематохромом. После периода покоя прорастает в новую особь или формирует зооспоры. При этом, обычно происходит редукционное деление.

Циклы развития

Всевозможные варианты (см. общую характеристику водорослей). Основной тип – гаплогонимный с зиготической редукцией, хотя имеются все остальные типы жизненных циклов.

1.4. Значение и роль в природе

По типу питания могут быть автотрофы, миксотрофы, гетеротрофы.

Как фототрофные организмы участвуют в создании органического вещества в водоемах (первичной продукции), являются кормом для рыб, поставщиками кислорода в толщу воды, улучшая газовый режим, участвуют в образовании отложений сапропеля.

Распространены широко и повсеместно как в морях, так и в пресных водах. Среди них есть эпифиты и симбионты.

Распространены зеленые водоросли в воде (преимущественно пресной), почве, в наземных местообитаниях. Среди водных форм много планктонных, перифитонных и бентосных. Многие живут на скалах, коре деревьев и на других вневодных субстратах. Они могут поселяться на других организмах как эпи- или эндобионты. Вступая в симбиоз с грибами, зеленые водоросли входят в состав лишайников. Массовое развитие зеленых водорослей может вызвать зеленое или красное «цветение» воды, почвы, снега, коры деревьев.

Многие виды – активные агенты самоочищения загрязненных вод. В рыбохозяйственных водоемах они являются первичным звеном трофической цепи гидробионтов.

Некоторые зеленые водоросли – перспективные объекты биотехнологии для получения высококачественных кормовых добавок, ценных витаминных, ферментных и фармацевтических препаратов. Изучается возможность использования зеленых водорослей в качестве фотосинтетического звена в системе жизнеобеспечения космонавтов. Зеленые водоросли – ценные модельные объекты в разнообразных

биологических исследованиях. Зеленые водоросли используются как индикаторные организмы в системе экологического мониторинга.

1.5. Происхождение и эволюция

Зеленые водоросли считаются одной из древнейших групп организмов, хотя в ископаемом состоянии их простейшие формы не найдены. Стадия зооспор, имеющаяся у очень многих зеленых водорослей, свидетельствуют об их происхождении от монадных форм. Наиболее древними считаются одноклеточные вольвоксовые, без плотной оболочки, размножающиеся продольным делением в подвижном состоянии и имеющие половой процесс хологамию. Но более совершенные хлорофиты сифональной структуры отмечены в силурийских пластах. Есть сведения о более раннем появлении сифоновых водорослей – нижний кембрий палеозоя.

Эволюция

вольвоксовых выразилась в появлении у особей хорошо выраженной оболочки, зооспор, полового процесса в виде гаметогамии. Дальнейшая эволюция привела к появлению колониальных форм, более сложного полового процесса в виде оогамии. Одноклеточные вольвоксовые, утратив свою подвижность, дали начало одноклеточным протококковым, которые в дальнейшем могли развиваться в колониальные формы с редукцией и утратой у многих представителей подвижных жгутиковых стадий и полового процесса. Из протококковых выводятся нитчатые формы улотриковых, вначале в виде неразветвленных, а затем и разветвленных нитей, дифференцированных в дальнейшем на горизонтальную и вертикальную части таллома, т. е. появление гетеротрихальной структуры. Пластинчатые талломы появились в результате деления клеток, как в поперечном, так и в продольном направлении.

Возникновение многоядерности, которая наблюдается уже у хлорококковых, возможно, послужило началом образования сифоновых водорослей. Что касается конъюгат, то эта группа представляет, вероятно, рано уклонившуюся ветвь зеленых водорослей, утративших подвижные стадии. Эволюция их выразилась в уменьшении числа особей, развивающихся из зиготы, в усложнении очертаний клеток, в появлении нитчатых талломов.

По составу фотосинтетических пигментов зеленые водоросли близки к эвгленовым и харовым.

Ряд сходных признаков у зеленых водорослей и высших растений (состав фотосинтетических пигментов, основные продукты ассимиляции, химизм клеточной оболочки, чередование полового и бесполого поколений) свидетельствует о тесных родственных связях между ними. Зеленые водоросли и высшие растения, вероятно, произошли от общих предков, сходных с хетофоровыми, у которых таллом расчленен на горизонтальную и вертикально стоящую части.

Вывод. Для Зеленых водорослей характерна большая изменчивость признаков, как цитологических, морфологических, так биологических (форм и способов размножения и циклов развития) и экологических, что указывает на прогрессивный характер развития отдела *Chlorophyta*. Этот прогрессивный характер развития мог привести к появлению в дальнейшем высших растений.

1.6. Классификация

В настоящее время активно разрабатывается. Мы используем классификацию, в основе которой положены основные ступени морфологической дифференцировки таллома, способы размножения и строение клетки и др. (Жизнь растений, 1977, Низшие растения О.Я. Стрельская, 1985). Деление зеленых водорослей на классы дано по М.М.

Голлербаху (1977), классификация внутри классов – согласно справочнику «Водоросли» (С.П. Вассер и др., 1989).

5 классов выделяют.

Volvocophyceae; Chlorococcophyceae; Ulotrichophyceae; Siphonophyceae; Conjugatophyceae

Есть другие подходы (справочник Водоросли, с. 421 и др. см. учебники новые)

На основании тонкого (ультрамикроскопического) строения монадных форм и стадий, особенно жгутикового аппарата, особенностей митоза и цитокинеза – 3 класса: Chlorophyceae, Ulvophyceae, Charophyceae.

Кавалер-Смитт и Ф. Раунд предлагают объединить зеленые водоросли и высшие растения в одно царство Viridiplantae.

Класс Volvocophyceae

Монадный тип структуры таллома. Клетки имеют 2–4 изоморфных жгутика. Форма клеток чрезвычайно разнообразная.

1-клеточные, колониальные, ценобиальные уровни организации таллома.

Хлоропласт обычно один, чашевидный с пиреноидом, стигмой. В протопласте клеток имеются пульсирующие вакуоли. В состав клеточной оболочки входят гликопротеины. Запасное вещество – крахмал, реже масло или волютин.

Тип питания – автотрофный, миксотрофный, гетеротрофный.

Размножение вегетативное, бесполое и половое. Широко распространены пальмеллевидные стадии.

Обитают вольвоксовые преимущественно в мелких водоемах, в которых вода обычно загрязнена органическими соединениями. Реже встречаются в озерах, водохранилищах, реках.

Рассматриваются как ближайшие родственники гипотетических предков, исходных в эволюции зеленых водорослей. В пределах класса наблюдается эволюция, т.е. усложнение: – полового процесса от хологамии до оогамии;

– таллома от 1 – клеточного до колониального с дифференцировкой клеток по выполняемым функциям;

– утраты подвижности в вегетативном состоянии.

Порядок Polyblepharidales.

К порядку относятся наиболее примитивные одноклеточные формы, у которых нет обособленной оболочки, что дает возможность клеткам изменять свою форму и вегетативно делиться пополам в подвижном состоянии (рис. 43). Половой процесс – хологамия. Гаплофазный тип жизненного цикла. Имеются стадии пальмеллы и цисты.

Dunaliellasalina – дюналиелла солевая. Встречается в соленых водоемах степей Крыма. Вызывает красное «цветение» воды. Накапливает в клетке каротиноиды, придающие ей кирпично-красную окраску. Культивируют для получения каротиноидов.

Клетки яйцевидные или эллипсоидные, двужгутиковые, покрыты тонкой мембраной. Хроматофор чашевидный, с пиреноидом со стигмой. Пульсирующих вакуолей нет.

Размножается дюналиелла солевая в основном вегетативно – продольным делением клетки в подвижном состоянии. Половой процесс – в виде хологамии. Зигота прорастает новыми вегетативными клетками. При неблагоприятных условиях образуются пальмеллы и цисты.

Порядок Chlamydomonadales (хламидомонадовые).

Представители порядка имеют одиночные монадные клетки с двумя, реже четырьмя жгутиками и плотной гликопротеиновой оболочкой, сохраняющей постоянную форму тела. Оболочки могут быть инкрустированы солями кальция, железа или кремнезема.

Под хламидомонада Chlamydomonas. Объединяет около 500 видов. Полифилетичен.

Широко **распространенный** представитель порядка. Хламидомонады нередко и обильно развиваются в мелких, хорошо прогреваемых и сильно загрязненных водоемах, лужах, канавах, окрашивая воду в зеленый цвет. Вызывают зеленое цветение воды и обеспечивают биологическое самоочищение воды. Встречаются виды на снегу и льду, в наземных местообитаниях.

Уровень организации таллома – одноклеточный.

Клетки билатерально симметричные с 2 равными по длине жгутиками на переднем конце. С их помощью клетки активно передвигаются в воде. Жгутики покрыты тонкими волосками, состоящими из цепочек эллипсоидальных гликопротеиновых субъединиц. По форме клетки могут быть – эллипсоидные, грушевидные или шаровидные. Клетка одета мягкой гликопротеиновой оболочкой из фибриллярных гликопротеинов и не содержит целлюлозы, что необычно для линии зеленых водорослей. На переднем конце может быть вытянута в своеобразный носик – хоботок.

Протопласт содержит одно ядро, обычно чашевидный хлоропласт с погруженным пиреноидом и глазком. В хлоропласте откладывается запасное вещество крахмал.

В передней части клетки под жгутиками находятся сократительные вакуоли (2, иногда 4 и больше). Митоз полузакрытый, на полюсах образуются полярные отверстия в оболочке ядра, через которые проходят микротрубочки веретена. Деление протопласта – с помощью фикопласта и впячивания плазмалеммы. Базальные тела жгутиков служат центрами организации микротрубочек.

По типу питания *Chlamydomonas* – автотрофы, но среди них есть как облигатные автотрофы, так и миксотрофы. Они могут утилизировать ацетат, но не глюкозу, как источник растворимого органического углерода.



Рис. Схема строения клетки *Chlamydomonas* sp.:

- кс – клеточная стенка,
- цм – цитоплазматическая мембрана,
- ох – оболочка хроматофора,
- т – тилакоиды,
- с – стигма, п – пиреноид, к – крахмал,
- м – митохондрии,
- д – диктиосомы, р – рибосомы,
- эс – эндоплазматическая сеть,
- я – ядро,
- пв – пульсирующие вакуоли,
- ж – жгутик

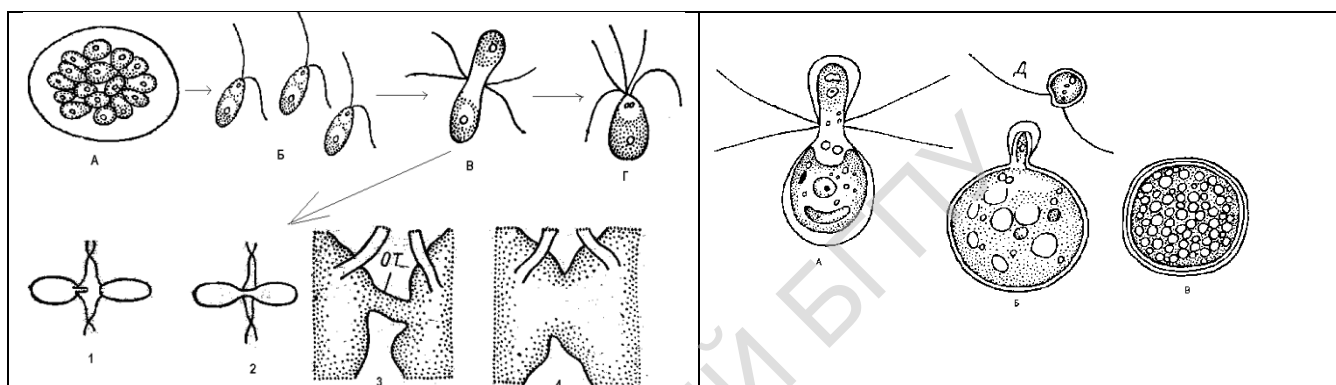
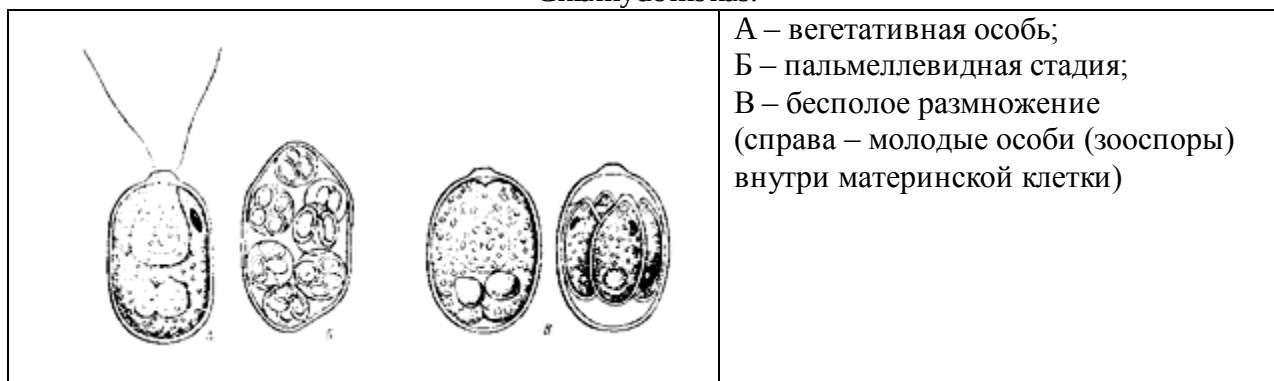
Размножение.

В благоприятных условиях хламидомонада размножается собственно бесполым путем с помощью зооспор. Клетки обычно останавливаются, протопласт последовательно делится на две, четыре или восемь частей, которые одеваются оболочкой и вырабатывают жгутики. Образовавшиеся двужгутиковые зооспоры после ослизнения стенок материнской клетки выходят в воду и разрастаются до размеров взрослых особей.

При развитии на влажных субстратах, т.е. при подсыхании водоема, хламидомонада переходит в пальмеллевидное состояние. Жгутики сбрасываются, оболочка разбухает и ослизняется, клетки многократно делятся, формируя слизистые скопления. При перенесении в воду. Клетки снова вырабатывают жгутики и возвращаются к обычной жизни.

Половой процесс у большинства видов рода хламидомонада изогамный. Наступает при лимите азота. Гаметы образуются так же, как и зооспоры, только в большем числе (32–64) и меньших размеров. У некоторых видов отмечена гетерогамия и оогамия. (Гомо- и гетероталлические виды есть)

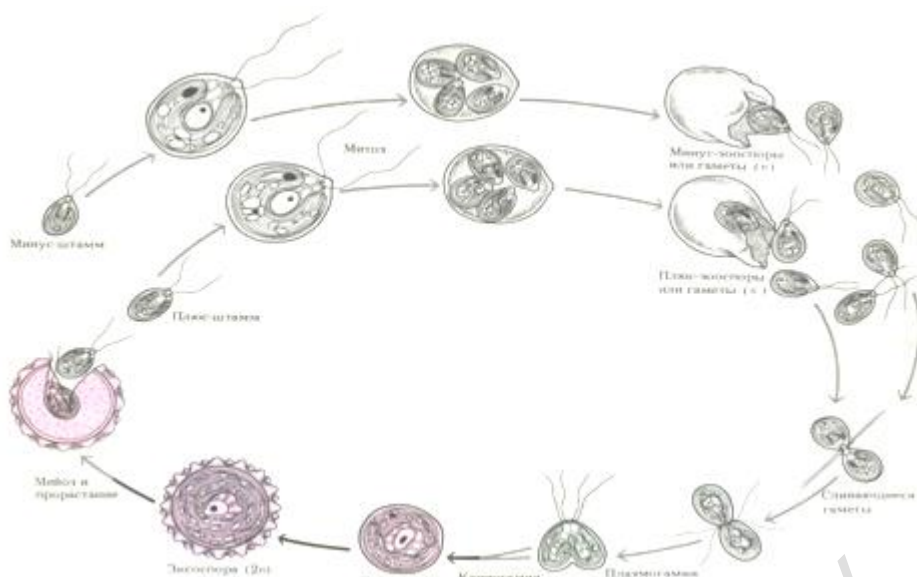
Chlamydomonas.

Половой процесс **изогамия**:

А – образование изогамет; Б – изогаметы; В – изогамия – копуляция (слияние) гамет; Г – зигота. 1 – 4 – соединение гамет посредством оплодотворяющей трубки (от)

А – гетерогамия; Б – оогамия;
Д – ♂ гамета; В – зигота.

На клеточной мембране переднего конца клетки гамет формируются специальные структуры и специальные агглютины (линейные молекулы гликопротеинов) на поверхности жгутиков. С помощью жгутиков гаметы объединяются в пары, протопласты сливаются через образование оплодотворяющей трубки, вырастающей от переднего конца между жгутиками у одной из сливающихся гамет. После слияния образуется зигота. Она покрывается толстой оболочкой и переходит в состояние покоя (гипнозигота). В состав ее оболочки может входить спорополленин. Весной после периода покоя гипноспора (зигота) прорастает с редукционным делением ядра (мейоз) и образуется 4-8 молодых гаплоидных особей. Особи питаются, растут, размножаются спорами, переходят в пальмеллоидное состояние и к концу периода вегетации вновь формируют гаметы и происходит половой процесс с образованием покоящейся гипнозиготы. В жизненном цикле хламидомонады диплоидна только зигота, М! – зиготический – **цикл развития – гаплофазный**.



Жизненный цикл хламидомонады (гаплофазный, указан только половой процесс)

Порядок Volvocales.

Наиболее высокоорганизованные представители класса вольвоксовых. Двужгутиковые клетки, подобные хламидомонаде, соединены в колонии и ценобии (рис. 47). Колонии, передвигаются за счет биения жгутиков отдельных клеток. Клетки в колониях объединяются с помощью слизи или без нее. **Инволюкрум** – плотный слой слизи на поверхности шара (колонии).

Термин «**колония**» без добавления слова индивидов в литературе встречается применительно к колониальным индивидам, а также к колониям индивидов, иногда и к комплексам индивидов. Индивид – в смысле «особь», «организм».

Колониальные индивиды – колониальные организмы – носток, вольвокс.

Колонии индивидов – менее тесные, но все же непрерывные соединения особей.

Колонии диатомовых образуются из одной клетки в результате ряда делений и имеют свойственную им форму (мелозира).

В слизистых колониях клетки целиком погружены в выделяемую ими слизь и расположены беспорядочно. Колонии имеют при этом вид бесформенных комочков иди пленок, простых или разветвленных трубок, прикрепленных к субстрату (цимбелла).

Колонии хлорококковых чаще всего с более или менее развитым слизистым покровом, в котором отдельные клетки расположены свободно (не связаны между собой) или соединены с помощью слизистых нитей, стеблей или остатков материнских клеток. В таких случаях широко распространена сферическая или овальная форма колонии.

Ценобий – колония, в которой число клеток каждого вида постоянно, клетки в ценобии не способны к вегетативному клеточному делению. Рост ценобия происходит только за счет увеличения размеров составляющих его клеток. В ценобии клетки соединены обычно непосредственно своими боковыми поверхностями или с помощью выростов клеточных оболочек.

На примере вольвоксовых (справочник водоросли, стр. 66) можно проследить постепенное усложнение ценобиев, достигающее наивысшего уровня у видов рода *Volvox*, между клетками которых, дифференцированных на вегетативные и генеративные, существует плазматическая связь посредством плазмодесм. С их помощью обеспечивается интеграция организма как единого целого.

В крупных ценобиях *Volvox* насчитывается десятки тысяч клеток, реагирующих как целостных организм. Иногда наблюдается дифференциация особей на бесполое и половые. Последние, в свою очередь, могут быть обоеполыми или раздельнополыми.

От многоклеточных организмов *Volvox* отличается неспособностью клеток к вегетативному делению и неограниченному росту в течение вегетативной фазы цикла развития.

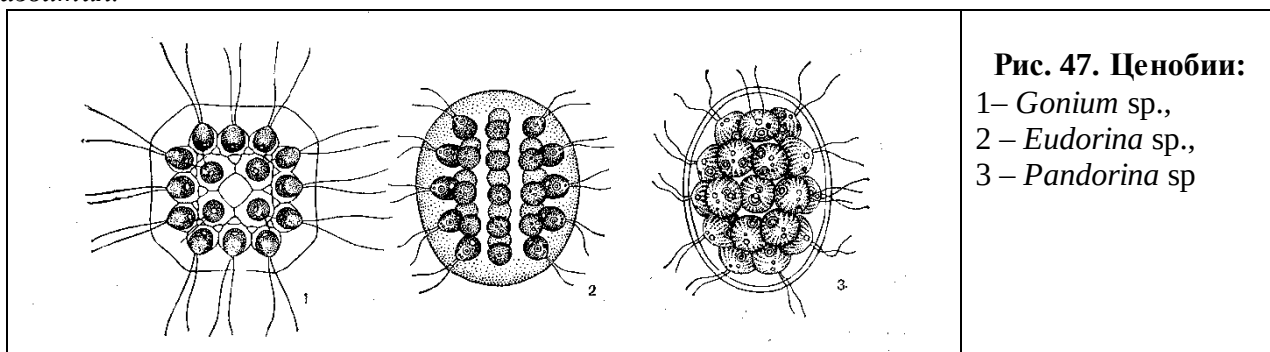


Рис. 47. Ценобии:

- 1 – *Gonium* sp.,
2 – *Eudorina* sp.,
3 – *Pandorina* sp

Род гониум (*Gonium*). Наиболее просто устроенный представитель колониальных вольвоксовых. Его ценобий имеет вид плоских слизистых пластинок состоит из отдельных хламидомонадоподобных клеток, которые удерживаются вместе студенистым матриксом. Клетки в ценобии расположены одним слоем, соединены боковыми выростами оболочек и обращены своими передними концами со жгутиками в одну сторону. Жгутики клеток бьют по-отдельности, двигая всю колонию вперед. Каждая вегетативная клетка может делиться, образуя новую колонию. При половом процессе колония распадается на отдельные клетки, которые функционируют как гаметы. Зигота переживает период покоя и прорастает с редукционным делением, образуя 4-х клеточную колонию. Есть мнение, что половое размножение изогамное. Встречается в стоячих водах с жесткой водой и высоким содержанием солей азота.

Наиболее известный вид – гониум пекторальный (*Gonium pectorale*). Пластинчатые ценобии состоят чаще из 16 клеток, окруженных слизью. Встречается в

Собственно бесполое размножение происходит в неподвижном состоянии. Каждая клетка ценобия делится последовательно в продольном направлении на 16 частей с образованием пластинки. Каждая клетка пластинки вырабатывает жгутики и выделяет слизь. Так формируется маленькая дочерняя колония (ценобий) в каждой материнской клетке. После ослизнения стенки материнских клеток дочерние особи выходят в воду и растут только в результате увеличения размеров клеток, но не их количества.

Род пандорина (*Pandorina*). Родственный гониуму, но слизистый студенистый ценобий уже объемный, имеет яйцевидную или эллипсоидальную форму. Общая центральная полость имеет незначительные размеры. Клетки (16 или 32 в зависимости от вида) расположены в периферической части компактно, сдавливая друг друга. От взаимного давления форма их граненая и только верхняя часть, которая прилегает к плотному периферическому слою слизи – инволюкруму, выпуклая. Колония уже полярна, на одном конце клетки крупнее. Каждая клетка несет два жгутика, а поскольку все они обращены наружу, пандорина вращается в воде, как мяч.

Когда клетки достигают максимального размера, колония опускается на дно, где каждая клетка делится, образуя дочернюю колонию. Последние остаются вместе, пока у всех не разовьются жгутики. Затем материнский матрикс вскрывается, подобно ящику Пандоры (отсюда и название водоросли), выпуская в воду новые организмы.

Широко распространенный вид *Pandorina morum* имеет таллом в виде слизистого эллипсоидного или шаровидного ценобия, в периферической части которого обычно находится 16 клеток. При собственно бесполом размножении протопласт клеток продольно делится на части, число которых соответствует числу клеток в ценобии. По мере роста пластинка изгибается так, что передние концы клеток обращены внутрь. Затем происходит выворачивание пластинки, в результате передние концы клеток оказываются обращенными наружу. Концы пластинки замыкаются, образуя шар. Так развивается молодая особь. Половой процесс у пандорины – изогамия и не резко выраженная

гетерогамия. Молодые ценобии распадаются на отдельные клетки, которые функционируют как гаметы. Ценобии двудомные.

Pod Eudorina— сферическая колониальная форма из 32, 64 или 128 (у различных видов) зеленых жгутиковых клеток. Клетки лежат по периферии более свободно. Она отличается от гониума и пандорины тем, что некоторые клетки на заднем относительно направления движения ее конце меньше других и не могут размножаться с образованием новых колоний. Таким образом, здесь началась функциональная специализация клеток.

Из рода эвдорина наиболее распространенным видом является *Eudorina elegans*. Ценобии слизистые, эллипсоидной формы, большей частью состоящие из 32 шаровидных клеток, свободно расположенных в периферической слизи. В центре колонии имеется достаточно крупная общая полость занята жидкой слизью. Снаружи эвдорина покрыта плотной слизистой оберткой с тонкими канальцами, через которые наружу выходят по два жгутика от каждой клетки ценобия. Размножение, как и у пандорины собственно бесполое.

Половой процесс – оогамия, при которой яйцеклетка продолжительное время сохраняет жгутики и поэтому напоминает гетерогамету. *E. elegans* – гетероталличная водоросль. Клетки женских колоний непосредственно превращаются в крупные двужгутиковые гаметы, которые остаются неподвижными в колонии. Клетки мужских колоний многократно делятся, образуя пучки вытянутых двужгутиковых сперматозоидов. Подплыв к женским колониям и вступив в контакт с клетками, пучки распадаются на отдельные мужские гаметы, которые оплодотворяют женскую половую клетку. В результате полового процесса постепенно формируется толстостенная покоящаяся зигота. При прорастании зиготы из четырех гаплоидных ядер жизнеспособным остается только одно и, следовательно, развивается только одна зооспора, дающая новую генерацию.

Pod вольвокс (Volvox). Включает наиболее высокоорганизованные виды порядка вольвокальных. Ценобии обычно шаровидные (полая сфера), диаметром до 2–3 мм в диаметре, слизистые. Под тонким внешним инволюкром радиально, одним слоем располагается 500–60000 двужгутиковых клеток, соединенных между собой плазмодесмами. Жгутики выходят наружу через канальца инволюкрума. Внутренняя полость ценобия представляет собой жидкую слизь. Когда вольвокс, кружась, перемещается в воде, он кажется вращающейся Вселенной из множества звезд, закрепленных на невидимой небесной тверди.

В ценобии имеется дифференция клеток на вегетативные и генеративные, среди которых выделяют партеногонидии (клетки, участвующие в бесполом размножении) и половые органы (клетки, преобразованные в оогонии и антеридии).

Внутренние слои клеточной оболочки обычно сильно ослизнены, поэтому протопласты клеток значительно удалены от наружного плотного не ослизненного слоя. Клетки в результате взаимного давления имеют вид обычно шестиугольных ячеек. От протопласта, расположенного в центре клетки, в плоскости, параллельной поверхности колонии радиально отходят цитоплазматические отростки. Они проходят через внутренние ослизненные слои оболочки, достигая плотных наружных слоев. Цитоплазматические отростки соседних клеток соответствуют друг другу и связаны между собой плазмодесмами.

У *V. globator* цитоплазматические отростки толстые, с заходящими в них лопастями хроматофора. Поэтому с поверхности протопласты имеют звездчатую форму. У *V. aureus* цитоплазматические отростки протопластов очень тонкие. У *V. gigas* и других цитоплазматические отростки не образуются.

При собственно бесполом размножении формируются дочерние колонии. При этом делиться могут около десятка клеток, остальные остаются соматическими. Новая колония формируется так же, как у пандорины и эвдорины. Клетки, участвующие в бесполом размножении – **партеногонидии** (гонидии), многократно делятся с образованием пластинки (гонической стадия). Пластинка выгибается чашевидно, клетки многократно

делятся, затем пластинка выворачивается наизнанку и замыкается в полый шар. Клетки вырабатывают по два жгутика и молодые колонии проваливаются в центральную полость материнской клетки. После непродолжительного движения в результате ослизнения оболочки материнской колонии выходят в воду.

Половой процесс у вольвокса – типичная оогамия. Копулировать могут гаметы одной или разных особей (гомоталлизм или гетероталлизм). От 5 до 15 (30) клеток превращаются в оогонии, содержащие по одной темно-зеленой яйцеклетке; от 5 до 100 клеток – в антеридии. Каждый антеридий формирует 64 веретеновидных, двужгутиковых, желтоватого цвета сперматозоида. Сперматозоиды выходят из антеридия по одному или группами, подплывают к оогонию, один из них оплодотворяет яйцеклетку. В результате образуется зигота, которая вырабатывает толстую двухслойную оболочку, наполняется запасными веществами и переходит в состояние покоя. При прорастании зиготы происходит мейоз с восстановлением гаплофазы. У вольвокса после мейоза три ядра отмирают, а из оставшегося ядра образуется одна зооспора, из которой и развивается молодая колония. Молодая колония может образоваться прямо в зиготе.

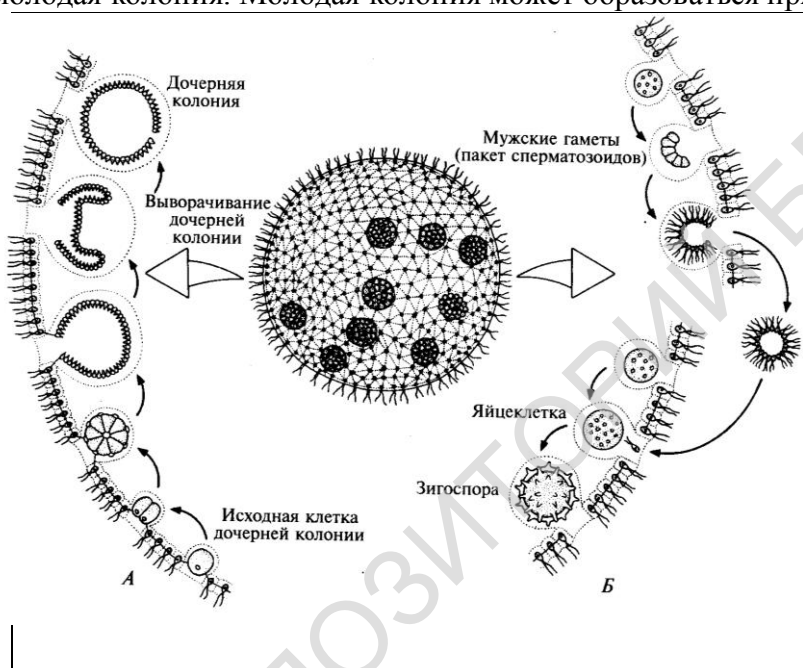


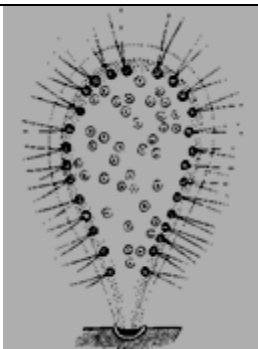
Рис. 48. Жизненный цикл *Volvox* (G.R. South, A. Whittick, 1987, с дополнениями)

А – бесполое размножение путем образования дочерних колоний;
Б – половое размножение

Порядок Tetrasporales. В некоторых системах рассматривают среди хлорококковых.

Эта группа водорослей характеризуется пальмеллоидным типом строения таллома и представляет эволюционный интерес, т.к. связана с одной стороны с вольвоксовыми, а с другой – с хлорококковыми рядом промежуточных форм. Клетки в вегетативном состоянии неподвижны, но сохраняют черты монадной организации, жгутики иногда упрощенного строения или превращены в неподвижные отростки – псевдоцилии, есть стигма. Большинство – прикрепленные формы на нитчатых водорослях, листьях водных растений, на мелких ракообразных. Представителем одноклеточных форм служит апиоцистис (*Apicystis*), хлорангиопсис (*Chlorangiopsis epizootica*)

Тетраспоровые – важный этап эволюции зеленых водорослей, показывающий переход от подвижного к типично растительному неподвижному образу жизни.

	Apicystis – общий вид колонии (колонии грушевидные, слизистые до 1,5 мм.. Прикреплены к другим водорослям. В слизи находятся клетки, похожие на хламидомонаду, но несут обычно по 2 неподвижных жгутикоподобных отростка – псевдоцилии (базальные тельца почти идентичны, а свободная часть не несет центральных микротрубочек). Каждая клетка колонии может превратиться в зооспору с настоящими жгутиками). Известен и половой процесс в виде изогамии. Представляют эволюционный интерес
---	---

Вывод: в пределах класса наблюдается эволюция, т.е усложнение: – полового процесса от хологамии до оогамии; – таллома от 1 – клеточного до колониального с дифференцировкой клеток по выполняемым функциям; – утраты подвижности в вегетативном состоянии.

Класс Chlorococcophyceae

Объединяет более 1200 видов. Включает водоросли с талломом коккоидной структуры (т.е. неподвижная в вегетативном состоянии). Встречается также пальмеллоидная, примитивно сифональная и примитивно пластинчатая структура. Одноклеточные, ценобиальные или колониальные водоросли.

В теоретическом отношении интересны тем, что в этом классе водорослей, на этом этапе, впервые возникла и утвердилась типично растительная структура тела с целлюлозными оболочками вакуолью растительного типа, от которой развились новые ступени морфологической организации таллома.

Оболочка прочная целлюлозная, пектиновая или целлюлозно-спорополениновая. Часто состоит из нескольких слоев и имеет выросты и шипы, иглы, особенно у видов, обитающих в планктоне. В клетке нет монадных органелл (жгутики, сократительные вакуоли, стигма), появляется вакуоль растительного типа (запасающая продукты обмена веществ). У монадных клеток вакуоли были сократительные, которые выводили сразу продукты обмена.

Цитоплазма заполняет всю полость клетки, и только в крупных клетках она расположена постенно, а в центре имеется вакуоль. Хлоропластов один или много, постенные разной формы (чаще чашевидный, встречается пластинчатый, сетчатый, дисковидный). Пиреноиды погруженные, окружены обкладкой их крахмала, сильно преломляют свет и хорошо видны в микроскоп. Ядро, за редким исключением, одно.

Деление клетки происходит с помощью клеточной пластинки фикопласта.

Размножение. Вегетативное – делением клетки пополам. Споровое – зооспорами или апланоспорами (автоспорами). У ценобиальных форм дочерние ценобии формируются внутри материнской клетки.

Половой процесс – изо-, гетеро-, оогамия. Встречается довольно редко. Известны гомоталлические и гетероталлические виды.

Зигота покрывается твердой оболочкой (гладкой бородавчатой, шиповатой), переходит в состояние покоя, после которого при благоприятных условиях прорастает с редукционным делением, формируя чаще зооспоры.

Цикл развития гаплофазный. При неблагоприятных условиях вегетативные клетки способны превращаться в покоящиеся клетки – акинеты или цисты.

Распространены протококковые водоросли повсеместно. Преобладающее большинство видов встречается в планктоне мелких пресных водоемов, богатых биогенными веществами. Другие известны в наземных условиях (на поверхности почвы и в верхних ее горизонтах, на коре деревьев, на льду и в других местообитаниях). Среди них есть симбионты, эпифиты и эндофиты растений и животных.

В зависимости от способа спорового бесполого размножения хлорококковые делятся на 2 группы: зооспоровые и автоспоровые, которые встречаются в одном и том же порядке.

Порядок хлорококковые (*Chlorococcales*). К порядку хлорококковые относятся одноклеточные, ценобиальные и колониальные формы с коккоидной структурой таллома.

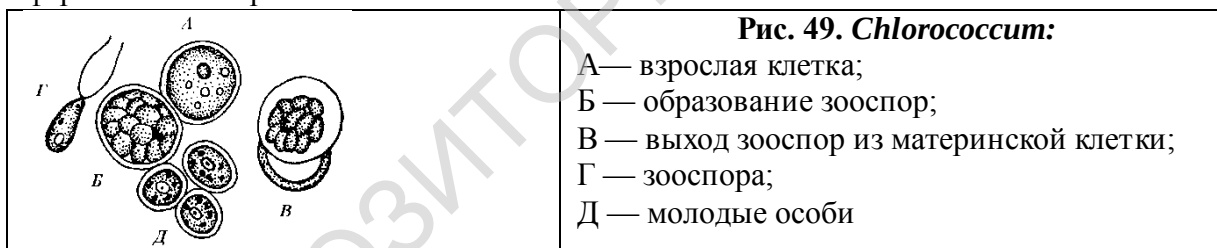
Клетка. У большинства представителей порядка клетка одета плотной целлюлозной или целлюлозо-спорополлениновой оболочкой. В цитоплазме находится чаще парietальный (пристенный) обычно чашевидный хроматофор с пиреноидом. Ядро одно, реже несколько. Крупные клетки имеют вакуоль.

Размножение. Собственно бесполое размножение зооспорами и апланоспорами (автоспорами). У ценобиальных форм споры бесполого размножения обычно еще в материнской клетке слагаются в дочерние ценобии. Половой процесс встречается реже. Он представлен в виде изо-, гетеро- и оогамии. Цикл развития гаплофазный.

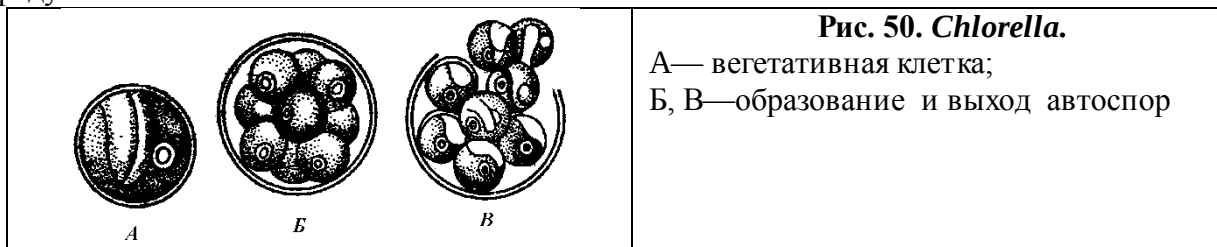
Распространены в основном в пресноводных водоемах, где входят чаще в состав планктона (фитопланктон). Ряд представителей хлорококковых – миксотрофы, часто встречаются в водоемах загрязненных органическими веществами. Некоторые хлорококковые утратили пигменты и перешли только на гетеротрофный тип питания (сапротрофы).

Род хлорококк (*Chlorococcum*) (рис. 49). Встречается в пресноводных водоемах, на почве, входит в состав талломов многих лишайников.

Клетки шаровидные, могут соединяться в разные группы. Под оболочкой в цитоплазме расположен чашевидный хроматофор с одним или несколькими пиреноидами. Клетки одно- или многоядерные. Бесполое размножение происходит двужгутиковыми зооспорами. Половой процесс – изогамный; копулируют двужгутиковые гаметы, похожие по форме на зооспоры.



Род хлорелла (*Chlorella*) (рис. 50). Встречается в тех же местообитаниях, где и хлорококк. Клетки шаровидной формы. Оболочка целлюлозная или целлюлозно-спорополлениновая; из спорополленина состоит верхний компонент оболочки. В клетке одно ядро, чашевидный хлоропласт с пиреноидом. Собственно бесполое размножение осуществляется автоспорами, образующимися в клетке большей частью в числе 4 или 8. В процессе роста они разрывают оболочку материнской клетки и выходят в окружающую среду.



Род гидродиктион, или водяная сеточка (*Hydrodictyon*) (рис. 51). Наиболее известная крупная ценобиальная водоросль, длиной 1–1,5 м, широко распространена в пресных, стоячих или медленно текущих водах, богатых азотистыми веществами. У *H. reticulatum* таллом имеет вид замкнутого мешка, сетчатые стенки которого образованы цилиндрическими клетками, длиной до 1 см. в длину. Клетки соединены друг с другом конусовидно заостренными концами по три-четыре, образуя пяти-, шестиугольные ячейки. Оболочка клеток целлюлозная, кутинизированная. В постенном слое цитоплазмы

расположен бледно-зеленый сетчатый хлоропласт с пиреноидами, под ним многочисленные ядра. Центр клетки занят вакуолью с клеточным соком.

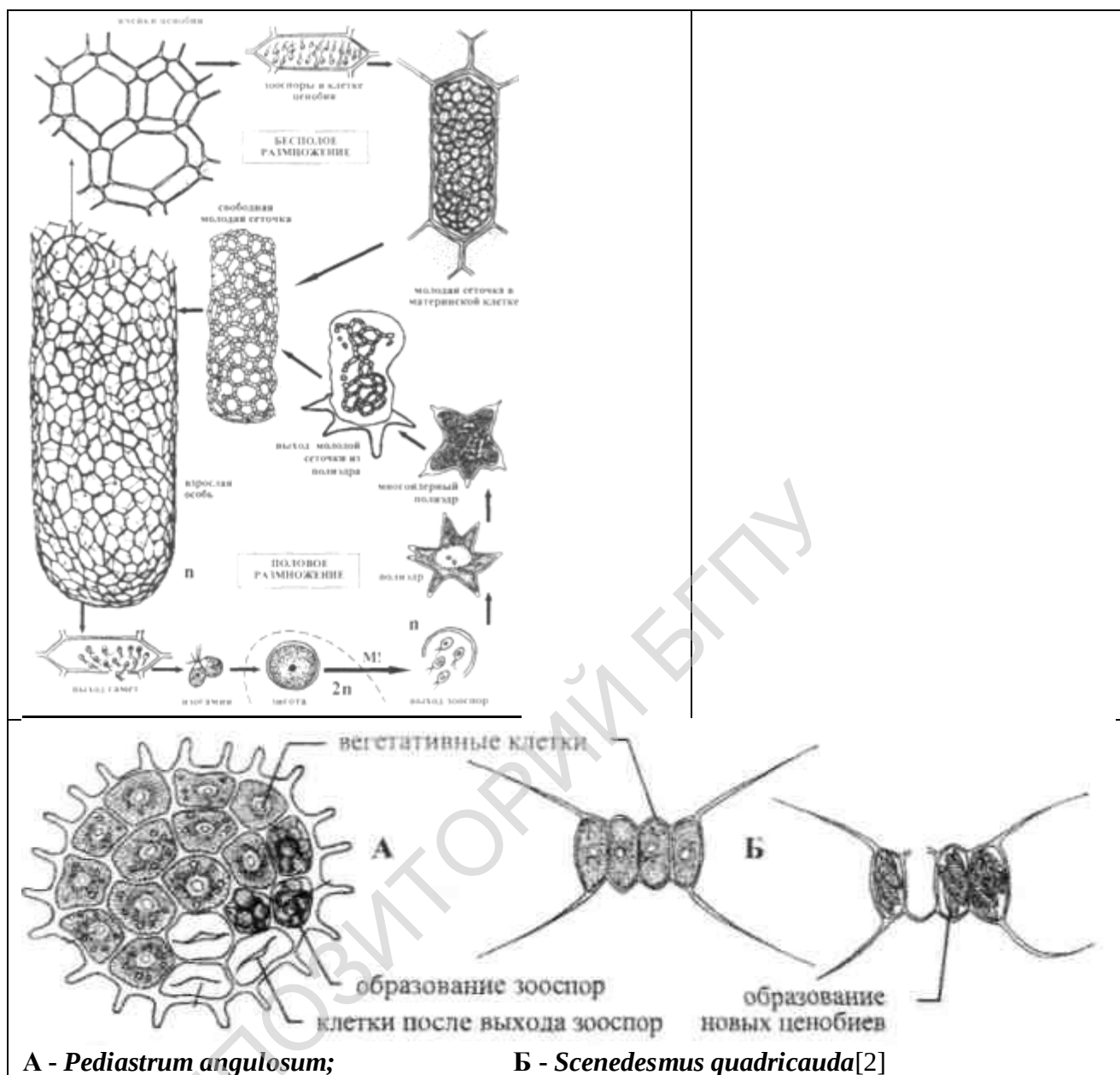
При бесполом размножении в клетке ценобия образуется от 7 тыс. до 20 тыс. двужгутиковых одноядерных зооспор. Зооспоры под оболочкой материнской клетки слагаются в колонию. Клетки колонии разрастаются, оболочка материнской клетки ослизняется и колония выходит в воду. В дальнейшем рост клеток идет без увеличения их числа.

При половом размножении в клетках образуется до 30 тыс. двужгутиковых изогамет. Изогаметы выходят из материнской клетки в воду и копулируют. Зигота одевается оболочкой и окрашивается гематохромом в кирпично-красный цвет. После периода покоя зигота прорастает обычно четырьмя крупными двужгутиковыми зооспорами. После некоторого периода движения зооспоры останавливаются, каждая из них прорастает в многоугольную, несколько звездчатую клетку – полиэдр. Полиэдр в процессе роста становится многоядерным. Его содержимое распадается на двужгутиковые зооспоры, которые складываются в молодую сеточку плоской формы.

Род педиаструм (*Pediastrum*). Он сходен с гидродиктионом циклом развития. Его ценобии имеют форму круглой пластинки, состоящей обычно из одного слоя клеток. Ценобии 4–128-клеточные. Клетки в ценобии располагаются концентрическими кольцами вокруг центральной. Краевые клетки обычно с выемками и с отростками (шипами). Ценобии могут быть с отверстиями и без отверстий. Взрослые клетки многоядерные. Хлоропласт пластинчатый с пиреноидом. Виды рода педиаструм обычны в планктоне водоемов и водотоков.

Род сценедесмус (*Scenedesmus*). Относится к ценобиальным автоспоровым хлорококковым. Продолговатые клетки соединены боками по 2–8 (16) в ряд. Краевые клетки у многих видов имеют выросты оболочки в виде шипов. Оболочка каждой клетки состоит из целлюлозного внутреннего слоя, содержащего спорополленин. Пектиновый слой общий для всех клеток ценобия. Через отверстия пектинового слоя выходят наружу пучками длинные щетинки. Шипы, щетинки и пектиновый слой, который легче воды, способствуют лучшей плавучести ценобиев. Хлоропласт постенный с одним пиреноидом. Ядро в клетке одно. Размножение автоспорами, образующимися большей частью по четыре в клетке, где и слагаются в новый ценобий

Схема жизненного цикла
представителей рода
гидродиктион (*Hydrodictyon*) -
«водяная сеточка»



Класс Улотрихофициевые (улотриксые) водоросли (*Ulothrichophyceae*)

Около 460 видов.

Таллом нитчатый и разноритчатый (трихальной и гетеротрихальной структуры). Некоторые улотриксые имеют пластинчатые или мешковидные талломы, развивающиеся из нитчатого. Для представителей улотриксых характерны пальмелловидные стадии. В клетках имеется по одному, реже по несколько пристенных хлоропластов, преимущественно пластинчатой формы, с пиреноидами. Клетки обычно одноклеточные. Все клетки обычно способны делиться и наращивать таллом. Простейшие представители порядка имеют вид коротких, легко распадающихся на клетки нитей, что позволяет предположить об их происхождении от одноклеточных. Бесполое размножение чаще зооспорами, реже апланоспорами. Половой процесс в основном изогамный. У некоторых известна оогамия.

Порядки различаются степенью дифференциации таллома.

Порядок улотриксые (*Ulothrichales*). Таллом в виде однорядной неразветвленной нити из одноклеточных клеток. Все клетки одинаковые, кроме базальной бесцветной клетки – ризоида, которым нить прикрепляется к подводным субстратам.

Род улотрикс (*Ulothrix*). Типичный представитель – *U. Zonata* (улотрикс опоясанный). Нити часто образуют изумрудно-зеленые дерновинки до 10 см высотой, прикрепляясь к подводным предметам на течении. Клетки цилиндрические, бочонковидные. Оболочка клеток толстая, целлюлозно-пектиновая. Пристенный хлоропласт с несколькими пиреноидами в виде согнутой незамкнутой кольцевидной пластинки. Ядро одно. В центре клетки вакуоль.

Вегетативное размножение улотрикса происходит фрагментацией нитей или акинетами.

При бесполом размножении в клетках образуется от 2 до 32 четырехжгутиковых, реже двухжгутиковых зооспор. Зооспоры выходят в воду через боковое отверстие в оболочке клетки в слизистой обертке, которая вскоре расплывается. На субстрате зооспоры сбрасывают жгутики и прорастают в новые талломы.

Половой процесс изогамный. При половом размножении в клетках образуются от 4 до 64 двухжгутиковых гамет. Копулировать могут гаметы из разных нитей (гетероталлизм). Четырехжгутиковая планозигота прикрепляется к субстрату, втягивает жгутики и прорастает в одноклеточный спорофит, грушевидной или дубинкообразной формы (имеет слизистую ножку и плотную оболочку). Спорофит переживает неблагоприятные условия. Весной в спорофите происходит М! и образуется от 4-8 зооспор. Они выходят в воду в слизистом пузыре. Пузырь разрушается и зооспоры, осев на субстрат, прорастают типичными для улотрикса нитями.

При неблагоприятных условиях клетки улотрикса могут округляться, их стенки ослизняются (пальмеллевидное состояние). Такие клетки разъединяются, делятся, а при наступлении благоприятных условий превращаются в зооспоры, прорастающие в нитчатые талломы.

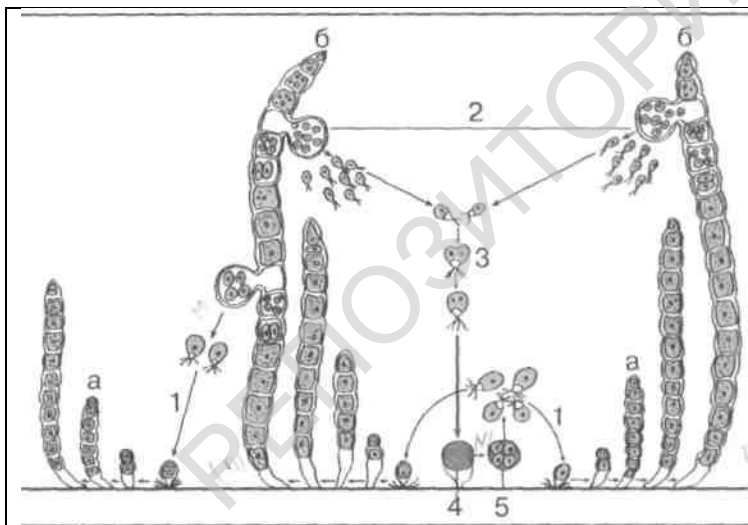


Рис. 55. Размножение улотрикса и чередование поколений:

а — дочерние (новые) водоросли; б — водоросли, образующие гаметы (гаметофиты):

1 — прорастание зооспоры;

2 — гаметы;

3 — слияние гамет;

4 — зигота (спорофит);

5 — прорастание зиготы четырехжгутиковыми зооспорами.

В цикле развития происходит нерегулярная смена половой и бесполой форм развития (генераций, поколений). Нитчатый многоклеточный гаметофит, способный к самовоспроизведению с помощью зооспор, сменяется 1 клеточным покоящимся спорофитом. У морского вида *U. flacca* — изоморфная смена генераций (зигота — $2n$ нить — М! — зооспоры — n нить — М — гаметы — о! — зигота)

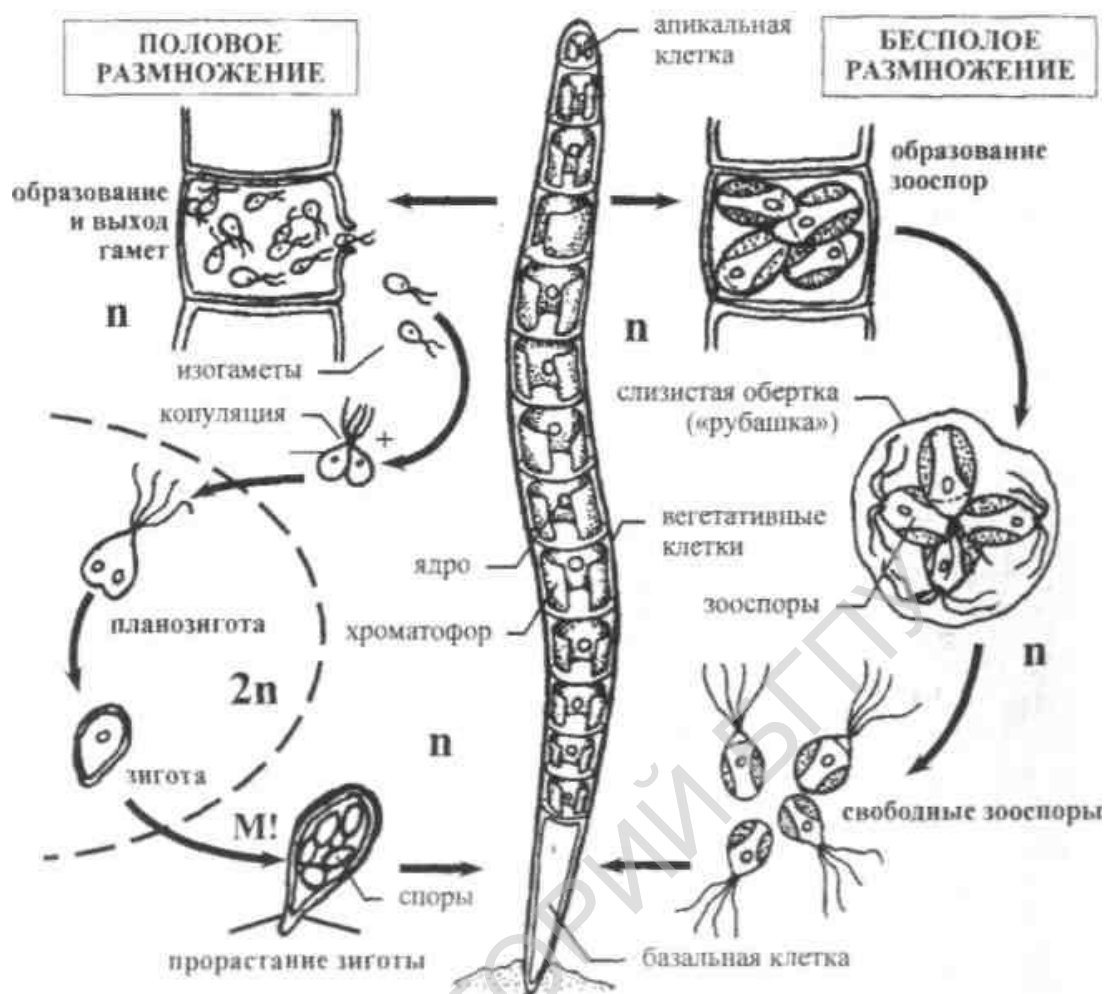


Схема строения таллома и жизненного цикла улотрикса опоясанного (*Ulothrix zonata*)

Порядок ульвовые (*Ulvales*).

Таллом пластинчатый, трубчатый. Клетки однотипные, лишь те, которые находятся у основания, имеют ризоидные отростки. На ранней стадии развития талломы ульвовых представляют собой прикрепленную к субстрату нить, напоминающую улотрикс. Клетки одноядерные. Хлоропласт пластинчатый, пристенный с одним пиреноидом. Бесполое размножение обычно четырехжгутиковыми зооспорами. Половой процесс изогамный или гетерогамный. Гаметы двужгутиковые. Специальных органов размножения нет. Как и у улотрикса и зооспоры и гаметы образуются в вегетативных клетках. В цикле развития происходит изоморфная смена поколений (генераций).

Род ульва (*Ulva*). Таллом пластинчатый, паренхиматозный ярко-зеленый, длиной до 50 см, с гофрированными краями, состоит из двух слоев клеток. Прикрепляется к субстрату суженным в виде короткого черешка основанием. Клетки одноядерные. Хлоропласт в виде согнутой пластинки, расположен в пристенном слое цитоплазмы.

Размножается бесполом и половым способом. На диплоидных особях (спорофитах) после редукционного деления ядра образуются гаплоидные зооспоры. Зооспоры прорастают пластинчатыми талломами (гаметофитами), внешне не отличающимися от спорофитов, но продуцирующими только гаметы. Так как ульва – гетероталличная водоросль, копуляция гамет возможна только в том случае, если они образуются в разных в половом отношении гаметофитах. Диплоидная зигота без периода покоя прорастает в диплоидный спорофит. Таким образом, у ульвы имеется правильное чередование генераций (поколений): диплоидного спорофита и гаплоидного гаметофита. Такое чередование поколений, при котором спорофит и гаметофит внешне не отличаются друг от друга, называется изоморфным. Вегетативное размножение осуществляется отделившимися участками таллома.

Род энтероморфа (*Enteromorpha*). Таллом паренхиматозный, трубчатый, простой или ветвящийся, образуется в результате расхождения обоих слоев узкой пластинки.

Оба рода произрастают в северных и южных морях в литоральной (прибрежной) зоне. Некоторые виды энтероморфы встречаются в пресноводных водоемах и водотоках. Морские виды ульвы используются в пищу «морской салат».

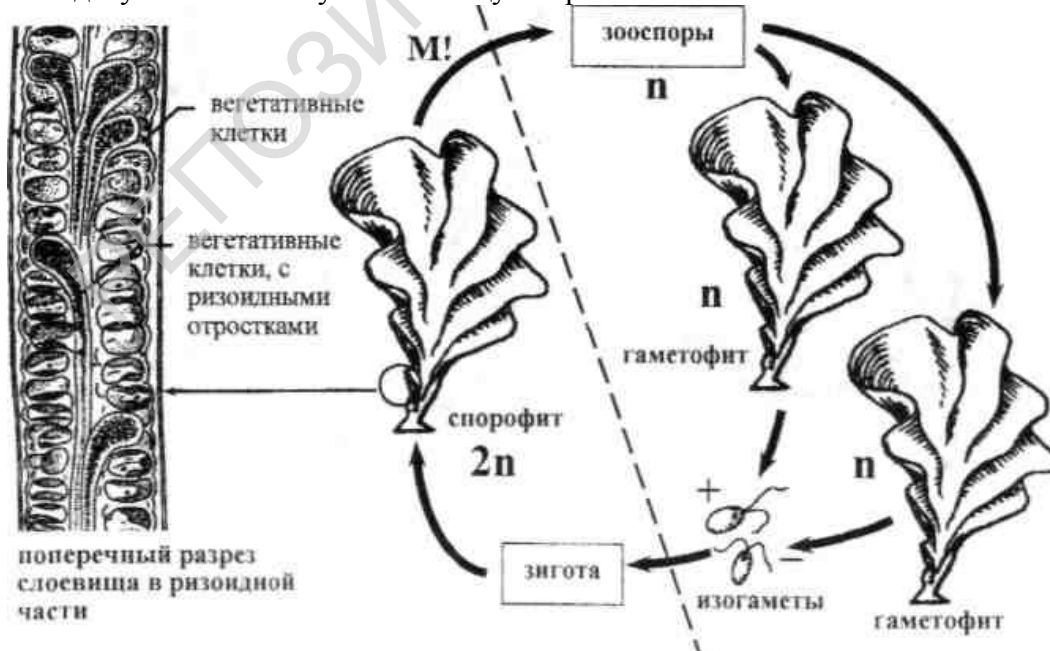


Схема строения таллома и жизненного цикла ульвы (*Ulva*)

Порядок хетофоровые (*Chaetophorales*).

Таллом гетеротрихальный, состоящий из более или менее разветвленных нитей, обычно дифференцированных на стелющиеся по субстрату и отходящие от них вверх.

Концы ветвей и отдельные клетки часто заканчиваются щетинками или многоклеточными волосками. Строение клеток и размножение как у улотрикса. Подавляющее большинство хетофоровых пресноводные организмы и только некоторые морские.

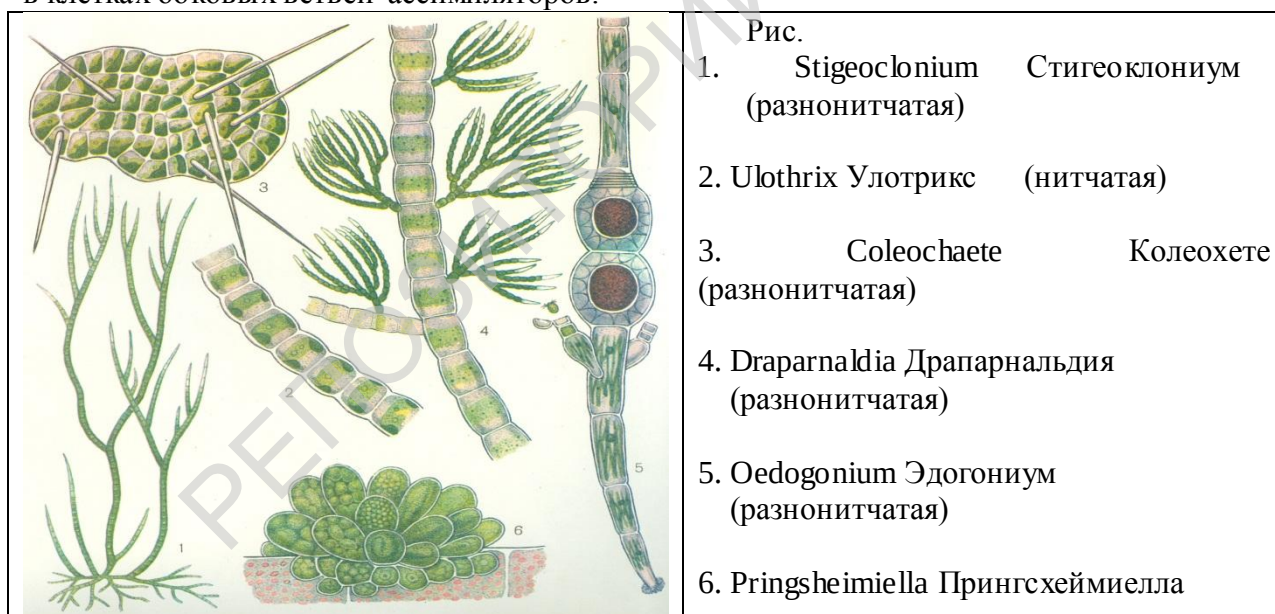
Род стигеоклониум (*Stigeoclonium*). Таллом представляет собой стелющиеся по субстрату нити, от которых отходят восходящие ветвящиеся нити, обычно заканчивающиеся длинными многоклеточными прозрачными волосками. Строение клеток и размножение, как у улотрикса.

От форм, подобных стигеоклониуму, эволюция таллома пошла в двух направлениях. У одних форм наибольшее развитие получила восходящая часть слоевища, а стелющаяся редуцировалась. У других форм эволюционировала стелющаяся часть, а вертикальная редуцировалась.

Первый путь эволюции дал такие роды, как драпарнальдия и трентеполия.

Род драпарнальдия (*Draparnaldia*). Имеет вид темно-зеленых слизистых кустиков восходящей системы нитей. Распростертая система нитей таллома практически отсутствует. Таллом прикрепляется к субстрату при помощи ризоидов, которые отходят от нижних клеток восходящей системы нитей. Вверх направленные нити дифференцированы на длинные неограниченно нарастающие слабоветвящиеся оси, состоящие из крупных, часто слегка бочонкообразных клеток с узкими, в виде пояса хлоропластами. На длинных осях в виде боковых пучков растут разветвленные короткие ветви (ассимиляторы), клетки которых содержат много хлоропластов. Концы коротких ветвей часто имеют длинные многоклеточные волоски.

Размножение драпарнальдии, как у улотрикса. Зооспоры и гаметы образуются только в клетках боковых ветвей-ассимиляторов.

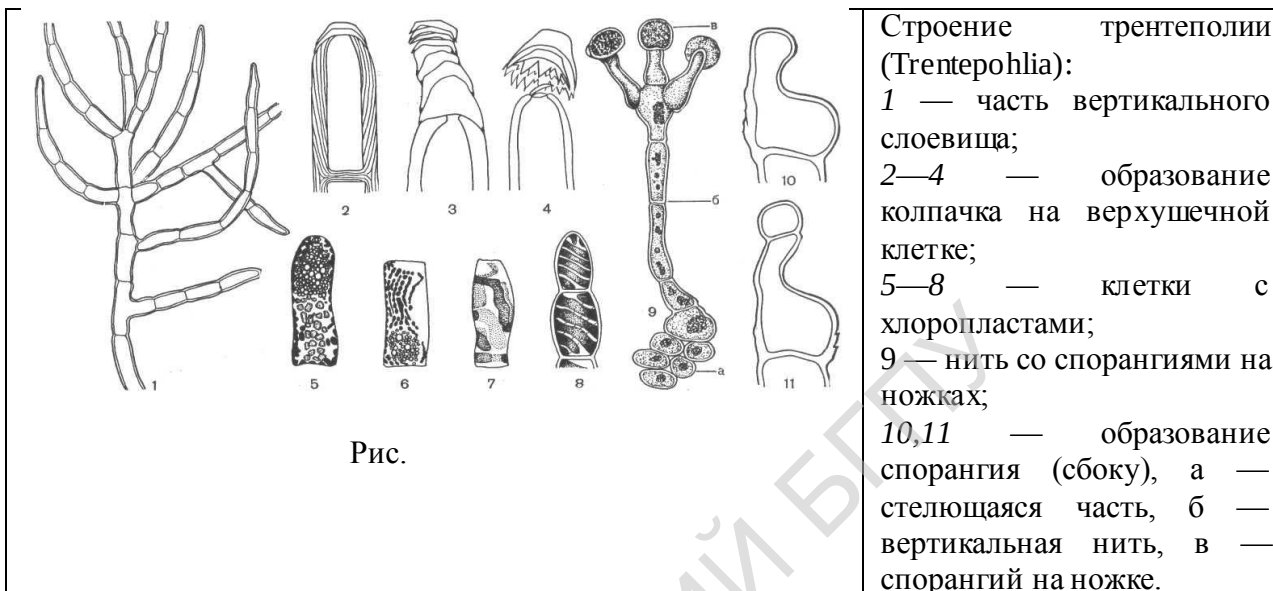


Род трентеполия (*Trentepohlia*). Отличаются более высокой специализацией клеток. Таллом гетеротрихальный, большей частью стелющийся по субстрату, без волосков и щетинок. Образует чаще всего на коре деревьев кирпично-красные или желтые налеты. Такая окраска таллома обусловлена растворенным в каплях масла гематохромом, который маскирует зеленые хроматофоры. Клетки чаще овальные, покрыты толстой, нередко слоистой оболочкой. Хлоропласты многочисленные, дисковидные, лентовидные, без пиреноидов. Молодые клетки одноядерные, более старые – чаще многоядерные. Вакуолей с клеточным соком в протопласте клеток нет.

При вегетативном размножении происходит фрагментация нитей на участки и на отдельные клетки. Бесполое размножение осуществляется двужгутиковыми и четырехжгутиковыми зооспорами, которые образуются в шарообразных или овальных спорангиях, формирующихся на особых субспорангиальных клетках (ножках) на верхнем

конце вертикальных нитей. Спорангии легко отделяются и распространяются ветром. Попад в каплю воды, через 3–5 мин прорастают зооспорами. (Слоистые оболочки, распространение спорангиями – приспособления к жизни в наземных условиях)

При половом размножении на стелющихся нитях образуются шаровидные гаметангии. Они, как и спорангии, распространяются ветром, прорастая в воде двужгутиковыми гаметами. Копуляция гамет происходит редко, чаще они прорастают в новые нити без слияния.



Примером водорослей, которые прошли по второму пути эволюции, с редукцией вертикальной системы таллома является колеохете (*Coleochaete*).

Род колеохете (*Coleochaete*). Таллом у ряда видов этого рода представлен только либо в виде рыхло расположенных разветвленных коротких нитей, растущих от центра особи в горизонтальной плоскости, либо из нитей, срастающихся в компактный диск. Таким образом, у отдельных видов колеохете произошла редукция восходящих нитей таллома. Клетки одноядерные, с крупным постенным хлоропластом с пиреноидом. Клеточная стенка двухслойная. Наружный слой стенки разрывается и остается в виде воротничка, а внутренний слой выпячивается в виде длинной щетинки.

Бесполое размножение происходит двужгутиковыми зооспорами. Половой процесс оогамный. Оогонии и антеридии развиваются обычно на одном талломе. В оогонии имеется по одной яйцеклетке, в антеридиях – по одному двужгутиковому сперматозоиду. После оплодотворения яйцеклетки развивающаяся ооспора вырабатывает толстую оболочку, которая покрыта еще переплетающимися ветвящимися нитями в виде псевдопаренхиматозной однослойной коры. Весной после перезимовки ооспора прорастает. Каждая клетка формирует одну зооспору, которая прорастает новым талломом.

Колеохетовые водоросли являются пресноводными эпифитами, развивающимися преимущественно на высших водных растениях.

Во 2 т. выделяется как класс колеохетофициевые *Coleochaetophyceae* (стр. 265-268)

Порядок эдогониевые (*Oedogoniales*).

В мировой флоре насчитывается около 655 видов.

Таллом нитчатый, простой или ветвистый, обычно прикрепленный к субстрату. Клеточная оболочка довольно плотная. Клетки одноядерные. Хлоропласт постенный сетчатый с пиреноидами. Бесполое размножение – зооспорами. Они крупные шаровидные или яйцевидные, образуются по одной в зооспорангии.

Половой процесс оогамный. Шаровидные или овальные огонии содержат по одной яйцеклетке. Антеридии – короткие клетки, содержащие большей частью по два

сперматозоида с венчиком жгутиков. У одних видов антеридии развиваются на обычных нитях, у других – на особых карликовых мужских нитях наннандриях, которые прорастают из андроспор, более мелких, чем зооспоры.

Двухклеточные и трехклеточные наннандрии расположены на стенках клеток, соседних с оогониями, или на стенках самих оогониев. Верхние клетки наннандриев образуют по два многожгутиковых сперматозоида. Вышедшие из антеридиев сперматозоиды проникают через отверстие в стенке зрелого оогония в оогоний и оплодотворяют яйцеклетку. Образовавшаяся ооспора прорастает после периода покоя четырьмя зооспорами. Зооспоры развиваются в новые нитчатые особи.

Характерные особенности эдогониевых:

1. Вегетативное деление клеток называется линейное почкование и происходит с образованием на апикальном конце узких колечек-колпачков. (См. справочник Водоросли, с. 467)

2. Монадные клетки на переднем конце имеют венчик жгутиков (стефаноконтные клетки).

3. Половой диморфизм. Мужские особи могут редуцироваться до нескольких или даже до одной клетки антеридия и развиваться на женских особях. Называются наннандрии.

Эдогониевые встречаются в разных водоемах и водотоках, предпочитая слабо проточную, хорошо прогреваемую пресную воду.

Род эдогонииум (*Oedogonium*). Талломы в виде неветвящихся нитей, прикрепленных к субстрату при помощи специальных базальных клеток (ризидов) в молодом возрасте. В зрелом состоянии нити обычно свободноплавающие, в текущей воде остаются прикрепленные до конца жизни.

Вегетативные клетки цилиндрические или несколько вздутые в верхней части. Под оболочкой в постенной цитоплазме располагается сетчатый цилиндрический хлоропласт с пиреноидами. Ядро крупное, нередко отчетливо видимое в живом состоянии. Центр клетки занят вакуолью.

Деление. Перед делением клетки внутренний слой оболочки образует у апикального конца складку или кольцевой валик, вдающийся в полость клетки. После деления ядра наружные слои стенки клетки над валиком в результате его роста разрываются кольцевой трещиной, валик быстро растягивается, формируя новый цилиндрический участок клеточной стенки, расположенный между частями старой стенки. Одно из двух образовавшихся ядер переходит в верхнюю растягивающуюся часть клетки, одетую растягивающимся валиком, а на уровне разрыва оболочки образуется поперечная перегородка, разделяющая клетки на две. Нижняя клетка одета материнской оболочкой, а верхняя клетка покрыта новой оболочкой из растянувшегося валика (футляра) и только на вершине этой клетки находится тонкое колечко оболочки материнской клетки – **колпачок**. Делится всегда верхняя, несущая первый колпачок клетка. При каждом делении к старым колпачкам добавляется по одному новому. Число соответствует числу делений клетки.

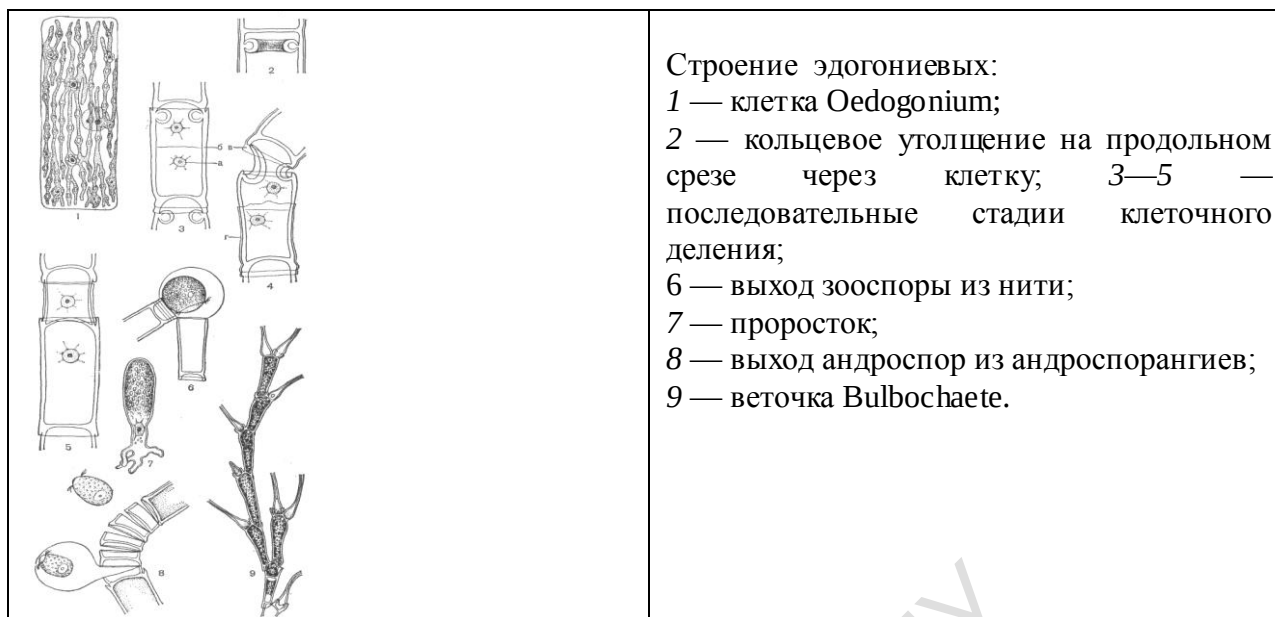
Вегетативное размножение – фрагментацией нитей и акинетами, клетками красного цвета, наполненными маслом и крахмалом.

Роль в природе и значение.

Обитают в пресных водах, обрастают предметы. При массовом развитии образуют мощные ватообразные скопления, засоряющие водоемы.

Представляют теоретический интерес как очень древняя группа (находки известны со среднедевонских отложений). Имеет своеобразное строение монадных клетки вегетативного деления, позволяет некоторым альгологам выделять их в отдельный класс Эдогониевые (*Oedogoniophyceae*).

Общность с зелеными – набор пигментов, состав продуктов ассимиляции, тонкое строение хлоропласта



Класс Сифонофициевые водоросли (*Siphonophyceae*)

Одна из наиболее древних групп морских водорослей. Расцвет пережили в прежние геологические эпохи. Живут преимущественно в тропических морях. Некоторые — в пресных водах.

Современные представители — остатки древней, когда-то мощно развитой флоры этих водорослей. В настоящее время их насчитывается 400-500 видов.

Таллом. Сифональной или сифонокладальной структуры. У одних видов (порядок *Siphonales*) вегетативное тело обычно крупное — до 0,5 м и более, может быть расчленено на стеблевидные, листовидные и корневищные части. Внутри таллом не расчленен перегородками. У других (порядок *Siphonocladales*) таллом состоит из многоядерных сегментов, причем образование перегородки происходит независимо от деления ядер. Такое деление называют сегрегативное деление. Сегменты имеют разные размеры и форму.

Развитие сифональной структуры представляет собой незаконченный процесс клеточных делений (кариокинез без цитокенеза).

Клетка. Оболочка состоит из целлюлозы и пектина или каллозы и пектина, часто покрыта карбонатом кальция. И поэтому талломы отмирая, сохраняются в ископаемом состоянии.

Цитоплазма расположена в пристенном слое. Внутри — непрерывная вакуоль с клеточным соком. В цитоплазме — хлоропласты веретеновидные, дисковидные или эллипсоидные, содержат, кроме обычных, характерных для зеленых водорослей пигментов, сифонеин и сифоноксантин. Пиреноиды у одних сифоновых имеются, у других отсутствуют. Отдельные представители содержат лейкопласты, заполненные крахмалом. В качестве продукта ассимиляции может быть и масло. Многочисленные ядра.

Вегетативное размножение осуществляется преимущественно путем фрагментации таллома, а также пропагулами («выводковыми почками»), изредка акинетами.

Бесполое споровое размножение происходит двужгутиковыми или многожгутиковыми зооспорами, реже апланоспорами. У многих видов бесполое размножение отсутствует.

Половое размножение представлено в основном гетерогамией, реже изогамией. Отмечена (например, у *Sphaeroplea*) оогамия. У большинства *Siphonophyceae* известно только половое размножение. Гаметы образуются или в необособленных частях таллома (голокарпия) или в специализированных гаметангиях (эукарпия).

Цикл развития. Зигота обычно прорастает без периода покоя в новый диплоидный организм, который размножается сначала бесполом способом, а затем формирует гаметы мейозом. Т.е. цикл развития диплофазный. Мейоз гаметический. У некоторых видов происходит изоморфная или гетероморфная смена генераций (в этом случае мейоз спорический).

Происхождение и эволюция. Считают, что предками сифоновых являются хлорококковые протосифоновые, которые также имеют сифональную структуру таллома, или какие-то морские 1-клеточные формы.

Порядок сифоновые, или брионсидовые (*Siphonales, Bryopsidales*). Водоросли с сифональной структурой таллома, имеющего нередко достаточно сложное внешнее расчленение. Таллом обычно крупный, формально представляет собой одну клетку. Под наружной, часто слоистой оболочкой располагается слой цитоплазмы с многочисленными дисковидными хроматофорами и ядрами. Цитоплазма окружает непрерывную вакуоль с клеточным соком. В хлоропластах наряду с хлорофиллами и каротиноидами, известными у зеленых водорослей, имеются сифонеин и сифонксантин – ксантофиллы, содержащиеся лишь в немногих других зеленых водорослях.

Вегетативное размножение – фрагментацией таллома и пропагулами. Бесполое размножение (известно далеко не у всех представителей) осуществляется обычно зооспорами с венчиком жгутиков на переднем конце репродуктивной клетки. Половой процесс в виде гетерогамии, реже изогамии. Двужгутиковые гаметы образуются в гаметангиях, отделенных от таллома перегородками, либо в любой части таллома. У большинства этих водорослей диплофазный цикл развития. Редукционное деление ядра происходит перед образованием гамет. У отдельных представителей порядка имеется гетероморфная смена генераций.

Подавляющее большинство видов произрастает в тропических морях и только некоторые распространены в Черном и более северных морях.

Род каулерпа (*Caulerpa*).

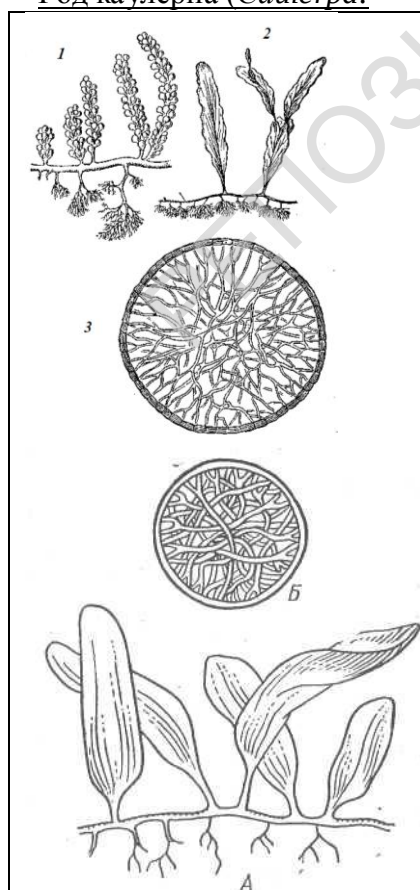
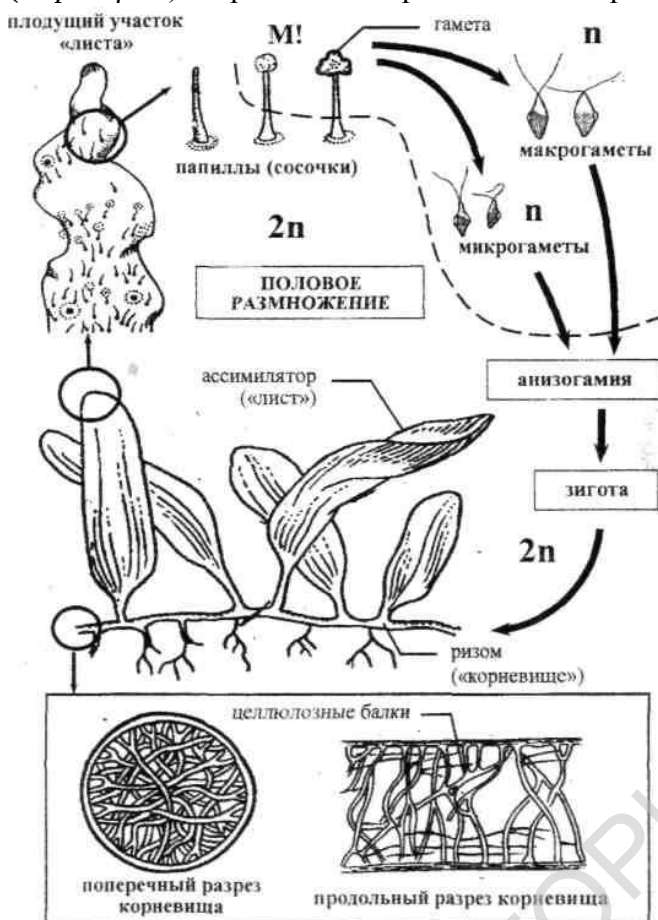


Рис. *Caulerpa* sp.:

1, 2 – различные типы строения таллома,
3 – «внутренний скелет» ризома на поперечном срезе

Виды рода каулерпа произрастают в тропических морях. Каулерпа прорастающая (*C. prolifera*) встречается в Средиземном море.



Таллом состоит из цилиндрического более или менее разветвленного, распростертого на грунте «корневища» (ризома), длиной до 1 м, от которого отрастают через определенные интервалы, разветвленные ризоиды, обеспечивающие надежное прикрепление водоросли к любому субстрату. Вверх от ризома отходят плоские ланцетовидные на коротких стебельках листовидные ветви – ассимиляторы. На ассимиляторах обычно развиваются вторичные ассимиляторы. Таллом каулерпы не имеет перегородок. Стенки его состоят из каллозы и пектиновых веществ. Цитоплазма постенная, содержит ядра и хлоропласты обычно без пиреноидов. Кроме хлоропластов, есть лейкопласты, или амилопласты, тело которых выполнено крупным крахмальным зерном. Одной из особенностей каулерпы является наличие внутреннего скелета в виде переплетающихся тяжей (целлюлозных балок), пересекающих центральную полость во всех частях таллома.

Строение таллома и схема жизненного цикла каулерпы прорастающей (*Caulerpa prolifera*)

Целлюлозные балки своими концами либо связаны со внутренней поверхностью стенки таллома, либо свободны с обоих концов. Каждый тяж покрыт цитоплазмой. Следовательно, балки (тяжи) не только увеличивают прочность частей таллома, но и заметно увеличивают общую поверхность цитоплазмы.

Вегетативное размножение осуществляется отделившимися частями таллома. При отмирании старых частей ризома отдельные его участки с ассимиляторами становятся независимыми организмами.

Половой процесс в виде анизогамии, реже изогамии. Гаметы образуются в любой части ассимиляционных ветвей. В отдельных местах ассимиляторов цитоплазма, содержащая многочисленные хлоропласты и ядра становится темно-зеленой, сетчатой. Затем она делится, образуя одноядерные гаметы. Гаметы выходят в воду в слизи через отверстия, образующиеся в длинных выростах (папиллах). Мейоз происходит перед образованием гамет. Зигота без периода покоя прорастает с образованием диплоидного таллома.

Род бриопсис (*Bryopsis*). У *B. plumosa*, произрастающего в Черном море, основная часть таллома представлена системой вертикальных ветвей, стелющаяся часть развита слабее и имеет вид ползучего «корневища» – ризома, прикрепленного к субстрату ризоидами. Вертикальная часть состоит из главной оси (вертикальной нити), в верхней части которой имеются перисто расположенные боковые ветви. Эти ветви могут перисто

ветвится 1 или 2 раза, обычно в одной плоскости. Основание боковой ветви («перышка») заметно сужено, оболочка в этом месте утолщена, однако перегородок не образуется и весь таллом представляет одну гигантскую «клетку», достигающую нескольких сантиметров в длину.

Порядок дазикладовые (*Dasycladales*). Таллом состоит из крупной цилиндрической осевой клетки, прикрепленной к субстрату ризоидами. На всем протяжении от осевой клетки отходят мутовки коротких разветвленных ветвей. Для дазикладовых характерно обызвествление стенок таллома. Все дазикладовые водоросли в отличие от других, сифоновых, одноядерные. В вегетативном состоянии ядро находится в ризоиде. Хлоропласты дисковидные или эллипсоидные, часто без пиреноидов.

Род ацетабулярия (*Acetabularia*). Одна из широко известных водорослей, классическим объектом самых разнообразных исследований.

При прорастании зиготы образуется система разветвленных ризоидов и вертикальная неразветвленная ось – «стебелек», длиной 3–18 см. На вершине стебелька образуется первая мутовка боковых сегментов. К концу сезона роста вертикальная ось отмирает, остаются только ризоиды. На второй год из ризоидов снова вырастает одна или несколько осей с мутовками боковых ветвей. Так может повторять несколько сезонов до тех пор, пока не наступит время плодоношения. Тогда в верхней части цилиндрической осевой клетки образуется обычно три мутовки боковых ветвей, средняя из которых состоит из коротких неветвящихся сегментов, представляющих собой гаметангии.

Гаметангии определенное время не отделены перегородками от стебелька. Ядро, находящееся в ризоиде распадается на многочисленные мелкие ядра, переходящие с током цитоплазмы по стебельку в гаметангии. Гаметангии отделяются от стебелька перегородкой. Их многоядерное содержимое распадается на шаровидные цисты. Цисты вскрываются крышечкой, через которую выходят двужгутиковые изогаметы. После копуляции гамет образуется зигота. Зигота без периода покоя развивается в диплоидный таллом.

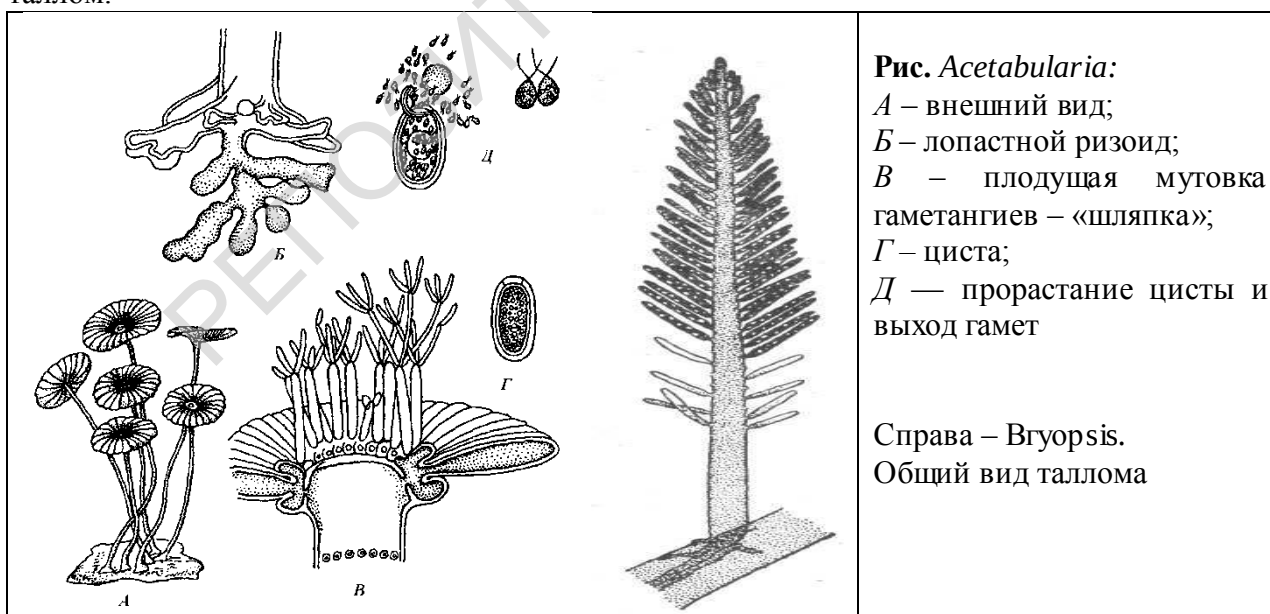


Рис. *Acetabularia*:

А – внешний вид;
Б – лопастной ризоид;
В – плодущая мутовка гаметангиев – «шляпка»;
Г – циста;
Д — прорастание цисты и выход гамет

Справа – *Bryopsis*.
 Общий вид таллома

Порядок сифонокладальные (*Siphonocladales*). Водоросли сифонокладальной структуры. Талломы в виде нитей или иной формы, состоящие из многоядерных сегментов. Сегменты образуются за счет сегрегативного неклеточного деления цитоплазмы на многоядерные участки или сегменты обычно разной формы и размеров. На начальных стадиях сифонокладальный таллом проходит стадию первичного пузыря, что указывает на их родство с сифоновыми. Сегментация наступает позже.

Органы прикрепления ризоиды. Хлоропласты мелкие, соединенные нередко в виде сети. Из ксантофиллов наиболее характерным для сифонокладовых является

сифоноксантин. Вегетативное размножение – фрагментацией таллома, реже акинетами. Бесполое и половое размножение изучено недостаточно.

Род кладофора (*Cladophora*). Виды рода кладофора имеют сифонокладальный сильно разветвленный таллом в виде макроскопических темно-зеленых кустиков, длинных (до 1 м) прядей, дерновинок. «Нити» состоят из одного ряда крупных вытянутых цилиндрических сегментов («клеток»). Оболочка целлюлозная, толстая, слоистая, не ослизняющаяся. Поэтому нити не скользкие на ощупь. В постенном слое цитоплазмы находятся ядра и много мелких хлоропластов с пиреноидами. Хлоропласты соединены между собой таким образом, что напоминают сеть и иногда называют – сетчатый хлоропласт. Центр сегмента занят вакуолью.

Бесполое размножение происходит четырехжгутиковыми, реже двужгутиковыми зооспорами, образующимися обычно в нескольких конечных сегментах, по форме не отличимых от вегетативных. Половое размножение изогамное, реже гетерогамное. Гаметы двужгутовые. Большинство представителей имеют изоморфную смену поколений. У пресноводных – доминирует $2n$ фаза, зооспоры $2n$, $M!$ происходит при созревании гамет. Т.е. цикл развития диплофазный, без смены поколений.

Виды рода кладофора обитают преимущественно в тропических морях в морях умеренных широт. Некоторые виды широко распространены в пресных водах. Все они вначале прикреплены к субстрату (камням, сваям, плотинам и т.п.), позднее могут отрываться и разрастаться в тину грязно-зеленого цвета. Иногда образуют на грунте ватообразные скопления. Могут использоваться для получения бумаги и картона. Тропические виды имеют признаки древности, пресноводные – более молодые.

Отдельные виды кладофоры в результате поступательно-возвратного движения воды на мелководье образуют зеленые шары диаметром до 10-20 см. Некоторые альгологи выделяют такие формы кладофоры в особый род эгагропила (*Aegagropila*).

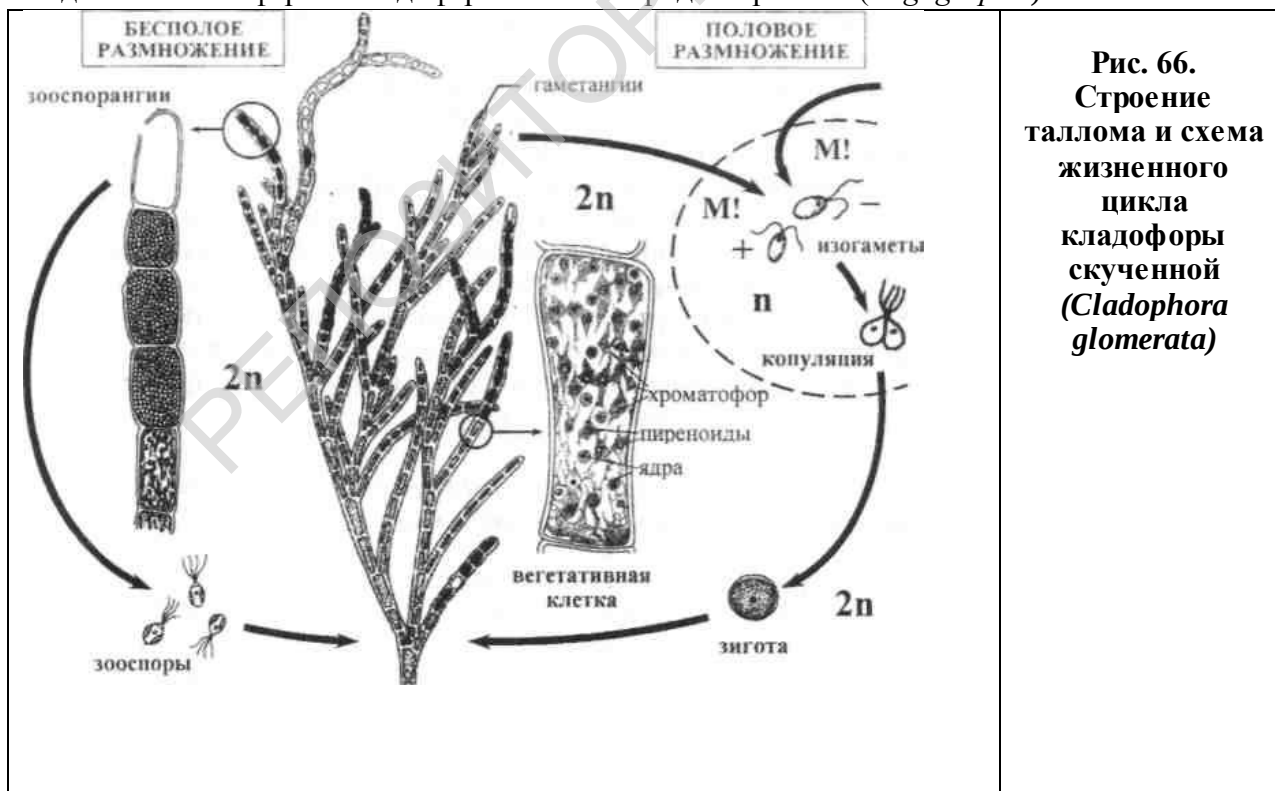


Рис. 66.
Строение
таллома и схема
жизненного
цикла
кладофоры
скупенной
(*Cladophora*
***glomerata*)**

Класс Конъюгаты, или сцеплянки (*Conjugatophyceae*)

Конъюгаты представляют собой одноклеточные коккоидные и многоклеточные нитчатые водоросли. Характерными особенностями их является отсутствие жгутиковых

стадий – зооспор и гамет, а также наличие особого типа полового процесса в виде конъюгации.

Одноклеточные водоросли очень разнообразны по форме, обычно симметричного строения. У большинства родов имеется перетяжка.

Клеточная оболочка целлюлозная, гладкая или скульптурированная, без пор или пронизана порами, сплошная или состоит из двух и более частей. Оболочка клеток покрыта слизистой оберткой. Клетки одноклеточные. Хлоропласты очень сложные, осевые или центральные, реже поперечные (париеальные); пластинчатые, спиральные или звездообразные, с пиреноидами и крахмалом вокруг них.

Вегетативное размножение: одноклеточные водоросли делятся надвое, нитчатые распадаются на фрагменты (фрагментацией нитей). Десмидиевые иногда образуют покоящиеся акинеты или апланоспоры.

Во время конъюгации происходит сцепление двух клеток обычно трубчатыми отростками (копуляционными каналами). Через образовавшийся канал переходит протопласт одной клетки в другую и сливается с протопластом другой клетки. Или протопласты двух клеток могут двигаться навстречу друг другу и копулируют в конъюгационном канале. Протопласты в этом случае выполняют функцию гамет. В первом случае половой процесс идет по типу анизогамии, во втором – изогамии. В результате полового процесса образуется зигота. Зигота формирует трехслойную оболочку и превращается в зигоспору, которая переживает период покоя (зиму) и прорастает весной с редукционным делением, формированием 4-х гаплоидных ядер, из которых могут отмирать три или два, а из оставшихся ядер формируются соответственно один, два или четыре проростка. Считают, что уменьшение числа проростков имеет прогрессивное эволюционное значение – оно приводит к образованию более жизнеспособного поколения. Конъюгация происходит при температуре воды 15-20°C и интенсивной освещенности и длится 7-14 дней.

В жизненном цикле конъюгат преобладает гаплоидная стадия, диплоидная представлена только зиготой.

Местообитание. Конъюгаты пресноводные водоросли. Встречаются часто и на влажных мхах, сырой земле, влажных скалах.

Происхождение и эволюция. Конъюгаты имеют сходство с зелеными водорослями по составу пигментов и продуктов запаса, но на ранних этапах филогенеза от них отделились и эволюционировали независимо. Эволюцию в пределах класса можно рассматривать по-разному. Большинство альгологов считают, что нитчатые формы конъюгат произошли от одноклеточных форм, имеющих простую организацию клетки. Тогда примитивными среди конъюгат нужно считать мезотениевые водоросли, а предков искать среди одноклеточных вольвоксовых. От мезотениевых пошла две линии развития: одна привела к зигнемовым (простое строение клетки, но формирование нити), а другая – к высокоразвитым десмидиевым (остались одноклеточные, но клетка значительно усложнилась, стала с перегородкой)

Классификация. В основу положено строение таллома и число проростков.

Главнейшие порядки: мезотениевые, зигнемовые и десмидиевые.

Порядок мезотениевые (Mesotaeniales). Мезотениевые водоросли являются наиболее примитивными среди конъюгат. Одноклеточные организмы. Клетки могут объединиться слизью в бесформенные колонии. Зигота прорастает 4 проростками.

Предпочитает воду с кислой реакцией и поэтому разнообразно и обильно представлены в торфяных болотах, заболачивающихся озерах и других водоемах дистрофного типа. Встречаются также на влажных скалах, мхах, сырой земле.

Клетки обычно цилиндрические, с закругленными концами. Оболочка клетки сплошная, гладкая, покрыта слизистой оберткой. Клетки одноклеточные, с хлоропластами

лентовидными, пластинчатыми, звездчатыми или другой формы. На хлоропластах имеются по одному и более пиреноидов.

Роды мезотениевых водорослей различаются формой хлоропластов. Представители наиболее примитивного рода мезотениума (*Mesotaenium*) имеют хлоропласт в виде осевой пластинки с одним или несколькими пиреноидами. У видов рода спиротения (*Spirotaenia*) хлоропласты имеют вид спиральных постенных лент с пиреноидами. У видов рода цилиндроксистис (*Cylindrocystis*) в клетках по два звездчатых хлоропласта с одним пиреноидом в каждом. Представители рода нетриум (*Netrium*) имеют по два (реже четыре) хлоропласта в виде осевого цилиндра, с радиально отходящими продольными пластинками, сильно изрезанными по краям.



Вегетативное размножение мезотениевых происходит путем деления клеток в поперечной плоскости.

Половой процесс – конъюгация. При половом процессе две конъюгирующие клетки в общей слизи, расположенные параллельно или под прямым углом, в месте контакта развивают навстречу друг другу отростки. По мере роста отростков клетки несколько раздвигаются. Затем при растворении стенок в месте стыка отростков образуется конъюгационный канал, в котором и сливаются протопласты конъюгирующих клеток, образуя зиготу. После периода покоя зигота с толстой многослойной оболочкой прорастает. При этом диплоидное ядро зиготы делится с редукцией числа хромосом. Обычно все четыре гаплоидных ядра остаются жизнеспособными. Поэтому образуются четыре новые одноядерные особи. Однако у нетриума при прорастании зиготы из четырех гаплоидных ядер остаются жизнеспособными чаще два ядра и поэтому образуется только два проростка (две клетки).

Порядок зигнемовые (*Zygnematales*).

Талломы нитчатые ярко-зеленые обычно неветвящиеся, часто покрыты слизью, т.н. слизистым чехлом. Поэтому скопления нитей «тина» слизистые на ощупь.

Широко распространены в различных пресных водоемах и водотоках со стоячей или медленно текущей воде. В виде рыхлых подушечек, образованных переплетающимися между собой нитями, они плавают у поверхности воды, образуя пузырьки кислорода, или свободно лежат на дне, устилая на протяжении многих метров песчаное либо илистое дно водоемов.

В проточной воде нити зигнемовых имеют ризоиды, которые представляют собой выросты клетки с более толстой оболочкой и без хлоропластов. Форма ризоидов разнообразна. При помощи ризоидов нити прикрепляются к субстрату в водотоках с сильным течением.

Каждая нить может достигать до 10 см, состоит из цилиндрических клеток, покрытых гладкой, без пор, сплошной (цельной) двухслойной оболочкой, внутренний слой состоит из целлюлозы, наружный – из пектиновых веществ. Поры в оболочке отсутствуют

У зигнемовых известны три основные формы хлоропласта – осевой пластинчатый, осевой звездчатый и пристенный спиралевидный (лента, закрученная спирально). Исходной формой считают осевой хлоропласт. Постенный – имеет вторичное

происхождение. Он возник из осевого в результате редукции центральной части и развития периферических лопасти. Пиреноиды представляют собой бесцветные тельца.

Вегетативное размножение зигнемовых – распадение нитей на многоклеточные фрагменты и на отдельные клетки.

Половое размножение – конъюгация. Причем, известны два типа конъюгации: лестничная и боковая. Лестничная конъюгация происходит между клетками различных нитей, расположенных рядом. Боковая – между соседними клетками одной и той же нити: может расти канал копуляционный от одной соседней клетки к другой, а может растворяться перегородка между двумя соседними клетками.

Зигота образуется либо в канале, соединяющем две конъюгирующие клетки (изогамия), либо в полости одной из конъюгирующих клеток (анизогамия). Зигота постепенно образует толстую многослойную оболочку, прорастает после периода покоя одним проростком (одной нитью).

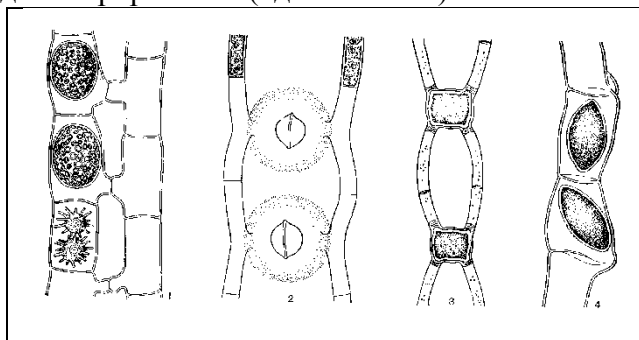


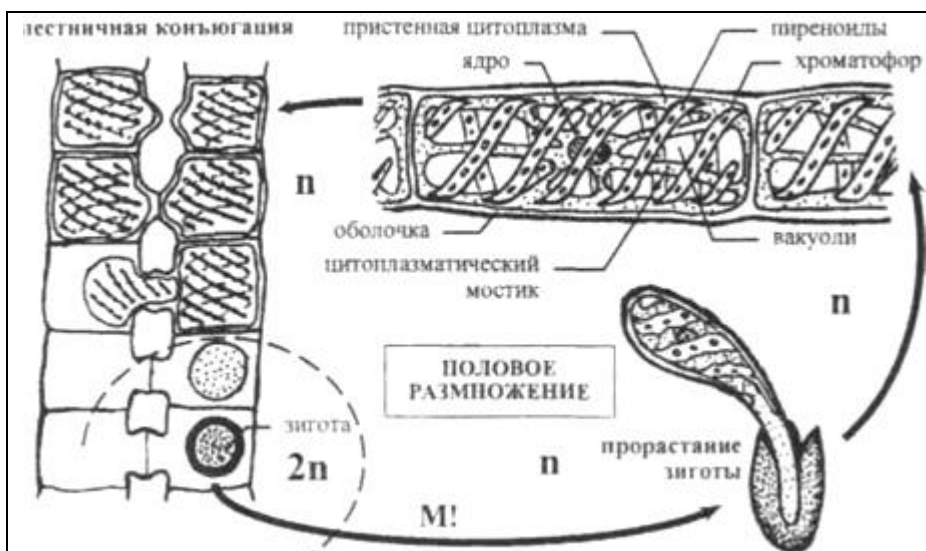
Рис. Типы конъюгации у зигнемовых водорослей:

- 1 – лестничная конъюгация у зигнемы,
2, 3 – лестничная конъюгация у мужоции,
4 – боковая конъюгация у спирогиры

Под спирогира (Spirogyra). Виды рода спирогира наиболее широко распространены в сравнении с представителями других родов порядка *Zygnematales*. Нити обычно неприкрепленные, изумрудно-зеленого цвета, слизистые на ощупь, состоят из одного ряда цилиндрических клеток. В стоячих и медленно текущих водах образуют большие скопления тины.

Вегетативные клетки нитей покрыты целлюлозной оболочкой и с поверхности одеты толстым слизистым чехлом. В наружном слое расположены в виде спирально закрученных лент от одного до 12 хлоропластов. Лентовидные хлоропласты часто имеют волнистые края и у многих видов по средней линии хлоропласта тянется темно-зеленой полоской гребень, вдающийся внутрь клетки. По средней линии хлоропласта в виде бесцветных телец расположены пиреноиды, ядро с одним или двумя ядрышками находится в центре клетки в цитоплазматическом мешочке и подвешено на цитоплазматических тяжках. Полость клетки занята крупной вакуолью. В ней могут отлагаться крестообразно расположенные иголки кристалликов гипса.

Вегетативное размножение происходит многоклеточными участками нитей, образующимися при их повреждении. Нить может распадаться на фрагменты по складчатым поперечным перегородкам. Любая клетка нити способна к делению и образованию нитей. После деления ядра образуется перегородка, разрезающая хлоропласты пополам. Причем конъюгация или только лестничная, или боковая, или у ряда видов на одних и тех же нитях и та, и другая. Зигота всегда образуется в одной из конъюгирующих клеток.

Рис. *Spirogyra*.

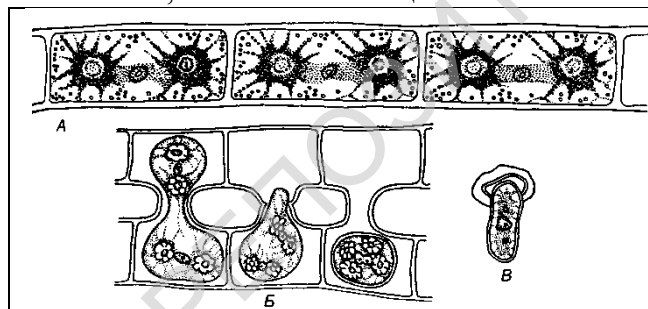
А – строение клетки;
Б – конъюгация
лестничная;
В – конъюгация боковая;
Г – прорастание зиготы;
Ж – женская гамета,
М – мужская гамета;
х – хлоропласт,
я – ядро, цв —
центральная вакуоль,
св — сократительные
вакуоли

Род зигнема (*Zygnema*). Подобно спирогире, образует тину из многочисленных слизистых неветвящихся нитей. Нити обычно оливково-зеленые, более тонкие, чем у спирогиры. Клетки нити имеют цилиндрическую форму. Оболочка, как и у спирогиры, одета слизистым фузляром. В клетке два звездчатых хлоропласта. Внутри каждого из них находится по пиреноиду. В центре клетки между хлоропластами в цитоплазматическом мостике расположено ядро.

Вегетативное размножение происходит фрагментами нитей при отмирании так называемых промежуточных клеток.

При неблагоприятных условиях нити могут легко распадаться на отдельные клетки, которые способны расти и делиться. Причем деление хлоропластов предшествует образованию поперечной перегородки.

Конъюгация у зигнемы лестничная и боковая. Зиготы после конъюгации образуются как в клетках, так и в конъюгационном канале.

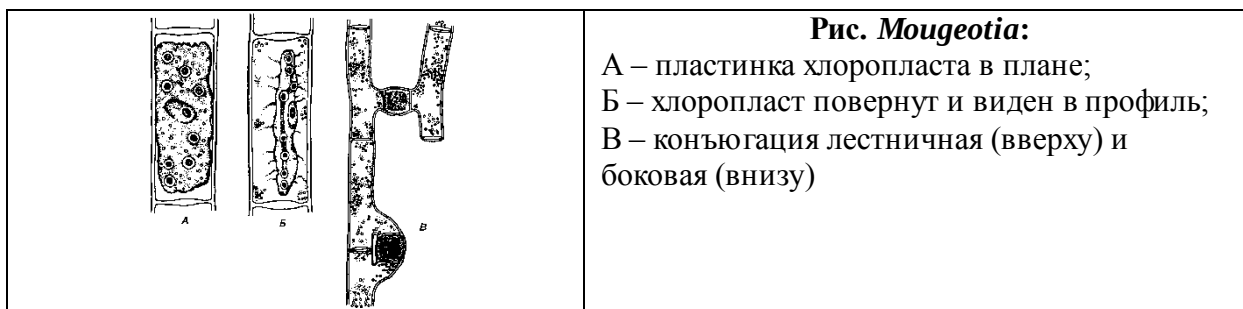
Рис. *Zygnema*.

А – строение клетки;
Б – конъюгация;
В – прорастание зиготы

Род мужоция (*Mougeotia*). Развивается в прудах, канавах, озерах, нередко сплошь затягивая их поверхность желтовато-зеленой тиной. Нитчатый неветвистый таллом мужоции состоит из длинных цилиндрических клеток, обычно более тонких, чем у спирогиры и зигнемы. Хлоропласт один, осевой, в виде широкой пластинки. На хлоропласте находятся от двух до нескольких пиреноидов, окруженных сферами крахмальных зерен. При ярком освещении хлоропласт может повернуться на 90° вокруг своей оси, и тогда он виден в воде узкой зеленой полоской проходящей вдоль средней линии клетки.

Вегетативное размножение происходит фрагментами нитей.

Конъюгация или только лестничная, или лестничная и боковая. Зиготы обычно образуются в конъюгационном канале, разрастаясь иногда до наружных частей стенок образовавшихся их клеток.



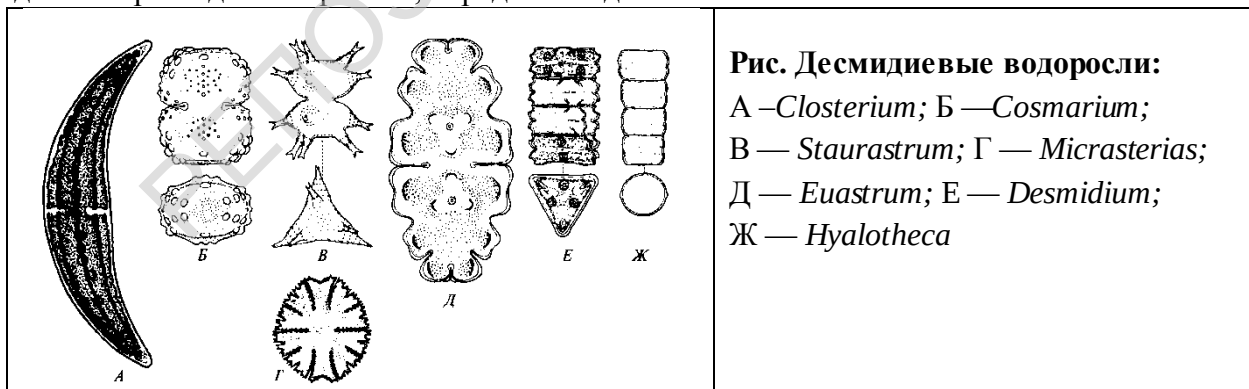
Порядок десмидиальные (Desmidiaceae).

Главным образом одноклеточные организмы. Реже встречаются в виде слизистых колоний или неразветвленных нитей. Порядок включает более 4000 видов.

Широко распространены в водоемах дистрофного типа, в торфяных болотах, на влажной почве, на поверхности вечных снегов Арктики и высоких гор.

Их клетки у подавляющего большинства разделены перетяжкой на две симметричные половины. Полуклетки могут быть разнообразной формы и нередко разделены более или менее глубокими надрезами на симметрично расположенные лопасти. Углы лопастей могут иметь различные выросты. Клеточная оболочка состоит из двух половинок, находящихся друг на друге скошенными краями в поперечной плоскости симметрии клетки. Внешний слой оболочки содержит пектинообразное вещество. Под внешним слоем находится первичная и вторичная оболочка, содержащая целлюлозу. Оболочка клеток десмидиевых часто может импрегнироваться соединениями железа, иметь различные выросты в виде бородавочек, шипов и других выступов. Особенно характерно для десмидиевых наличие в оболочке сложно устроенных пор, которые служат для выделения протопластом слизи. У некоторых представителей она служит для активного передвижения клеток, у нитчатых форм скрепляет клетки.

Ядро одно и находится в цитоплазме в перешейке, который соединяет две полуклетки. Хлоропласты у большинства видов осевые, реже пристенные. Обычно в полуклетке имеется один хлоропласт с пиреноидом в центре. Реже в каждой полуклетке может быть по два хлоропласта. Осевые хлоропласты состоят из центральной части, от которой радиально расходятся отростки, нередко в виде пластинок.



Размножение десмидиевых происходит вегетативным и половым путем.

При вегетативном размножении клетки делятся в поперечной плоскости симметрии. Вначале делится ядро. Образовавшиеся два ядра расходятся к центрам обеих полуклеток. Затем в середине перешейка формируется перегородка, область перешейка вытягивается, части перешейка, лежащие по обеим сторонам перегородки, начинают увеличиваться в размерах, расщепляется сама перегородка, молодые полуклетки быстро вырастают до размеров материнских полуклеток. Две образовавшиеся клетки разъединяются и начинают самостоятельное существование.

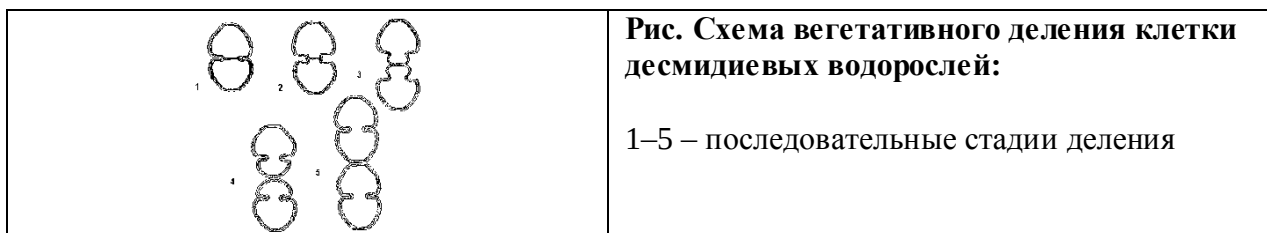


Рис. Схема вегетативного деления клетки десмидиевых водорослей:

1–5 – последовательные стадии деления

Половое размножение у десмидиевых происходит в виде конъюгации. Гаметы двух клеток сливаются, образуя зиготу. Зигота прорастает после периода покоя двумя проростками.

Род клостериум (Closterium). Клетки обычно полулунной, серповидной формы, реже веретенновидные. Перетяжка в плоскости симметрии отсутствует. Брюшная вогнутая сторона часто посередине имеет вздутие. В клеточной стенке имеются поры, особенно крупные на концах клетки. Через поры выделяется слизь, приподнимающая вначале один конец клетки, который затем опрокидывается вниз. Потом слизь начинает выделять с другого конца клетки. В результате клетка совершает кувыркательные движения. В каждой полуклетке находится по одному осевому хлоропласту, представляющему собой центральный стержень, от которого по радиусам отходят продольные ребра. Пиреноиды расположены либо в центральном стержне хлоропласта, либо у основания пластинок. Посередине клетки между хлоропластами в цитоплазматическом мостике локализовано ядро. На каждом конце клетки имеются терминальные вакуоли с одним или несколькими движущимися кристалликами гипса.

Размножается клостериум вегетативно – делением клетки на две в поперечной плоскости с последующим дорастиванием второй половины.

При неблагоприятных условиях клостериум переходит к половому воспроизведению. Две особи сближаются выпуклыми сторонами, появляются выросты оболочки, образующие конъюгационный канал. В нем или одной из клеток гаметы сливаются, формируется зигота. Некоторые виды в каждой клетке образуют по две гаметы. Поэтому в результате полового процесса образуются двойные зиготы. Зрелые зиготы после покоя прорастают, копуляционное ядро делится редукционно. Из четырех гаплоидных ядер два остаются жизнеспособными.

Следовательно, из зиготы формируется два проростка.

Род космариум (Cosmarium). Является типичным представителем десмидиевых водорослей, имеющих перетяжку. Полуклетки очень разнообразной формы: чаще округлые, реже почти прямоугольные, пирамидальные и иные. Клетка космариума несколько сплюснута и лежит обычно на широкой стороне. Сверху клетка имеет вид эллипса. В каждой полуклетке один-два осевых пластинчатых хроматофора с пиреноидами. Ядро локализовано в перешейке, между хроматофорами. Клеточная оболочка часто покрыта бугорками.

Отдел Харовые водоросли (Charophyta)

Лучицы (второе название)

Харофиты – высокоорганизованные, макроскопические наиболее крупные среди пресноводных водоросли высотой 20-30 см до 1-2 метров внешне напоминающие хвощи или водные роголистники. Отдел включает около 300 видов.

Их признаки, в отличие от зеленых водорослей, более единообразны и имеют черты сходства с высшими растениями.

Харофиты в основном пресноводные обитатели. Живут в прудах и озерах на глубине 1-5 м, предпочитая чистые, спокойные водоемы с илистым или песчаным грунтом и жесткой известковой водой.

Наиболее распространены хара и нителла.

Хара (Chara) – крупная водоросль (до 50 см).

Таллом разделен на узлы и междоузлия. Главный побег непрерывно нарастает верхушкой. От узлов осевого побега отходят мутовки коротких веточек – «листьев», имеющих такое же строение, но ограниченный рост. В пазухах веточек мутовок могут возникать боковые ответвления, в результате чего растение приобретает кустистую форму. В нижней части главной оси таллома находятся бесцветные ветвящиеся ризоиды, которыми водоросль закрепляется в грунте.

Каждое междоузлие образовано одной цилиндрической клеткой, покрытой т.н. «корой», состоящей из трубчатых клеток, отрастающих от клеток узлов.

Клетки покрыты двухслойной оболочкой, инкрустированной солями кальция. Внутренний слой состоит из целлюлозы, наружный из каллозы и пропитан углекислой известью. В протопласте различают два слоя цитоплазмы: постенный содержащий дисковидные хлоропласты и внутренний – многочисленные ядра. Центр клетки занят вакуолью.

Вегетативное размножение осуществляется укореняющимися веточками таллома и *клубеньками*, образующимися у основания «стебля» и на ризоидах.

Половой процесс оогамный. Хара – однодомное растение, у которого оогонии и антеридии находятся на одном и том же растении и расположены в пазухах листьев парами.

Оогонии многоклеточные, овальной формы, состоящие из яйцеклетки, окруженной спирально закрученными клетками, наверху образующие коронку.

Антеридии также многоклеточные, шаровидной формы, вначале зеленые, а затем кирпично-красные. Антеридии состоят из восьми трехгранных щитков, от каждого щитка внутрь отходит стерженек, несущий на конце до 100-300 сперматогенных нитей. В каждой нити образуется двужгутиковый спирально закрученный сперматозоид. Щитки созревшего антеридия раздвигаются и сперматозоиды высвобождаются. В оогонии они проникают через отверстие в коронке.

Из оплодотворенной яйцеклетки образуется толстостенная *ооспора* (зигота). Ооспоры многослойные, богаты запасными веществами, окрашены в бурый цвет. Весной, после периода покоя ооспоры редуционно делятся и прорастают в новые растения.

Распространены харофиты на всех континентах, кроме Антарктиды. Харовые водоросли, образуя сплошные заросли, подводные луга, благотворно влияют на водный биоценоз и его устойчивость. На харофитах развивается множество эпифитных организмов и их спутников (бактерии, беспозвоночные), являющихся звеном в общей трофической цепи водоема. Значительную роль харовые (особенно их ооспоры, богатые углеводами и жиром) играют в питании водоплавающих птиц. Заросли харовых водорослей служат хорошей защитой, укрытием для молоди и взрослых рыб и других животных. В водоемах с зарослями харовых, выделяющих антибиотические вещества, почти не развиваются личинки комаров.

Харовые водоросли служат хорошей моделью для физиологических и биохимических исследований. Крупные клетки междоузлий удобны для изучения проницаемости цитоплазматических мембран, движения цитоплазмы, биоэлектрических потенциалов клетки.

По своей клеточной организации харовые водоросли во многих отношениях очень сходны с зелеными водорослями. Но их признаки, в отличие от зеленых водорослей, более единообразны и имеют черты сходства с высшими растениями.

От других водорослей харовые отличаются сложно устроенными многоклеточными органами полового размножения и расчленением нитчатого таллома на междоузлия и узлы, от которых мутовками отходят боковые ветви («листья»), как у хвощей. Это наиболее крупные среди пресноводных водорослей макроскопические организмы от 20-30 см до 1-2 метров. Отдел включает около 300 видов.

Широко распространенными являются представители рода хара (*Chara*) (рис. 75). Они встречаются преимущественно в пресноводных водоемах с чистой, жесткой, спокойной водой и илистым грунтом.

Признаки:

1. Набор пигментов сходен с таковыми у зеленых водорослей: хлорофиллы *a* и *b* и почти те же каротиноиды.
2. Хлоропласты многочисленные мелкие дисковидные без пиреноидов, лишены опоясывающего канала эндоплазматической сети. Находятся в постенном слое цитоплазмы. В удлинённых клетках междоузлий хлоропласты расположены продольными рядами.
3. Тилакоиды собраны в граны.
4. Основным продуктом ассимиляции является крахмал и запасается он в хлоропласте.
5. Клеточные покровы – только хорошо развитая целлюлозная оболочка, на поверхности которой нередко откладывается карбонат кальция. Целлюлоза синтезируется розеточным мембранным комплексом, близким к таковому у высших растений.
6. Центральная часть клетки занята вакуолью с клеточным соком. Слой цитоплазмы, граничащий с вакуолью, обнаруживает интенсивное движение – 1,5–2 мм в минуту (как у высших растений). Плазмодесмы присутствуют.
7. В пероксисомах содержатся гликолатоксидаза и каталаза.
8. Все клетки вначале одноядерные. При последующей дифференциации таллома клетки междоузлий вытягиваются и становятся многоядерными, ядра в них удлинённые, неправильной формы и делятся амитотически.
9. Митоз открытый (с центриолями или без), телофазное веретено остается. В вегетативных клетках веретено ацентрическое, при образовании подвижных клеток на концах веретена появляются центриоли.
10. Цитокинез происходит с образованием клеточной пластинки с фрагмопластом.
11. Имеется подвижная жгутиковая стадия – мужские гаметы – сперматозоиды. Сами клетки ассиметричны, в отличие от зеленых водорослей. Жгутиков два. Они покрыты органическими чешуйками, а от базальных тел отходит своеобразный пучок микротрубочек, отличных от типичных жгутиковых корешков.
12. Жизненный цикл гаплофазный с зиготической редукцией.

Таллом

Представляет собой свободно растущий в воде «побег» и внедряющиеся в грунт ризоиды. «Побег» состоит из осевой части, или «стебля», с неограниченным верхушечным ростом, и боковых ветвей с ограниченным ростом, или «листьев».

И «стебли», и «листья» состоят из узлов и междоузлий. Узел состоит из центральных и нескольких периферических мелких клеток, из которых образуются боковые побеги – «листья» ограниченного роста. От периферических клеток узлов, расположенных у основания «листьев» возникают ветви неограниченного роста, за счет которых «стебель» ветвится. Междоузлие образовано одной гигантской многоядерной клеткой, часто покрытой «корой» (у рода хара) из нескольких клеток, которые в виде полосок растут из верхнего и нижнего узлов и соединяются посередине междоузлия. Рост таллома верхушечный и происходит за счет деления одной верхушечной плосковыпуклой клетки, которая делится упорядоченно, как например, клетка камбия. Она попеременно откладывает при делении двояковыпуклые и двояковогнутые клетки. Двояковыпуклая клетка преобразуется в центральную многоядерную клетку междоузлия, а двояковогнутая

претерпевает ряд продольных делений и образует все структуры узла, боковые побеги и клетки коры.

Подробнее

Рост таллома вершущечный. Апикальная куполовидная клетка отделяет поперечной перегородкой, параллельной ее плоскому основанию, сегменты. Каждый сегмент делится поперечной перегородкой на верхнюю двояковогнутую клетку и нижнюю двояковыпуклую. Из двояковогнутой клетки образуется узел. Она делится продольной перегородкой на две клетки, которые изогнутыми перегородками отделяют 6-8 периферических клеток, позднее иногда делящихся еще несколько раз.

Двояковыпуклые клетки не делятся, растут в длину, образуя междоузлия. Боковые ветви («листья») растут как главная ось («стебель»), но клетки междоузлий остаются короткими, а апикальная клетка довольно рано прекращает деление и вытягивается в длину.

Периферические клетки узла, расположенные у основания «листьев», дают начало ветвям неограниченного роста. В результате «стебель» ветвится. От базальных узлов «листьев» формируется кора, которая имеется у большинства видов рода хара. Некоторые клетки каждого базального узла «листьев» дают обычно две коровые нити. Одна из них растет вверх, другая – вниз. Коровые нити плотно прижаты к клетке междоузлия и растут с ней синхронно. Поэтому клетка междоузлия с самого начала покрыта корой.

Коровые нити имеют апикальный рост и состоят из узлов и междоузлий. Узлы делятся двумя радиальными перегородками на медианную и две латеральные клетки. Медианная клетка разделяется тангентальной перегородкой на крупную наружную и мелкую внутреннюю. Наружная клетка может развиваться в шип или дать небольшой выступ, или разделиться на несколько клеток. «Листья» у многих видов хары тоже имеют кору, однако нити ее не дифференцированы на узлы и междоузлия.

Таллом прикрепляется к грунту с помощью многоклеточных разветвленных бесцветных ризоидов, которые образуются из периферических клеток нижнего узла главной оси. На ризоидах и нижних частях стеблей, погруженных в грунт, образуются клубеньки.

Размножение

Вегетативное и половое. Бесполого спорового не отмечено.

Вегетативное происходит: – в результате «укоренения» и последующего разрастания основных побегов; – с помощью одноклеточных или многоклеточных клубеньков, формирующихся из нижних стеблевых узлов или на ризоидах.

Половой процесс исключительно оогамный.

Органы размножения антеридии и оогонии формируются на вторичных боковых побегах ограниченного роста, вырастающих из верхних узлов «листьев». Половые органы обычно развиваются рядом на одном побеге у однодомных видов, существуют и двудомные виды.

Оогоний представляет собой овальное тело до 1 мм в длину, направленное вверх и образованное пятью (у рода хара) или 10 (у рода нителла) цилиндрическими вытянутыми клетками (покровными нитями), расположенными по спирали. Внутри оогония имеется крупная яйцеклетка. Покровные клетки на ранних стадиях формирования отчленяют на верхушках по одной (у хары) или по две (у нителлы) клетки, образуя коронку из 5 клеток (у хары) или 20 (у нителлы). Клетки коронки при созревании яйцеклетки слегка разъединяются и образуют щель для проникновения сперматозоида.

Антеридий значительно меньший по размерам в сравнении с оогонием, имеет вид сферы, диаметром до 0,5 мм. Вначале антеридий зеленый, затем по мере созревания он становится оранжевым или красным. Оболочка антеридия состоит из 8 плоских, слегка изогнутых клеток – щитков, выпуклой стороной обращенные кнаружи. Щитки плотно

соединены зазубренными краями. От центра внутренней стороны щитка в радиальном направлении отходит удлиненная клетка – рукоятка, несущая на концах шаровидные клетки – головки. Каждая клетка-головка отчленяет шесть вторичных головок, на которых развиваются длинные сперматогенные нити, обычно дважды раздвоенные у основания. Нити плотным клубком заполняют полость антеридия. Каждая нить состоит из дисковидных клеток (100–200–300), в которых формируется по одному спирально изогнутому двужгутиковому сперматозоиду. Сперматозоиды высвобождаются при расхождении щитков антеридиальной стенки и ослизнении стенок клеток сперматогенных нитей.

Оплодотворение яйцеклетки сперматозоидом происходит внутри оогония. Зигота выделяет целлюлозную оболочку, а внутренние стенки защитных клеток опробковывают, в них также может откладываться кремнезем, а в полости этих же клеток – обычно еще и известь. Так формируется ооспора с очень прочной **обверткой**. (**Внимание!** Здесь лучше не употреблять термин – оболочкой, т.к. обертка состоит из 5–10 клеток). Образовавшаяся таким образом ооспора проходит период покоя.

Весной ооспора прорастает с редукционным делением, образуя ризоид и вертикальную нить, т. е. проросток, или протонему. На протонеме затем развивается типичный для харовых побег.

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

Таким образом, харовые водоросли имеют самый простейший гаплофазный цикл развития, что сближает их с вольвоксовыми и протококковыми из зеленых водорослей.

Происхождение

Остатки ископаемых харофитов, их окаменевшие оогонии и ооспоры, известны из силурийских отложений мезозойской эры. Обильное развитие харовые водоросли получили в девонском периоде. Однако изучение ископаемых харофитов не дает четкого представления об их происхождении. Строение вегетативных и генеративных структур харовых водорослей не имеет аналогов в других группах фотосинтезирующих организмов. Только сходство в наборе основных пигментов и мутовчатое строение побегов дает основание предполагать, что харофиты произошли от мутовчатых зеленых водорослей, сходных с современными хетофоровыми.

Эволюция.

В современном понимании отдел Харовые водоросли объединяет кроме класса харофитовые в узком смысле еще и конъюгаты, колеохетовые водоросли из улотриксковых с талломом, в котором редуцируется восходящая часть и др. группы водорослей.

Харофиты рассматриваются как линия пресноводных зеленых водорослей, приведшая к высшим растениям. Т.е., линия, давшая предков для высших растений, которые появились около 470 млн лет назад.

Этот вывод был сделан на основании ультраструктурных, биохимических и молекулярных доказательств.

На родство с высшими растениями указывают признаки:

– ультраструктурные:

- розеточный комплекс для синтеза целлюлозы клеточной стенки;
- многоклеточный таллом;
- фрагмопласт в цитокинезе;
- наличие плазмодесм, осуществляющих взаимодействие между клетками (эти плазмодесмы гомологичны с первичными плазмодесмами высших растений);

- наличие меристематических апикальных клеток у харовых и колеохетовых;
- сложно ветвящиеся талломы (веретено деление способно менять угол своего положения);
- способность образовывать ткани в отдельных участках таллома за счет деления клеток в нескольких направлениях (но в отличие от высших растений их образование не связано с апикальной меристемой);
- специализация клеток внутри многоклеточного таллома (наличие клеток узлов и междоузлий, бесцветных ризоидальных клеток у *Chara*, клеток со щетинками у *Coleochaete*) и др.
 - биохимические:
 - использование в фотодыхании гликолатоксидазы,
 - наличие специфического фермента, утилизирующего мочевины (**уреазы**), и др.
 - молекулярные:
 - нуклеотидные последовательности различных рибосомальных, хлоропластных и ядерных генов сходны с таковыми у высших растений (см. рис. 336 стр. 212 2 том учебника Ботаника Белякова и др.).

Г.Ф. Рыковский выдвигает гипотезу о происхождении мхов от харовых водорослей.

Экология и местообитание.

Харовые водоросли произрастают главным образом в чистой спокойной воде прудов и озер на илистом, реже песчаном грунте на глубине 0,5–5 (до 40) м. Встречаются харофиты также в ямах, старицах, канавах, реках и ручьях. Есть виды, живущие в солоноватых водах. Харовые водоросли обычно образуют сплошные заросли. Для роста и развития большинства харовых необходимо высокое содержание в воде карбоната кальция. Харовые водоросли предпочитают водоемы с умеренной температурой воды, однако они встречаются в холодных водах и водах горячих источников. Произрастают харофиты в водоемах расположенных высоко в горах (например, в Гималаях на высоте 4766 м над уровнем моря).

Роль в природе.

Харовые водоросли оказывают существенное влияние на гидрологический режим и биологические особенности водоема. В водоемах с зарослями харовых, выделяющих антибиотические вещества, почти не развиваются личинки комаров. Обилие эпифитов на талломах харофитов является кормом для беспозвоночных животных, последние – пищей для рыб. Густые заросли харовых водорослей – хорошая защита, укрытие для рыб и других животных. Харовые водоросли служат ценным кормом для водоплавающих птиц, которые на путях их осенних перелетов используют преимущественно ооспоры богатые крахмалом и жиром. В ряде мест харофиты используются в качестве удобрений для тяжелых кислых почв.

Использование человеком.

Харовые водоросли представляют собой чрезвычайно удобные объекты для физиологических и биофизических исследований. Огромные размеры клеток междоузлий позволяют весьма успешно изучать проницаемость цитоплазматических мембран, движение цитоплазмы, биоэлектрические потенциалы клетки и другие вопросы. Ископаемые ооспоры используются для палеогеографических реконструкций, как и диатомовые водоросли.

Классификация.

Отдел харофита (*Charophyta*) представлен одним классом харофицевые (*Charophyceae*), одним порядком харовые (*Charales*), тремя семействами, из которых рассмотрим семейство харовые (*Characeae*) и нителловые (*Nitellaceae*).

Семейство харовые (*Characeae*). Таллом у большинства представителей покрыт корой и обычно инкрустирован известью. «Листья» членисто-линейные с одноклеточными «листочками». Прилистники имеются. Оогонии с коронкой из пяти клеток. Оогонии (у однополых форм) расположены апикально, антеридии – снизу.

Представители: хара обыкновенная (*Chara vulgaris*), хара ломкая (*Ch. fragilis*), хара щетинистая (*Ch. hispida*).

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

Семейство нителловые (*Nitellaceae*). Таллом не покрыт корой и обычно не инкрустирован известью. «Листья» большей частью членисто-вильчатые, без «листочков». Прилистники отсутствуют. Оогонии с коронкой из 10 клеток, расположенных в два яруса. Антеридии (у однополых форм) имеют апикальное расположение, оогонии развиваются ниже их. Представители: нителла тусклая (*Nitella opaca*), нителла стройная (*N. gracilis*), нителла гибкая (*N. flexilis*).

Иначе: Таллом без прилистников и без коры. Листья членисто-вильчатого строения, иногда неправильного и тогда с более или менее обособленной основной осью члеников и многоклеточными листочками в ее узлах, реже простые, без листочков. Оогонии с коронкой из 10 клеток, расположенных в 2 яруса.

Род нителла имеют листья правильно однократно или многократно вильчатые, реже простые. Антеридии образуются на вершине члеников в развилках листа, оогонии сбоку, у однодомных видов под антеридиями. Ооспоры в поперечном сечении эллиптические.

Род Толипелла

Отличаются листьями неправильно вильчатыми до осевых, с многоклеточными листочками в узлах оси, реже простыми. Антеридии и оогонии образуются сбоку при развилках листа. Ооспоры в поперечном сечении округлые.

Отделы эвгленовые (Euglenophyta), динофитовые (Dinophyta), криптофитовые (Cryptophyta), золотистые (Chrysophyta) водоросли

Тема 3. Краткая характеристика отделов эвгленовые, динофитовые, криптофитовые, золотистые водоросли. Классификация.

Цель: Охарактеризовать своеобразие названных отделов.

Вопросы для рассмотрения.

1. Отдел эвгленовые водоросли. Характерные признаки. Классификация.
2. Отдел динофитовые водоросли. Краткая характеристика. Представители.
3. Отдел криптофитовые водоросли. Краткая характеристика. Представители.
4. Отдел золотистые. Краткая характеристика. Классификация. Представители.

Учебно-методические материалы.

Таблицы, фотографии, презентация.

Отдел Эвгленовые водоросли (Euglenophyta)

Это высокоорганизованная своеобразная группа эукариотических водорослей, стоящая на границе растительного и животного мира. Еще в XIX веке их называли порубежниками. Изучаются в курсе зоологии и курсе альгологии.

В многоцарственных системах относятся к царству эвгленобионты Euglenobiontes.

Признаки царства: К царству эвгленобионты относят организмы как автотрофные, так и гетеротрофные, у которых кристы митохондрий чаще всего дисковидные. Обычно это одноклеточные монады, нередко амебоидные организмы, встречаются и колониальные представители. Жгутики гладкие или покрыты простыми, нетрубчатыми волосками, часто имеется параксиальный тяж. Клеточные покровы представлены или плазмалеммой, или пелликулой, под которыми расположены экструсомы (реже они отсутствуют). В клетках обычно имеются пероксисомы. Ядро одно, митоз закрытый, веретено деления внутриядерное, ядрышко не исчезает. Размножение продольным делением пополам.

Отдел назван по типовому роду — *Euglena* (от греч. *ей* — хороший, *glene* — глаз).

Характерные признаки:

1. Отдел представлен микроскопическими одноклеточными, преимущественно монадными, реже пальмеллоидными (капсальными) формами обычно зеленого цвета. Встречаются бесцветные клетки. Форма клеток весьма разнообразна, однако наиболее распространенной является веретеновидная, или эвгленообразная.

2. В настоящее время известно свыше 900 видов.

Представители этого отдела характеризуются следующими признаками.

1. Одноклеточные организмы с монадным типом структуры, имеющие один или несколько жгутиков, за исключением небольшой группы безжгутиковых эвгленовых, а также форм, ведущих преимущественно неподвижный образ жизни и образующих колонии.

2. Клетки лишены целлюлозных оболочек. Под плазмалеммой расположен плотный, эластичный, белковой природы слой протопласта, называемый пелликулой, от плотности которой зависит постоянство формы клеток. Виды с тонкой и гибкой пелликулой не имеют постоянной формы, им свойственна *метаболия*, т. е. изменчивость формы тела. Под пелликулой у многих эвгленовых в наружных слоях протоплазмы имеются слизеносные тельца. У представителей родов *Tracheomonas* Ehr., *Strombomonas* Defl. кроме пелликулы, вокруг клетки образуется твердый минеральный домик, состоящий из солей железа и марганца.

Под цитоплазматической мембраной расположена **пелликула**. Она представляет собой плотный эластичный белковый слой протопласта и состоит из многочисленных узких, тесно расположенных полос, или штрихов, опоясывающих клетку по спирали. Пелликулярные полосы находят своими краями одна на другую, соединяясь наподобие суставов. Между полосами имеются бороздки, а вдоль каждой полосы часто обнаруживается гребень. В местах, где соседние полосы перекрывают друг друга, расположены группы радиально и продольно ориентированных микротрубочек. У многих эвгленовых под пелликулой имеются слизеносные тельца.

Если пелликулярные полосы тонки, гибки и подвижны одна относительно другой, клетка способна к метаболии, т.е. может легко менять форму тела, сильно вытягиваясь в длину, затем сокращаясь до полного округления. У представителей с более плотными пелликулярными полосами, которые к тому же взаимно «цементируются», метаболия отсутствует. Ряд форм

эвгленовых имеет домики, состоящие из солей железа и марганца. В таких домиках клетки расположены свободно.

На переднем конце клетки находится мешковидное углубление – **глотка**, расширяющаяся книзу (резервуар), а кверху переходящая в более или менее прямую трубку, которая открывается наружу глоточным каналом, или воронкой. Пульсирующие вакуоли выбрасывают свое содержимое в резервуар и далее через глотку наружу.

От основания резервуара отходят обычно два (реже несколько) жгутика. Второй жгутик нередко недоразвит и не выходит за пределы резервуара либо совсем редуцирован. На поверхности жгутика в один ряд по спирали расположены тонкие и длинные волоски.

Стигма экстрапластидная, находится на переднем конце клетки в непосредственной близости от базального вздутия жгутика, где расположено парафлагеллярное тело, или фоторецептор. Стигма состоит из нескольких десятков глобул, расположенных рядами по 3–5 в каждом. Каждая глобула отделена друг от друга тонкой мембраной.

Ядро в клетке одно, крупное, округлое или удлинённое, имеет хромосомы, сохраняющиеся в интерфазе в конденсированном состоянии. Митоз ядра – эвгленомитоз – примитивный, происходит внутри интактной ядерной оболочки и напоминает деление ядра динофитовых водорослей. Однако в отличие от динофитовых, хромосомы у эвгленовых имеют гистоны.

Хлоропласты разнообразны по форме (дисковидные, лентовидные, пластинчатые, лопастно-рассеченные, звездчатые). Оболочка состоит из трех мембран. Ламеллы обычно двух-, трехтилакоидные. Мембраны тилакоидов содержат хлорофиллы *a* и *b*, α - и β - каротины, ксантофиллы (антраксантин, виолаксантин, лютеин и др.). Генофор рассеянный.

У большинства эвгленовых в хлоропластах имеются пиреноиды. Обычно пиреноид находится на поверхности пластиды в виде почки. Основной запасной продукт – **парамилон**, который откладывается в клетке в виде различных по форме и размерам зерен, колпачков, скорлупок вокруг пиреноида и свободно в цитоплазме. У ряда бесцветных форм запасными продуктами являются липиды.

Питание у эвгленовых фототрофное, а также миксотрофное и гетеротрофное. Митохондрии обычного строения, сравнительно крупные. Комплекс Гольджи обычно расположен в верхнем конце клетки, рядом с глоткой.

Размножение эвгленовых происходит путем деления клетки в подвижном или пальмеллевидном состоянии. Подвижные особи делятся всегда в продольном направлении. Деление начинается от переднего конца клетки. Делению клетки предшествует деление ядра, удвоение стигмы и жгутикового аппарата. Постепенно клетка раскалывается надвое. Отделение дочерних клеток сопровождается их вращением вокруг оси тела.

Часто перед делением клетка сбрасывает жгутики и выделяет вокруг себя слизь. После окончания деления новые клетки вырабатывают жгутики и выходят из слизи в воду. При неблагоприятных условиях эвгленовые образуют цисты. Есть сведения о наличии у эвгленовых полового процесса.

Происхождение и эволюция. Предками эвгленовых водорослей, вероятно, были сильно метаболические эвгленоподобные гетеротрофы, которые эволюционировали в двух направлениях. Одно из них в результате симбиогенного приобретения хроматофоров дало современных фототрофных представителей (пор. *Euglenales*), другое развивалось по пути специализации первичных гетеротрофов и привело к появлению первичных голозойных организмов (пор. *Peranematales*). Наличие у эвгленовых ряда специфических признаков не дает оснований находить у них тесные родственные связи с другими отделами водорослей.

Роль эвгленовых водорослей в природе определяется довольно широким их распространением. Они живут в самых разнообразных местообитаниях: в небольших водоемах с различной степенью загрязнения и в крупных – водохранилищах, озерах и реках. Большинство видов существует в придонных или в поверхностных слоях воды и даже в нейстонной пленке, иногда окрашивая воду в зеленый, желто-зеленый, бурый и кирпично-красный цвет. Некоторые бесцветные формы развиваются в почве. Паразитические эвгленовые живут в кишечниках олигохет, нематод, амфибий, на жабрах рыб. Эвгленовые водоросли предпочитают водоемы замедленного стока с умеренной минерализацией и повышенным содержанием органических веществ и биогенных элементов. Некоторые эвгленовые способны к миксотрофному питанию, поэтому их используют в доочистке сточных вод. Эвгленовые водоросли являются удобным модельным объектом при проведении различных биологических исследований.

Отдел эвгленовых представлен одним классом – *Euglenophyceae*, объединяющим до шести порядков.

Класс Эвгленофициевые (*Euglenophyceae*)

Порядок эвгленовые (*Euglenales*) самый крупный порядок, насчитывающим более 900 видов. Это организмы преимущественно с хроматофорами, реже без хроматофоров, питающиеся фототрофно, миксотрофно, сапротрофно, редко голозойно (род *Euglenopsis*).

Род эвглена (*Euglena*) (рис. 8). Виды широко распространены в пресных водах, реже на влажной почве. Клетки обычно веретеновидной формы, большей частью спирально скрученные, часто метаболитные. Длинный жгутик выходит из глотки, короткий находится в глотке. Широко распространен вид эвглена зеленая (*Euglena viridis*). Часто вызывает зеленое «цветение» воды в мелких, сильно загрязненных водоемах. Клетки веретеновидные, сильно метаболитные. Хроматофоры лентовидные, расходящиеся от центра клетки по радиусу. *Euglena sanguinea* содержит в клетке многочисленные кроваво-красные от гематохрома гранулы. При сильном освещении и температуре выше 30 °C эти гранулы рассредоточены по всему протопласту. Они маскируют периферические зеленые хроматофоры, вызывая на поверхности воды красный налет. С наступлением вечера красные гранулы сосредотачиваются в центре клетки, которая становится зеленой.

Род трахеломонас (*Trachelomonas*) (рис. 9). Виды рода характеризуются наличием твердых домиков разной формы, обычно бурой окраски, всегда спереди с отверстием, через которое выходит наружу длинный жгутик. Вокруг отверстия часто имеется горлышко. Клетка расположена в домике более или менее свободно, может метаболизировать. Трахеломонасы часто развиваются в водоемах с темно-бурой гумифицированной водой, богатой соединениями железа и марганца. При размножении клетка делится в домике. Одна или две дочерние особи выходят через отверстие домика в воду и вырабатывают новый домик.

Род факус (*Phacus*). У представителей этого рода клетки сильно сжаты в виде пластинки, которая на заднем конце имеет прямой или загнутый, короткий или длинный отросток. На спинной стороне имеется килевидный вырост. Клетки часто скручены относительно продольной оси. Клетка имеет один хорошо развитый жгутик. В протопласте одно ядро, обычно дисковидные хроматофоры без пиреноидов, диски парамиллона. Размножаются делением.

Встречаются в небольшом числе преимущественно в относительно чистых водах.

ЦАРСТВО ХРОМИСТА – CHROMISTA.

Другое название царства, в которое входят названные организмы – царство страменопилы – **Stramenopila.**

Все представители царства по генетическим критериям родственны друг другу и имеют общие признаки, которые являются признаками царства.

Отличительные признаки царства:

1. митохондрии с трубчатыми кристами;
2. перистые жгутики с гликопротеиновыми трехчастными (трехчленными) мастигонемами (волосками);

– чаще два субапикальные или боковые гетероморфные и гетероконтные жгутики (т.е., жгутики имеют разное строение – один (передний) с мастигонемами, а другой гладкий), из которых передний чаще более длинный (гетероконтные); если жгутик один, то он перистый.

3. клеточная стенка целлюлозная (иногда с отложениями кремния);

4. запасной продукт – β -1-3-глюкан (миколаминарин или хризоламинарин).

В царство *Chromista* входят представители разных эколого-трофических групп:

1 – большая группа **автотрофных водорослей** (диатомовые, золотистые, бурые, желтозеленые и др.),

2 – **некоторые протисты** и

3 – **три отдела гетеротрофных грибов**, которые считаются грибоподобными организмами, или *псевдогрибами* (*Oomycota*, *Hyphochytridiomycota*, *Labyrinthulomycota*).

Название хромиста происходит от слова *chromos* – цветной, окрашенный, что указывает на вхождение в данное царство хромофитных водорослей (другие названия этой группы водорослей: хромобионтные, охрофита, охриста). В настоящее время многие ученые придают этой группе хромофитных водорослей ранг **отдела *Ochrophyta***, а отделы диатомовые, золотистые, бурые, желтозеленые и др. рассматривают в ранге классов. Другие ученые объединяют отделы в **группу отделов с бурыми пигментами**. Мы придерживаемся второй точки зрения.

Общие признаки **автотрофных водорослей**, входящих в царство (группа отделов с бурыми пигментами, или хромобионтные гетероконтные водоросли, или отдел ***Ochrophyta*** – диатомовые, золотистые, бурые, желтозеленые и др.):

– окраска таллома, состав пигментов и запасных веществ, ультраструктура пластид:

- 1) **Пигменты – Хлорофиллы: *a* и *c***
Каротиноиды: каротины - **β -каротин** и ксантофиллы - **фукоксантин** (бурый пигмент) (кроме желто-зеленых)
- 2) **окраска клеток** светло-желтой до темно-бурой за счет преобладания **фукоксантина**;
- 3) **Продукты ассимиляции** – хризоламинарин, масло, волютин
- 4) **Хлоропласты** окружены каналом эндоплазматической сети, который в некоторых местах может соединяться с наружной ядерной мембраной и, значит, оболочка хлоропласта состоит из 4-х мембран (две мембраны хлоропласта и две – ЭПС).
- – **Тилакоиды** собраны в стопки по три тилакоида (трехтилакоидные ламеллы) и вокруг них идет один периферический опоясывающий тилакоид, который именуется ламелла, вследствие своей большей длины.
- – **Пиреноид** находится внутри хлоропласта и располагается непосредственно под оболочкой, иногда несколько выступая наружу, чаще голый, т.е., не пронизан тилакоидами. Количество пиреноидов 1-10.

Отдел Динофитовые водоросли (*Dinophyta*)

Относится к царству *Chromista* (по одним системам)

или (по другим системам) к царству Альвеолобионты (*Alveolates*). Название происходит от греч. *Alveola* – пузырек, отражая особенности в строении клеточных покровов у этой группы. Кроме этого отдела, к царству относят инфузории (*Ciliata*), апикомплексы (*Apicomplexa*) и еще несколько небольших групп. Общие признаки царства: – наличие кортикальных везикул (альвеолы, или амфиесмальные везикулы); – микропор (структуры, которые, как полагают, вовлечены в пиноцитоз); – наличие выделительных органелл.

Для инфузорий, которые в большинстве являются активными хищниками, характерно наличие диморфных ядер (малое и большое ядро, микро- и макронуклеус), и своеобразного цитоскелета. Состоящего из ряда ресничек и связанных с ними корешковых систем.

Динофитовые водоросли – преимущественно 1 клеточные микроскопические монадные водоросли, обитающие в фитопланктоне морей, реже (10 % видов) – в пресных водах. Талломы кроме монадной имеют амeboидную (ризоподиальную), пальмеллоидную, коккоидную и нитчатую структуру.

Насчитывают около 2000 (300) современных видов.

По типу питания среди динофитовых водорослей встречаются фотоавтотрофные, первично и вторично облигатногетеротрофные и миксотрофные организмы. Гетеротрофы

поглощают пищу осмотрфно и голозойно с помощью специальных органелл – щупалец, стебельков.

Клетки обычно яйцевидно-шаровидные, более или менее сжатые дорсовентрально и пересекаются двумя бороздками. Поперечная бороздка хорошо заметна и опоясывает клетки по кольцу, разделяя ее на две равные или неравные части. Продольная бороздка проходит по брюшной стороне клетки, обычно, перпендикулярно поперечной бороздке. На брюшной стороне клетки выходят два жгутика.

В бороздках расположены жгутики. В поперечной бороздке жгутик имеет лентовидную форму с многочисленными трехчленными волосками (мастигонемами), в продольной бороздке жгутик нитевидный. Жгутики динофитовых, в отличие от жгутиков других водорослей, обладают более сложным строением: у них или появляется еще один круг периферических микротрубочек, или увеличивается количество центральных микротрубочек, или вдоль аксонемы имеется стержнеподобный тяж с поперечной исчерченностью. **Клетки двигаются вращательно-поступательно. Название происходит от греч. *dineo* – вращаться.**

Оболочка отсутствует. Клеточный покров подмембранный и у примитивных форм представлен тонким перипластом, у большинства – **текой (амфиесма по современным представлениям)**. Это сложная система мембран, которая состоит из наружной цитоплазматической мембраны, под ней слой уплощенных пузырьков мембранных (текальных везикул). Под текальными везикулами может располагаться слой микротрубочек. В пузырьках более совершенных тек располагается по одной целлюлозной пластинке. Такие пузырьки с пластинками могут срастаться краями и образуют прочный панцирь из двух частей (эпивальвы и гиповальвы). В местах срастания пластинок теки появляются швы. Они представляют собой зону роста. На поверхности пластинок формируются выросты, шипы, бугорки, рога. Тека пронизана порами, которые, как предполагают, вовлечены в пиноцитоз.

Для некоторых динофит характерны различные стрекательные структуры – **трихоцисты**. Трихоцисты состоят из тела и шейки. Прикрепляются они к внутренней мембране панциря под корой. При возбуждении трихоцисты способны раскручиваться, выбрасывая через кору длинную поперечно-исчерченную нить.

Хлоропласты различной формы, цвета, строения и происхождения. Чаще они дисковидные, многочисленные, окрашены в бурый цвет, за счет преобладания каротиноидов. Пигменты: хлорофиллы и с,а также каротиноиды (β - и γ -каротин; ксантофиллы – главный перидинин, есть фукоксантин, диадиноксантин, диатоксантин, диноксантин и др.).

Оболочка хлоропласта в основном трехмембранная. Тилакоиды собраны в стопки по два и по три. Опоясывающая ламелла отсутствует. Есть пиреноиды.

Считают, что хлоропласты динофитовых произошли в результате вторичного и третичного эндосимбиоза от красных и зеленых водорослей, или от охрофитовых, криптофитовых.

В монадных клетках может присутствовать глазок, расположенный в хлоропласте или в цитоплазме, обычно вблизи места отхождения жгутиков. Глазки разнообразного строения.

Продуктами запаса у пресноводных форм динофитовых водорослей является преимущественно крахмал, откладывающийся в цитоплазме; у морских водорослей – липиды, стеролы, реже хризоламинарин. У гетеротрофов – гликоген.

Митохондрии с трубчатыми кристами.

В клетках динофитовых водорослей содержится обычно очень крупное ядро – **динокарион**, или **мезокарион**. Хромосомы в нем имеют оень мало белков-гистонов и всегда находятся в спирализованном состоянии (конденсированное состояние хромосом в течение всего митотического цикла). Митоз закрытый.

Специфические органеллы – пузулы – мешковидные выпячивания цитоплазматической мембраны в полость клетки, напоминающие вакуоли, вблизи отхождения жгутиков. Содержимое пузул изливается наружу через жгутиковые каналы. Пузулы, вероятно, служат для регуляции осмотического давления в клетке.

Размножение чаще всего происходит продольным делением клетки пополам (если дочерние клетки не расходятся, образуются колонии в виде цепочек); встречается бесполое размножение зооспорами или апланоспорами.

У некоторых видов описан половой процесс в виде хологамии, изогамии, гетерогамии.

Жизненный цикл гаплофазный, с зиготической редукцией, и только у *Noctiluca*—диплобионтный, с гаметической редукцией.

При неблагоприятных условиях ряд видов образует толстостенные цисты, теряющие жизнеспособности иногда в течение многих лет.

Происхождение.

Динофитовые водоросли, вероятно, происходят от голых монадных форм типа современных *Gymnodiniales*, имеющих примитивное ядро мезокариотического типа, два жгутика и определенный набор пигментов. Позже появились монадные формы с панцирем. Панцири динофитовых находили в отложениях юрского и мелового периодов мезозойской эры. Монадные, ризоподiales, пальмеллоидные, коккоидные и трихальные формы, входящие в разные порядки динофитовых, объединяет то, что зооспоры у всех сходны по строению с видами рода *Gymnodinium*.

Распространение. Динофитовые водоросли являются основной группой фитопланктона морей. Около 90 % видов динофит обитает в морях. Они занимают второе место после диатомовых водорослей как продуценты первичной продукции в прибрежных морских водах. Динофиты являются важным звеном в цепи питания гидробионтов. Они встречаются в морях (и в континентальных водоемах) северных, умеренных и южных широт. В умеренных областях динофитовые водоросли достигают максимума развития поздней весной и летом. В теплых водах динофиты обильны в течение всего года. В высоких широтах криофильные формы обитают в снегу и могут окрашивать его в красный цвет.

Среди динофитовых водорослей есть формы, паразитирующие на поверхности или внутри тела простейших животных (кольчатые черви, ракообразные и др.) и диатомей.

Роль в природе и использование.

Как и др. водоросли, играют большую роль в круговороте кислорода, углерода, фосфора, азота, в питании личинок и мальков рыб.

Чувствительны к pH и степени минерализации среды. Используются как биоиндикаторы при типологии водоемов: одни виды обитают только в кислых, другие – в щелочных водах.

При массовом развитии динофиты образуют «красные приливы». Около 60 видов образуют водо- и жирорастворимые токсины: цитолитические, гепатотоксичные, нейротоксичные. В случаях массового развития этих видов, они могут быть токсичными для морских животных. Токсины могут накапливаться в животных до уровня, летального для людей.

Классификация основана на строении таллома, покровов, типе питания и образе жизни. Выделяют 1 или 4 класса. Рассмотрим один, характеристика совпадает с отделом.

Класс Динофициевые (*Dynophyceae*)

Представители:

Род гимнодиниум (*Gymnodinium*). Клетки в очертании округлые, на переднем конце нередко немного заостренные. Клетка одета довольно плотной мембраной с бороздками. Жгутик, находящийся в поперечной бороздке, спирально извиваясь, вращает клетку вокруг продольной оси. Жгутик в продольной бороздке, качаясь из стороны в

сторону, обеспечивает движение клетки вперед. В клетке имеются многочисленные мелкие, обычно коричневые хлоропласты, крупное ядро и капли масла, иногда стигма.

Род перидиниум (*Peridinium*). Клетки этого обширнейшего рода большей частью округлых очертаний с выпуклой спинной и вогнутой брюшной стороной. **Панцирь** состоит из передней створки – эпивальвы, задней створки – гиповальвы и пояса, выстилающего поперечную бороздку. Эпивальва и гиповальва сложены из пластинок – щитков. Их форма, число и расположение – важные систематические признаки. На поверхности щитков расположены поры, бугорки, шипики и т. п. Между щитками имеются узкие или широкие, часто с поперечной исчерченностью швы. В результате расширения швов происходит рост панциря.

Поперечная бороздка, выстланная щитками, опоясывает спинную сторону клетки, а концы ее смыкаются или не смыкаются на брюшной стороне. Продольная бороздка находится на брюшной стороне нижней половины клетки, лишь немного – на верхней половине. Поперечная и продольная бороздки пересекаются на брюшной стороне на крупном брюшном щитке. Из отверстий этого щитка выходят два жгутика. Лентовидный жгутик находится в поперечной бороздке, нитевидный – в продольной.

В протопласте содержатся многочисленные хроматофоры обычно бурого цвета, крупное ядро, иногда стигма, запасные вещества (крахмал и масло). У морских форм есть пузулы.

При размножении делением панцирь материнской клетки обычно сбрасывается и у дочерних клеток вырабатывается заново.

Род церациум (*Ceratium*). Характеризуется вытянутыми в продольном направлении клетками, более или менее сжатыми дорсовентрально. Апикальная половина клетки продолжена в виде длинного полого рога, антапикальная имеет два или три роговидных отростка. Поперечная бороздка опоясывает клетку в самом широком месте. Продольная бороздка идет по брюшной стороне, от поперечной косо вниз. В бороздках, как и у перидиниума, имеются два жгутика. Щитки панциря соединены между собой плотно, образуя узкие швы.

При размножении протопласт клетки вместе с панцирем делится в косом направлении в подвижном состоянии. Причем одна из дочерних особей получает большую часть верхней половины материнской клетки и меньшую нижней, другая – большую часть нижней и меньшую верхней. Недостающие половины дочерних клеток дорастают и вырабатывают панцирь. Обычно в конце вегетационного периода формируются зимующие цисты.

Вывод.

Динофитовые водоросли – это отдел, который объединяет преимущественно одноклеточные организмы с монадным типом структуры, имеющие поперечный и продольный жгутики, расположенные в поперечной и продольной бороздках и питающиеся различными способами (фаготрофия, паразитизм, фототрофия и миксотрофия). Клетки обычно окрашены в темно-бурый, красный, иногда в желтый, или желто-зеленый цвет, имеются бесцветные формы. В клетке содержатся ядро особого типа – мезокарион или динокарион, клеточный покров в виде теки (амфиесмы) из уплощенных пузырьков (альвеол) с микропорами, стрекательные структуры – **трихоцисты**.

Отдел КRYPTOФитовые водоросли (*Cryptophyta*)

Относится к царству *Chromista* (по одним системам) или (по другим системам) к самостоятельному царству КRYPTOБИОНТЫ (*Cryptobiontes*).

КRYPTOФитовые водоросли в подавляющем большинстве представляют собой одноклеточные монадные, изредка пальмеллоидные и коккоидные формы. Отдел объединяет около 200 видов (100 пресноводных и 100 морских).

В составе пигментов обнаружены хлорофиллы *a* и *c*, каротины, ксантофиллы и у некоторых фикобилины – фикоцианин и фикоэритрин (но не в виде фикобилисом, а на

внутренней стороне мембран тилакоидов). Окраска разнообразна – розово-красных до бурых тонов.

Продукт ассимиляции – крахмал (в перипластидном пространстве, что уникально для водорослей), реже масло и хризоламинин (в цитоплазме).

Клетка имеет дорсовентральное строение, спинная сторона выпуклая, брюшная – плоская. От переднего обычно косо срезанного конца монадных клеток отходит продольная бороздка, косая или спирально завитая, не достигающая заднего конца клетки. У некоторых есть глотка (воронка), жгутики лентовидные (один с двумя рядами двухчленистых мастигонем (трубчатая часть и тонкий волосок), другой с одним рядом мастигонем), отходят от переднего конца клетки или сбоку.

Покрывается **перипластом**, который состоит из плазмалеммы с дополнительным белковым материалом в виде пластинок, чешуек, слизи над мембраной или под ней (имеет форму чехла, или состоит из пластинок).

В цитоплазме находятся удлинённые митохондрии и комплекс Гольджи. Митохондриальные кристы пластинчатые.

На переднем конце клетки имеется одна или несколько сократительных вакуолей, которые извлекают свое содержимое в воронку или бороздку.

Стигма является частью хлоропласта, расположена в передней части под оболочкой, состоит из большого числа пигментных глобул в виде параллельных рядов.

Хлоропластов один-два, реже больше. Они пластинчатые, постенные, окрашены в разные цвета – от сине-зеленого до желто-бурого коричневого и темно-красного. Родовитного происхождения. Хлоропласты покрыты двухмембранной оболочкой и окружены мембранами эндоплазматического ретикулума. В строме ламеллы состоят обычно из двух (реже трех) вздутых тилакоидов. Опоясывающий тилакоид отсутствует.

Только у этих водорослей обнаружена уникальная органелла – **нуклеоморф**. Находится она в перипластидном пространстве (между хлоропластной эндоплазматической сетью и 2 внутренними мембранами). Это рудиментарное ядро эукариотического фототрофного симбионта. Нуклеоморф может быть ассоциирован с пиреноидом, ядром, иногда располагается в выросте хлоропласта, иногда – внутри пиреноида. Нуклеоморф обычно имеет округлую или грушевидную форму, окружен двойной мембраной, в которой есть поры.

Питание фототрофное, вторично гетеротрофное (сапротрофное, редко голозойное).

Ядро в клетке одно. Оно эукариотического типа, расположено обычно в задней части клетки, имеет ядрышко. Митоз открытый.

В клетках криптофитовых водорослей есть стрекательные структуры – **трихоцисты** или **эджектосомы**. Крупные эджектосомы выстилают глотку (воронку), мелкие расположены в перипласте на всей поверхности. Эджектосома состоит из плотно свернутой ленты, находящейся в камере. При раздражении камера открывается и эджектосома мгновенно раскручивается.

Размножение у криптофитовых происходит путем продольного деления клеток надвое в подвижном состоянии за счет впячивания плазмалеммы (известны цисты и пальмеллевидные состояния). Половой процесс не отмечен.

Происхождение. В эволюционном плане криптофитовые водоросли следует рассматривать как слепую ветвь, не имеющую родственных связей с другими отделами водорослей.

Распространение и значение. Криптофитовые водоросли – типичные планктеры. Большинство криптофитовых обитает в поверхностных, хорошо прогреваемых слоях воды, преимущественно в прибрежной зоне. Они преобладают в прудах, лужах, в очистных сооружениях различных предприятий; нередко встречаются в болотах, старицах, каналах, озерах, водохранилищах; вегетируют осенью и даже зимой. Известны и глубоководные формы, живущие на глубине 10–14 м. Есть представители нейстона. В сточных водах, загрязненных различными веществами, криптофитовые достигают

массового развития и могут вызывать «цветение» воды. Отдельные представители криптофитовых водорослей могут быть показателями сапробности воды.

Ряд видов обитают как симбионты в инфузориях. Стали эндосимбионтами и превратились в хлоропласты динофитовых водорослей.

Класс Криптофициевые (*Cryptophyceae*)

Отдел криптофитовых водорослей включает один класс криптофитовые (*Cryptophyceae*) с порядками криптомонадальные (*Cryptomonadales*) и криптококкальные (*Cryptococcales*).

Порядок криптомонадальные (*Cryptomonadales*). Основной порядок объединяющий монадные формы. Наиболее известными представителями порядка являются роды криптомонас (*Cryptomonas*), родомонас (*Rhodomonas*), хроомонас (*Chroomonas*) и хиломонас (*Chilomonas*). В клетках видов рода криптомонас, наиболее типичного и распространенного рода родомонас – обычно красные, у представителей рода хроомонас – синие, голубые или синезеленые. В клетках хиломонаса хроматофоры отсутствуют, однако имеется неокрашенная органелла – лейкопласт и зерна крахмала.

Размножаются криптомонадальные продольным делением клетки в подвижном или неподвижном состоянии.

Род криптомонас (*Cryptomonas*) имеет по 2 хлоропласта с пиреноидами оливкового или бурого цвета. Широко распространен в пресном и морском фитопланктоне.

Отдел золотистые (*Chrysophyta*)

Относится к царству Хромиста и имеет общие признаки для фототрофных представителей.

Микроскопические водоросли чаще золотисто-желтого, буровато-зеленого или реже зеленовато-желтого цвета. Зеленый цвет скрывается желтыми пигментами. Отсюда и название отдела. Имеются бесцветные формы. В пределах отдела насчитывается около 800 видов. Тип питания у большинства автотрофный, имеются гетеротрофные формы.

Обитают в пресных водах и морях всех климатических зон земного шара, но чаще в умеренных широтах. Живут преимущественно в пресных чистых (в загрязненных – редко) стоячих водоемах (в водотоках – реже) и особенно характерны для кислых вод сфагновых болот. Встречаются в массовых количествах в планктоне обычно в холодное время года (ранней весной или поздней осенью и зимой). В иное время не выдерживают конкуренции с другими организмами. Небольшое число видов обитает в морях и соленых озерах. В почвах представлены единичными видами. Большинство золотистых водорослей свободно плавают в воде, ходя в состав планктона, некоторые живут в поверхностной пленке натяжения воды (нейстонные виды) или в бентосе (донные формы и эпифиты).

По уровню организации золотистые водоросли бывают: одноклеточные, колониальные и многоклеточные.

В отделе представлены разнообразные морфологические **типы талломов**:

- монадный тип организации наиболее часто встречается;
- реже встречаются: амебоидный, пальмеллоидный, кокоидный, нитчатый, разнонитчатый и пластинчатый.

Особенности строения клетки.

Размеры: от 2 до 120 мкм.

Форма: яйцевидная, эллипсоидная, веретеновидная, цилиндрическая, реже шаровидная, грушевидная и др.

Клеточные покровы исключительно разнообразны:

У простейших представителей отдела клетки голые или покрыты перипластом и способны к изменению формы тела (образованию различного типа выпячиваний: ризоподии, псевдоподии или аксоподии). У многих видов такие клетки находятся в

колбовидном, шаровидном или вазовидном «домике» или покрыты панцирем, состоящим из кремнеземных чешуек, несущих шипы или иглы.

У высокоорганизованных представителей имеется целлюлозная или целлюлозно-пектиновая оболочка, поверхность которой может быть покрыта известковыми тельцами – кокколитами, или кремнеземными чешуйками, которые также могут срастаться в панцирь. У силикофлагеллат имеется внутренний скелет из кремнезема.

Монадные клетки имеют 1-2, иногда 3-4 жгутика одинаковой или разной длины.

У клеток большинства золотистых водорослей обычно два жгутика. Один из жгутиков иногда редуцирован. Двигательный жгутик покрыт мастигонемами.

Существуют виды с тремя жгутиками, один из них – гаптонема служит для прикрепления к субстрату. Они выделены в самостоятельный отдел.

Протопласт в отличие от клеточных покровов достаточно однотипен.

Ядро одно, расположено чаще в передней части клетки, имеет ядрышко. 1-2 пульсирующие вакуоли или неппульсирующие вакуоли-пузулы. Красный глазок (стигма) или голый пиреноид являются частью хлоропласта. Некоторые представители хризифитов имеют стрекательные органеллы – **дискоболоциты**.

Хлоропласты постенные пластинчатые, корытовидные, лентовидные, дисковидные, звездчатые и другой формы, расположены в клетке по одному-два, реже их больше. Для ультраструктуры хлоропластов характерна сложная оболочка. Ламеллы хлоропластов обычно трехтилакоидные. Опоясывающая ламелла имеется или отсутствует. Внутри хлоропласта находятся пиреноиды, обычно голые.

Пигменты:

Хлорофиллы а, с;

Каротины – β-каротин;

Ксантофиллы – антераксантин, лютеин, фукоксантин и др. (зеаксантин, неоксантин, виолоксантин, диадиноксантин, диатоксантин, диноксантин, криптоксантин).

Запасные вещества: вместо крахмала особый углевод – хризоламинарин (лейкозин), масла, жиры. Есть данные о запасании волютина, гликогена, гематохрома.

Размножение:

Вегетативное – деление клетки на две или распад таллома на части;

Бесполое споровое – одно-двухжгутиковыми зооспорами, амебоидами, автоспорами;

Половой процесс – известен в виде хологамии, автогамии, изогамии.

В результате образуется зигота диплоидная или двудерная зигота, которая покрывается кремнистой оболочкой и превращается в цисту. Цисты могут образовываться и из вегетативных клеток для переживания неблагоприятных условий. Морфологически все они одинаковые. После периода покоя циста прорастает, образуя зооспоры.

Цикл развития гаплофазный, с характерной стадией цисты.

Значение.

Как фототрофные организмы участвуют в создании органического веществ в водоемах (первичной продукции), являются кормом для рыб, поставщиками кислорода в толщу воды, улучшая газовый режим, участвуют в образовании отложений сапропеля.

Некоторые виды из родов *Mallomonas*, *Synura*, *Dinobryon* могут вызывать цветение воды, придавая ей запах рыбьего жира и ухудшая питьевые и технические качества. Массовое развитие токсического вида примнезиума маленького (*Prymnesium parvum*) может вызывать массовое отравление рыб в рыбоводных прудах. Ископаемые остатки золотистых водорослей представлены в основном кокколитофоридами, кремнистыми жгутиковыми и силикофлагеллятами, которые играют роль в образовании залежей извести и мела и формировании осадочных пород.

Происхождение и эволюция. Золотистые водоросли – очень древняя группа организмов, возникшая от жгутиковых или амебовидных предков. Остатки их известны из кембрия, а более совершенных форм из мела. По набору пигментов, составу продуктов

ассимиляции, наличие кремния в оболочках вегетативных клеток и цист золотистые водоросли сходны с желтозелеными, диатомовыми, бурыми. Иногда эти отделы объединяют даже в один отдел под названием Хризопита. Многие ученые считают, что предки золотистых водорослей дали начало двум отделам – бурым, завоевавшим дно прибрежий морей и океанов, и диатомовым – основным обитателям планктона как пресных, так и соленых вод. Другие ученые считают, что родственные связи золотистых водорослей с бурыми водорослями менее вероятны.

Отличия между отделами позволяют ученым (Д.И. Зеров), не отрицая общности происхождения, рассматривать их как самостоятельные отделы.

Классификация

Выделяют 5 классов согласно типам морфологической организации таллома: Хризоподовые, Хризомонадовые, Хризосферовые, Хризотриховые.

Рассмотрим только класс Хризомонадовые (*Chrysomonadophyceae*).

Характерные особенности:

Монадный тип структуры, 1 или два жгутика (в этом случае они чаще неравной длины). Образ жизни чаще планктонный, реже прикрепленный.

Делятся на 3 подкласса по системе А. Пашера (справочник Водоросли, стр. 299): собственно хризомонады (*Chrysomonadeae*), кокколитофорида (*Coccolithophoreae*) и силикофлагелляты (*Silicoflagellatae*).

Подкласс собственно хризомонады (*Chrysomonadeae*)

Одноклеточные или колониальные организмы с одним или 2 жгутиками. Клетки или голые, часто метаболические, способные поглощать твердую пищу фагоцитозом, или имеют футляры (домики), или имеют слизистые. Содержащие пектин обертки. Покрываются кремнистыми пластинками с различными скульптурными образованиями.

Род хризамеба (*Chrysameba*). Клетки овальные, с ризоподиями. У некоторых видов имеется короткий малоподвижный жгутик. В цитоплазме клетки расположены ядро, два постенных корытообразных хроматофора, пульсирующие вакуоли, запасные вещества. Питается хризамеба автотрофно и гетеротрофно, захватывая ризоподиями твердые частицы пищи. Размножается вегетативно путем простого деления клетки надвое. В процессе деления могут появляться и бесцветные хризамебы, не имеющие хлоропластов.

Род динобрион (*Dinobryon*) объединяет виды преимущественно свободноплавающих древовидных колоний. Одета цитоплазматической мембраной клетка находится в бокаловидном целлюлозном домике и прикрепляется к одной стороне стенки домика сократительным стебельком. От переднего расширенного конца клетки отходят и выходят за пределы домика два гетероконтных и гетероморфных жгутика. В клетке содержатся ядро, два обычно различающихся по длине хлоропласта, стигма, пульсирующие вакуоли, запасные вещества.

При размножении клетка в домике делится в продольном направлении, и у колониальных форм одна остается в старом домике, а другая выходит из домика наружу и прикрепляется к внутренней поверхности домика (у его широкого отверстия), вырабатывая собственный домик. Иногда обе дочерние клетки могут выходить из домика. В результате таких делений формируются разветвленные различным образом колонии. В домиках нередко образуются цисты (статоспоры), часть из которых является результатом полового процесса.

Род малломонас (*Mallomonas*). Как одноклеточные организмы довольно часто встречаются в пресноводном планктоне чистых вод. На плотном пектиновом перипласте в виде панциря черепицеобразно и по спирали расположены кремневые чешуйки, у многих видов с длинными тонкими кремневыми иглами. Один жгутик хорошо развитый, другой – редуцированный. У видов рода малломонас отмечен половой процесс в виде хологамии, причем клетки сливаются задними концами.

Подкласс кокколитофорида (*Coccolithophoreae*)

В настоящее время кокколитофорида рассматривают в ранге самостоятельного отдела – примнезиофиты или гаптофиты (***Prymnesiophyta***, ***Haptophyta***)

Современные кокколитофориды – это своеобразные микропланктонные (не более 30 мкм) одноклеточные организмы, которые на оболочке несут кокколиты. Кокколиты – это очень маленькие известковые тельца разнообразной формы, которые образуются в цитоплазме, а затем выталкиваются на поверхность клетки. Там располагаются или на некотором расстоянии друг от друга, или тесно соединяясь краями. Считают, что кокколиты работают как маленькие парашютики, не давая клетке затонуть. Они населяют толщу океана до глубины 150 м. в морских бассейнах умеренных и экваториальных широт. В холодных водах обитают лишь несколько видов. Изучают под электронным микроскопом при увеличении 5000-40000 раз.

В последнее время кокколитам приписывается важная роль в поддержании постоянства углекислого газа в атмосфере. Увеличение этого газа в атмосфере приводит в последнее время к парниковому эффекту. Земля постепенно перегревается. Леса активно вырубаются. Аккумулятором газа является океан. Связывая CO_2 для органики и CaCO_3 для кокколитов, эти крошечные организмы как бы выкачивают CO_2 из атмосферы, спасая планету от перегрева.

В ископаемом состоянии кокколиты известны с кембрия. Наиболее хорошо изучены меловые. Панцири кокколитофорид в ископаемом состоянии слагают мощные пласты известняков и мергелей, образуют современные океанические отложения, а также многие породы на материке. Некоторые известняки, а также наш мел на 50-75 % состоят из кокколитофорид. Ископаемые кокколиты используются для определения геологического возраста пород и существовавшей тогда палеогеографической обстановки.

Подкласс силикофлагелляты (Silicoflagellatae)

В настоящее время кокколитофориды рассматривают в ранге самостоятельного отдела – Отдел Диктиохи: Силикофлагелляты – 1-клеточные монадные хромофиты с радиальным скелетом из кремнезёмных трубок с тенденцией вторичного перехода к голозойному питанию.

Также микроскопические организмы размером от 10 до 30 мкм. Обитают исключительно в планктоне морей, более обильны в холодных водах, иногда вызывают их цветение.

Характерная важнейшая черта – внутренний скелет из кремнезема в виде полых трубчатых перекладин. Ему соответствует и форма тела, т.к. никакой типичной оболочки у клетки нет. Только плазмалемма.

На вид массивный, а на самом деле легкий полый скелет этой водоросли состоит из базального кольца, от которого отходят радиально идущие выросты. Над базальным кольцом сверху поднимается апикальное образование. Жгутик отходит возле одного из выростов. Имеются и тонкие псевдоподии. Размножение – простым продольным делением. Половой процесс неизвестен.

- Радиальносимметричная клетка с центральным ядром.
- Передний жгутик перистый с трубчатыми трехчленными мастигонемами. Задний редуцирован (осталось только базальное тельце).
- Цитоплазма поделена на три части – внутреннюю, содержащую ядро и диктиосомы, промежуточную, сильно вакуолизированную, и наружную, содержащую хлоропласты.
- Аксоподии («щупальца») содержат неупорядоченные микротрубочки, мягкие.
- Участки ядерной мембраны служат центрами организации аксоном – микротрубочек, поддерживающих аксоподии.
- Миксотрофы или гетеротрофы, улавливающие добычу аксоподиями.
- Хлоропласты многочисленны, построению как у хромофитов (4 мембраны в оболочке, 3-тилкоидные ламеллы, опоясывающая ламелла), но не связаны с ядром каналами эндоплазматической сети.
- Пигменты: хл. а и хл. с, фукоксантин.

- **Запасной продукт хризоламиарин.**

Значение то же, что и золот. Особенности строения скелета ископаемых силикофлагеллят позволяют точно определить геологический возраст породы, из которой исследованы скелеты. Являются индикаторами древних температурных изменений.

Отделы желто-зеленые (Xanthophyta) водоросли, диатомовые (Bacillariophyta).

Тема 13. Общая характеристика отделов диатомовые и желто-зеленые. Принципы классификации.

Цель: Охарактеризовать своеобразие названных отделов.

Вопросы для рассмотрения.

1. Отдел желто-зеленые. Особенности таллома, размножения, развития на примере вошерии.
2. Диатомовые водоросли: строение клетки и панциря.
3. Размножение и жизненные циклы.
4. Экология, роль в природе, использование.
5. Принципы классификации.
6. Класс центрические диатомовые водоросли, приспособленность к планктонному образу жизни.
7. Класс перистые диатомовые водоросли, приспособленность к донному образу жизни.

Учебно-методические материалы.

Таблицы, фотографии.

Отдел Желтозеленые водоросли (Xanthophyta)

в системах многих авторов рассматривается как класс Xanthophyceae

Общая характеристика.

Назван по окраске хлоропласта.

Известно (описано) около 600 видов.

Желтозеленые водоросли распространены в самых разнообразных местообитаниях на всех континентах. Преимущественно в пресных водах и почве, реже – в морях и солоноватых водоемах. Предпочитают чистые воды стоячих водоемов с кислой реакцией среды, хотя встречаются и в загрязненных водоемах со щелочной pH. В водных водоемах обитают в планктоне или перифитоне, но не достигают большого обилия.

В отличие от диатомовых водорослей не имеют четких специфических признаков, а объединяются на основе комплекса признаков

Отдел объединяет микро-, реже макроскопические (до нескольких миллиметров) эукариотические водоросли желто-зеленого, светло-зеленого, темно-желто-зеленого, реже зеленого цвета, иногда бесцветные с разнообразной структурой таллома (большинство коккоидной), а также амебоидной, монадной, пальмеллоидной, нитчатой, разноритчатой, пластинчатой, сифональной).

Окраска обусловлена сочетанием пигментов: хлорофиллы **а и с**; α и β -каротин; из ксантофиллов преобладает **вошерииоксантин**, встречается **диатиноксантин**, **диатоксантин**, **виолаксантин**, а **фукоксантин** отсутствует. **Поэтому нет бурой окраски таллома.**

Продукты ассимиляции – **хризоламиарин** (в цитоплазматических вакуолях), **масло** (или липиды в виде капель в цитоплазме), **волютин**, **лейкозин**, **белковые глобулы**. **Присутствуют сильно преломляющие свет кристаллы, пока не изученной природы**

Хлоропласты имеют все характерные для хроофитовых водорослей особенности строения за некоторыми исключениями (**оболочка хлоропласта состоит из 4-х мембран** (две мембраны хлоропласта и две – ЭПС– **Тилакоиды** собраны в стопки по три тилакоида (трехтилакоидные ламеллы) и вокруг них идет один периферический опоясывающий тилакоид. **Одиночный периферический тилакоид может отсутствовать**). Канал ЭПС не всегда переходит в наружную мембрану ядерной оболочки.).

Хлоропласты по форме: дисковидные, пластинчатые, корытовидные, кольцевидные, цилиндрические, лентовидные, звездчатые, чашевидные, иногда с пиреноидом. Число их в клетках колеблется от одного до нескольких сотен.

Пиреноиды образуются редко и не покрыты ассимиляционной обкладкой. Пиреноидов может не быть вовсе.

Жгутики у монадных форм и стадий имеют типичное строение для охрофитов. Их два гетероконтных, гетероморфных, гетеродинамичных жгутика. Более длинный с двумя рядами трехчастных мастигонем при движении направлен вперед, более короткий гладкий – назад. У основания заднего жгутика над стигмой расположено парабазальное тело (вздутие). В переходной зоне жгутика имеется трех-, четырехвитковое спиральное тело (переходная спираль).

Митохондрии с трубчатыми кристами.

Клеточные покровы желтозеленых водорослей разнообразны:

– У простейших форм клетки покрыты плазмалеммой, перипластом, позволяющим образовывать ризоподии, домиком, состоящим из солей железа или марганца.

– Большинство желтозеленых водорослей имеет клеточную оболочку: пектиновую, пектиново-целлюлозную или целлюлозную. Оболочка может быть цельной или двустворчатой, т.е., состоять из двух половинок (створок) одинакового или разного размера. Поверхность клеточной стенки имеет разнообразную скульптуру. На поверхности оболочки может отлагаться известь. В клеточных оболочках обнаруживается кремнезем, железо.

Клетки обычно одноядерные. У сифональных представителей – многоядерные. Наружная мембрана ядерной оболочки у многих видов переходит в канал эндоплазматического ретикулоума, который окружает хлоропласты.

Митоз закрытый с центриолями. Исследован только для вошерии.

Индивиды по уровню организации – одноклеточные, колониальные, многоклеточные и неклеточные (сифональные). Размеры колеблются от 0,5–1,5 мкм (Chloridella) до нескольких миллиметров в диаметре (Botrydium) или до десятка сантиметров в длину нити (Tribonema, Vaucheria)

Клетки могут иметь разнообразную форму: шаровидную, эллипсоидную,

По образу жизни прикрепленные (неподвижные организмы) и свободноплавающие (движение может осуществляться с помощью жгутиков или ризоподий).

Монадные и амeboидные формы и стадии, а также некоторые пальмеллоидные структуры имеют стигму и пульсирующие вакуоли. Стигма или глазок расположен в хлоропласте и ориентирован на базальное вздutie жгутика

Размножение: вегетативное, бесполое споровое и половое.

Вегетативное размножение простейших одноклеточных – продольное деление клеток надвое, колониальных и многоклеточных – фрагментация таллома, или отчленение конечных клеток таллома, или образование боковых отростков, которые дают начало новым организмам. Нитчатые формы образуют акинеты.

Бесполое споровое размножение представлено широко и осуществляется: амeboидами, зооспорами, синзооспорами, гемизооспорами, гемиавтоспорами, автоспорами и синавтоспорами, апланоспорами, синапланоспорами, гипноспорами.

Наряду с акинетами и гипноспорами, которые выполняют защитную и репродуктивную функции, желтозеленые водоросли образуют и эндогенные цисты.

Половой процесс известен лишь у немногих и представлен в виде изо- и оогамии.

Для переживания неблагоприятных условий формируются эндогенные цисты с кремнелой оболочкой, состоящей из двух неравных частей. Для этих целей имеются акинеты и гипноспоры

Жизненный цикл – чаще гаплофазный с зиготической редукцией (мейоз зиготический). Зигота делится редукционно и прорастает в новый гаплоидный таллом.

Вывод: Желтозеленые водоросли по ряду признаков (состав пигментов, при отсутствии фукоксантина и запасных веществ, ультраструктура пластид и строение жгутикового аппарата) сходны с охрофитами, но имеют ряд отличий.

Происхождение:

Желтозеленые водоросли произошли, вероятно, от древнейших первичных фотосинтезирующих жгутиковых или амебоидных форм и представляют собой самостоятельную группу. По набору пигментов, продуктов ассимиляции, строению клеточных оболочек желтозеленые водоросли сходны с золотистыми, диатомовыми и бурыми водорослями. В последних системах рассматривают в виде класса в отделе охрофитовых водорослей. По признакам геносистематики ближе стоят к бурым, чем к диатомовым и золотистым.

Экология и распространение.

Желтозеленые водоросли распространены в самых разнообразных местообитаниях.

- В почвах желтозеленые водоросли представлены гораздо разнообразнее и обильнее в сравнении с водными ценозами. Нередко при массовом развитии они вызывают «цветение» поверхности почвы.

- Большинство видов являются пресноводными организмами, поселяясь в водоемах с различной степенью трофности, однако предпочитают чистые воды стоячих водоемов с кислой реакцией среды. Эти организмы широко представлены в сфагновых и торфяных болотах, канавах, ямах и лужах на торфяниках, в заболоченных лесных и луговых водоемах, в речных старицах, прудах, водохранилищах и озерах; реже – в водоемах с проточной водой. Желтозеленые водоросли живут преимущественно в толще воды или входят в состав перифитона.

- Аэрофильные водоросли встречаются на стволах деревьев, стенах домов, старых заборах и т.п.

Роль в природе и использование человеком.

Определенную роль играют желтозеленые водоросли как продуценты кислорода и органических веществ, как агенты самоочищения загрязненных вод и почв. Вместе с другими водорослями они входят в состав первичного звена трофических цепей, а также участвуют в почвообразовательных процессах, в повышении плодородия почв.

С практической точки зрения – желтозеленые водоросли можно использовать как показательные организмы в системе экологического мониторинга и как компоненты в составе комплекса микроорганизмов при очистке загрязненных вод.

В систематическом отношении сложная группа. Слабо изучена ультраструктура клеток. Отрывочные данные указывают, что желтозеленые не имеют единого типа клеточной организации.

В основу классификации положены типы морфологической дифференциации и уровни организации талломов. Выделяют 6 классов или 6-7 порядков: Ксантоподовые, Ксантомонадовые, Ксантокапсолвые, Ксантотриховые, Ксантосифоновые.

Класс Xanthosiphonophyceae

Представители имеют сифональный тип таллома.

Порядок Vaucheriales

Таллом сифональный. Половой процесс оогамный. Зооспоры крупные со многими жгутиками и ядрами – синзооспоры.

Род вошерия (*Vaucheria*). Водоросли этого рода встречаются в различного типа водоемах и водотоках, а также на сильно увлажненной почве. Сифональный таллом обычно светло-зеленого цвета, часто прикрепленный к субстрату бесцветными

лопастными ризоидами. Перегородки образуются только при повреждениях таллома и при образовании органов размножения. Внешне талломы вошерии хорошо различимы на камнях в воде в виде мягкого войлочного образования из многочисленных нитей.

Под микроскопом видны маловетвящиеся нити без перегородок. Под тонкой целлюлозной оболочкой в пристеночном слое цитоплазмы находятся дисковидные хлоропласты и многочисленные ядра. По центру таллома проходит непрерывная вакуоль с клеточным соком.

При бесполом размножении кончики боковых ветвей отделяются перегородкой, превращаясь в зооспорангий. Содержимое зооспорангия превращается в одну крупную многоядерную зооспору, имеющую многочисленные пары жгутиков. Ядра располагаются по периферии клетки и напротив каждого ядра – пара жгутиков. Такое строение зооспоры указывает на возможное ее происхождение из многих зооспор, не разошедшихся в период формирования. Такие зооспоры называются синзооспорами. Наземные формы вошерии вместо зооспор образуют апланоспоры (синапланоспоры) и акинеты.

Половой процесс оогамный. Оогоний имеет вид округлого или овального бокового выроста на нити. Он отделяется от таллома перегородкой и содержит одну яйцеклетку. Антеридий образуется на вытянутых и загнутых в виде рога выростах. Кончики загнутых выростов отделяются поперечной перегородкой и функционируют как антеридии. В них формируются двужгутиковые сперматозоиды. При созревании яйцеклетки из носика оогония выделяется капелька бесцветного содержимого, которое привлекает мужские гаметы. Сперматозоиды подплывают к оогонию и один из них проникает в оогоний и оплодотворяет яйцеклетку. Зигота вырабатывает толстую многослойную оболочку, переполняется маслом и гематохромом и превращается в ооспору. После периода покоя ооспора делится мейозом и прорастает новым гаплоидным нитчатым талломом. Т.е., цикл развития – гаплофазный.

Имеются сведения о том, что редукционное деление в жизненном цикле вошерии происходит перед образованием гамет. В этом случае жизненный цикл водоросли будет диплофазный.

Как у пресноводных, так и у морских видов рода вошерия существуют гомоталлические и гетероталлические формы.

Порядок ботридиальные (*Botrydiales*). Талломы сифональной структуры.

Род ботридиум (*Botrydium*) один из типичных и широко распространенных представителей ботридиевых. Водоросли этого рода развиваются нередко в виде плотных зарослей на влажных глинисто-илистых отложениях по берегам различных водоемов, на дне подсыхающих прудов, луж. Требовательны к повышенному содержанию извести в субстрате.

Таллом состоит вначале из темно-зеленых сферических или грушевидных надземных пузырьков, 1–2 мм в диаметре, и внедряющихся в почву повторно дихотомически разветвленных бесцветных ризоидов. Оболочка ботридиума целлюлозно-пектиновая, у надземной части покрывается известковыми гранулами. Под оболочкой в пристенном слое цитоплазмы находятся многочисленные дисковидные хлоропласты, ядра, и капли масла. Центральная часть пузырька занята вакуолью.

Во время дождя при смачивании ботридиума водой из содержимого его шаровидной части образуется масса двужгутиковых зооспор, которые через отверстие на вершине или через разрывы оболочки выходят в воду, затем на влажной почве прорастают новыми особями. Иногда вместо зооспор могут формироваться апланоспоры.

В сухую погоду содержимое пузыря переходит в ризоиды и распадается на толстостенные цисты. При обильном увлажнении почвы цисты прорастают непосредственно в новые особи, или зооспорами. Имеются сведения о наличии у ботридиума полового процесса в виде изогамии или слабо выраженной гетерогамии.

Отдел Диатомовые водоросли (*Bacillariophyta*).

1. Диатомовые водоросли:

1.1. Общая характеристика:

1.1.1. Краткое определение с указанием основных критериев (отличительных признаков).

1.1.2. Важнейшие признаки, указывающие на сходство диатомовых с охрофитовыми водорослями.

1.1.3. Другие важнейшие признаки отдела.

1.2. Панцирь:

1.2.1. Состав панциря.

1.2.2. Общий план строения панциря: эпитека (створка, поясковый ободок, вставочный ободок), гипотека (створка, поясковый ободок, вставочный ободок); верхняя створка, пояс, нижняя створка.

1.2.3. Створка:

1.2.3.1. Части створки и симметрия: уплощенная часть – донце и загиб; радиальная, билатеральная, несимметричная.

1.2.3.2. Структура створки и панциря.

Наименование структуры	Функция	Строение, расположение на створке
отверстия (перфорации): <i>пора, ареола</i>	для сообщения протопласта клетки с внешней средой	На поверхности створки или загиба
выросты: <i>двугубые выросты, выросты с опорами</i>	для сообщения протопласта клетки с внешней средой	На поверхности створки или загиба
швы (щели) – крупные отверстия	для сообщения протопласта клетки с внешней средой принимают участие и в движении клетки	2 типа: в виде 2-ух продольных щелей по центру створки – <u>щелевидный шов</u> ; в виде трубчатой структуры по краю между донцем и загибом створки – <u>каналовидный шов</u> .
ребра	Придают прочность панцирю	утолщения, выступающие над наружной или внутренней поверхностью створки
выпуклости створки: шипы, щетинки, выступы, шипики	участвуют в образовании колоний колонии в виде нитей, ленточек, цепочек, звездочек, кустиков, бесформенных шленок	Выросты стенки панциря чаще по периферии донца створки.

1.3. Особенности строения и деления клетки диатомовых водорослей:

1.3.1. Хлоропласты: расположение в клетке, форма, строение.

1.3.2. Другие структуры: цитоплазма, вакуоль, запасные вещества, митохондрии и др.

1.3.3. Ядро.

1.3.4. Митоз.

1.3.5. Цитокинез.

1.4. Размножение и жизненные циклы диатомовых водорослей:

1.4.1. Вегетативное размножение – деление клетки на две клетки в результате митоза.

1.4.2. Половой процесс:

1.4.2.1. оогамия, автогамия;

1.4.2.2. изогамия, физиологическая анизогамия;

1.4.2.3. аукоспора.

1.4.3. Цикл развития.

1.4.4. Спорообразование.

1.5. Происхождение и эволюция (филогения) диатомовых водорослей:

1.5.1. Происхождение д.в.;

1.5.2. Эволюция д.в.

1.6. Экология, роль в природе, использование д.в..

1.7. Классификация д.в.

- 1.7.1. Принципы классификации д.в..
- 1.7.2. Класс Центрические диатомовые водоросли, приспособленность к планктонному образу жизни, т.е. к парению в воде.
- 1.7.2.1. Порядок Coscinidisciales (Cyclotella)
- 1.7.2.2. Порядок Melosirales (Melosira, Aulacoseira)
- 1.7.3. Класс Перистые, или пеннаты диатомовые водоросли (*Pennatophyceae*), приспособленность к донному образу жизни.
- 1.7.3.1. Порядок бесшовные (*Araphales*).
- 1.7.3.2. Порядок одношовные (*Monoraphales*).
- 1.7.3.3. Порядок двушовные (*Diraphales*).
- 1.7.3.4. Порядок каналшовные (*Aulonraphales*).

Учебно-методические материалы.

Мультимедийная презентация

1. Отдел Диатомовые водоросли (Bacillariophyta), кремнеземки.

Введение (происхождение названия)

Назван по названию типового рода *Diatoma* (от греч. *di* – два и *tome* – разрез, рассечение), напоминает о том, что чаще всего диатомеи размножаются вегетативным делением клетки на 2 половинки. Латинское наименование *Bacillariophyta* дано по первому роду, описанному в 1788 г. *Bacillaria*. Иногда используется название кремнеземки, указывая на наиболее характерную особенность, т.е. наличие у клеток панциря, пропитанного кремнеземом.

Отдел объединяет одноклеточные и колониальные микроскопические водоросли буро-желтой окраски с клеточными оболочками в виде кремнеземного панциря из двух неравных половинок эпитеки и гипотеки, заходящих друг на друга как крышка на коробку и наличием стадии растущей ауксоспоры, исключительно коккоидной структуры тела, диплоидные в вегетативной стадии.

Оболочка представляет собой панцирь, который состоит из двух половинок (как коробочка и крышечка). Для соединения протопласта с внешней средой в стенках панциря имеются отверстия разной формы. Отверстия располагаются в ряд, и каждый вид диатомовых водорослей имеет свой неповторимый рисунок сочетания рядов (штрихов). На панцире имеются различные наружные выросты и внутренние утолщения (ребра), септы, узелки и т.д. Наружными выростами клетки многих планктонных водорослей соединяются одна с другой в колонию. Некоторые бентосные формы способны к реактивному передвижению. На половинках их панциря есть щель, которая называется швом, через которую происходит связь внутреннего содержимого клеток с окружающей средой. Через эти отверстия выделяются вещества, которые отталкивают клетку от субстрата.

Известно свыше 20 тыс. (12-25 тыс.) видов, из которых около 900 распространены на территории Беларуси.

Обитают в морских, солоновато-водных, пресных водоемах в составе фитопланктона, микрофитобентоса, обрастаний (перифитона), формируя буроватые пленки, «бороды» на поверхности погруженных в воду растений, камней и др. субстратов. Встречаются в почве, болотах, снегах, льдах и т.д. Считаются наиболее успешной группой микроводорослей.

Бентос – совокупность организмов, которые обитают на дне водоемов и адаптировались к определенному субстрату. Бентос разделяется на растительный (фитобентос), животный (зообентос) и бактериальный (бактериобентос).

Планктон – мелкие водоросли (фитопланктон) и животные (зоопланктон), которые свободно парят в поверхностных слоях океанов и озер. Планктон имеет очень большое хозяйственное и экологическое значение.

Диатомовые водоросли возникли сравнительно недавно – около 130 млн. лет назад в меловой период мезозойской эры, возможно одновременно с цветковыми растениями.

В настоящее время находятся в состоянии биологического прогресса и считаются наиболее успешной группой микроводорослей, доминируя в морских и пресноводных биотопах.

ОКРАСКА ТАЛЛОМА, СОСТАВ ПИГМЕНТОВ И ЗАПАСНЫХ ВЕЩЕСТВ, УЛЬТРАСТРУКТУРА ПЛАСТИД И МИТОХОНДРИЙ КАК У ХРОМОБИОНТНЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ: Окраска диатомовых водорослей обусловлена пигментами, которые удерживаются в их хлоропластах (хлорофилл *a* и *c*, ксантофилл, каротин и буро-желтые пигменты фукоксантин и диатомин). В живом состоянии хлоропласт имеет бурый цвет, а при отмирании, вследствие быстрого разрушения бурых пигментов – зеленый.

СПЕЦИФИЧНЫЕ ПРИЗНАКИ:

1. Кремнеземный панцирь

Особый клеточный покров д.в. (= панцирь) состоит из прозрачного аморфного **кремнезема** (который входит также в состав **стекла**), напоминающего по составу опал, с примесью металлов (алюминия, железа, магния) и органического компонента. На поверхности панциря и на внутренней стороне имеется тонкий слой органического вещества (пектиновые вещества).

состоит из двух неравных половинок эпитеки и гипотеки, заходящих друг на друга как крышка на коробку.

Эпитека состоит из верхней створки (*эпивальвы*) – и пояскового ободка эпитеки (*эпицингулюма*); поясковый ободок имеет вид узкой ленты, которая примыкает к створке (загибу створки), но не срастается с ней;

гипотека состоит из нижней створки (*гиповальвы*) и пояскового ободка гипотеки (*гипоцингулюма*).

Створки можно дифференцировать на уплощенную часть (**донце**) и **загиб**, которые представляют собой одно целое.

Два поясковых ободка, накладываясь друг на друга, образуют **поясок** панциря. Т.е. свободный край кольца эпитеки надвигается на поясковое кольцо гипотеки, плотно его охватывает, но не срастается с ним. У многих диатомей между загибом створки и поясковым кольцом образуются вставочные ободки различной формы и в разном количестве.

Вставочных ободков может быть много (у *Rhabdonema* до 28), но самый молодой всегда будет около загиба створки, а наиболее старый около пояска.

Значение вставочных ободков заключается в обеспечении роста панциря и увеличении при этом объема клетки.

У диатомовых очертания клетки со стороны створки – **анфас** и пояска – **профиль** различны. Различают вид со створки и с пояска. Положение клетки диатомеи, при котором видна одна из створок, называют «видом панциря со створки». Положение, при котором видно, как поясковый ободок эпитеки надвинут на поясковое кольцо гипотеки, называют «видом панциря с пояска».

Форма панциря разная и определяется формой створок и их высотой.

Различают два основных типа створок:

Актиноморфные или радиально симметричные, через которые можно провести три и более оси симметрии (такие створки характерны для класса центрических диатомей), и

Зигоморфные или двусторонне симметричные, через которые можно провести не более двух осей симметрии (такие створки характерны для класса пеннатных диатомей).

1. Для соединения протопласта с внешней средой в стенках панциря имеются **отверстия** разной формы, наружные выросты и щели (=швы).

1) **отверстия** разной формы – **перфорации** (**пора** и **ареола**). Перфорации на створке занимают 10 — 75 % ее площади.

Поры — наиболее мелкие отверстия, пронизывающие стенку однослойного панциря; они могут быть полностью открыты или полузатянуты мембраной различного типа.

Ареолы образуются только в двухслойных стенках створок. Если ареола не имеет заметных сужений к поверхности створки, она называется *породной*, если заметно сужена к одной из поверхностей створки — *локулярной* (локула)

Отверстия располагаются в ряд, и каждый вид диатомовых водорослей имеет свой неповторимый рисунок сочетания рядов (штрихов). (ряды отверстий видны как штрихи).

2) На панцире имеются различные наружные выросты (двугубые, выросты с опорами).

3) На панцире имеются щели = **крупные отверстия – швы**. Имеются у некоторых пеннатных диатомей. Швы диатомей обеспечивают сообщение протопласта с внешней средой, а также принимают участие в движении диатомей. Через эти отверстия выделяются вещества, которые отталкивают клетку от субстрата. Те клетки со швами обитают в основном в бентосе и способны к реактивному передвижению.

2 типа: в виде 2-ух продольных щелей по центру створки – щелевидный шов;

в виде трубчатой структуры по краю между донцем и загибом створки – каналовидный шов.

На середине створки ветви шва соединяются в центральной узелке (*внутреннее утолщение стенки створки*) с помощью горизонтального канала. Заканчиваются ветви шва в полярных (конечных) узелках. Видны при СМ как три выпуклости.

4) На панцире имеются внутренние утолщения (ребра), септы, узелки и т.д.

5) На панцире имеются наружные выросты, которыми клетки многих планктонных водорослей соединяются одна с другой в колонию.

2. Подвижная жгутиковая стадия представлена только мужскими половыми клетками – сперматозоидами и присутствует в жизненном цикле только у оогамных родов (из центрических).

3. Жгутики имеют особенности строения, в сравнении с другими гетероконтами: жгутик один (второй гладкий жгутик утрачен) с трехчастными мастигонемами у которого отсутствует центральная пара микротрубочек, переходная спираль, микротрубочковые корешки. Базальные тела жгутика состоят из дуплетов микротрубочек, а не из триплетов.

4. Митоз открытый (т.е. ядерная оболочка разрушается и хромосомы выходят в цитоплазму) без центриолей. Роль центра организации микротрубочек вместо центриолей играют специфические полярные образования (полярные пластинки).

5. Деление клеток – цитокинез – осуществляется при участии кольцевой борозды. При этом образуется специализированная структура – **силиколемма** – сложная система мембран и трубочек, которая принимает участие в формировании панциря.

6. Размер клеток от 4 до 2000 мкм

7. **Размножение: вегетативное и половое.**

– Вегетативное – митотическое деление клетки на две, в результате которого происходит уменьшение размеров одной дочерней клетки, получающей гипотеку материнской клетки, а другая, получающая эпитеку – равная материнской, что необычно для водорослей.

Перед делением в протопласте запасается масло. Протопласт увеличивается в объеме, в результате чего половинки панциря расходятся, митотически делится ядро, а потом и весь протопласт. Каждая дочерняя клетка получает только одну половинку панциря материнской клетки, а другую достраивает сама. Достраивается всегда меньшая половинка панциря (коробочка), поэтому та дочерняя клетка, которой досталась материнская эпитека по размеру остается равной материнской, а другая, которой

досталась материнская гипотека – уменьшается. При благоприятных условиях (весной и в начале лета) клетки планктонных видов делятся 3-8 раз в сутки, бентосных – один раз в 4 и даже в 25 дней. Многократные вегетативные деления клеток приводят к постепенному уменьшению размеров клеток в популяции практически в 3 раза по сравнению с первоначальными.

Это измельчение приостанавливается различными путями. Во-первых, меньшая из образовавшихся клеток может больше не делиться. Во-вторых, у некоторых диатомей пояски панциря более эластичны. В-третьих, возможно раздвигание частей панциря и выравнивание разницы в размерах между эпитекой и гипотекой.

В-четвертых, обычно уменьшению размеров клеток у диатомей противопоставляется увеличение их в результате полового процесса, когда формируется зигота, способная к определенному росту - ауксоспора.

Восстановление клеточных размеров происходит в ходе не только полового процесса через стадию ауккоспоры, но и во время прорастания покоящихся спор или покоящихся клеток.

– **Половое размножение основано на половых процессах:** – изо- гетеро- (физиологическая анизогамия), оогамия. У некоторых центрических форм наблюдается редуцированная форма полового процесса - автогамия. В результате полового процесса формируется зигота, которая растет и становится крупной растущей ауккоспорой. Под ее оболочкой формируется вегетативная клетка исходного для вида размера (наиболее крупная). В дальнейшем эта клетка снова вегетативно делится.

– бесполое споровое размножение не характерно.

У центрических диатомей половые процессы:

Оогамия. (и у пеннатной *Rhabdoneta*. Рабдонема рассматривается как связующее звено между центрическими и пеннатными диатомовыми.) В одних клетках, которые можно рассматривать как соответствующие антеридию, в результате мейоза образуются 4 гаплоидных ядра, которые могут еще делиться митотически, затем формируются от 4 до 128 сперматозоидов на клетку.

В других клетках, соответствующих оогонию, в результате мейоза образуются 4 гаплоидных ядра, из которых три или два ядра погибают. Остается одно или два жизнеспособных ядра, из которых формируются одна-две яйцеклетки.

Оплодотворение происходит чаще внутри оогония или, реже, после выхода яйцеклеток в воду.

автогамия, как у дрожжей. При этом не происходит слияние гамет. В пределах одной клетки в результате мейоза формируются 4 гаплоидных ядра, два из которых отмирают, а два сливаются, формируя диплоидное ядро. Образовавшаяся зигота превращается в ауккоспору. Этот процесс приводит к омоложению организма

У пеннатных диатомей – изогамия, физиологическая анизогамия.

Изогамия и анизогамия – напоминают конъюгацию у зеленых водорослей, но в отличие от последних у диатомей перед половым процессом происходит мейоз. У гамет отсутствуют жгутики.

Две клетки сближаются, покрываются слизью. В каждой клетке ядро редуционно делится на четыре, из которых у одних видов три, а у других два дегенерируют. В первом случае протопласт всей клетки становится гаметой, во втором из него образуются две гаметы. **При изогамии** обе образовавшиеся гаметы «ползут» навстречу друг другу и сливаются (копулируют). При **физиологической анизогамии** слияние происходит таким образом, что гамета из одной клетки переползает в другую. Подвижные гаметы можно рассматривать как мужские, а оставшиеся на месте — как женские. Таким образом, две копулировавшие клетки дают одну или две зиготы. Образующаяся в результате полового процесса зигота одевается пектиновой оболочкой и превращается в ауккоспору, из которой уже формируется вегетативная клетка.

8. Жизненный цикл – диплофазный с гаметической редукцией (мейоз гаметический). Зигота образует растущую ауксоспору под оболочками которой формируется диплоидный 1 клеточный организм. Чередования поколений нет.

Ауксоспора – два митоза с дегенерацией ядер – вегетативная клетка – митоз и вегетативное деление с уменьшением размеров клеток – мелкие вегетативные клетки – мейоз в клетках – гаметы – половой процесс по типу оогамии или изогамии – зигота – покрывается пектиновой оболочкой – ауксоспора.

Вывод: Д. в. по ряду признаков (окраска таллома, состав пигментов и запасных веществ, ультраструктура пластид, хотя имеют более упрощенное строение жгутикового аппарата) сходны с охрофитами, но имеют значительно больше уникальных черт как в структуре клетки, так в биологии и экологии.

1.5. Происхождение и эволюция (филогения) диатомовых водорослей

1.5.1. Происхождение д.в..

Диатомовые водоросли не имеют прямых родственных связей с другими отделами водорослей. Однако наличие трехчастных мастигонем на жгутике, строение хлоропластов, состав пигментов, продукты ассимиляции, трубчатые митохондрии, содержание кремния в клеточных покровах и покоящихся спор указывают на их отдаленное родство с охрофитовыми (золотистыми, желто-зелеными и бурыми) водорослями. Все указанные отделы, вероятно, происходят от фотосинтезирующих жгутиковых с преобладанием бурых пигментов. Диатомовые – одна из рано отделившихся ветвей, прошедшая весьма специфический путь специализации.

Наличие таких особенностей, как кремнеземный панцирь, диплобионтный жизненный цикл, редукция жгутикового аппарата, особенности карио- и цитокинеза, значительно отличают диатомеи от других представителей охрофитовых.

Предполагали, что предками диатомеи могли быть какие-то древние синуровые, которые ранее относились к золотистым водорослям.

Однако данные молекулярной биологии показывают, что среди страминопил диатомовые образуют достаточно обособленную монофилетичную группу.

1.5.2. Эволюция д.в..

Кремнеземные панцири диатомовых водорослей хорошо сохраняются в виде ископаемых остатков. Согласно ископаемым останкам пресноводные диатомеи появились около 60 млн лет назад и достигли расцвета в миоцене (24 млн. лет назад).

Наиболее древние ископаемые диатомеи известны из меловых отложений мезозойской эры. Первыми в отложениях были найдены морские центрические формы, с примитивным панцирем, без пояса. В меловых слоях обнаружены и пеннатные, вначале бесшовные. В конце палеогена появляются первые диатомеи со щелевидным швом на одной створке, затем – на обеих створках. Позже появляются виды с более совершенными типами шва, включая и каналшовные формы. Палеонтологические данные убедительно подтверждают наличие более примитивных признаков в организации центрических диатомеи, как древней группы, в то время как снабженные швом пеннатные представляют вершину эволюции этой группы.

1.6. Экология, роль в природе, использование д.в..

Диатомовые водоросли – широко распространенные организмы. Встречаются в водоемах и водотоках, в пресных и соленых водах, на влажных скалах, в почве, в горячих источниках, на снегу и во льдах. В планктоне морей и океанов преобладают центрические, в планктоне пресных водоемов – пеннатные диатомовые. Среди бентосных форм наибольшим разнообразием отличаются пеннатные. Более богаты по видовому и количественному составу эпифитные диатомеи, а также диатомеи, развивающиеся в эвтрофных озерах и водохранилищах.

В морях и океанах диатомовые водоросли составляют до 80 % и более от всего видового состава водорослей, создавая половину всей органической массы океана и почти четверть продукции живого вещества планеты.

Диатомеи – основное звено в общей трофической цепи водных биоценозов. Планктонные диатомовые служат кормом для беспозвоночных, последние – для рыб и других водных животных. Многие рыбы питаются непосредственно диатомовыми водорослями. Велика роль диатомовых в самоочищении водоемов от загрязнений. Многие диатомеи используются как индикаторы загрязненных водоемов. Отмершие диатомовые образуют диатомовые илы и сапропели, а также горные породы – диатомит и трепел, которые находят применение в разных отраслях промышленности и в строительстве (в качестве шлифовального и изоляционного материала, при фильтровании некоторых веществ и др.). Панцири ископаемых диатомей позволяют определить происхождение и возраст осадочных пород (диатомовый анализ).

1.7. Классификация диатомовых водорослей

1.7.1. Принципы классификации д.в..

Традиционно классификация отдела базируется на основании строения панциря и деталей его структуры. Критерии – симметрия панциря, расположение перфораций и т.д. В ней традиционно выделяют 2 класса: центрические и пеннатные.

В настоящее время система д.в., как и других отделов, пересматривается в свете новых ультрамикроскопических и молекулярно-генетических знаний. На сегодняшний день нет единой устоявшейся системы. В системах ученых, изучающих диатомовые водоросли, их рассматривают в ранге отдела, включающего 3 класса. В системах более глобальных, включающих все отделы водорослей и др. организмы, их чаще рассматривают в ранге класса среди охрофитовых.

1.7.2. Класс Центрические диатомовые водоросли (*Centrophyceae*) объединяет 1-клеточные и колониальные преимущественно морские (в пресных водах их мало) планктонные формы, у которых клетки со створки имеют радиальную симметрию. Приспособленность к планктонному образу жизни, т.е. к парению в воде проявляется в следующих признаках:

- Панцирь слабо окремненный, легкий. По форме – имеет вид диска, призмы или линзы. Перфорации на створках часто располагаются радиальными штрихами.
- По краю створок имеются многочисленные выросты (шпы, рога, щетинки), улучшающие плавучесть и способствующие сцеплению клеток в колонии.
- Если более сильно окремнен, то клетки сцеплены в колонии.
- Панцирь без шва и, значит, клетки не способны к активной подвижности.
- В цитоплазме клетки обычно содержатся многочисленные хлоропласты в виде мелких зерен, пластинок, дисков, что позволяет приспособиться к разной интенсивности света.

– Запасные вещества в виде капель масла, что уменьшает плотность клетки.

Половой процесс оогамный или автогамный. Есть виды, образующие покоящиеся споры.

Очень древняя группа, представители которых известны с раннего мела.

Известно 5 порядков. Рассмотрим 2.

1.7.2.1. Порядок косцинодисковые (*Coscinodiscales*). К порядку относятся представители, имеющие клетки одиночные либо соединенные в нитевидные или цепочковидные колонии. Форма панциря линзовидная, эллипсоидная, шаровидная, цилиндрическая. В очертании створки круглые. На створке имеются ареолы, ребра, трубковидные выросты.

Под циклотелла (*Cyclotella*). Клетки в виде невысокой круглой коробочки. Краевая зона створки имеет радиальные штрихи или ребрышки, средняя более – менее выпуклая и обычно бесструктурная. Хлоропласты в виде мелких пластинок, локализованы в

пристворковой цитоплазме. Клетки циклотеллы иногда соединены слизью или щетинками в прямые или изогнутые нити. Виды рода циклотелла часто встречаются в планктоне и обрастаниях стоячих водоемов и водотоков.

1.7.2.2. Порядок *Melosirales* (*Melosira*, *Aulacoseira*)

К порядку относятся представители, имеющие нитевидные колонии, реже одиночные клетки. Панцирь цилиндрический. Створки круглые, плоские или выпуклые. Двугубые выросты расположены по всей поверхности створки. В основном морские, есть пресноводные.

Род мелозира (*Melosira*). Нитчатые колонии, состоящие обычно из цилиндрических бочонковидных клеток. Клетки соединяются при помощи краевых шипиков или слизи. Створки всегда круглые, покрыты часто радиально расположенными порами. Хлоропласты многочисленные в виде дисков, нередко с периферическими лопастями. Обитает преимущественно в планктоне и бентосе пресных и соленых водоемов.

В последние годы объем рода пересмотрен, и ряд видов, которые встречаются только в пресных водах, выделены в новый род – аулакозира (*Aulacoseira*). Для него характерно расположение двугубых выростов и выростов с опорами на загибе створки.

1.7.3. Класс Перистые, или пеннатные диатомовые водоросли (*Pennatophyceae*)

Одноклеточные и колониальные формы. Клетки со стороны створки линейно-эллиптические, ланцетовидные, булавовидные. Обладают двусторонней симметрией (через створку можно провести одну-две плоскости симметрии) или ассиметричны.

У многих видов через середину створки проходят длинные ребра, бесструктурные части (поля), или проходят ветви шва, от которых более или менее перпендикулярно идут ряды ареол (штрихи), подобно бороздкам в перо птицы. Т.е., структура створки по отношению к продольной оси обычно перистая.

Приспособлены в основном к донному образу жизни.

- Панцири обычно мощные, сильно окремненные.
- Хлоропласты обычно малочисленные (1-2) в виде крупных пластинок или лент.
- Многие формы подвижны, имеют щелевидные и каналовидные швы, движение способствует перемещению в бентосе.
- Есть неподвижные представители, которые не имеют шва (бесшовные), но в основном обитатели перифитона.

Половой процесс напоминает конъюгацию у конъюгат (изогамия, физиологическая анизогамия). У одного рода (Рабдонема) – оогамия.

Пресноводные и морские водоросли, обитающие преимущественно в бентосе на различных субстратах. Виды, обитающие в планктоне, имеют обычно тонкие легкие панцири, вытянутые в продольном направлении створки без шва и соединены в колонии (лентовидные звездчатые или зигзаговидные).

Класс *Pennatophyceae* филогенетически моложе центрических и сформировался в конце миоцена, наиболее молодыми группами считаются порядки со швами.

Основной критерий для выделения порядков – отсутствие и наличие шва и его тип.

1.7.3.1. Порядок бесшовные (*Araphales*).

Створки без шва. Клетки одиночные или соединены в колонии разной формы.

Род синедра (*Synedra*). Клетки обычно палочковидные, одиночные или в виде пучковидно звездчатых колоний, свободно плавающих или прикрепленных к субстрату. На створковой стороне панциря имеется поперечная шпиховка. Хлоропластов два (пластинчатых) либо много (зернистых). Встречаются в бентосе и обрастаниях, реже в планктоне.

Род фрагилярия (*Fragilaria*). Клетки очень схожи с клетками синедры, но соединены створками в лентовидные колонии («заборчики»). Панцирь с пояска линейный, со створки – от узколинейного до ланцетовидного. Виды рода обитают преимущественно в пресных

водоемах (обычно в литорали), но нередко встречаются в планктоне водоемов большей частью эвтрофного типа.

Род табеллярия (Tabellaria). Клетки соединяются в зигзаговидные, лентовидные и звездчатые колонии. Панцирь со стороны пояса прямоугольный и имеет таблитчатый вид за счет наличия вставочных ободков и септ, которые видны как длинные линии. Створки линейные, на концах и посередине округлорасширенные. Хлоропласты в виде мелких зерен. Встречаются в литорали и планктоне пресных вод.

Род астерионелла (Asterionella). Тонкие палочковидные клетки со слабо расширенными концами соединены в виде звездчатых колоний. Хлоропласты мелкие, пластинчатые или зернистые. Обитает в планктоне морей и пресных водоемов.

1.7.3.2. Порядок одношовные (Monoraphales). Клетки обычно одиночные, реже собраны в лентовидные колонии. На одной створке (нижней) имеется щелевидный шов, на другой (верхней) шов отсутствует. Растают на нитчатках и других водорослях, на высших водных растениях, изредка встречаются в планктоне.

Род кокконеис (*Cocconeis*). Клетки с эллиптическими створками с поперечными штрихами. На нижней вогнутой створке имеется щелевидный шов. Этой створкой клетка прикрепляется к субстрату. Под верхней бесшовной слегка выпуклой створкой находится подковообразно согнутая пластинка хлоропласта. Кокконеис часто развивается на нитях кладофоры, вошерии и на высших водных растениях.

1.7.3.3. Порядок двушовные (Diraphales). Обе створки имеют щелевидный шов. Створки в очертаниях большей частью эллипсоидные. Структура створок представлена штрихами, ребрами или ареолами в виде поперечных рядов, идущих более или менее перпендикулярно длинной оси. Клетки обычно одиночные, реже в виде лентовидных или кустиковидных колоний.

Род пиннулярия (*Pinnularia*). Клетки со створки имеют форму вытянутого эллипса, обычно с небольшим расширением в средней части. По средней линии створки расположены два терминальных и один центральный узелки – утолщения на внутренней стороне панциря. Между узелками находится обычно в виде слегка S-образной формы щелевидный шов, благодаря которому клетка может двигаться. По краям створки имеются параллельно расположенные ребрышки, которые являются перегородками узких поперечных камер на внутренней стороне створки. Два хлоропласта пластинчатой формы расположены на поясковых сторонах, поэтому со створки они видны в виде двух узких желто-бурых полосок. Ядро находится в центре клетки в цитоплазматическом мостике. По обе стороны от него – крупные вакуоли с каплями масла и зернами волютина. Панцирь с пояса в виде вытянутого прямоугольника.

Встречается пиннулярия на дне или в обрастаниях в основном пресных водоемов с бедным содержанием извести.

Род навикула (Navicula). Самый крупный род диатомовых. Клетки одиночные, реже образуют кустистые или лентовидные колонии. Концы клеток у многих сужены так, что сама клетка имеет форму лодочки. Схожие виды навикулы и пиннулярии отличаются друг от друга тем, что у навикулы нет камер в створках, а есть только поперечные штрихи, состоящие из точек и черточек, т.е. штриховка более нежная.

Встречается навикула в тех же местообитаниях, что и пиннулярия, но гораздо чаще. Одни виды рода навикула живут в бентосе, другие – в планктоне, третьи – в почве, и на влажных скалах. Многие из них обитают в солоноватых и морских водах.

Род цимбелла (*Cymbella*). Клетки одиночные, могут прикрепляться к субстрату слизистой ножкой. Иногда клетки находятся в студенистых трубках, в которых они могут легко передвигаться. Створки полулунные, чаще асимметричные. Спинная сторона выпуклая, брюшная, прямая или вогнутая. Шов обычно располагается ближе к брюшному краю. Хлоропласт один, находится с поясковой стороны. Очень распространенные,

преимущественно пресноводные формы. Живут на дне водоемов и в обрастаниях, реже в планктоне.

Род гомфонема(*Gomphonema*). Клетки одиночные, прикреплены к субстрату студенистыми ножками либо образуют ветвистые колонии. Створки булабовидные, ланцетные. Концы их головчатые, иногда заостренные. Панцирь с пояса клиновидный. Шов проходит посередине створок. Два пластинчатых хлоропласта расположены по поясковым сторонам панциря. Пресноводные формы обитают в бентосе и обрастаниях.

1.7.3.4. Порядок каналосовые(*Aulonraphales*). В основном одноклеточные подвижные формы, имеющие каналовидный шов, который располагается на киле или крыловидном выросте. Широко распространены в различных водоемах.

Род нитцшия(*Nitzschia*). Клетки большей частью одиночные, палочкообразные, эллиптические, S - образно изогнутые. По одному краю каждой створки проходит киль (узкий выступ), в котором расположен каналовидный шов. Киль гипотеки и киль эпитеки расположены на противоположных сторонах створок. Морские и пресноводные формы, живущие в бентосе, реже в планктоне.

Род сурирелла(*Surirella*). Одноклеточные формы. Створки линейные, эллиптические, яйцевидные, иногда суженные посередине. С пояса панцирь прямоугольный, трапециевидный, иногда закрученный по продольной оси. Вдоль каждой створки по краям находится по два киля. Следовательно, панцирь имеет четыре киля. В каждом киле проходит по каналовидному шву. Всего в панцире суриреллы четыре шва. Водоросль нередко встречается в бентосе морей и пресных водоемов.

Дополнительные данные по экологии и использованию

Диатомей широко распространены во всевозможных биотопах. Они живут в океанах, морях, солоноватых и различных пресных водоемах: стоячих (озерах, прудах, болотах и т.д.) и текущих (реках, ручьях, оросительных каналах и др.). Они распространены в почве, их выделяют из образцов воздуха, они образуют богатые сообщества во льдах Арктики и Антарктики. Такое широкое распространение диатомовых обусловлено их пластичностью по отношению к различным экологическим факторам и в то же время существованием видов, узко приспособленных к экстремальным значениям этих факторов.

Диатомовые в водных экосистемах доминируют над другими микроскопическими водорослями круглый год. Они обильны как в планктоне, так и в перифитоне и бентосе. В планктоне морей и океанов преобладают центрические диатомей, хотя к ним примешиваются и некоторые пеннатные. В планктоне пресных водоемов, наоборот, преобладают пеннатные. Бентосные ценозы также отличаются большим разнообразием и количеством диатомовых, которые обычно обитают на глубине не более 50 м. Жизнь бентосных диатомей обязательно связана с субстратом: они ползают по субстрату или прикрепляются к нему с помощью слизистых ножек, трубок, подушечек.

Наиболее богаты по качественному и количественному составу диатомей ценозы обрастаний. Диатомей занимают господствующее положение среди обрастаний высших растений и макроскопических водорослей в пресных водоемах, и морях. Обрастанию могут подвергаться многие животные (такие водоросли называются эпизоонтами) от ракообразных до китов. Среди диатомей встречаются и эндобионты, которые обитают в других организмах, например в бурых водорослях, фораминиферах.

Видовой состав диатомей в водоемах определяется комплексом абиотических факторов, из которых большое значение в первую очередь имеет соленость воды. Не менее важным фактором для развития диатомей являются температура, степень освещенности и качество света. Диатомовые вегетируют в диапазоне 0 — 70 °С, но в состоянии покоя способны переносить как более низкие, так и более высокие температуры.

Диатомовые — фототрофные организмы, но среди них встречаются миксотрофы, симбиотрофы, а также бесцветные гетеротрофные формы.

Диатомовые играют огромную роль в природе и имеют практическое (для человека) значение. Составляя значительную массу фитопланктона, они являются началом пищевой цепи. Их поедают как зоопланктонные организмы, так и молодь и взрослые рыбы. Давая примерно около четверти органики всей планеты, они являются наиболее важными продуцентами органического вещества в

Мировом океане. Диатомовые играют основную роль в круговороте кремния, ежегодно поглощая из Мирового океана около 3 млрд т.

Важнейшая роль принадлежит диатомовым в осадкообразовании на дне океана. Порода, известная как диатомит (горная мука, кизельгур), — масса белого или светло-серого цвета, легкая, пористая и твердая. Диатомит на 50 — 80 % состоит из панцирей диатомей. Панцири планктонных диатомей, отлагавшиеся после отмирания водорослей на дне морских и пресноводных бассейнов, образовали там мощные отложения, толщина которых в некоторых местах достигает нескольких сотен метров. Вынесенные на поверхность горнообразовательными процессами, они и сформировали указанную породу. Крупные залежи диатомита в России встречаются в Тюмени, Поволжье, Приморском крае и в ряде других мест. Только на территории Тюменской области открытые в прошлом веке залежи диатомитов составляют до $500 \cdot 10^{12} \text{ м}^3$. Считают, что это открытие можно поставить в один ряд с обнаружением за Уралом запасов нефти и газа, так как диатомит — сырье многоцелевого назначения. Он служит источником около 100 разнообразных продуктов, находя применение как материал для получения оптического стекловолокна, жидкого стекла, как фильтрующее вещество в различных отраслях промышленности, как полировочный и шлифовальный материал. Его используют в качестве строительного материала, для изготовления динамита.

Твердые кремнеземные оболочки диатомей длительное время сохраняются в ископаемом состоянии, поэтому их используют для определения происхождения и возраста различных осадочных пород. Особое значение имеют диатомовые в экологическом мониторинге, являясь хорошим и индикаторами органического загрязнения водной среды.

Однако массовое развитие некоторых диатомей может иметь отрицательное значение. Они нередко вызывают «цветение» воды, появление в ней неприятных запахов забивая жабры животных, они вызывают их гибель.

В последнее время особый интерес вызывает обнаружение токсинов у ряда диатомей. Представители рода *Pseudonitzschia* (*P. seriata*, *P. multiseriata*, *P. australis*, *P. pseudodelicatissima*, *P. delicatissima*, *P. turgidula*) и *Nitzschianavis-varingica* образуют токсин — домоевую кислоту, который вызывает амнезическое отравление моллюсками у людей и животных. Домоевая кислота ($\text{C}_5\text{H}_2\text{N}_2\text{O}_6$) растворима в воде и нерастворима в органических растворителях. Впервые домоевая кислота была выделена из макроскопической красной водоросли *Chondria armata*, называемой по-японски — «домой», отсюда и название кислоты. В традиционной японской медицине эту водоросль использовали как средство против гельминтов. В 1987 г. в Канаде было зарегистрировано более 100 случаев отравления людей этим токсином после употребления мидий, четверо из пострадавших умерли. Симптомами отравления являются, в легком случае, тошнота, рвота, диарея. В тяжелом случае исчезает болевая чувствительность, появляются галлюцинации, происходит потеря кратковременной памяти. Домоевая кислота повреждает нейроны и обеспечивает сильное торможение ЦНС.

После гибели диатомей их пустые прочные кремнистые створки прекрасно сохраняются в осадках и их можно идентифицировать до вида даже спустя миллионы лет.

По ископаемым комплексам диатомей можно достаточно надежно реконструировать палеогеографическую обстановку прошлых геологических эпох, если в них присутствуют виды, дожившие до наших дней. Так сотрудниками Института геохимии и геофизики НАН Беларуси выявлено ----- видов диатомовых водорослей и реконструированы условия среды различных этапов плейстоцена — геологического периода, охватывающего последние 1,8 млн лет в истории Земли.

Наиболее впечатляющими выглядят реконструкции прошлого, связанные с началом индустриальной революции, повлекшей загрязнение атмосферы и закисление рек и озер. В последнее время основное внимание ученых обращено к диатомовым как биоиндикаторам температурных изменений в прошедшие эпохи.

С помощью метода молекулярных часов удалось установить, что диатомовые появились около 230 млн лет назад. Отложение их створок происходило во все геологические периоды и происходит в настоящее время.

Сегодня диатомеи встречаются во всех природных водах и на любых постоянно увлажненных и освещенных твердых поверхностях. Живут диатомовые водоросли подо льдом Арктики, создавая вместе с другими группами микроводорослей до 50 % первичной продукции в центре Ледовитого океана. Успешно существуют в термальных источниках при температуре 50-70°C. Специалисты достаточно легко различают образцы морского планктона и дождевой лужи,

изменения видового состава разных слоев осадков, вызванные, например, небольшими изменениями кислотности среды, концентрации биогенных элементов.

Таким, образом, диатомовая летопись может быть интересна самым разным специалистам, включая метеорологов, историков, криминалистов, рыбаков.

Еще одно необычное практическое применение диатомей – в качестве «свидетелей» в криминалистике, когда в деле фигурирует природный водоем. Благодаря строгой приуроченности к определенным местообитаниям, диатомеи, обнаруженные на жертве, могут указать на само место преступления.

Ученые считают, что **каждый второй глоток кислорода, который мы вдыхаем**, создан этими невидимыми тружениками.

Диатомеи поедаются зоопланктоном, стоя у истоков пищевых цепей водных экосистем и являясь участниками глобальных циклов биогенных элементов.

Многочисленные отверстия, видимые в световой микроскоп представляю собой мелкие ареолы со сложно организованными системами перегородок и пор, сквозь которые и происходит обмен между клеткой и средой. В настоящее время ученых все более привлекает изучение механизмов химического синтеза кремниевых строительных блоков. Макро и микропроцессы морфогенеза диатомей привлекают сегодня особенное внимание в связи с возможностями, которые они открывают для **нанотехнологий**. Инженерия в микромасштабе – мощная индустрия, и умение диатомей искусно манипулировать с кремнием, соединять и двигать твердыми компонентами клеток относительно друг друга, сопротивляясь силам растяжения, сжатия, вращения, представляет особую ценность в эпоху высоких технологий (кремниевые технологии, производство нанoeлектромеханических систем).

Состав диатомовых сообществ определяется экологическими факторами окружающей среды и меняется по сезонам года. Они чутко реагируют и отзываются на эти изменения: химический состав, освещенность, температурный режим и даже размеры озоновой дыры над Антарктидой.

Отдел Бурые водоросли (Phaeophyta)

Тема 6. Общая характеристика отдела Бурые водоросли. Класс фэозоспоровые (Phaeozosporophyceae). Класс циклоспоровые (Cyclosporophyceae).

Цель: Рассмотреть особенности пигментного состава, строения, размножения, циклов развития, классификации бурых водорослей.

Вопросы для рассмотрения.

1. Пигментный состав, строение клетки и таллома бурых водорослей.
2. Особенности размножения и циклов развития.
3. Среда обитания. Значение и роль в природе. Хозяйственное использование бурых водорослей.
4. Принципы классификации.
5. Класс Фэозоспоровые (Phaeozosporophyceae). Эктокарпус. Ламинария. Морфология и анатомия таллома. Циклы развития.
6. Класс циклоспоровые (Cyclosporophyceae). Фукус. Строение и биология.

Учебно-методические материалы.

Таблицы, презентация.

Отдел Бурые водоросли (Phaeophyta)

Бурые водоросли за немногим исключением являются крупными многоклеточными морскими организмами преимущественно холодных вод северного и южного полушария.

Известно около 1500 видов, относящихся к 240 родам.

Общий внешний признак бурых водорослей – желтовато-бурая окраска их талломов, обусловленная наличием в их клетках большого количества желтых и бурых пигментов – каратиноидов.

Бурые водоросли преимущественно весьма крупные, сложно расчлененные, прикрепленные к субстрату организмы. У более примитивных форм талломы микроскопические, у более совершенных, к которым относится большинство бурых водорослей, талломы макроскопические,

нередко сложного морфологического и анатомического строения, достигающие в длину иногда до 60 м и более.

Форма талломов чрезвычайно разнообразна и представлена в виде нитей, корочек, пузырей, пластинок, кустиков и т. п.

У примитивных организмов порядка эктокарповых (*Ectocarpales*) таллом часто имеет вид кустиков, образованных обильно ветвящимися однорядными нитями. Разнонитчатый тип структуры таллома.

У ряда представителей бурых водорослей различают одноосевой и многоосевой таллом. В первом случае от органов прикрепления вверх идет одна нить с отрастающими от нее боковыми. У многоосевых форм от основания отрастает пучок однорядных нитей с отрастающими от них боковыми нитями. В результате плотного переплетения и срастания нитей одноосевых и многоосевых форм часто образуется таллом ложнотканевого типа.

Высокоорганизованные бурые водоросли имеют сложно расчлененные талломы со стебле-, листо- и корневидными частями, напоминающими цветковые растения. Такие и близкие к ним формы относят к паренхиматозному типу структуры тела. Паренхиматическое строение таллома может отличаться относительной сложностью и состоять из верхнего слоя коры – меристодермы, внутреннего слоя коры, промежуточного слоя и сердцевины с ситовидными трубками и трубчатыми нитями. У ламинарии.

Все бурые водоросли прикрепляются к грунту и другим твердым субстратам ризоидами или базальным диском. Талломы бурых водорослей могут быть эфемерными, одно- и многолетними. У многолетних форм ежегодно могут отмирать либо только побеги с органами размножения, либо вся пластинчатая часть таллома, либо многолетними могут быть только органы прикрепления – базальные диски.

Клетки бурых водорослей разнообразны по форме и размерам. Оболочка клеток состоит из внутреннего целлюлозного (альгулозного) слоя и внешнего пектинового. Пектиновый слой образован обычно белковыми соединениями альгиновой кислоты и ее солей. Благодаря такому строению оболочка клеток может сильно набухать и превращаться в слизистую массу.

Клетки однойдерные.

Хлоропласты обычно зернистые или дисковидные, большей частью многочисленные, реже лентовидные или пластинчатые. Кроме собственной оболочки, хлоропласты одеты сложной системой мембран, которые находятся в прямой связи с мембраной ядра, т. е. клетка имеет «хлоропластную эндоплазматическую сеть». В матриксе хлоропласта параллельно расположены трехтилакоидные ламеллы, окруженные по периферии одной или несколькими опоясывающими ламеллами.

В хлоропластах, помимо хлорофиллов *a* и *c*, в большом количестве содержатся β - и ε -каротины, а также ряд ксантофиллов (фукоксантин, виолаксантин, антраксантин и др.). Различные соотношения этих пигментов обуславливают окраску таллома бурых водорослей от оливково-желтоватого до темно-бурого.

Пиреноиды у форм их имеющих, выступают из хроматофора в виде почки. Генофор кольцевидный, расположен под периферическими ламеллами.

Продуктами ассимиляции являются углеводы: ламинарин (полисахарид), маннит (шестиатомный спирт), масло.

Монадные клетки у бурых водорослей – зооспоры и гаметы. Они имеют обычно по два жгутика, гетероконтных и гетероморфных. На мембране переднего, обычно более длинного, жгутика расположены трехчастныемастигонемы, состоящие из базальной утолщенной части, микротрубчатой основной части и одной–трех терминальных нитей. Задний обычно более короткий, гладкий жгутик имеет в основании вздутие, расположенное напротив стигмы. Каждый жгутик гамет эктокарпуса несет по длинному, нередко спирально закрученному терминальному придатку – акронеме. У сперматозоидов диктиотовых только один передний жгутик.

Размножение у бурых водорослей вегетативное, бесполое и половое.

Вегетативное размножение осуществляется случайно оторванными участками таллома, у немногих форм – специализированными веточками – «выводковыми почками», которые легко отламываются от материнского таллома и, закрепившись в грунте, образуют новые талломы.

Бесполое размножение у большинства бурых водорослей происходит зооспорами, образующихся по несколько обычно в одногнездных или однокамерных спорангиях – шаровидных или эллипсовидных клетках. Спорангии формируются на диплоидных талломах –

спорофитах. Образованию двужгутиковых зооспор обычно предшествует мейоз. У представителей порядка диктиотовых (*Dictyotales*) в одногнездных тетраспорангиях после редукционного деления ядра формируется по четыре неподвижные споры – тетраспоры.

Гаплоидные зооспоры и тетраспоры прорастают гаплоидными гаметофитами, на которых развиваются гаметангии. У более примитивных бурых водорослей изогамный половой процесс. Изогаметы развиваются в многогнездных, или многокамерных, спорангиях, состоящих из многочисленных кубических клеток. В каждой такой клетке формируется по одной гамете.

У ряда бурых водорослей имеется гетерогамный половой процесс. Гаметангии многокамерные. Однако одни состоят из большого числа мелких клеток, продуцирующих двужгутиковые микрогаметы; другие – из меньшего числа более крупных клеток, формирующих по двужгутиковой макрогамете.

Наиболее высокоорганизованные бурые водоросли имеют оогамный половой процесс. В оогониях и антеридиях развивается обычно по одной яйцеклетке и одному сперматозоиду. Однако у представителей порядка фукусовых (*Fucales*) в оогониях формируются по две, по четыре или восемь яйцеклеток, а в антеридиях – по 64 сперматозоида. В каждой камере антеридиев диктиотовых (*Dictyotales*) развивается по одному одножгутиковому сперматозоиду. Яйцеклетка оплодотворяется всегда после выхода из оогония (примитивная оогамия). Зигота сразу же, без периода покоя, прорастает диплоидным талломом.

У большинства бурых водорослей имеется смена генераций – изоморфная или гетероморфная. Исключением – представители порядка фукальные (*Fucales*), у которых нет бесполого размножения и которые являются диплоонтами.

Почти все бурые водоросли распространены преимущественно в холодных морях. Растут они на скалах, камнях, крупных раковинах или как эпифиты на других видах водорослей. Крупные формы представителей порядка ламинариальные (*Laminariales*) образуют обширные подводные леса. Наибольшего развития бурые водоросли достигают в морях умеренных и приполярных широт, где содержание биогенных веществ достаточно высокое. Они произрастают от литоральной зоны до глубины 40–100 (200) м. Однако наиболее обширные и густые заросли встречаются до глубины 6–15 м.

Чрезвычайно велико значение бурых водорослей в природе. Они служат из основным источником органического вещества в прибрежной зоне. Их биомасса может достигать до десятков килограммов на м². Заросли бурых водорослей – место укрытия, питания и размножения многих водных животных.

Велика роль бурых водорослей в хозяйственной деятельности человека. Они являются ценным сырьем для получения альгинатов, которые широко используются в пищевой, медицинской, химической и ряде других отраслей промышленности. Некоторые водоросли (например, ламинария – «морская капуста») употребляются человеком в пищу. Выброшенные на берег бурые водоросли, богатые азотом и калием, используются как удобрения.

Бурые водоросли – очень древние организмы. Их окаменелости известны в силурских и девонских пластах палеозойской эры. Достоверные остатки ископаемых бурых водорослей обнаружены в триасовых отложениях мезозойской эры.

Бурые водоросли, вероятно, произошли от каких-то первичных жгутиковых, у которых преобладали бурые пигменты. Однако связь их со жгутиковыми более отдаленная, чем у сходных с ними золотистых и желтозеленых, так как прямые переходные формы (монадные, коккоидные, трихальные) у них отсутствуют. Считают, что в эволюции бурых водорослей произошел переход от интеркалярного роста (эктокарповые, ламинариевые) к верхушечному (фукусовые).

Согласно второй схеме филогенеза, общие предки бурых водорослей дали три эволюционные ветви, которые отличаются циклами развития и морфологическим строением талломов (классы изогенератные, гетерогенератные и циклоспорные).

Класс Фэзооспоровые – PHAEZOOSPOROPHYCEAE

Водоросли разнообразной величины, формы и строения: от микроскопических слабо разветвленных одноклеточных нитей до крупных паренхиматозных талломов. В цикле развития обычно наблюдается чередование двух самостоятельно живущих форм или поколений – спорофита и гаметофита. Поколения могут быть изоморфные или гетероморфные. У примитивных форм строгая смена поколений отсутствует, т.к. и спорофит и гаметофит способны к самовоспроизведению.

Преимущественно морские водоросли. В пресных водах умеренных широт обнаружено 5 видов.

Порядок эктокарпальные (*Ectocarpales*). Включает наиболее примитивные формы, широко распространенные в литорали и сублиторали морей. Растут на камнях, скалах, других водорослях обычно в виде бурых кустиков. Типичным представителем порядка является род эктокарпус (*Ectocarpus*). Кустики гаметофита и спорофита достигают в длину 30 (60) см. Они состоят из стелющихся по субстрату нитей, от которых отрастают вертикальные разветвленные нити. Нити образованы одним рядом клеток. Стелющиеся нити имеют верхушечный рост, вертикальные – диффузный (интеркалярный, верхушечный) рост. На концах вертикальных нитей часто образуются многоклеточные бесцветные волоски. В клетках имеются крупные лентовидные или пластинчатые хлоропласты, вакуоли, гранулы продуктов ассимиляции.

Бесполое размножение осуществляется двужгутиковыми зооспорами, которые образуются на диплоидных талломах (спорофитах) в одногнездных спорангиях. Спорангии – крупные конечные клетки коротких боковых ветвей. Перед образованием зооспор происходит мейоз. Образовавшиеся гаплоидные зооспоры прорастают гаплоидными талломами (гаметофитами), на которых в многогнездных веретеновидных гаметангиях формируются двужгутиковые гаметы. Зрелые гаметы выходят в воду через верхушки гаметангия и копулируют. Зигота без периода покоя прорастает диплоидным спорофитом. Таким образом, эктокарпус имеет изоморфную смену генераций. Однако в зависимости от окружающих условий могут быть отклонения. На спорофитах, кроме одногнездных спорангиев, с гаплоидными спорами могут развиваться многогнездные спорангии с диплоидными зооспорами, дающие снова диплоидные талломы. А гаметы, образующиеся в многогнездных гаметангиях гаметофитов, могут не сливаться, а партеногенетически прорасти гаплоидным талломом. Следовательно, у эктокарпусов не всегда имеет место правильная смена генераций.

Порядок ламинариальные (*Laminariales*).

Порядок объединяет высших представителей класса гетерогенератных.

Род ламинария (*Laminaria*). Широко распространен в сублиторали северных морей. Таллом спорофита достигает нескольких метров в длину и состоит из прикрепленного ризоидами к субстрату стволика и отрастающей от него цельной или рассеченной на лопасти пластинки. Стволик и ризоиды многолетние, пластинка отрастает от стволика ежегодно. Зона роста таллома находится в месте перехода листовой пластинки в стволик. В результате деятельности интеркалярной меристемы осуществляется рост пластинки и стволика. В спорофитах ламинарии (и других представителей) различают наружную мелкоклеточную кору, а под ней внутреннюю крупноклеточную кору и сердцевину в виде рыхлого переплетения нитей. Нити выполняют не только механическую, но и проводящую функцию.

Размножается ламинария бесполом и половым путем. При бесполом размножении на обеих сторонах листовой пластинки в виде крупных групп (сорусов) образуются одноклеточные зооспорангии. Вышедшие из них двужгутиковые зооспоры прорастают в микроскопические нитевидные заростки. Клетки женских заростков превращаются в оогонии с одной яйцеклеткой. На нитях мужских заростков в виде боковых выростов образуются одноклеточные антеридии со сперматозоидами. Зрелая яйцеклетка выходит из оогония, но не отрывается от его оболочки. После оплодотворения яйцеклетки сперматозоидом зигота без периода покоя развивается в многоклеточную крупную ламинарию.

В северных морях очень часто встречается *Laminaria saccharina* и *Laminariadigitata*. У первой листовидная пластинка цельная, у второй – пальчаторассеченная и более плотная.

Род макроцистис (*Macrocystis*). Распространен преимущественно в южном полушарии. Таллом может достигать 60 м в длину. Состоит из длинного тонкого разветвленного ствола толщиной до 1 см, на котором в верхней его части односторонне расположены листовидные 1–1,5 м пластинки, имеющие в основании по воздушному пузырю.

Род нереоцистис (*Nereocystis*). Таллом однолетний длиной до 50 м, на верхушке образуется крупный обычно до 15 см воздушный пузырь. На вершине пузыря вырастают короткие, дихотомически разветвленные ветви, которые несут длинные листовидные, до 5 м в длину пластинки.

Род алария (*Alaria*). Таллом в виде пластинки до 20 м и более, отрастающей от стволика, прикрепленного к субстрату ризоидами. На пластинке имеется срединная жилка. Сорусы зооспорангиев образуются на особых листочках (спорофиллах), на стволике таллома.

Класс Циклоспоровые (*Cyclosporophyceae*)

Бурые водоросли, у которых в жизненном цикле нет чередования поколений. На диплоидных талломах образуются только органы полового размножения антеридии и оогонии в специальных сферических полостях – **скафидиях, или концептакулах**. Мейоз происходит перед образованием гамет. Оплодотворение яйцеклетки и развитие зиготы происходит за пределами таллома. Бесполого размножения нет.

Таллом разнообразный по форме и чаще сложного морфологического строения. Дифференцировка тканей напоминает таковую у ламинариевых, однако ситовидные трубки у циклоспоровых отсутствуют.

Порядок фукальные (*Fucales*). Таллом достаточно крупный, разнообразной формы, обычно сложного морфологического и анатомического строения. Рост апикальный. Бесполое размножение отсутствует. Половой процесс оогамный. Скафидии с половыми органами либо рассредоточены диффузно по всему таллomu, либо сконцентрированы в **рецептакулах**. Оплодотворение яйцеклетки и развитие зиготы происходит за пределами таллома.

Род **фукус (*Fucus*)**. Широко распространен в литорали и сублиторали северных морей. Таллом в виде кустиков до 1 м. Ветви плоские, ремневидные, дихотомически разветвленные, темно-бурого цвета, со срединной жилкой. Книзу таллом суживается и переходит в черешок, прочно прикрепляющийся к субстрату расширенным основанием – базальным диском. На ветвях таллома некоторых видов рода фукуса по обе стороны от средней жилки имеются воздухоносные полости, или плавательные пузыри, благодаря которым во время прилива водоросль довольно быстро занимает вертикальное положение. Рост таллома верхушечный. Снаружи ветви покрыты многослойной многоклеточной корой, под ней располагается зона из вытянутых клеток и вторично развивающихся многоклеточных нитей, выполняющих механическую функцию.

При размножении концы ветвей таллома вздуваются и превращаются в рецептакулы, в которых по периферии формируются скафидии, имеющие узкие выводные отверстия. От стенок скафидия внутрь его отрастают многоклеточные волоски – парафизы, иногда выходящие из выводного отверстия в виде хохолка. Между парафизами на стенках женского скафидия в виде крупных овальных клеток с короткой ножкой развиваются оогонии, содержащие по 8 яйцеклеток. Антеридии в виде овальных клеток с зернистым содержимым образуются на концах ветвящихся нитей, сходных с парафизами. В каждой антеридии созревает по 64 сперматозоида. Раздельнополые фукусы женские и мужские скафидии формируют на разных талломах. Разбухающей слизью оогонии и антеридии выталкиваются наружу, гаметы освобождаются, яйцеклетка оплодотворяется одним из сперматозоидов. Зигота без периода покоя развивается в диплоидный таллом фукуса.

Род **аскофиллум (*Ascophyllum*)**. Таллом разветвленный, длиной до 1,5 м, с несколько сжатыми цилиндрическими ветвями, без срединной жилки. Ветвление преимущественно в верхних частях таллома дихотомическое. Плавательные пузыри нередко крупные, развиваются по одному на протяжении таллома. На более старых ветвях образуются на коротких веточках в виде вздутий рецептакулы, содержащие скафидии. Строение скафидиев почти такое же, как и у фукуса, только в оогониях образуется по 4 яйцеклетки.

Род **саргассум (*Sargassum*)**. Часто произрастает в сублиторали теплых морей. Таллом кустистый, сложно расчлененный, прикрепляется к субстрату диском (подошвой), реже ризоидами. Короткий ствол моноподиально ветвится. От него отходят листовидные боковые ветви, короткие веточки с шаровидными воздушными пузырями и разветвленные веточки, несущие на концах рецептакулы (концептакулы) со скафидиями. В женских скафидиях в оогониях образуется по одной яйцеклетке, в мужских скафидиях в антеридиях – по 64 сперматозоида. Гаметы выталкиваются разбухающей слизью в воду. Яйцеклетка оплодотворяется сперматозоидом. Зигота сразу же развивается в диплоидный таллом.

Саргассум может размножаться вегетативно. Так, например, оторванные от субстрата талломы саргассума в Саргассовом море в результате его интенсивного вегетативного размножения образовали обширные мощные скопления.

Род **цистозейра (*Cystoseira*)**. Встречается в южных морях. Наиболее крупная водоросль в Черном море. Таллом кустистый, с моноподиальным ветвлением прикрепляется к субстрату диском, реже ризоидами, достигает нескольких метров в длину. Воздушные пузыри группами в виде четок обильнее развиваются ближе к вершине таллома. В рецептакулы превращаются концы ветвей и нередко воздушные пузыри, находящиеся около концов ветвей.

Отдел Красные водоросли (Rhodophyta)

Тема 6. Отличительные особенности красных водорослей. Классы: Бангиевые (Bangiophyceae), Флоридеевые (Florideophyceae).

Цель: Рассмотреть особенности красных водорослей как представителей особого царства.

Вопросы для рассмотрения.

1. Строение клетки, пигменты, типы талломов.
2. Размножение и циклы развития.
3. Экология и распространение. Значение и роль в природе. Классификация.
4. Класс Бангиевые. Порфира.
5. Класс Флоридеевые. Батрахоспермум, делессерия, полисифония.

Учебно-методические материалы.

Таблицы, презентация.

Довольно обособленная и естественная группа водорослей, имеющая целый ряд уникальных черт в строении и биологии. Насчитывает около 4000 видов, из которых 50 – пресноводные и живут в быстро текущих небольших речках с чистой водой.

Красные водоросли (багрянки) – преимущественно морские водоросли, произрастающие в зоне тропиков, самые глубоководные, достигают глубины 100 – 200 м, (королиновые водоросли) реже встречаются в пресных водоемах. В основном ведут прикрепленный образ жизни, встречаются планктонные. Не имеют жгутиковых стадий в цикле развития.

Название происходит от греческого слова rhodon – розовый.

Окраска таллома от светло-розовой, красной, фиолетовой, желтой до голубовато-зеленой. Самая яркая красная окраска с глубины 50 м.

Окраску обуславливают преобладающие дополнительные пигменты фикобилины (фикоэритрин красного цвета; фикоцианин и аллофикоцианин синего цвета) (Локализованы в фикобилисомах на поверхности тилакоидов). Имеются хлорофиллы a и d; каротиноиды: каротины α , β ; несколько ксантофиллов: лютеин, зеаксантин, антероксантин, виолаксантин и др.

Теневыносливы, улавливают даже незначительный коротковолновой свет (синий, зеленый и фиолетовый), пробивающийся на большую глубину.

Различные пигменты имеют свой спектр поглощения солнечных лучей:

Фикоэритрин (красный пигмент) имеет 5 различных форм и поглощает лучи в зеленой области спектра с длиной волны от 500 до 750 нм.

Фикоцианин в двух формах представлен и имеет пики поглощения при 615 и 620 нм. Аллофикоцианин – при 650 нм. Все пики лежат в красной части спектра.

Фикобилиновые пигменты водорастворимы и вымываются водой после отмирания водорослей.

Пресноводные багрянки содержат преимущественно **фикоцианин**, поэтому и окрашены в голубовато-зеленый цвет.

Глубоководные морские багрянки содержат преимущественно **фикоэритрин**, поэтому и окрашены в ярко красный цвет.

Красные багрянки, которые обитают в очень сильно освещенных местах, имеют в своих клетках большое количество различных фотозащитающих каротиноидов и поэтому окрашены в желтый, коричневый или красный цвет.

Таллом

Их многоклеточные слоевища имеют вид корки, пленки, шнура, кустика, пластинки, кораллов; известны и одноклеточные формы. Размер - от нескольких микрон до 1,5 – 2 м. Очень крупных форм нет. Талломы: коккоидные, многоклеточные нитчатые, разноразветвленные, паренхиматозные и псевдопаренхиматозные (преобладают) одноосевой и многоосевой.

1. По уровню организации: одноклеточные и колониальные формы редко встречаются (у бангиевых); многоклеточные организмы – большинство (у флоридеевых и бангиевых).

2. Тип дифференциации таллома: коккоидный, нитчатый (однорядная нить), разнорядный, пластинчатый или паренхиматозный (образуется пластинка за счет поперечного и продольного деления клеток – у *Porphyra*) и у большинства псевдопаренхиматозный, или ложнотканевый.

Псевдопаренхиматозный таллом образуется в результате переплетения и срастания боковых ветвей либо одной оси – однорядной клеточной нити, нарастающей в результате деления верхушечной клетки – одноосевой таллом. Если центральная ось состоит из пучка параллельно идущих нитей, вокруг которых переплетаются и срастаются боковые ветви – многоосевой таллом.

3. По внешней форме талломы могут быть: нитевидные, пластинчатые цельные или с выростами по краю, корковидные, пузыревидные, цилиндрические, кораллоподобные, в разной степени рассеченные и разветвленные.

4. Органами прикрепления талломов к субстрату являются ризоиды, дисковидная подошва или стелющиеся побеги с многочисленными выростами – присосками.

РЕПОЗИТОРИЙ БГПУ

Клетка

Оболочки клеток состоят из целлюлозы и пектиновых веществ (агар, каррагинан, агароза), способных сильно ослизниться и сливаться в общую слизь мягкой или хрящеватой консистенции, окружающую протопласты. Таллом напоминает хрящ.

У некоторых видов в оболочках откладывается (оболочки пропитаны) карбонат кальция и магния. Когда они сильно кальцинированы, и тогда таллом становится твердым, напоминающим кораллы или окаменелости.

Пектиновые вещества аморфного матрикса: агар, каррагинан, агароза могут быть экстрагированы горячей водой с образованием коллоидных растворов. Доля этих веществ от сухого веса клеточной стенки составляет до 70 %

Цитоплазма вязкая, чувствительная к солености, центральная вакуоль.

Митохондрии с плоскими кристами.

Хлоропласты – как и у зеленых водорослей, произошли от цианобактерий (первично симбиотические) и имеют только собственные две мембраны, т.е., вокруг хлоропласта отсутствует канал эндоплазматической сети. **Тилакоиды** внутри хлоропласта – одиночные, не собраны в стопки (лежат обособленно друг от друга). Напоминают расположение тилакоидов в клетке синезеленых водорослей. Пиреноид обычно погруженный или голый, имеется или отсутствует.

Хлоропласты дисковидной, пластинчатой, реже звездчатой формы.

По внешней форме хлоропласты: у простейших багряных центральные звездчатые с пиреноидами; у более высокоорганизованных флоридеевых – парietальные, пристеночные в виде пластинок или зерен, без пиреноидов.

Возможное происхождение хлоропластов: считают, что хлоропласты красных водорослей являются результатом первичного эндосимбиоза с цианобактерией. В то же время хлоропласты охрофитовых и некоторых других водорослей произошли в результате вторичного эндосимбиоза путем внедрения в клетку эукариотного хозяина клеток красных водорослей.

Запасные вещества – багряный крахмал и масло. «Багряный крахмал», от иода не синет, а краснеет (похож на гликоген) и накапливается в цитоплазме а не в хлоропласте, как крахмал у зеленых водорослей.

Ядро в клетке одно, реже – несколько. Митоз полузакрытый, без центриолей.

Цитокинез с помощью кольцевой борозды. Иногда (у высокоорганизованных флоридеевых) ее полного смыкания не происходит и появляется первичная сочленяющая пора (неутолщенное место в клеточных стенках соседних клеток), которая со временем закрывается пробкой, завершая формирование клеточной перегородки. Между клетками могут образовываться вторичные поровые каналы.

Поровые соединения:

Наличие крупных пор, т. называемых поровых соединений между соседними клетками в многоклеточных талломах красных водорослей – отличительная особенность красных водорослей. Типы поровых соединений имеют значение для выделения порядков. Бывают первичные (формируются при неполном смыкании кольцевой борозды во время деления материнской клетки) и вторичные (формируются при слиянии двух клеток) поры. Со временем поры закрываются пробками (наподобие пробок в клетках гетероцистах синезеленых водорослей). Пробочки внутри заполнены белковым содержимым, а шапочки состоят из полисахаридов.

Размножение

Красные водоросли имеют вегетативное, бесполое и половое размножение.

Вегетативное размножение осуществляется у одноклеточных путем деления клетки; у многоклеточных – фрагментацией талломов. У высших багрянок вегетативное размножение происходит дополнительными побегами, отрастающими от стелющихся ветвей или подошвы.

Споры и гаметы не имеют жгутиков.

Бесполое споровое размножение осуществляется с помощью неподвижных голых клеток спор, которые развиваются из содержимого спорангия (одной клетки): у более примитивных форм образуются по одной в моноспорангиях – тогда их называют моноспорами, у подавляющего же большинства – по 4 в тетраспорангиях – тогда их называют тетраспорами.

Моноспоры часто формируются митозом и служат для самовоспроизведения гаметофита или спорофита.

Тетраспоры формируются на диплоидных бесполом организмах спорофитах (тетраспорофитах). В тетраспорангиях перед формированием тетраспор происходит мейоз (редукционное деление ядер). Из гаплоидных тетраспор, вырастают гаплоидные организмы с органами полового размножения – гаметофиты.

Спорангии со спорами развиваются непосредственно на талломе (любая клетка таллома превращается в спорангий) у простейших бангиевых с пластинчатым талломом как у Porphyra; на особых выростах таллома (веточках), реже в углублениях таллома – у более высокоорганизованных флоридеевых как у Batrachospermum или Polysiphonia.

Половое размножение основано на половом процессе – оогамии.

Половой процесс оогамный, но протекает специфически. Женский половой орган *карпогон*, состоящий из расширенной части – брюшка и нитевидной – трихогины. В брюшке карпогона образуется одна яйцеклетка. В антеридиях, собранных группами, образуются неподвижные половые элементы – *спермации*. Переносимые водой спермации попадают через трихогину в карпогон и затем сливаются с яйцеклеткой. После оплодотворения из него вырастают *гонимобластные* нити со спорангиями на концах, в которых формируются *карпоспоры*, а группы карпоспор образуют *цистокарпии*.

На гаметофитах формируются органы полового размножения: женские – карпогон и мужские – антеридии

Карпогон – у большинства багрянок состоит из брюшка (расширенной части) с яйцеклеткой и обычно длинного отростка – трихогины. У наиболее примитивных бангиевых карпогон не имеет трихогины или она представлена в виде небольшого сосочка. Карпогон обычно образуется на короткой карпогонииальной ветви.

Антеридии (сперматангии) – мелкие бесцветные клетки, которые развиваются группами. В каждой сперматангии созревает по одной мужской гамете – *спермации*. **Спермации** – мелкие, голые клетки без жгутиков.

Оплодотворение. Вышедшие из антеридия спермации переносятся током воды на трихогину карпогона. В месте их соприкосновения происходит растворение оболочки трихогины и мембраны спермация. Ядро спермация по трихогине передвигается в брюшко карпогона и сливается с женским ядром. После оплодотворения трихогина отделяется перегородкой от брюшка и редуцируется. Базальная часть карпогона с оплодотворенной яйцеклеткой развивается и образует карпоспоры.

Особенности развития оплодотворенного карпогона имеют важное значение для классификации красных водорослей.

1 тип. В примитивном классе бангиевых оплодотворенная яйцеклетка (зигота) делится митозом, формируя 4–8 (16–32) диплоидных карпоспор. У порфиры.

*2 тип. У более совершенных форм из оплодотворенного карпогона или дочерних клеток развиваются короткие ветвящиеся нити – **гонимобласты**. Конечные клетки, а иногда и ниже расположенные клетки нитей гонимобласта превращаются в карпоспорангии, в которых образуется по одной карпоспоре. У батрахоспермума.*

*3 тип. У большинства багрянок гонимобласт развивается из особых **ауксиллярных клеток**. Ауксиллярные клетки крупнее вегетативных клеток и располагаются на значительном расстоянии от карпогона либо (у большинства представителей) в непосредственной близости от него.*

За тип. Если ауксиллярные клетки находятся на удалении от карпогона, из его брюшка после оплодотворения вырастают **соединительные, или ообластемные, нити** без поперечных перегородок. Перед их образованием копуляционное ядро (диплоидное ядро

образовавшейся зиготы) многократно митотически делится и клетки ооластемных нитей содержат диплоидные ядра. Ооластемные нити с диплоидными ядрами подрастают к ауксиллярным клеткам. В точке их соприкосновения оболочки растворяются, и происходит слияние кончика ооластемной нити и ауксиллярной клетки. Однако диплоидное ядро ооластемной нити и гаплоидное ядро ауксиллярной клетки не сливаются. Слияние ооластемной нити с ауксиллярной клеткой стимулирует деление диплоидного ядра ооластемной нити. Одно из них переходит в ауксиллярную клетку, другое остается в ооластемной нити, которая может расти и сливаться с другой ауксиллярной клеткой и т. д. Диплоидизированная ауксиллярная клетка отделяется перегородкой от ооластемной нити, затем делится на базальную и центральную клетки. Базальная клетка получает гаплоидное ядро ауксиллярной клетки, а центральная – диплоидное ядро. Из центральной клетки развиваются гонимобласты, клетки которых (карпоспорангии) образуют диплоидные **карпоспоры**. Гонимобласты с карпоспорангиями и карпоспорами рассматриваются как особая карпоспорангиальная фаза, или генерация – **карпоспорофит**.

3б тип. У высокоорганизованных багряннок ауксиллярные клетки образуются рядом с карпогоном до оплодотворения карпогона или после оплодотворения. Совокупность карпогона и ауксиллярной клетки или клеток называется **прокарпием**. В этом случае нет необходимости в образовании длинных ооластемных нитей. Ауксиллярная клетка просто сливается с брюшком оплодотворенного карпогона, после чего из нее развиваются гонимобласты с карпоспорами.

Тесные группы карпоспорангиев с карпоспорами независимо от их происхождения, называются **цистокарпиями**. Цистокарпии часто имеют покровы, состоящие из переплетающихся нитей. Цистокарпии могут иметь более плотные покровы тканевого строения с отверстием на вершине, через которое выпадают карпоспоры.

Гонимобласты и цистокарпии с карпоспорангиями, которые состоят из диплоидных клеток, формируются на гаметофитах рассматривают как особую генерацию в цикле развития – карпоспорофит. На карпоспорофите формируются диплоидные карпоспоры, из которых вырастает диплоидный спорофит (моноспорофит или тетраспорофит, в зависимости от типа спор бесполого размножения).

Цикл развития.

Таким образом, в цикле развития большинства красных водорослей известны три формы развития, сменяют друг друга 3 поколения: (n) гаметофит (самостоятельный организм) – ($2n$) карпоспорофит (гонимобласты и цистокарпии с карпоспорангиями; развивается на гаметофите) – ($2n$) тетраспорофит. Обычно гаметофит и спорофит изоморфные, иногда гетероморфные. На спорофите в результате мейоза формируются моно-би-тетра-поли-споры, из которых вырастает гаплоидный гаметофит.

Самостоятельными, свободноживущими являются два поколения – гаметофит и спорофит. Карпоспорофит – новообразование, свойственное только красным водорослям. Предполагают, что его наличие – эволюционная компенсация за потерю жгутиков.

Смена ядерных фаз происходит у красных водорослей по-разному: цикл полового воспроизведения может состоять из чередования самостоятельно живущих гаметофита и спорофита или включать две диплоидные фазы – карпоспорофита и тетраспорофита, из которых первый развивается на гаметофите.

Использование

Из красных водорослей агарофитов добывают *агар*, карраген и агароиды. Агар применяют в микробиологии (как добавки в питательную среду), в пищевой промышленности (для желе, мармеладов, консервирования мяса и рыбы), в фармакологии для приготовления капсул. Многие водоросли используют для кормовой муки и удобрений.

Классификация красных водорослей.

Принципы классификации: строение женских репродуктивных органов и процесс развития гонимобласта, а также тип таллома, некоторые особенности строения клетки. Система красных водорослей основывается на исследованиях крупного шведского альголога Кюлина.

Класс Бангиофициевые (*Bangiophyceae*)

Одноклеточные, колониальные, а также многоклеточные водоросли коккоидной, нитчатой, разнонитчатой и пластинчатой структуры таллома. Клетки одноядерные, часто со звездчатым хроматофором и пиреноидом. Поры между клетками обычно отсутствуют. Бесполое размножение осуществляется моноспорами. Половой процесс известен у немногих видов. Карпогон без трихогины. После оплодотворения зигота прорастает карпоспорами.

Род порфиридиум (*Porphyridium*). Наиболее примитивный представитель класса бангиевых. Клетки шаровидные одиночные или образующие бесформенные слизистые скопления буро-красного или сине-зеленого цвета. Встречаются на влажных затененных стенах, в прудах и т. п. Клетки размножаются делением. В каждой клетке со звездчатым хроматофором и пиреноидом возможно образование одной моноспоры.

Порфира (*Porphyra*) морская водоросль достигающая 20-30 до 50 см (2 м) в длину. Взрослый таллом является гаметофитом гаплоидным. Имеет вид широкой, тонкой пластинки овальной, округлой или ланцетной формы, с цельными либо лопастными, или надорванными краями. Короткой ножкой (подошвой) пластинка прикрепляется к подводным предметам. Таллом состоит из одного или двух слоев клеток, содержащих по одному или по два хлоропласта клеток. Порфира широко распространен в литоральной и сублиторальной зоне морей, обитает в Балтийском, Белом, Черном, Средиземном и др. морях. Окраска синевато-зеленого цвета с буроватым или пурпурно-красным оттенком.

Бесполое размножение гаметофита осуществляется моноспорами (гаплоидные апланоспоры), возникающими из вегетативных клеток путем митоза. Из моноспор развиваются новые листовидные талломы.

Половой процесс и цикл развития.

Из других клеток таллома образуются половые органы: сперматангии (антеридии) и карпогоны. Карпогоны и антеридии располагаются на талломе группами. Сперматангии – очень мелкие клетки, формирующиеся в результате взаимно перпендикулярных делений клеток таллома. В антеридиях формируются по 1-му спермацию, которые переносятся водой и попадают на карпогон. Карпогоны, в отличие от вегетативных клеток имеют короткий отросток – гомолог трихогины. Карпогон содержит одну яйцеклетку. После оплодотворения карпогон (зигота) непосредственно делится на 2–32 диплоидные карпоспоры, которые, как и спермации, выдавливаются и освобождаются в результате разбухания интерцеллюлярной (межклеточной) слизи.

Через несколько суток карпоспоры покрываются оболочкой и могут прорасти нитчатым диплоидным таллом, образующим на раковинах моллюсков красные пятна. Эта стадия долгое время считалась самостоятельным видом и называлась *Conchocelisrosea*. В одних клетках нитчатого таллома (моноспорангиях) формируются моноспоры, из которых развиваются снова нитчатые талломы конхоцелиса. В других клетках нитчатого таллома (колхоспорангиях) формируются в результате мейоза колхоспоры, из которых развиваются снова листовидные талломы порфиры.

Следовательно, у порфиры имеется гетероморфная смена генераций – крупного листовидного гаметофита и микроскопического нитчатого – спорофита. Обе генерации способны и к саморепродукции или самовоспроизведению. Наблюдается нерегулярная смена поколений.

В Японии порфира культивируется как морская с.-х. культура.

РЕПОЗИТОРИЙ БГПУ

Класс Флоридеофициевые (*Florideophyceae*)

Талломы многоклеточные разнообразны по внешней форме, обычно сложного анатомического псевдопаренхиматозного строения. Рост таллома верхушечный. Клетки чаще с париетальными хлоропластами без пиреноидов. Между клетками имеются поры. Бесполое размножение осуществляется чаще тетраспорами (мейоспорами), которые образуются на спорофитах. Самовоспроизведение спорофита моноспорами (митоспорами) может наблюдаться или отсутствовать. Половое размножение известно у подавляющего большинства флоридей. Карпогон с хорошо выраженной трихогиной. После оплодотворения развиваются гонимобласты либо из брюшка оплодотворенного карпогона, либо из ауксилярных клеток после слияния их с ообластемными нитями. Есть представители с прокарием. В жизненных циклах имеются обычно три генерации: гаметофит, карпоспорофит и тетраспорофит.

Порядок немалионовые (*Nemalionales*). Гонимобласты развиваются из оплодотворенного карпогона или из нижележащих клеток. Ауксилярные клетки, а значит и ообластемные нити отсутствуют. Развиваются в морях. Но могут встречаться и в пресных водах.

Батрахоспермум (*Batrachospermum*)- лягушечник, пресноводная водоросль из группы багрянок, представляется в виде разветвленных кустиков, окутанных бесцветной студенистой слизью, придающей им отдаленное сходство с яйцами лягушек. **Таллом псевдопаренхиматозный** одноосевого типа.

Батрахоспермум обитает в ручьях, реках, озерах с чистой прозрачной водой. Таллом (гаплоидный гаметофит) обычно имеет вид оливково-бурого слизистого кустика размером до 10 (20 см), прикрепленного к подводным субстратам. Он состоит из разветвленных длинных **однорядных осей, образованных крупными цилиндрическими клетками**. От каждой из них под поперечной перегородкой отрастают мутовки разветвленных ветвей ограниченного роста, образованных мелкими клетками с многочисленными хлоропластами. Базальные клетки мутовок (ассимиляторов) развивают коровые нити, которые растут вдоль главной оси, иногда переплетаясь, формируют многослойную кору. На клетках коровых нитей могут развиваться вторичные мутовки ассимиляторов. На ассимиляторах развиваются и карпогоны со сперматангиями. После оплодотворения из брюшка карпогона развиваются гонимобласты, конечные клетки которых формируют плотную группу карпоспор (по внешнему виду напоминают цистокарпий).

Карпоспоры прорастают стелющимся разветвленным нитчатым талломом, способным размножаться моноспорами. Этот нитчатый таллом является спорофитом и внешне выглядит иначе, чем гаметофит. Он имеет свое название *Chantransia* (шантранзия) – проросток. При благоприятных условиях на нем могут развиваться типичные талломы батрахоспермума с мутовчатым ветвлением. Значит, в верхушечных клетках шантранзии происходит редукционное деление (мейоз соматический). Цикл развития гаплодиплофазный с чередованием гетероморфных трех поколений – гаметофита – карпоспорофита – спорофита. Преобладает гаметофит. Спорофит способен к самовоспроизведению.

Род немалион (*Nemalion*). Если таллом батрахоспермума построен по одноосевому типу, то у морских водорослей из рода немалион таллом имеет многоосевое строение. Центральная часть слабоветвящегося слизистого шнура состоит из пучка продольных нитей, образованных длинными бесцветными клетками. От этих нитей радиально отходят короткие, обычно ветвящиеся, богатые хроматофорами нити, склеенные слизью. Органы полового размножения сперматангия и карпогоны развиваются на коротких веточках – ассимиляторах. У *Nemalion vermiculare* отмечена смена макроскопического гаметофита и микроскопического нитевидного тетраспорофита.

Распространение и экология

Красные водоросли широко распространены во всех морях, однако наибольшее число видов произрастает в тропических морях и нередко на больших глубинах (100–200

м). Благодаря имеющимся у них красным пигментам багрянки способны улавливать на больших глубинах зеленые, голубые и синие лучи. Нередко в пределах одного и того же вида глубоководные особи имеют ярко-малиновые ярко красные талломы, тогда как мелководные особи окрашены в желтоватый цвет. Этот факт пытается объяснить теория Энгельмана, согласно которой преобладание той или иной окраски на разных глубинах связано с силой и окраской световых лучей, достигающих разных глубин.

Немногие, преимущественно простейших представителей (*Batrachospermum*, *Letmanea* др.), живут в быстро текущих речках с чистой водой.

Поселяются морские красные водоросли обычно на каменистом субстрате, а также на живых и отмерших животных и растениях. Много среди красных водорослей эпифитов и эндофитов, полупаразитов и паразитов. Немногие из багрянок обитают в пресных водоемах, а также на влажной затененной почве.

Значение в природе и использование человеком

Морские красные водоросли являются важным источником органических веществ, а также пищей для водных животных. Известковые формы багрянок участвуют в формировании коралловых рифов.

Из красных водорослей получают (вываривают) агар (студенистое вещество), который широко используется в медицине, микробиологии, пищевой (кондитерской), целлюлозно-бумажной и текстильной промышленности. Агар в отличие от животного желатина, при комнатной температуре остается твердым и используется в лабораторной микробиологической технике для приготовления твердых питательных сред. Морские красные водоросли (вместе с другими) в виде водорослевой муки идут на корм домашним животным. Водорослевая мука используется и как удобрение. Ряд водорослей (виды родов *Rhodomenia*, *Porphyra* др.) употребляется человеком в пищу. Аквакультура некоторых красных водорослей широко практикуется в ряде стран Европы, Азии, Америки.

Происхождение и эволюция

Красные водоросли являются древнейшими организмами, их остатки обнаружены в отложениях мелового периода – мезозоя, по некоторым данным – еще раньше. Отсутствие жгутиковых стадий, особенности полового процесса резко выделяют красные водоросли среди других фотосинтезирующих талломных организмов. Сходство пигментов с сине-зелеными водорослями указывает на общее происхождение. Однако строение клетки и способы размножения цианей не позволяют видеть между ними близкие родственные связи. Отсутствие жгутиковых стадий у современных красных водорослей не давало возможности искать их предков среди первичных жгутиконосцев. Недавно (I. Simon-Bichard-Breud, 1972) появилось сообщение о существовании в клетках красной водоросли *Bonneimaisonia hutniera* крипт — видоизмененных скрытых жгутиков. Этот факт, возможно, позволит по-новому подойти к проблеме филогенетических связей.

Эволюция красных водорослей шла, вероятно, от амeboидных или коккоидных форм, которые дали начало бангиевым. От них произошли флоридеевые, более совершенные формы, у которых карпогон имеет длинную трихогину, хорошо приспособленную для улавливания сперматиев. Кроме того, у флоридей есть ауксиллярные клетки и ообластемные нити, способствующие увеличению продукции карпоспор.

Лекция 7.

Тема: Общая характеристика царства Грибы.

Цель: Познакомить с особенностями строения, размножения, онтогенеза, образа жизни грибов.

1. Признаки царства Грибы.
2. Систематика грибов и краткая характеристика отделов.
3. Строение грибной клетки.
4. Вегетативное тело и его видоизменения.
5. Размножение грибов.
6. Онтогенез и смена ядерных фаз.
7. Образ жизни, экология и распространение грибов.

Введение в тему

ГРИБЫ

По определению американского ботаника Р. Уиттейкера, к грибам следует относить гетеротрофные эукариотные организмы с осмотротрофным питанием. С особенностями питания связаны характерные черты строения, образа жизни и химических свойств грибов.

1. Наиболее распространенной формой вегетативного тела грибов (таллома) является *мицелий*, или грибница. Это многократно ветвящиеся нити (*гифы*), которые пронизывают субстрат, будь то почва, ткань растения или навозная куча. Такое строение оптимально для всасывания из субстрата питательных веществ всем телом.

2. Большинство органических веществ в субстрате находится в форме биополимеров — полисахаридов, белков и крупных молекул других веществ, неспособных проникать через клеточную мембрану. Гифы грибов, выделяя в окружающую среду активные ферменты *деполимеразы*, разрушают полимеры до способных транспортироваться в клетку моно- или олигомеров.

3. Клетки грибов развивают огромное, несопоставимое с клетками других эукариотных организмов тургорное давление, позволяющее им, как насосу, всасывать из окружающей среды растворенные в воде питательные вещества.

4. Поскольку все вегетативное тело погружено в субстрат, у многих грибов возникают проблемы с распространением спор. Поэтому большинство грибов формируют споры на специальных спороносцах, поднимающихся над субстратом. То, что в просторечье называют «грибами», является их спороносящими органами.

Такие морфологические и эколого-трофические особенности присущи большой группе организмов, которые в предыдущие годы рассматривались в качестве классов единого отдела «Грибы». Однако уже в то время было известно, что некоторые грибы (классы *Hyphochytriomycetes* и *Oomycetes*) имеют кардинальные отличия в ультраструктуре жгутиков и митохондрий, химическом составе и других свойствах от остальных грибов. По перечисленным признакам они имели больше сходства с гетероконтными (разножгутиковыми) желто-буро-окрашенными водорослями, чем с другими грибами. Эти различия были подтверждены молекулярными филогениями.

Показано, что большинство грибов имеет монофилетическое (от одного корня) происхождение и формирует самостоятельное царство *Eumycota*. Классы *Hyphochytriomycetes*, *Oomycetes* и сетчатые слизевики, относимые ранее к миксомицетам (класс *Labyrinthulomycetes*), имеют общее происхождение с отделом *Ochrophyta* и образуют вместе с ним самостоятельное царство *Stramenopila*. Долгое время господствовало представление, что оомицеты — ветвь гетероконтных водорослей (на основании морфологических аналогий их относили к желтозеленым), потерявшая хлоропласты. Многие соображения, в том числе и те, которые основаны на данных молекулярной филогении, показывают, что эти организмы составляют ветвь *страменопил*, отклонившуюся до того, как зоофлагеллятный предок приобрел в качестве хлоропласта одноклеточную красную водоросль.

В связи с вышесказанным многие микологи вообще не рекомендуют называть оомицеты и родственные им группы «грибами», предлагая такие названия, как **«псевдогрибы»**, **«грибоподобные организмы»** и т.п. В нашей дисциплине они рассматриваются не среди грибов, а отдельно, после изучения царства Грибы, единого царства *Mycota*.

Что касается «истинных грибов», то их статус поднят с отдела до царства, отдельные классы рассматриваются как отделы; 2) с позиций филогении класс *Deuteromycetes* (несовершенные

грибы), в который объединяли сумчатые (главным образом) грибы, вторично утратившие половое спороношение, упраздняется, ибо входящие в него организмы полифилетичны (произошли от разных предков). Рассмотрение дейтеромикетов как отдельной группы в учебной дисциплине, хотя и с оговорками, вызвано многообразием этих грибов и той важной ролью, которую они играют в природе и хозяйственной деятельности.

1. Царство Грибы — *Fungi*, или *Mycota*

Грибы в настоящее время – это самостоятельное царство живых организмов наряду с животными (царство *Animalia*) и растениями (*Plantae*), самостоятельность которого официально признали на Всемирном ботаническом конгрессе в Ленинграде в 1976 году. Первоначально в него входили все грибы и слизевики. В настоящее время – только 5 отделов, рассмотренных ниже, которые составляют единую филогенетическую группу высшего таксономического ранга — царство *Fungi* (настоящие грибы).

К царству Грибы относят неподвижные (за исключением подвижных стадий у хитридиомикот) в основном нитчатые (мицелиальные) с неограниченным апикальным ростом гетеротрофные эукариотные организмы с абсорбционным способом питания, имеющие клеточные оболочки, в состав которых основным компонентом входит хитин и структуры, формирующие споры.

На филогенетическое родство отделов в пределах царства указывают общие цитологические, биохимические и генетические признаки:

1. В клеточных стенках преобладает хитин и глюканы (у *Zygomycota* хитин и хитозан), зап. в-во **гликоген**;

2. Биосинтез лизина идет через **α -аминоадипиновую (ААД) кислоту** как у животных;

3. Сходная последовательность нуклеотидов (азотистых оснований) в рибосомной РНК (малых субъединицах) и других молекулах РНК и ДНК.

4. Кристы митохондрий **пластинчатые**.

5. Аппарат Гольджи находится в зачаточном состоянии в виде одиночных цистерн, диктиосомы отсутствуют (за исключением хитридиомикет)

6. Митоз закрытый. Клеточные ядра мелкие с крошечными хромосомами, их окрашивание по Фельгену обычно не удается.

7. Полное отсутствие подвижных стадий (т.е. споры жгутиков не имеют, за искл. *Chytridiomycotas* 1 гладким жгутиком)

8. В пределах царства у классов *Ascomycetes*, *Basidiomycetes* и *Ustomycetes* сформировался уникальный трехфазный половой цикл. Слияние двух различных в половом отношении клеток на первых порах не сопровождается кариогамией; их ядра размножаются в дикариотичных гифах путем неоднократных синхронных митозов. Их слияние происходит лишь незадолго до образования мейоспорангиев (сумок или базидий) или в них самих; возникающая при этом диплофаза обычно очень короткая и быстро сменяется мейозом. Поэтому таллом может быть гаплоидный или дикариотический.

9. Для представителей царства *Fungi*, как и для всей эколого-трофической группы – грибы характерен гетеротрофный тип питания, осмотротрофный (абсорбционный) способ поглощения полупереваренного вне организма материала всей поверхностью гиф (несептированных или септированных) мицелия, состоящих из трубчатых клеток, размножение и распространение с помощью спор. У простейших хитридиомикет – таллом плазмодиальный или ризомицелий. Вегетативно грибы распространяются с помощью гиф или же образуют колонии из одиночных клеток (дрожжевидный рост). Внутри мицелия клетки соединяются между собой порами, строение которых относится к характерным признакам таксонов высокого ранга.

К настоящему времени описано свыше **70 тыс. (100 тыс) видов** грибов, что, по мнению ученых (Каратыгин, 1994, с.14) составляет **около 5 %** от реально существующих в природе. Предполагаемое число видов грибов **около 1,5 млн.**

Все эти виды грибов в той или иной степени связаны с жизнедеятельностью около **280 тыс** видов сосудистых растений как биотрофы, некротрофы или сапротрофы. Кроме того примерно **13,5 тыс** видов грибов насчитывается среди микобионтов лишайниковых ассоциаций. Лишь **1,5 %** видов грибов связаны с представителями животного царства как зоо- и антропофилы.

Отличительные признаки грибов и грибоподобных организмов как эколого-трофической группы.

Признаки грибов:

Как у растений	Как у животных
Хорошо выражена клеточная стенка	Микрофибриллы клеточной стенки на 75 % состоят из полисахарида хитина, а у растений из целлюлозы
Абсорбционный способ питания (всасывают пищу всей поверхностью клеток)	Гетеротрофный тип питания
Размножение и распространение спорами	В процессе обмена веществ образуется мочевины
Неподвижность в вегетативном состоянии	Запасной продукт – гликоген
Неограниченный верхушечный рост и боковое ветвление	
Только для грибов	
1. Вегетативное тело грибов – мицелий, состоящий из отдельных нитей или гиф. (Совокупность нитей или гиф – это и есть мицелий)	
2. Деление клеток идет только в поперечном направлении и вследствие этого никогда не образует настоящих тканей (ложная ткань плектенхима образуется переплетением нитей)	
3. Внеорганизменное переваривание пищи	
4. Ферментативный аппарат грибов осуществляет деструкцию в основном лигно-целлюлозного (лигнин, целлюлозу) комплекса растений	
5. У большинства представителей ни на одной стадии своего жизненного цикла не образует подвижных клеток	
6. Наличие ламелл – особых мембранных структур (небольших телец сферической или эллипсоидной формы, имеющих вид пузырьков) между клеточной стенкой и цитоплазматической мембраной	
7. Митохондриальные кристы плоские у настоящих грибов (у оомицет и гифохитридиомитет - трубчатые)	
8. Особенности М и М! (не сбрасывается ядерная оболочка)	
9. У настоящих грибов синтез аминокислоты лизина идет через адипиновую кислоту (у оомицет через альфа-аминопимелиновую кислоту).	
10. Специфичная последовательность азотистых оснований в малых субъединицах рибосомальной РНК у большинства грибов (у оомицет другая, сходная с таковой хромобионтных гетероконтных водорослей)	

2. Систематика грибов и краткая характеристика отделов.

Систематика грибов, т. е. разделение представителей царства на отделы, классы, порядки, семейства, роды и виды, основана на морфологических, биологических, физиологических, биохимических, генетических, цитологических и других особенностях организмов. В настоящее время в систематике большое значение уделяется особенностям структуры ДНК и РНК отдельных организмов и групп, что привело к значительным изменениям в системах грибов и грибоподобных организмов. По мере накопления новых сведений о грибах периодически пересматривались принципы их систематики; этот процесс продолжается.

Современная систематика строится с учетом эволюционных связей между отдельными группами грибов на основе сравнения молекул ДНК и РНК. Основа ее — вид. Для характеристики вида используют комплекс морфологических, физиологических и других признаков, причем для фитопатогенных грибов в первую очередь учитывают

специализацию по питающему субстрату как главнейшую особенность гетеротрофных организмов.

В современной систематике растений, грибов и животных принят принцип иерархии, соподчинения. Суть его в последовательном объединении групп одного ранга в группы более высоких рангов. Достаточно обособленные группы организмов, связанные той или иной степенью родства, называют таксонами. В микологии принят Международный кодекс ботанической номенклатуры, т.к. грибы долгое время относили к царству Растения. В соответствии с ним существует следующая система таксономических категорий грибов:

Таксономическая категория	Окончания в названии таксонов	Пример таксона	Кодекс ботанической номенклатуры	Словарь грибов
Царство		Mycota, Fungi		
Отдел	-mycota	Basidiomycota		
Класс	-mycetes	Basidiomycetes		
Порядок	-ales	Agaricales		
Семейство	-aceae	Agaricaceae		
Род		Agaricus		
Вид		A. bisporus		

По современной классификации к царству Грибы — **Fungi**, или **Mycota** относят настоящие грибы. Царство Грибы — Mycota обычно подразделяется на несколько отделов:

Отд. Chytridiomycota – вегетативное тело одноклеточное, иногда лишенное клеточной стенки, клетка с ризомицелием или слабо развитый ценоцитный мицелий. Подвижная стадия с одним задним бичевидным жгутиком.

Отд. Zygomycota – хорошо развитый у большинства представителей неклеточный мицелий, известны дрожжевидные формы. Бесполое размножение неподвижными спорангиоспорами, реже односпоровые спорангии отрываются целиком и функционируют как конидии, иногда формируются настоящие конидии (у энтомофторовых грибов). Мейоспоры образуются в зародышевом спорангии. Половой процесс зигогамия как разновидность гаметангиогамии по способу слияния их содержимого.

Отд. Ascomycota – Хорошо развитый септированный мицелий. Митоспоры (споры бесполого размножения) на специальных клетках – конидиеносцах и называются конидиями. Мейоспоры образуются внутри специальных клеток – сумок или асков.

Отд. Basidiomycota – Хорошо развитый септированный мицелий 2-х типов, бесполое размножение конидиями (или отсутствует). Мейоспоры образуются открыто на специальных клетках – базидиях.

Отд. Deuteromycota – Хорошо развитый септированный мицелий. Размножаются только бесполом путем – конидиями. Не соответствуют отделу и классу в обычном понимании, т.е. группе порядков филогенетически близких, связанных единством происхождения. Представляют разнородную в филогенетическом отношении группу – производное предыдущих двух отделов. Формальный отдел. Сюда же относят анаморфные грибы, половая стадия которых — *телеоморфа* — неизвестна. Эти грибы проходят весь жизненный цикл в бесполой стадии, называемой *анаморфой*. Ранее их относили к несовершенным грибам — дейтеромицетам — *Deuteromycetes*.

Lichenes

3. Строение грибной клетки.

Имеет принципиально сходную организацию, свойственную для любой эукариотической клетки. Некоторые особенности:

1. Клеточная стенка:

- хорошо выражена, имеет толщину $\approx 0,2$ мкм,
- постоянно расширяется и изменяется по мере роста гиф,
- является экскреторной органеллой,

- определяет форму клетки наряду с другими условиями (тургором и силами, генерируемыми соседними клетками), и гарантирует ее относительные стабильность и самостоятельность,

- состав клеточной стенки определяет ее форму, свойства и служит важным таксономическим признаком:

- аморфный матрикс образован преимущественно глюканами, другими полисахаридами (глюкоманнаны), и др. в-ми (в частности в качестве включения в клет. стенке нах-ся темноокрашенный пигмент меланин, растворимые сахара, белки, аминокислоты, фосфаты и др. соли);

- Главными компонентами клет. стенки являются микрофибриллы, образованные у большинства грибов азотсодержащим полисахаридом **хитином**, у **зигомицет** – **хитин-хитозан**, **но нет глюканов**, у **оомицет** – **целлюлоза** β -глюкан, у дрожжей – Маннан- β -глюкан, количество хитина снижено.

(хитин устойчивее к микробному разрушению, чем целлюлоза, входит в состав наружного покрова членистоногих, но никогда не встречен у растений)

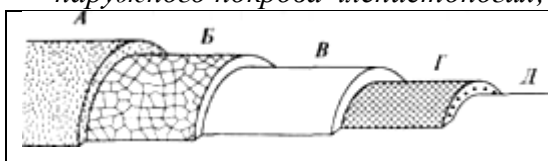


Рис. 43. Схема строения многослойной клеточной стенки гриба аскомицетов:

А — пептидоглюкан наружного слоя; Б — фибриллы (3-1,3-глюкана); В — пептиды; Г — хитиновые волокна; Д — плазмалемма

4) деление клетки обычно не зависит от деления ядра (особенно в вегетативном талломе)

2. Ломасомы – мембранные структуры, имеющие вид пузырьков, располагаются между клеточной стенкой и плазмалеммой.

3. Ядра у настоящих грибов обычно мелкие с крошечными хромосомами, окрашивание ядер по Фельгену в период интерфазы обычно не удается;

4. Количество ядер в клетке от 1-2 (дикарион) до 20-30. В ценоцитном мицелии значительно больше. При этом каждое ядро имеет свою сферу влияния – энергиду.

5. Особенности митоза и мейоза:

- ядерная оболочка обычно не разрушается (за исключением части миксомицетов и отдельных представителей других групп.). Внутри ядра образуется аппарат веретена, лишенный центриолей. При образовании дочерних ядер ядерная мембрана перешнуровывается.

6. Митохондрий обычно несколько. Они мелкие (ДИАМЕТР 0,5-0,8 МКМ, ДЛИНА – от долей мкм до неск. мкм.). Митохондриальные кристы у настоящих грибов плоские, (пластинчатые, ламеллярные). У оомицетов и гифохитридиомицетов – трубчатые, тубулярные.

7. Аппарат Гольджи, как правило, образован простыми цистернами.

8. Запасные включения в цитоплазме – гранулы гликогена, капли липидов. В вакуолях часто обнаруживаются гранулы белков, волютин, липиды, жиры.

9. Споры жгутиков не несут у настоящих грибов, а у остальных имеют фибриллярное строение (9 пар + 2 центральные как у всех эукариот).

2. Вегетативное тело и его видоизменения.

Вегетативное тело – это часть организма, выполняющая функции роста, развития, вегетативного размножения.

Вегетативное тело или таллом большинства грибов может быть четырех типов: амeboидный (плазмодиальный) таллом, дрожжеподобный (одиночные почкующиеся клетки), одноклеточный таллом с ризомицелием, мицелиальный таллом.

1) **амeboидный таллом (= голый протопласт = голая плазменная масса).** Имеется у наиболее примитивных внутриклеточных паразитов из отдела хитридиомицетов. Особенности:

- Одноядерная клетка, которая в вегетативном состоянии не имеет собственной клеточной стенки. Кроме цитоплазматической мембраны клетка может быть защищена еще уплотненным периферическим белковым слоем – перипластом
- Развивается внутри клетки хозяина (интраматрикулярно),
- Недолговечно и через несколько дней превращается в зооспорангий с подвижными зооспорами, которые снова заражают хозяина – холокарпический таллом.

Многоядерный таллом такого типа называется плазмодиальный.

2) **дрожжеподобный тип таллома** – одиночные почкующиеся или (редко) делящиеся клетки (дрожжи), покрытые клеточной стенкой. Иногда вследствие нерасхождения при почковании материнских и дочерних клеткообразуются короткие легкораспадающиеся цепочки клеток (псевдомицелий). При размножении дрожжей почкованием новая клетка образуется не вследствие врастания клеточной стенки внутрь клетки, как у мицелиальных грибов, а локальным вздутием оболочки, в которое переходят разделившееся ядро и другие органеллы. Известны в небольшом числе «делящиеся дрожжи», у которых клетки делятся врастанием оболочки.

Фазы (этапы) дрожжевого роста (или как происходит почкование?):

- Митотическое деление ядра
- Образование почки (локальное вздутие оболочки)
- Миграция дочернего ядра в почку
- Отделение почки от материнской клетки с помощью хитинового кольца (хитинового рубца, который остается на месте отделения почки)
- Увеличение размеров дочерней клетки

Общая продолжительность вегетативного цикла составляет около 1,5 часа (90 минут). Дрожжевая клетка не может почковаться бесконечно. Число прошедших делений можно установить по хитиновым кольцам. В активно растущей популяции дрожжей 50 % клеток не почкуются (девственные), 25 % – клетки, претерпевшие одно деление; 12,5 % – два (т.е. клетки, образовавшие две почки) и т.д. Старые клетки крупнее молодых.



3) **одноклеточный таллом с ризомицелием** (первичный, зачаточный мицелий). Ризомицелий – это разветвленные нитевидные структуры, выросты клетки, погруженные в субстрат и не имеющие ядер. (На поверхности субстрата, т.е. экстраматрикулярно развивается клетка с ядром, а в субстрат отходят тонкие разветвленные безъядерные ее отростки). Ризомицелий не может развиваться самостоятельно и регенерировать как настоящий мицелий. Но он обеспечивает примитивную дифференциацию вегетативного тела. В субстрат проникает лишь ризомицелий, который выполняет некоторые функции мицелия: прикрепление к субстрату, закоривание; поглощение питательных веществ; транспортировку их в основную часть тела. Если таллом представлен одной клеткой с ризомицелием, то он называется моноцентрическим (иногда называют ризомицелий моноцентрический). У некоторых грибов ризомицелий удлиняется и в него переходят ядра, и он образует расширения в виде других амебоидных клеток с ядрами и называется полицентрический таллом.

Ризомицелий рассматривается как зачаточный мицелий, эволюционная ступень к настоящему неклеточному мицелию

4) **настоящий мицелий** или мицелиальный таллом. Представляет собой покрытые клеточной стенкой разветвленные тонкие трубчатые нити (= гифы) содержащие ядра, разделенные внутренними перегородками (= септами) на фрагменты (клеточный или септированный мицелий) или не фрагментированные (неклеточный, ценоцитный, несептированный мицелий). Состоит из тонких трубчатых нитей – гиф (гифа).

5) Для многих грибов характерен мицелиально-дрожжевой диморфизм в зависимости от условий среды.

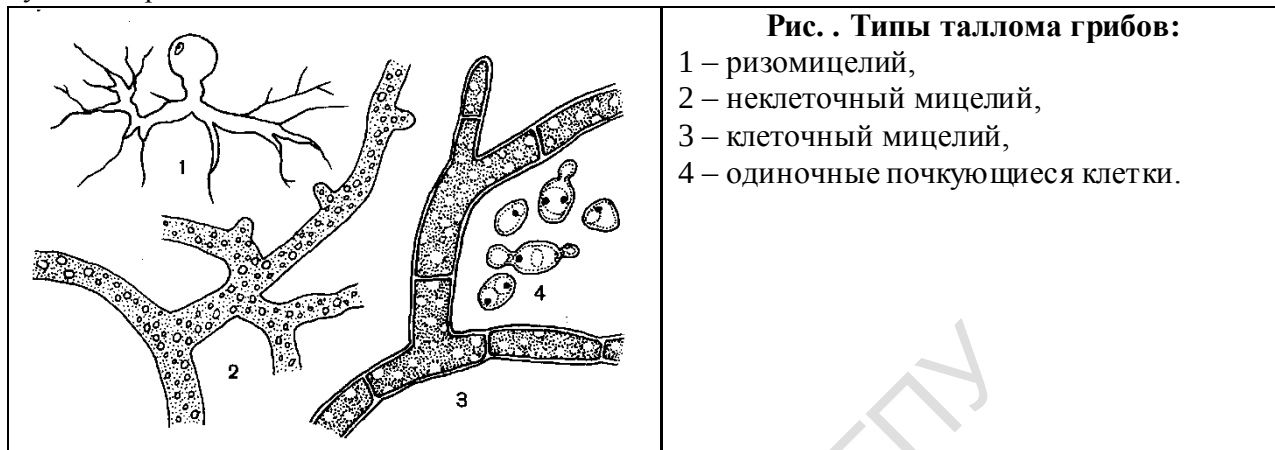


Рис. . Типы таллома грибов:

- 1 – ризомицелий,
- 2 – неклеточный мицелий,
- 3 – клеточный мицелий,
- 4 – одиночные почкующиеся клетки.

Мицелий состоит из гиф:

Свойства гиф:

- Развивается из споры, кусочков мицелия, других вегетативных структур: спора прорастает ростковая (проростковая) трубка (росток) ветвление мицелий (разрастается радиально по всем направлениям).
- Имеет апикальный (верхушечный) рост и боковое ветвление.
- Диаметр гиф от 1 мкм до 30 мкм, но у некоторых представителей может достигать 1000 мкм, т.е. 1 мм.
- Способность образовывать многочисленные анастомозы (= слияния) боковых веточек друг с другом, что придает прочность мицелиальной структуре.
- Большая скорость роста (за 24 ч. может образовать мицелий общей длиной более 1 км).
- Живет в зависимости от вида от нескольких дней (эфемерный) до 1-2 и десятков лет (трутовые).

Как происходит прорастание спор и рост мицелия?

Рассмотрим прорастание споры на примере сумчатых грибов. Спора (конидия) сумчатых грибов имеет двухслойную клеточную стенку. Наружный слой – жесткий, внутренний – пластичный. При благоприятных условиях (достаточно влаги и тепла на органическом субстрате) спора поглощает влагу и набухает, увеличиваясь в размерах и образуя «проростковый шар». При этом внутренний слой ее оболочки разрастается, а наружный слой разрушается на фрагменты. Под внутренним слоем снова закладывается новый слой оболочки. По периферии «проросткового шара» накапливаются крупные и мелкие пузырьки – микровезикулы. В крупных везикулах – хитосомах – содержится неактивная форма фермента хитинсинтазы необходимого для полимеризации ацетилглюкозамина в линейные молекулы полимера хитина. В более мелких пузырьках содержатся литические ферменты (=ферменты-разрушители) – глюканазы, хитиназы и др.

Везикулы транспортируются (=доставляются) в точку роста при участии элементов цитоскелета – микротрубочек и микрофиламентов. При контакте мембраны пузырьков с плазмалеммой кончика гифы, они (мембраны) объединяются. При этом происходит экзоцитоз и содержимое пузырьков выливается в пространство между плазмалеммой и клеточной стенкой. Здесь литические ферменты размягчают каркас клеточной стенки, позволяя достраивать его новыми полимерами хитина. Доставленный в хитосомах

фермент хитинсинтетаза активизируется и синтезирует хитин, необходимый для построения новых слоев клеточной стенки.

Литические ферменты необходимы и для ветвления гиф: в определенных местах они разрыхляют стенку, которая под давлением клеточного содержимого образует вырост. Между отдельными ветвями возникают анастомозы, армирующие колонию.

Более простое изложение данного вопроса ниже.

Спора, конидия вначале увеличивается в объеме, и округляется, образуется «проростковый шар». На нем вскоре возникает выпячивание, которое локально прорывает или лизирует стенку споры и вытягивается в несептированную проростковую трубку. У ее вершины скапливаются пузырьки, синтезирующие клеточную стенку. Трубка удлиняется на вершине, превращаясь в гифу, и начинается ее равномерное септирование у высших грибов. С появлением первой поперечной стенки (септы) процесс прорастания считается завершенным. Позднее у вершины гифы или в разных ее местах развиваются боковые выросты, развивающиеся в боковые гифы. Происходит ветвление и из гифы формируется мицелий.

Пример записи при составлении цикла развития

Спора – прорастает – проростковая трубка – вершечный рост, боковое ветвление (в.р.,б.в.) – мицелий (разрастается радиально по всем направлениям)

Прорастание спор: сферический (А, Б) и полярный (Г, Д) типы. А. Спора с клеточной стенкой из двух слоев (1, 2) перед прорастанием. Б. Проростковый шар в конце сферической фазы роста. От наружной споровой стенки остаются отдельные фрагменты (1) поверх бывшего внутреннего «пластичного» слоя (2), значительно расширившегося за счет интуссусцепционного роста. Внутри уже заложился новый слой (3). Хитосомы (4), т.е. относительно крупные пузырьки (мелкие, обладающие литической активностью, не указаны), более или менее равномерно распределены в периферической цитоплазме. В. Образование проростковой трубки; указаны только клеточная стенка (слои 2 и 3), хитосомы (4) и ядро (5). Более старая часть споровой стенки (2) прорвана, в проростковую гифу распространяется сперва только внутренний слой стенки (3). Г. Растущий конец гифы <i>Drechslerasporokiniana</i>. Пузырьки (уже на стадии В) скапливаются в ее вершечной области, а большинство митохондрий (6) располагается несколько дальше от вершины гифы примерно параллельно ее оси {А—В: схематично, примерно $\times 400$; Г: около $\times 20000$; В—Г: по Cole, Samson, 1979}	

Типы гиф по внутреннему строению:

- 1) Несептированные (ценоцитные). Лишены перегородок и представляют собой по сути как бы одну гигантскую клетку с большим числом ядер. «Ценоцитный» – значит «заключенный в общий сосуд», т. е. не разделенный внутри клеточными стенками. В течение роста ценоцитного мицелия ядра делятся многократно, а клеточные перегородки (= септы) вслед за делением ядер не образуются. Септы – поперечные клеточные стенки – в ценоцитных гифах отделяют поврежденные

участки или репродуктивные органы. Ценоцитный мицелий характерен для представителей отделов хиридиомикота, оомикота и зигомикота.

- 2) Септированные (клеточные). Разделены перегородками – септами – на отдельные клетки, в которых может быть от одного до нескольких ядер. Клеточный или септированный мицелий может быть гаплоидным (у аскомикот), дикариотичным (вторичный мицелий у базидиомикот), гаплоидным со многими гетерокарионами (у несовершенных грибов)

Септа – поперечная перегородка в гифе, развивающаяся от периферии к центру.

Особенности септ:

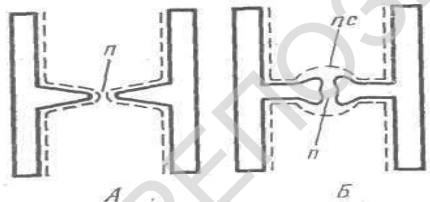
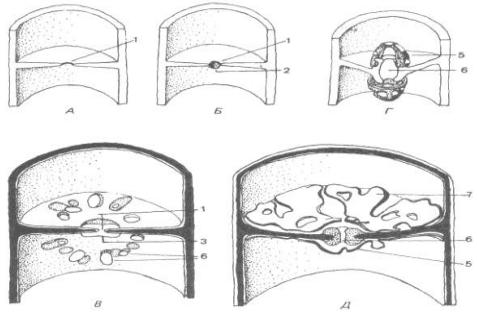
1. септы образуются за счет врастания клеточных покровов (клеточной стенки и мембраны) от периферии (от стенки гифы) к центру (подобно диафрагме микроскопа или оптического фотоаппарата = центрипетально). Они обычно развиваются синхронно делению ядра (у сумчатых и базидиальных) или не связаны с делением ядер, т. е. независимо от деления ядер – у ценоцитных), Обычно в центре септы остается пора.

2. септы имеют поры (=отверстия), через которые соседние клетки сообщаются друг с другом (через них перемещаются из клетки в клетку питательные вещества или даже клеточные структуры.). По количеству пор в септе септы бывают мультипоровые(= многопоровые), т.е. содержат несколько отверстий и унипоровые(= однопоровые), т.е. содержат одну крупную центральную пору.

Унипоровые септы бывают 2 видов:

- простая септа – это поперечная перегородка, которая по направлению к центру клетки истончается, оставляя в центре пору, через которую в соседние клетки могут переходить цитоплазма и даже ядра. (У сумчатых, сепробазидиальных и ржавчинных из базидиальных)

- Долипоровая септа – это поперечная перегородка, которая по направлению к центру клетки утолщается, т. е. в центре клетки у поры септа имеет трубчатое расширение, прикрытое с обеих сторон мембранными структурами – поровыми колпачками или парентосомами. Парентосомы – это мембранные структуры, прикрывающие долипоровую септу с обеих сторон. Крупные внутриклеточные структуры через такую пору не переходят. Долипорово-парентосомная септа имеется у базидиальных грибов (холобазидиомицет).

	Строение септ (перегородок) у грибов. <i>А</i> — простая септа аскомицетов; <i>Б</i> — долипоровая септа базидиомицетов: <i>nc</i> — парентосомы, <i>n</i> — пора
	Простые септы: <i>А</i> — с порой (1), <i>Б</i> — с порой (1) и тельцем Воронина (2) типичным для аскомицетов; <i>В</i> — с порой (1), закрытой оптически плотной цитоплазмой (3) и окруженной вакуолями (6); <i>Г</i>, <i>Д</i>. Долипоровые септы с долипорой (6) и пористой парентесомой (поровым колпачком; 5), которая связана с эндоплазматическим ретикулулом (7)

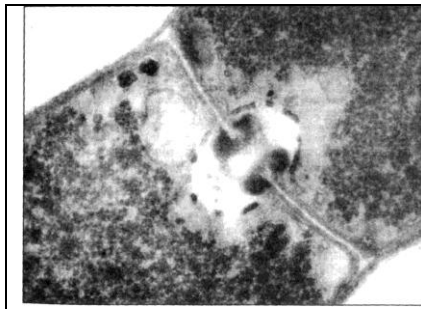


Рис. 38. Долипоровая септа в перегородках гиф базидиального гриба шампиньона *Agaricus bisporus*. Видны центральные дискообразные утолщения и перфорированная мембрана — парентосома (фото О. В. Камзолкиной)

Пора может замыкаться в определенный момент (например, перед отделением конидий) или закупориваться тельцами Воронина (модифицированные пероксисомы, включения белковой природы).

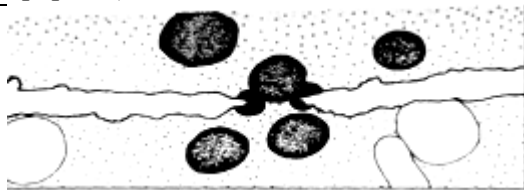
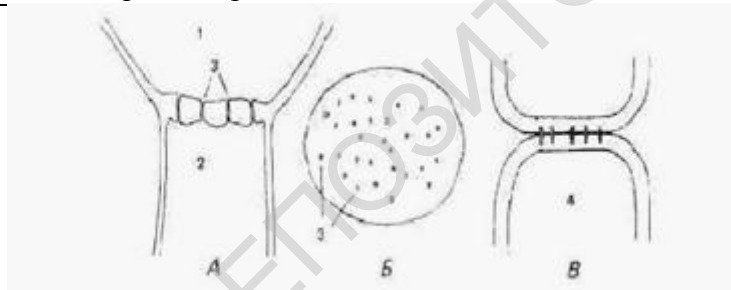


Рис. 37. Тельца Воронина (одно из них перекрывает септу)

Мультипоровые септы также бывают двух видов:

- Мультиперфоратные септы – мультипоровые септы с крупными порами, диаметр которых сравним с диаметром пор унипоровых септ.
- Плазмодесматные септы (= микропоровые септы) – поперечные перегородки перфорированные (пронизанные) многочисленными микропорами (= узкими порами) часто содержащими десмотубулы. Связи между протопластами соседних клеток здесь, как и в ботанике, называют «плазмодесмами». Имеется у некоторых хитридио – зиго – аскомикот.



Септы грибов с микропорами:
 А. Хитридиомицет *Entophlyctis* sp.; септа между спорангием (1) и ризоидом (2).
 Б., В. *Geotrichum candidum* (анаморфа эндомицета *Dipodascus*).
 Б. Септа в месте прикрепления конидии.
 В. Клеточные стенки между прилегающими друг к другу клетками с уже замкнувшимися микропорами; продольный разрез цепочки конидий

По местонахождению относительно субстрата мицелий бывает: – субстратный (часть мицелия, пронизывающая субстрат); – поверхностный – часть мицелия расположенная на поверхности субстрата; – воздушный – приподнимается над субстратом (на нем обычно формируются органы размножения).

По продолжительности жизни мицелий бывает: эфемерный – живет несколько дней; однолетний – 1 год; двулетний – 2 года; многолетний – десятки лет (трутовые). Продолжительность жизни зависит от вида гриба.

Преимущества мицелия:

1. способен распространяться на большие расстояния и захватывать большие участки субстрата;
2. имеет максимально возможную поверхность по отношению к объему и значит, оптимален для осмотротфных организмов;
3. дает большие возможности для дифференциации тела грибов (субстратный, поверхностный, воздушный);

4. на основе мицелия возникают различные приспособления, связанные с условиями обитания и образом жизни видов, т. называемые **видоизменения мицелия и специализированные структуры (особые органы)**.

В процессе жизни гриба питательная среда изменяется, и мицелий в целом или его отдельные части видоизменяются в зависимости от выполняемой функции, т. е. наблюдается функциональная и морфологическая дифференцировка таллома, обусловленная адаптациями к условиям жизни. Среда может обедняться питательными веществами, высыхать или разжижаться, изменяется pH и т.д. Но выживанию грибов это обычно не угрожает, т. к. в процессе эволюции у них сформировались реакции на изменяющиеся условия существования. Вегетативный рост продолжается образованием органов бесполого размножения, а затем наблюдается переход к репродуктивной фазе. Внешне это выражается в образовании воздушного мицелия, конидий или плодовых тел. К концу такого развития все части вегетативного таллома (у голокарпических форм) превращаются в покоящиеся или расселительные структуры или отмирают вовсе.

(Таблица Мюллер, с. 49. табл. 4 Функциональная и морфологическая дифференцировка таллома.)

Мицелий – своего рода один большой «кишечник» и он несет только одну функцию, обеспечивающую питание. В процессе адаптации к изменяющимся условиям жизни мицелий изменяется и начинает выполнять другие функции, которые обеспечивают его выживание в окружающем мире. Все видоизменения можно свести к обеспечению двух функций — вегетативной и репродуктивной (пропагативной). Вторая функция будет рассмотрена в последующих разделах, а здесь остановимся на первой.

Вегетативная фаза – рост, увеличение биомассы.

Репродуктивная фаза – размножение, споруляция, расселение.

Видоизменения мицелия, которые обеспечивают вегетативную функцию можно разделить на 3 основные группы:

1 группа – **Особые структуры (органы) вегетативного таллома** (обеспечивают питание и рост). Среди них выделяют особую группу – *инфекционные структуры*, которые выполняют функцию заражения растения или животного и питания в теле хозяина и за счет хозяина;

2 группа – *проводящие и поддерживающие структуры*, которые выполняют функцию поддержания целостности мицелия в пространстве;

3 группа – *покоящиеся структуры*, которые выполняют функцию обеспечения выживания.

Конечно, такое деление, как и всякая другая биологическая классификация, условно, ибо многие грибные структуры полифункциональны. (Например, зиготические (а, следовательно, пропагативные, а не вегетативные) структуры многих грибов покрыты толстыми оболочками и несут функцию выживания, а вегетативные хламидоспоры наряду с функцией выживания обеспечивают размножение и распространение).

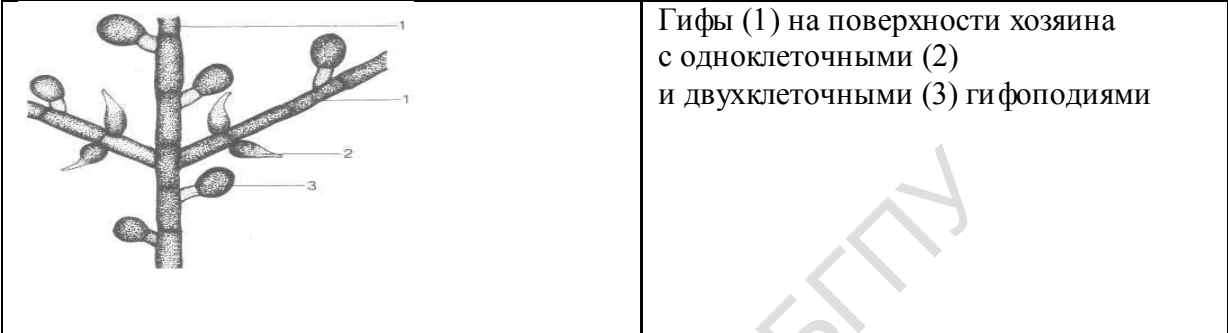
1 группа **Особые структуры (органы) вегетативного таллома** (обеспечивают питание и рост паразитических грибов) – *инфекционные структуры*

Апрессории – это специализированные органы прикрепления типа присосок у эктопаразитов. Формируются как короткие боковые выросты с вздутыми концами проростковых трубок или гиф на кутикуле хозяина или как разросшиеся концевые части гиф, имеющие вид плоских лопастей. Ф-я: механически удерживают гриб на поверхности растения, пока он прорывает кутикулу и клеточную стенку; препятствуют сдуванию гриба ветром и смыванию дождем, служат для прикрепления мицелия к субстрату.

Механизм действия апрессория описан в 1 томе Ботаники на стр. 63: «Апрессорий плотно прилегает к кутикуле за счет выделяемых наружу гидрофобных белков *гидрофобинов*, служащих «вакуумной смазкой». Гифа секретирует гидрофобины в виде мономеров (отдельных молекул), очень прочных вследствие наличия четырех внут-

римолекулярных дисульфидных мостиков. На границе вода— воздух или при соприкосновении с гидрофобной поверхностью молекулы полимеризуются, образуя монослой, в котором гидрофобные участки молекулы обращены наружу от гифы (как в мембранных структурах). Этот монослой, во-первых, уменьшает поверхностное натяжение водяной пленки и позволяет кончикам гиф подниматься из воды в воздушную среду; во-вторых, он обеспечивает плотное прикрепление гиф фитопатогенных грибов к гидрофобной кутикуле, покрывающей поверхность растений. На участке оболочки апрессория, не соприкасающемся с кутикулой, откладывается меланин, а в растение из апрессория выделяются гидролитические ферменты, разрушающие кутикулу и клеточную стенку растения».

Гифоподии – постоянные по форме, регулярно повторяющиеся апрессории.



Под действием высокого тургорного давления и ферментов в оболочке растения образуется отверстие, через которое растет внутрь **инфекционная гифа**, преобразующаяся в питательный орган — **гаусторий**. При росте гаустория плазмалемма хозяйской клетки не разрушается, а вдавливаясь (инвагинируется), вследствие чего зараженная клетка не погибает, а некоторое время снабжает гаусторий питательными веществами и обеспечивает внутритканевой (межклеточный) рост гиф паразита. По форме гаустории бывают простыми и разветвленными (рис.41).

Инфекционные гифы – специфические очень тонкие гифы паразитных грибов, которые внедряются в ткани и клетки хозяина.

Гаустории – специальные веточки мицелия, проникающие в клетки хозяина и поглощающие питательные вещества (при этом основная часть мицелия остается вне клеток хозяина). У эктопаразитов – мучнисторосяных грибов.

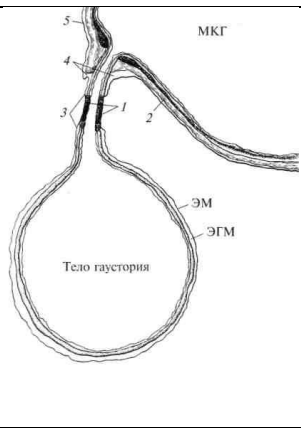
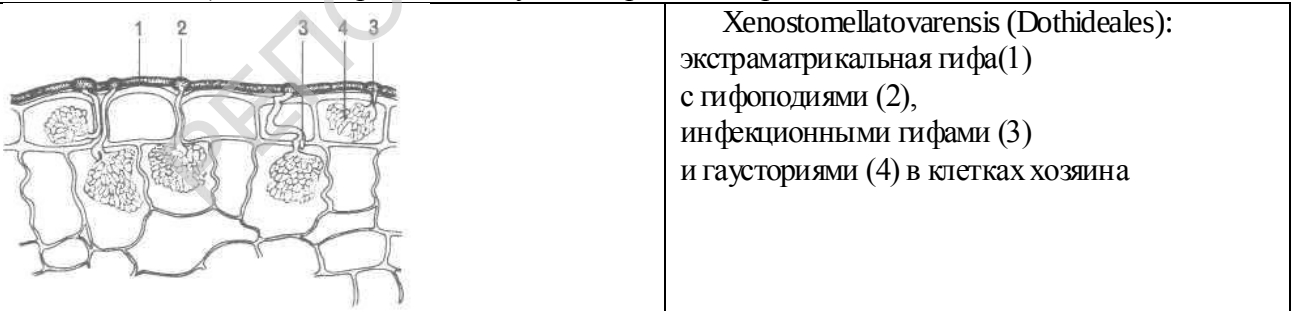
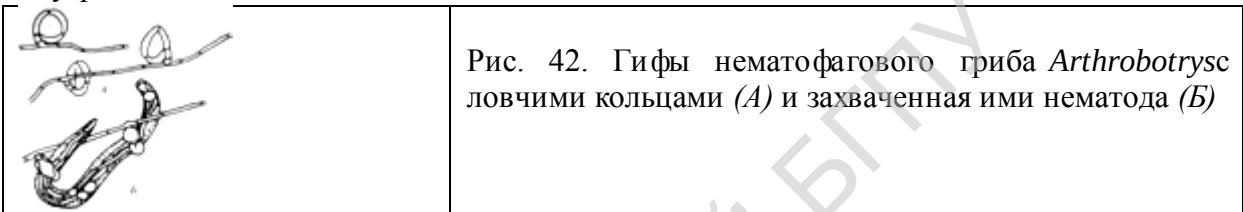


Рис. 41. Строение гаустория возбудителя стеблевой ржавчины *Puccinia graminis*. Материнская клетка гаустория (МКТ) расположена в межклеточном пространстве зараженного листа. Благодаря локальному разрушению клеточной стенки растения и впячиванию эндоплазматической мембраны (плазмалеммы) гаусторий проникает в клетку, но остается отделенным от протопласта хозяина эндогаусториальной мембраной (ЭМ), являющейся продолжением плазмалеммы, и эндогаусториальным матриксом (ЭГМ), через который хозяин и паразит обмениваются метаболитами. 1 — пояс; 2 — оболочка клетки растения-хозяина; 3 — шейка гаустория; 4 — воротничок; 5 — плазмалемма растения-хозяина (Л.Н.Андреев,

	Ю.М.Плотникова, 1989)
--	-----------------------

Ловчие гифы – это петли, кольца, сети, клейкие нити, стреляющие «гарпуны», образуемые особыми гифами некоторых грибов (хищных), покрытыми клейкими выделениями. Эти гифы мгновенно сокращаются, сжимаются или выстреливают в ответ на прикосновение жертвы (нематоды, амёбы, ракообразные и др. беспозвоночные животные). Боковые гифы ловчих органов внедряются в тело добычи и распространяются внутри него.



Особые органы, видоизменения мицелия, обеспечивающие рост и выполнение иных функций грибов-сапротрофов:

Столоны – гифы, поднимающиеся над субстратом и на определенном расстоянии вновь соприкасающиеся с ним (т.е. дугообразные воздушные гифы), выполняющие функцию распространения гриба по субстрату. На месте нового контакта образуются корневидные ризоиды. (Род ризопус из мукоровых).

Ризоиды – корневидные разветвления гиф, которые служат для прикрепления воздушного мицелия к субстрату и осуществления функции питания (у ризопуса из мукоровых грибов отдела Зигомикота).

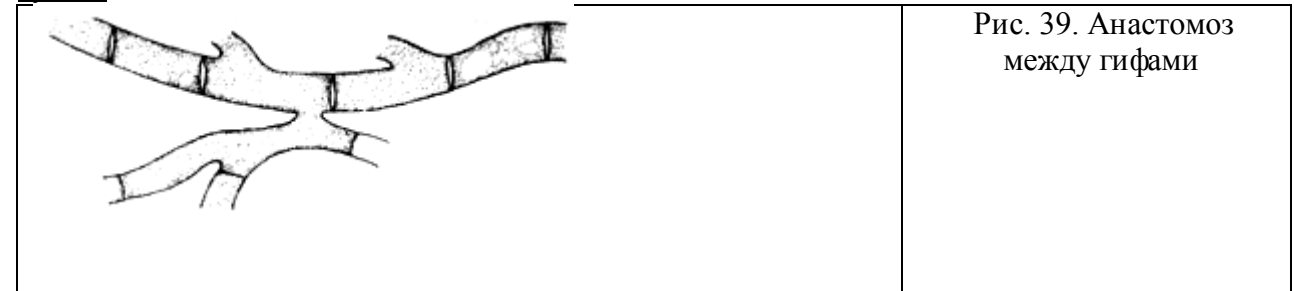
Анастомозы – или соединительные мостики – тонкие либо толстые нити, соединяющие соседние гифы между собой. Служат для скрепления гиф и играют важную роль в обмене веществ, размножении многих видов грибов.

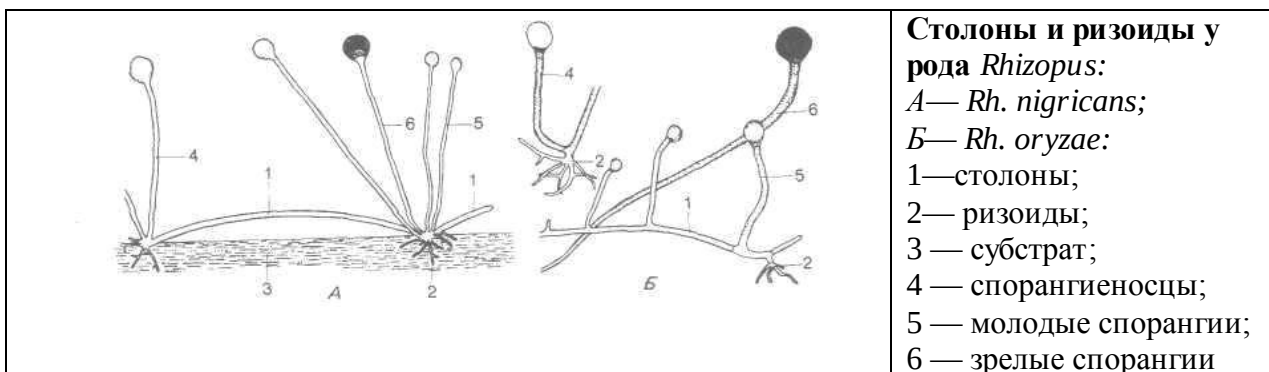
Плектенхима – ложная ткань, образующаяся за счет переплетения нитей мицелия, а не вследствие деления клеток в разных направлениях. Из нее образуются плодовые тела.

Строма – более или менее компактное образование (переплетения гиф) (склеротированная часть мицелия), в которое погружено несколько плодовых тел или других структур.

-- плотное сплетение мицелия, в котором образуются локулы, содержащие одну или много сумок. В других случаях строма объединяет ряд плодовых тел – аском

-- более или менее компактное образование из плотного сплетения склеротированной (уплотненной) части мицелия, в которое погружено несколько плодовых тел или других структур или в котором образуются локулы, содержащие одну или много сумок.





Столоны и ризоиды у рода *Rhizopus*:

A— *Rh. nigricans*;

B— *Rh. oryzae*:

1—столоны;

2— ризоиды;

3 — субстрат;

4 — спорангиеносцы;

5 — молодые спорангии;

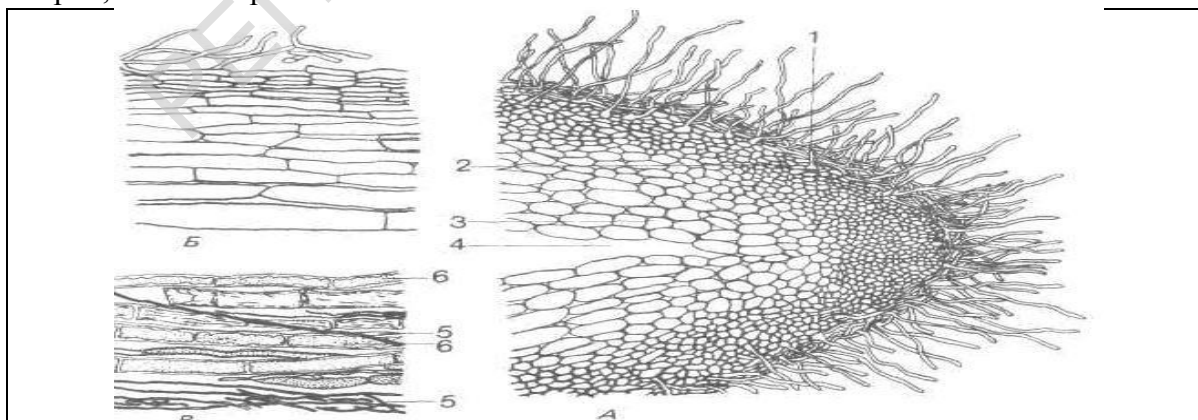
6 — зрелые спорангии

2 группа – проводящие и поддерживающие структуры

характерны для древоразрушающих базидиомицетов, мицелий которых часто распространяется на очень большие расстояния вдоль дерева (иногда на десятки метров): тяжи (= шнуры), ризоморфы и др..

Мицеллиальные тяжи или шнуры – крупные, прочные, видимые невооруженным глазом плотно склеенные слизистым веществом или сросшиеся боковыми сторонами пучки гиф, которые выполняют функцию распространения гриба. Центральные гифы в этих шнурах обеспечивают транспортировку питательных веществ и воды (проводящую ф-ю). Хорошо видны как беловатые или окрашенные нити у основания сорванных плодовых тел.

Ризоморфы – более крупные, дифференцированные пучки гиф, имеющие вид темноокрашенных шнуров похожих на проволоку диаметром несколько мм, а длиной – несколько метров, внешне напоминают тонкие корешки высших растений. Иными словами ризоморфы – это «гибриды» тяжей и склероциев. Гифы наружных слоев имеют меланизированные утолщенные очень прочные и темноокрашенные стенки, как у склероциев и выполняют защитную функцию. Гифы внутренних слоев – тонкостенные и светлоокрашенные и выполняют запасную и транспортную ф-ю. У опят, домовых грибов. *Ризоморфы* осеннего опенка (виды рода *Armillaria*) способны распространяться не только по зараженному стволу дерева, но и в почве, заражая корни расположенных вблизи здоровых деревьев. Благодаря наличию ризоморф этот гриб может распространяться в почве на огромные расстояния, заражая корни множества деревьев. Описаны индивидуумы, мицелиальная сеть которых распространена на площади в десятки гектаров, имеет возраст более тысячи лет и вес более 10 т.



Ризоморфы (мицелиальные тяжи). *A, B. Базидиомицет Armillariella mellea*: *A* — привершинная область; *B*—половина тяжа на некотором расстоянии от его вершины. *B. Базидиомицет Serpula lacrymans*: 1—рыхлый студенистый коровый слой; 2—твердая псевдопаренхима; 3—рыхлая крупноклеточная псевдопаренхима; 4—центральная полость; 5—толстостенные волокнистые гифы; 6 — «сосудистые гифы»

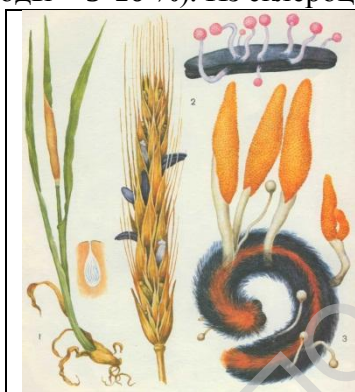
3 группа – покоящиеся структуры = структуры переживания (= выживания): склероции, хламидоспоры (телеоспоры) и др.,

Склероции – темные плотные комочки («фрозки») переплетающихся гиф мицелия (ложная ткань – плектенхима) размером от 1 мм до 20 см. по анатомическому строению бывают истинные и ложные.

Истинные склероции на поперечном разрезе имеют два слоя. Внешний – коровый часто темноокрашенный и внутренний – сердцевинный (рис. 40). Коровый слой узкий образован очень плотным сплетением мелких гиф с толстыми оболочками, пропитанными темным пигментом меланином, который придает клеткам особую прочность. Внутренний слой широкий представлен рыхлым сплетением гиалиновых крупных гиф с тонкими оболочками и запасом питательных веществ (каплями жира и др.). Он служит для питания проростков склероция. Истинные склероции могут быть образованы только грибными гифами или же в их образовании участвуют ткани зараженного хозяина, которые мумифицируются. Таковы, например, мумифицированные, черные с поверхности (вследствие отложения меланина) яблоки, зараженные возбудителем плодовой гнили *Moniliacinerea*, или гусеницы, зараженные грибами из рода *Cordyceps*.

Ложные склероции не имеют внутренней слоистости. Все их клетки одинаковые и содержат питательные вещества и меланин в оболочке.

Служат для перенесения неблагоприятных условий и распространения (за счет переноса с пылью или прикрепления к животным). Образуются из вегетативного мицелия, который обильно выделяет влагу и уплотняется. Клетки содержат богатый запас питательных веществ: гликогена, жиров. (В склероциях спорыньи около 30 % жира, а воды – 5-10 %). Из склероциев развивается или мицелий, или органы спороношения.



Спорыньевые грибы:

1 — чехловидная болезнь ежи сборной; справа — перитеций возбудителя (*Epichloetypina*) в строме; 2 — спорынья пурпурная (*Claviceps purpurea*) (слева — колос со склероциями, справа — проросший склероций); 3 — кордицепс военный (*Cordyceps militaris*) на гусенице.

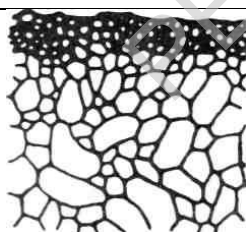


Рис. 40. Разрез истинного склероция. Мелкие клетки кроющего слоя покрыты толстыми стенками, пропитанными меланином; центральные клетки крупные, тонкостенные, расположены более рыхло

Хламидоспоры (телеоспоры у головневых грибов) – толстостенные клетки или комплексы клеток функционирующие как одно целое, предназначенные для перенесения неблагоприятных условий. Они могут развиваться внутри гиф (эндогенно) за счет расчленения мицелия на отдельные клетки, чаще формируя под оболочкой материнской клетки собственные плотные оболочки или другим способом. После отмирания таллома хламидоспоры пассивно освобождаются в среду. Хламидоспоры могут выполнять еще функции распространения и размножения грибов. По происхождению являются вегетативными спорами.

Артроспоры или оидии – тонкостенные короткие клетки, на которые распадается мицелий, т.е. они образуются экзогенно.

3. Размножение грибов

Грибы размножаются бесполым (вегетативно и спорами) и половым путем.

Для многих из них характерны такие явления как гетерокариоз и парасексуальный процесс.

Вегетативное размножение.

- кусочками, частями мицелия,
- у одноклеточных дрожжей – почкование клеток,
- с помощью вегетативных спор – артроспор, хламидоспор.

Бесполое споровое размножение:

- зооспорами,
- спорангиоспорами,
- конидиями.

Половое размножение и половой процесс

Отмечено, примерно, у 70 % грибов. Кроме несовершенных.

Половое размножение, создавая генетическое разнообразие (конъюгация и кроссинговер; случайное расхождение гомологичных хромосом в гаметы при мейозе; случайное объединение гамет при половом процессе), создает тем самым материал для естественного отбора, повышая эволюционный потенциал вида. Половое размножение – высшая форма воспроизведения потомства по сравнению с бесполым – более древним типом размножения, которое имеет свои преимущества.

ОСНОВНЫЕ ТИПЫ ПОЛОВЫХ ПРОЦЕССОВ:

1. Гаметогамия (слияние гамет, копуляция гамет):

- изогамия,
- гетерогамия,
- оогамия

Характерно для оо- и хитридиомицет.

2. **Гаметангиогамия** – процесс, при котором сливаются две специализированные половые структуры, не дифференцированные на гаметы. В качестве гамет здесь можно рассматривать ядра, которые свободно располагаются в гаметангиях. Различают способы слияния гаметангиев:

- по способу слияния гаметангиев (копуляция) – у зигомицет,
- по способу контакта гаметангиев (переливание содержимого одного гаметангия в другой) – у сумчатых грибов. ♂ гаметангий – антеридий; ♀ гаметангий – оогоний, архегоний, аскогон и др.

3. Соматогамия – процесс слияния вегетативных клеток:

- у одноклеточных – по типу хологамии – слияние одноклеточных организмов (у некоторых оомицет),
- у многоклеточных базидиальных грибов сливаются обычные соматические клетки мицелия путем образования анастомозов между гифами.

Среди грибов различают:

1) **гетероталлические виды** – виды, существующие в двух отдельных половых формах, мужской и женской и половой процесс возможен только между мицелиями разных половых знаков. Т.Е. сливаются только клетки разного полового знака, образовавшиеся на совместимых мицелиях.

2) **гомоталлические виды** – виды, которые существуют в одной двуполой форме. Половой процесс и образование зигот возможен внутри одной колонии (мицелия, выросшего из одной споры). Т.Е. к слиянию способны клетки одного мицелия.

Видоизменения мицелия, которые обеспечивают генеративную функцию называются

Органы репродуктивной фазы

Обеспечивают выживание и распространение грибов при остановке роста колонии или отмирании вегетативных частей таллома и представлены бесполовыми и половыми репродуктивными структурами.

Бесполое репродуктивные структуры – аноморфы

Бесполовыми считаются репродуктивные структуры, которые формируются без смены ядерных фаз за счет простого преобразования таллома (мицелия) или его частей.

Это: 1) структуры переживания (= выживания) = покоящиеся структуры – хламидоспоры (телеоспоры), склероции и др.,

2) образуемые бесполом путем споры, служащие для распространения (конидии, спорангиоспоры и др.), а также

3) формирующие и несущие эти споры органы (спорангии, конидиеносцы, фузидии, конидиомы и т.д.)

1) Структуры переживания – хламидоспоры (телеоспоры), склероции и др. см. выше.

2) образуемые бесполом путем споры, служащие для распространения (конидии, спорангиоспоры и др.).

Спора – это общее обозначение специализированных клеток, которые дают новый организм без слияния с другой клеткой.

Споры грибов состоят чаще из 1 или нескольких клеток, имеют микроскопические размеры (1-2 до 1000 мкм и более). Обычно содержат малый запас питательных веществ и, значит, только немногие выживают и образуют мицелий. Гибель спор компенсируется огромным количеством образующихся спор. (Шампиньон образует 40 млн спор в час, трутовик – 25-30 млрд).

В зависимости от способа предшествующего деления споры могут быть мито- и мейоспоры.

Митоспоры – споры, которые образуются в результате **митотических делений ядер** внутри спорангиев или другим путем, т. е. специализированные клетки бесполого размножения. При этом не происходит рекомбинации наследственных признаков. Образуются точные копии родителей, а изменчивость возникает только за счет мутаций. Служат преимущественно для массового расселения грибов в период вегетации.

Споры бывают по наличию жгутиков: 1) со жгутиками – зооспоры,
2) без жгутиков – апланоспоры

По способу образования споры бывают: 1) эндогенные (эндоспоры) – образуются внутри спорангиев (у оомицет, хитридиомицет, зигомицет) и экзогенные (экзоспоры).

Зооспоры – специализированные клетки бесполого размножения без жесткой клеточной стенки (комочек протоплазмы) с 1 или 2 жгутиками. Существуют недолго (от нескольких минут до нескольких часов) и сохраняют жизнеспособность только в воде. Поэтому размножение зооспорами происходит только в присутствии капельно-жидкой среды и дает преимущества при обитании в воде. Проплавав некоторое время, спора оседает, вытягивает жгутики, округляется и прорастает в новое вегетативное тело. Зооспора активно двигается на небольшие расстояния (до 10 см), а пассивно переносится токами на значительные расстояния. Имеются у оомицет, хитридиомицет и миксомицет.

Апланоспоры могут формироваться: 1) эндогенно внутри спорангиев;

2) экзогенно на концах особых выростов мицелия – конидиеносцах и называются конидии

Спорангиоспоры – неподвижные митоспоры у мукоровых из зигомицет, которые образуются внутри спорангиев в результате расщепления цитоплазмы на отдельные 1-ядерные участки, каждый из которых превращается в спору. Зрелые споры со своими собственными оболочками находятся под оболочкой спорангия и поэтому являются эндоспорами. Спорангиоспоры служат только для расселения, т.к. содержат малый запас питательных веществ и не могут в течение длительного времени сохранять жизнеспособность. Число спор в 1 спорангии до 70 тыс. Для образования большого спорангия со многими спорами необходимо много времени и в эволюции грибов, живущих в наземной, а не водной среде, наблюдается постепенный переход от многоспоровых спорангиев к малоспоровым и, наконец, к 1 – спорным. А это уже конидии.

У базидиальных грибов есть другие типы бесполой спороношения, приводящие к образованию телеито-, пикно-, уредо-спор. Наличие нескольких типов спороношения у одного вида имеет название – **плеоморфизм**.

Конидиоспоры или конидии – это аплапо- мито- экзоспоры у грибов с клеточным мицелием (сумчатых и несовершенных), которые образуются на окончаниях специализированных репродуктивных гиф (клеток) воздушного мицелия – конидиеносцах и служат для распространения грибов. Они не окружены оболочкой конидиеносца, а только собственной клеточной стенкой конидии и являются экзоспорами. (Конидии – это органы распространения у высших грибов. Всегда окружены клеточной стенкой). Конидии могут быть очень мелкие 1-клеточные (1 – 10-15 мкм) или крупные, многоклеточные толстостенные (50 – 1100 мкм). Могут быть бесцветными, темными или иначе окрашенными. В отличие от спорангиоспор конидии более приспособлены к жизни в наземных условиях. Могут часто длительно сохранять жизнеспособность при неблагоприятных условиях, не прорастая.

Освобождение конидий в большинстве случаев происходит пассивно.

Адаптации, облегчающие распространение конидий:

- сухая, плохо смаиваемая поверхность → легко переносятся ветром,
- погружены в слизь → переносятся водой или насекомыми.

3) формирующие и несущие эти споры органы (спорангии, конидиеносцы, фиакиды, конидиомы и т.д.)

«Спорангий» – это общее обозначение специализированной спорообразующей клетки (споровместилища). Иными словами, спорангий – это специализированная клетка, **внутри**

которой формируются споры. Спорангии всегда отделяются от вегетативной гифы сплошными септами (если это ценоцитный мицелий). Если в ней перед дифференцировкой спор происходят только митотические деления ядер, то говорят о митоспорангиях с митоспорами, о бесполом или анаморфных органах (зооспорангиях, апланоспорангиях и т.д.).

Зооспоры образуются в спорангиях, которые называются **зооспорангии**.

Апланоспорангии у зигомицет часто называют просто спорангии. Они всегда отделяются от ценоцитных вегетативных гиф сплошной септой.

Спорангионосец – это воздушная гифа, на конце которой образуется спорангий со спорангиоспорами.

Конидиеносцы – специализированные гифы (веточки) септированного мицелия, которые ориентированы вертикально. На концах или сбоку гифы образуются конидии. Конидиеносцы могут располагаться на мицелии одиночно или быть собраны в группы.

Характерны для сумчатых и несовершенных грибов.

Выполняют **функцию** подведения питательных веществ из субстратных гиф в развивающиеся конидии и обеспечивают их высвобождение и рассеивание.

- **Эволюция органов бесполого размножения** у грибов тесно связана со средой обитания.

При переходе грибов из водной среды к условиям наземного существования у них появился ряд приспособлений, связанных с изменениями внешних условий. Например, зооспорангии присутствуют преимущественно у водных грибов, однако они ещё сохранились и у некоторых видов, приспособившихся к наземному образу жизни, развивающихся на сухопутных растениях, в то время как спорангии и конидии характерны исключительно для наземных организмов.

Половые спороношения (телеоморфы)

Служат для распространения грибов и переживания ими неблагоприятных условий, как и органы бесполой споруляции. Специфично: они способствуют генетической стабилизации видов за счет образования новых комбинаций наследственных факторов в ходе слияния ядер (кариогамия) и редукционного деления (мейоза).

Мейоспоры – споры полового спороношения. Их образованию предшествует мейоз – деление ядра клетки, сопровождающееся сокращением числа хромосом вдвое. Они образуются при прорастании зиготы – клетки, возникшей при половом процессе из двух родительских клеток, значит, происходит рекомбинация признаков родительских форм и повышается разнообразие. Мейоспоры разнообразны.

Половые спороношения – это специализированные спорообразующие клетки, внутри или на поверхности которых образуются в результате мейоза половые споры (мейоспоры).

У хитридиомицет, зигомицет спорообразующие клетки морфологически сходны с таковыми бесполого спороношения: – Зооспорангий → зооспоры

– Зародышевый спорангий → (мейоспорангиоспоры) спорангиоспоры.

У сумчатых и базидиальных половые спороношения имеют морфологические отличия от бесполом спороношений и имеют другие названия, которые и послужили основанием для наименования отделов, соответственно: – сумка (аск) → сумкоспоры (аскоспоры)

– базидия → базидиоспоры.

4. Онтогенез и смена ядерных фаз.

- **Онтогенез** – индивидуальное развитие организма, вся совокупность его преобразований от зарождения (деления материнской одноклеточной особи) до конца жизни (смерть или новое деление организма или особи). В ходе онтогенеза грибов, как и растений, осуществляется рост, развитие, новообразование структур, бесполое и половое размножение. Но если особь одноклеточная, то ее онтогенез закончился после первого вегетативного деления.

- Поэтому, для обозначения периода, в течение которого организм проходит все стадии своей жизни (от одноименной до одноименной), используется термин «цикл развития».

Цикл развития – период, в течение которого организм проходит все стадии своей жизни (от одноименной до одноименной). Циклы развития отличительные признаки крупных отделов

грибов. Сложные циклы развития, которые сопровождаются сменой ядерных фаз, характерны для грибов, имеющих половой процесс.

В течение своей жизни (от мейоспоры до мейоспоры) гриб пребывает в различных состояниях, отражая стадии цикла развития: мейоспора – вегетативный мицелий – бесполое спороношение – (вновь образованный вегетативный мицелий) – формирование половых органов – половой процесс – органы полового спороношения и – мейоспора (половые споры или споры полового спороношения).

Половой процесс предусматривает:

- плазмогамию (П),
- кариогамию (К),
- мейоз (М!)
- как правило, образование мейоспор, первых спор после редукционного деления.

П---(п+п)---- К ----(2п)---- М! -----(п)-----

На каком-то этапе между этими кардинальными пунктами гриб растет вегетативно, увеличивает свою биомассу, накапливает энергию и обычно размножается бесполом путем. Ядерная фаза этого этапа и дает название жизненному циклу.

Так, грибы, которые растут, питаются и бесполо размножаются в гаплоидном состоянии имеют **гаплофазный цикл развития** и называются гаплоидные грибы. Мейоз происходит при прорастании зиготы, только зигота (2п). Зигота у разных отделов грибов имеет свое название.

– Зигомицеты, частично хитридиомицеты. Несовершенные грибы, вообще не имеющие полового процесса.

Грибы, которые растут, питаются и бесполо размножаются в гаплоидном и п+п (дикарионтичном) состоянии имеют **гапло-дикарионтичный цикл развития** и называются гапло-дикарионтичные грибы. Мейоз происходит при прорастании зиготы, только зигота (2п). У сумчатых и базидиальных грибов. У последних вообще наблюдается тенденция к сокращению гаплоидной фазы и удлинению дикарионтичной.

Так, грибы, которые растут, питаются и бесполо размножаются в диплоидном состоянии имеют **диплофазный цикл развития** и называются диплоидные грибы. Мейоз происходит перед образованием гамет, только гаметы (п), а зигота прорастает в вегетативный мицелий или вегетативную клетку способную почковаться (у оомицет и некоторых дрожжей).

Подробно циклы развития рассмотрим при изучении каждого отдела.

Ниже изложены циклы грибов по учебнику Ботаника Т.1.

Ядерные циклы. Жизненные циклы грибов также разнообразны, как и сами грибы. Основные циклы следующие.

1. **Бесполой цикл.** Цикл характерен для огромной группы (несколько десятков тысяч видов) несовершенных грибов, утративших половое размножение. Деление их ядер исключительно митотическое (митотические грибы), поэтому плоидность ядер неизвестна.

2. **Гаплоидный цикл.** Ядра в вегетативном талломе гаплоидные. Диплоидная зигота (обычно после периода покоя) делится мейотически (зиготический мейоз) — зигомицеты, многие хитридиомицеты.

3. **Гаплоидный цикл с ограниченным дикарионом.** После слияния гаметангиев или гамет происходит сдвоение и синхронное деление ядер, полученных от двух родителей (стадия дикариона). После этого ядра сливаются и мейотически делятся без периода покоя. Мейоспоры дают начала новым талломам. Таковы большинство аскомицетов. У этих грибов отсутствует пул скрытой изменчивости, так как все рецессивные мутации сразу проявляются фенотипически.

4. **Гаплоидно-дикариотический цикл.** Цикл сходен с предыдущим, но стадия дикариона длительная, часто доминирующая в цикле (большинство базидиомицетов).

5. **Гаплоидно-диплоидный цикл.** Изоморфная смена генераций у грибов (изложена в разделе, посвященном водорослям) в отличие от водорослей встречается редко и описана у некоторых водных хитридиомицетов.

6. **Диплоидный цикл.** Вегетативный таллом диплоидный, мейоз происходит при формировании гаметангиев или гамет (гаметический). Характерен для оомицетов и некоторых сумчатых дрожжей. У этих грибов, как и у высших эукариот, возможно скрытое сохранение рецессивных мутаций в гетерозиготных ядрах и их появление в потомстве после половой или парасексуальной рекомбинации.

Значение и роль грибов в природе.

Зависит от образа жизни. 2 группы грибов выделяют:

1. сапротрофы – получают С из органических остатков, т.е. обитают на мертвом органическом материале, выполняя в экосистемах роль редуцентов.

Некоторые грибы (дрожжи) получают энергию в процессе брожения, образуя этиловый спирт из глюкозы.

2. биотрофы – питаются за счет живых организмов.

- паразиты – причиняют вред организму-хозяину,
- симбионты - используют в качестве партнеров или хозяев растения, животных, водорослей, простейших, бактерии, другие грибы,
- хищные грибы – имеют ряд приспособлений для захвата и переваривания мелких животных (почвенных нематод).

Редуценты.

1) Грибы – **редуценты** (деструкторы) органического вещества, преимущественно лигно-целлюлозного комплекса растений, который недоступен для заселения и разрушения иными микроорганизмами. Они занимают особый экогоризонт и в качестве редуцентов играют роль посредников между живым и мёртвым веществами биосферы. Целесообразно говорить о **микокаллимме** – всей совокупности физиологически активного мицелия Земли, осуществляющего в качестве своей важнейшей функции деструкцию органического вещества в основном растительного происхождения.

Лишь сравнительно недавно было привлечено внимание к планетарному значению грибов в биосферных процессах прошлого. Результаты палеоэкологических исследований последних лет все более проясняют значение грибов в переломные моменты эволюции органического мира: в происхождении наземных растений, освоении ими суши, стабилизации и дифференциации растительных сообществ, в динамике атмосферного состава, а также в формировании палеопочв. Появляются исследования, в которых грибы расцениваются как элемент, обладающий существенной геологической силой: подчеркивается их значение в процессах седиментации, выветривания горных пород, разрушения минералов. Как биодеструкторы грибы играют важную роль в круговороте углерода, являясь активным поставщиком углекислого газа в атмосферу. (Каратыгин, с. 13-14.).

В последнее десятилетие крупный вклад в теорию экосистемной эволюции внес академик А.М. Уголев (1985, 1988). Для микологии его обобщения и исследования важны, т. к. помогают верно и точно понять роль грибов в функционировании экосистем. Согласно Уголеву, биосферу следует рассматривать как трофосферу, состоящую из разнообразных трофоценозов, сосуществующих в виде цепей или сетей (блоков), обеспечивающих круговорот веществ и энергии. Авто- и гетеротрофы в пределах трофоценозов обречены на взаимную параллельную коэволюцию. При таком трофоценозическом подходе грибы –гетеротрофы следует рассматривать как необходимый и равноправный с фотосинтезирующими растениями компонент экосистем. (Каратыгин, с. 14.)

2). По Таусону (1947) сопряженный характер эволюции грибов и растений. Как следствие многие ученые предполагают (Таусон В.О. 1936,1941, 1947) и подтверждают палеомикологическими находками (Krasilov, 1981; Sherwood-Pike, Gray, 1985) сопряженный характер эволюции грибов и растений. «Первая же лигнификация клеток у раннедевонских растений скорее всего возникла как защитный механизм – раневая реакция на активность сапротрофных и паразитных грибов» (Каратыгин, с. 16.). Сапротрофные грибы, согласно Таусону, разлагавшие на побережьях остатки водорослей, существовали задолго до появления на суше риниофитов и впоследствии приспособились к разложению растительных остатков первых поселенцев суши. По нему же исторической предпосылкой для возникновения обширной группы лигнинразрушающих аско- и базидиомицетов оказался переход в девоне от простертых низкорослых, дихотомически ветвящихся форм растений к прямостоячим древовидным формам.

3) Грибы – участники почвообразовательного процесса. Почвенные грибы играют важнейшую роль в минерализации органического вещества и образовании гумуса. (Если бы не было грибов сапрофитов, то слой лесного опада > в год примерно на 3-5 см и за 10 лет достиг бы толщины нескольких метров). В лесной подстилке 78-90% биомассы всех микроорганизмов составляет именно грибная биомасса (Каратыгин, с. 16.). Длина грибных гиф в 1 г сухой почвы

лиственного леса составляет около 393 м, а в 1 г гумуса, располагающегося непосредственно под подстилкой, достигает 4-8 км.

РЕПОЗИТОРИЙ БГПУ

Микоризообразователи

4) Грибы – **микоризообразователи**. Микориза или «грибокорень» имеет широчайшее распространение в природе. Свыше 9/10 всех современных растений имеют микоризу (Каратыгин, 1994, с. 17). Экологическая сущность микоризы и ее роль в экосистемах заключаются в ускорении миграции биогенных элементов, необходимых растениям, за счет увеличения «быстроты их оборачиваемости» через грибной мицелий, что повышает в конечном итоге жизнеспособность растений. Микориза обеспечивает прямую энергетическую связь отмерших растений из предыдущих поколений с рецетными растениями одной экосистемы, как бы принимая участие в своего рода «воскрешении» разложившихся растений. (Каратыгин, с. 17.)

5) Микориза в современных экосистемах играет интегрирующую и стабилизирующую роль. Концепция (Harley, Smith, 1983) «**Социальный комплекс организмов**». Суть концепции в том, что в растительных сообществах растения многих видов разных возрастов и различных вегетационных слоев оказываются как бы взаимосвязанными посредством мицелия микоризных грибов, по которому минеральные вещества и углеводы способны перераспределяться в пределах сообщества от одних растений к другим. (Каратыгин, с. 17.)

6) **Гипотеза Pirozynski – Malloch о симбиогенной коэволюции грибов и растений** (Pirozynski, 1981), основанная на палеоботаническом материале по архемикоризам. Суть гипотезы в том, что выход растений на сушу и формирование первых растительных сообществ в девоне осуществились благодаря союзу (симбиозу) грибов и предковых форм сосудистых растений. Имело место как бы усложнение организации растений и их экологической пластичности через согласование путей метаболизма кобионтов, через формирование прочной сцепки двух ранее сложившихся блоков – гетеротрофного и автотрофного. Речь идет о качественно новых образованиях, своего рода двойных организмах – микофитах, которые освоили сушу, обеспечили стабилизацию первых наземных растительных сообществ и их процветание до сего дня. (Каратыгин, с. 15.)

Паразиты

7) Грибы – возбудители болезней растений.

8) Грибы – возбудители болезней человека и животных.

Эндоефитизм грибов

9) Исследования по этой проблеме только начинаются. По мнению Каратыгина по своей биологической значимости для растительных сообществ эндоефитизм обещает стать равным микоризе. Практически во всех без исключения тканях почти у 100% исследованных растений различных фитоценозов содержатся грибы-эндоефиты, в основном аско- и дейтеромицеты.

Функциональное значение эндоефитов в жизни растительных сообществ определяется:

- 2 – антагонистическим воздействием их токсинов и антибиотических веществ на фитофагов, на паразитные грибы и травоядных млекопитающих;
- 3 – влиянием их биологически активных веществ на процессы морфогенеза растений и их экологическую пластичность;
- 4 – тем, что эндоефиты, как показано в последнее время, оказываются первыми организмами, которые после отмирания растений приступают к активному биоразрушению растительной ткани.

Заключение

Грибы разных трофических и таксономических групп сопровождают растение не только в ходе исторического развития растительных сообществ, но и в онтогенезе растения от момента прорастания семян (орхидея) до отмирания, а также в процессе трансформации остатков растений до гумусового вещества почвы. Живые и отмершие ткани и клетки растений пронизаны гифами паразитных, микоризных, эндоефитных, некротрофных и сапротрофных грибов, закономерно сменяющих друг друга или сосуществующих в течение онтогенеза растений, а также в ходе биодеструкции последних.

По мнению Каратыгина (с. 18) систематикам и экологам растений полезно видеть в каждом растении симбиогенную ассоциацию, в которой существенную роль играют грибные организмы. Одновременно следует признать острую необходимость дальнейших исследований механизмов взаимодействий растений с грибами в экосистемах.

Вывод: Царство ГРИБЫ образует единую эколого-трофическую группу (= экоморфу) гетеротрофных эукариот с осмотротрофным (только!!!) способом питания и внеорганизменным перевариванием пищи.

Именно осмотротрофным способом питания обусловлены морфологические, физиологические и биохимические особенности грибов, а также особенности структур, участвующих в размножении и расселении грибов.

1. Морфологические особенности структуры грибов.

Вегетативное тело большинства грибов представляет собой сильно разветвленные нити (*гифы*) с неограниченным верхушечным ростом и боковым ветвлением, совокупность которых называют *мицелием*, или *грибницей*. Обычно мицелий целиком погружен в субстрат (почву, ткань растения, помет животных, растительные остатки, хлеб, овощи и проч.), что позволяет максимально извлекать из него питательные вещества всем телом с помощью экзоосмоса.

2. Физиологические и биохимические особенности грибов.

Органические вещества в субстратах находятся главным образом в виде высокомолекулярных полимеров (белков, полисахаридов, нуклеиновых кислот), которые не проходят через клеточные покровы. Поэтому грибы выделяют в субстрат ферменты деполимеразы, расщепляющие полимеры до олиго- и мономеров, способных транспортироваться в клетки. Если у животных пищеварительные ферменты выделяются внутрь кишечника, то у грибов они выделяются наружу, и тогда грибная гифа может быть подобна вывернутой наизнанку кишке.

3. Особенности структур, участвующих в размножении и расселении грибов.

Полное погружение мицелия в субстрат ограничивает возможности расселения грибов в пространстве, поэтому их спороносные органы (спорангии, конидиеносцы, сумки, базидии и т.д.) — выдвигаются на поверхность субстрата или возвышаются над ним, чтобы споры могли распространяться в воздушной или (если субстрат находится в воде) водной среде. У многих грибов (*макромицетов*) спороносные органы располагаются на крупных, хорошо заметных невооруженным глазом плодовых телах (в виде шляпки и ножки у поднимающихся над почвой шляпочных грибов или копытообразных у вырастающих на дереве трутовиков). Другие грибы (*микромицеты*) имеют мелкие органы спороношения, их строение можно рассмотреть только под микроскопом, но при массовом развитии они образуют цветные налеты в виде плесеней, пушка, пустил, пикнид, на различных субстратах.

Отдел Хитридиомикота (Chytridiomycota). Отдел Зигомикота (Zygomycota).

Тема 8. Общая характеристика отделов Хитридиомикота и Зигомикота.
Классификация.

Цель: Обосновать положение отдела Хитридиомикота в царстве Грибы, основываясь на особенностях биохимии, строения, размножения, онтогенеза представителей, несмотря на наличие жгутиковой стадии.

Охарактеризовать зигомикет как типичных представителей царства Грибы.

Вопросы для рассмотрения.

1. Отличительные признаки отдела Хитридиомикота.
2. Вегетативное тело и способы размножения.
3. Классификация и характеристика важнейших порядков.
4. Биология и циклы развития представителей порядков хитридиевые и моноблефаридовые.
5. Экология, значение, направления эволюции хитридиевых.
6. Отличительные признаки отдела Zygomycota и класса Zygomycetes.
7. Вегетативное тело и способы размножения.
8. Классификация и характеристика важнейших порядков.
9. Биология и циклы развития представителей порядков мукоровые и энтомофторовые.

10. Экология, значение, направления эволюции зигомицетовых.

Учебно-методические материалы.

Таблицы, презентация.

Отд. Chytridiomycota – вегетативное тело одноклеточное, иногда лишенное клеточной стенки (голый протопласт), клетка с ризомицелием или слабо развитый ценоцитный мицелий. Подвижная стадия с одним задним бичевидным жгутиком.

Известное число видов – 500–600 (по другим источникам около 1000).

Хитридиомицеты — это одни из самых древних и примитивных микроскопически малых первичноводных форм грибов. Живут преимущественно в воде (в пресных и морских водоемах), паразитируя на водорослях, водных оомицетах, беспозвоночных (большинство видов), меньшая часть – как сапротрофы на растительных и животных остатках. Встречаются и паразиты наземных растений, но только во влажной наземной среде (успешное развитие происходит только при сильном или даже избыточном увлажнении почвы).

Их **вегетативные тела** могут представлять собой следующие виды:

- Амебоид (однойдерный) или плазмодий (многодерный) — одноклеточное, лишенное клеточной стенки (голый протопласт), голая слизистая масса у внутриклеточных паразитов порядка хитридиевые.

- Одиночная клетка с ризомицелием, ризогифами у поверхностных (эктопаразитов) порядка хитридиевые (есть основная овальная, округлая или цилиндрическая клетка с ядром и зачаточный тонкий мицелий без ядер). Среди ризомицеллиальных форм отмечаются моноцентрические, имеющие один центр формирования гиф и генеративных органов (*Rhizophyidium*), и полицентрические с несколькими центрами формирования ризогиф и генеративных органов (*Polyphaguseuglenae*).

- Ценоцитный (асептированный, неклеточный) мицелий с ризоидами (у сапротрофов порядка моноблефаридовые), слабо развитый, мало ветвящийся.

- Хорошо развитый ценоцитный мицелий с морфофункциональной дифференцировкой его ветвей на ризоидальную, осевую и репродуктивную части (у сапротрофов порядка бластокладиевые).

Бесполое размножение осуществляется с помощью зооспор с одним гладким базальным жгутиком (прикрепляется к заднему концу клетки), которые развиваются в 1-клеточных зооспорангиях. Зооспорангии могут вскрываться крышечкой (оперкулятно) или порой (иноперкулятно) за счет лизиса стенки на верхушке спорангия. Содержимое зооспорангиев разделяется на споры, по способу рассечения цитоплазмы (как у оомицетов и зигомицетов).

Зооспоры имеют сложное строение. Хорошо развита система диктиосом аппарата Гольджи (представлена цистернами), что не характерно для грибов. В зооспорах имеются особые липидные тельца в комплексе с митохондриями и цистернами, некоторые специфические органеллы.

Зооспоры разными способами втягивают жгутик перед проникновением в клетку хозяина: по везикулярному типу втягивая жгутик с помощью пузырька; поглощением жгутика, предварительно обернутого вокруг тела клетки и втягиванием жгутика с поворотом клетки.

Половое размножение может быть представлено хологамией, изогамией, гетерогамией или оогамией. У некоторых видов зооспоры при определённых условиях функционируют как гаметы, у других сливаются сами особи (хологамия). Зигота превращается в цисту. В некоторых случаях цисты образуются без полового процесса.

(На основании этих особенностей хитридиомицетов, их вместе с бесцветными жгутиконосцами (животные), окрашенными водорослями (растения) относят к царству Протиста.)

Холокарпические формы – формы, у которых весь организм превращается в органы размножения,

Эукарпические – часть организма превращается в органы размножения, другая часть функционирует.

Цикл развития – у большинства гаплофазный, но имеет место наличие дикарионтической фазы, представленной двужгутиковой планозиготой и покоящейся цистой. Кариогамия происходит непосредственно перед прорастанием цисты и затем сразу следует мейоз.

У ОТДЕЛЬНЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ (Allomyces) встречается смена поколений.

Положение в системе организмов.

Имеют много общего с настоящими грибами по цитологическим, биохимическим и генетическим признакам, что указывает на их родственные связи и положение в царстве Грибы:

1. В клеточных стенках преобладает хитин и глюканы (хитин с β -глюканом);
2. Биосинтез лизина идет через адипиновую кислоту;
3. Сходная с другими грибами последовательность нуклеотидов (азотистых оснований) в рибосомной РНК (малых субъединицах).
4. Кресты митохондрий **пластинчатые**
5. Митоз закрытый

(На основании прежде всего этих особенностей хитридиомикотов и классы, отнесенные в книге (Микология Мюллера, Леффлера, 1995) к «настоящим грибам» (Fungi) (зиго-, аско-, базидио-, дейтеромицеты), часто объединяют в один отдел Еумикота).

6. Но хорошо развита система диктиосом аппарата Гольджи (представлена цистернами), что не характерно для грибов.

7. В зооспорах имеются особые липидные тельца в комплексе с митохондриями и цистернами, некоторые специфические органеллы.

Происхождение и эволюция хитридиомикот.

- **1-я гипотеза:** Предполагают, что предками хитридиомикот были жгутиковые, на что указывает простота организации вегетативного тела, наличие жгутиковой стадии в цикле, теснейшая связь с водной средой.

А уже от хитридиомикот произошли остальные грибы, не имеющие жгутиковой стадии. (Сами хитридиомикоты традиционно рассматриваются как исходная, базальная группа для всех остальных отделов царства Грибы).

Основана гипотеза на сходстве ряда признаков состава и структуры клетки, подтверждаемым данными геносистематики; на простоте вегетативного тела и, как и в царстве растений на наличии признаков перехода от водного к наземному образу жизни (потеря жгутиковой стадии). Так, и у более примитивных предков растений (зеленых водорослей) и представителей таких групп как мохообразные, сосудистые растения вплоть до гинкго имеются жгутики. Но они не встречаются у хвойных, гнетовых и покрытосеменных. Это объясняется эволюцией в связи с переходом от водного к наземному образу жизни.

Но, более сложное строение клетки хитридиомикот по сравнению с безжгутиковыми грибами, в частности хорошо развитая система диктиосом аппарата Гольджи (т.е., эндомембранная система, ответственная за синтез макромолекул) не позволяют выводить безжгутиковые грибы из современных хитридиомикот. Но те хитридиомикоты, которые дали им начало могли иметь гораздо более примитивное строение клетки, чем ныне живущие. У всех последующих групп грибов нет подвижных стадий.

- **2-я гипотеза.** Хитридиомикоты и остальные отделы грибов возникли от общих первично безжгутиковых предков.

Данные геносистематики свидетельствуют о родстве хитридиомикотов с хоанофлагеллятами (воротничковыми жгутиконосцами). Предполагается, что последние родственны предкам не только грибов, но и животных.

В последнее время интерес к хитридиевым возрос в связи с тем, что нашли в них биологически активные вещества, которые можно использовать для борьбы с болезнями.

Классификация

Отдел включает один класс – **Chytridiomycetes**.

В классе выделяют 3-4 порядка, которые различаются: 1) степенью развития таллома (типом таллома), 2) формой полового процесса, 3) ультраструктурой зооспор (конфигурацией митохондрий, расположением рибосом и микротрубочек, наличием и расположением липидных глобул, особенностям строения жгутикового аппарата и другими параметрами).

Рассмотрим 2 из них: Порядки **Chytridiales** и **Monoblepharidales**

Chytridiales.

Объединяет более 400 видов. Большинство из них обитают в водной среде как паразиты водорослей, водных беспозвоночных, грибов, водных растений, и лишь небольшая часть видов – сапротрофы на растительных и животных остатках. В наземных условиях встречаются во влажной почве, внутриклеточно паразитируя на высших растениях. Они могут, как *Polyphaguseuglenae*, за короткое время вызывать тяжелые эпифитотии и затем снова быстро исчезать.

Вегетативное тело у представителей порядка морфологически мало дифференцировано:

А) микроскопически мелкая голая плазменная масса или голый, лишенный оболочки одноядерный амeboид (у внутриклеточных паразитов), *Synchytrium endobioticum* (рак картофеля) и *Olpidium brassicae* («черная ножка» капусты).

Б) Клетка, одетая оболочкой с ризомиелием (у эктопаразитов). Имеются как моноцентрические, так и полицентрические формы, у последних несколько одноядерных клеток соединены между собой ризогифами.

Бесполое размножение осуществляется зооспорами.

Половой процесс – хологамия, изогамия.

Важнейшие представители, наносящие существенный ущерб с/х растениям:

– ***Synchytrium endobioticum*** — заболевание рак картофеля. Проявляется в формировании на клубнях бугристых наростов или опухолей в виде губки. Другие виды рода *Synchytrium* поражают разнообразные высшие наземные растения

– ***Olpidium brassicae*** – вызывает заболевание "черная ножка" капустной рассады. При этом стебель растения темнеет, истончается и загнивает. Другие виды рода ольпидиум могут поражать корни табака, бобовых, льна и других растений.

Сем. Synchytriaceae

Биология на примере *Synchytrium endobioticum* (синхитрий внутриклеточный).

В Англии и Шотландии эта болезнь была известна с 1870 года, а в 1896 году ее обнаружили и описали в Венгрии. Постепенно распространяясь по Западной Европе, рак попал в Беларусь перед войной (1939-1940 гг). Паразит требует сравнительно высокой влажности почвы и в засушливых районах отсутствует.

На пораженных органах (стеблях, столонах, клубнях картофеля, иногда листьях) появляются бугристые наросты или опухоли, напоминающие губку или молодую цветную капусту. Наросты представляют собой разросшуюся паренхимную ткань клубня, неприкрытую покровной. В связи с чем, доступную для проникновения других микроорганизмов и быстро гниющую.

Зимняя циста сохраняется в почве долго (до 20 лет). Она диплоидная, обычно имеет плотную оболочку наружный край которой угловатый, а внутренний, обращенный к цитоплазме, гладкий и более-менее округлый. Весной при благоприятных условиях (влажность почвы 60-80 % полной влажности, температура 17-18 градусов С., достаточно

хорошая аэрация почвы и pH 7-8) она прорастает, образуя яйцевидные или грушевидные зооспоры. При этом происходит мейоз и формирование зооспор непосредственно внутри прорастающей цисты. В цисте 1 диплоидное ядро сначала делится мейозом, затем многократно митозом и вокруг каждого ядра цитоплазма рассекается на отдельные участки. Участки цитоплазмы концентрируются вокруг каждого ядра и формируются гаплоидные мейозозооспоры. Такой способ образования зооспор, при котором вся цитоплазма зооспорангия расходуется на их формирование, называется «рассечением цитоплазмы». В зрелой прорастающей цисте или зрелом зооспорангии находятся только зооспоры, цитоплазмы нет. При созревании зооспор оболочка цисты разрушается и зооспоры освобождаются, выходя в почву.

Зооспора по почвенной влаге (в капле воды) подплывает к молодому клубню, оседает на его поверхности, втягивает жгутик, покрывается оболочкой, и в месте соприкосновения оболочек споры и растения растворяет ферментами оболочку клетки эпидермиса и переливает внутрь клетки хозяина свое содержимое (это гаплоидное ядро и цитоплазма в виде амебоида, т.е. без оболочки). Пустая оболочка споры остается за клеткой и разрушается.

Паразит внутри клетки увеличивается в размерах, оставаясь одноядерным. Амебоид питается содержимым клетки хозяина, выделяет биологически активные вещества, под действием которых клетка разрастается. Соседние клетки эпидермиса и мякоти также усиленно делятся и их оболочки одревесневают. Клетка с паразитом оказывается окруженной разросшимися соседними клетками как в розетке (как бы приподнимается над тканью). Выросший амебоид затем одевается двухслойной оболочкой и превращается в летнюю цисту, которая по объему занимает только часть клетки хозяина. Летняя циста овальной формы и более светло окрашена, чем зимняя.

Вскоре летняя циста прорастает, образуя мешковидное выпячивание (покрытое только внутренней оболочкой (будущий сорус)) в свободное пространство клетки хозяина, в которое переходит протоплазма и ядро. Вначале многократно делится ядро, а затем содержимое (выпячивания, просоруса) делится на 5-7 многоядерных участков (до 200-300 ядер в каждом). Каждый участок покрывается собственной оболочкой и образуется сорус зооспорангиев. В дальнейшем набухшие соседние клетки выдавливают спорангии из их общей оболочки, а затем и из оболочки клетки хозяина. К этому времени внутри каждого спорангия образуются зооспоры, содержащие по 1 гаплоидному ядру. Бесполый цикл развития одного гриба совершается на протяжении 12-14 дней. Образующиеся зооспоры способны вызывать новое заражение.

К концу вегетации при понижении температуры зооспоры ведут себя как гаметы и попарно копулируют. При этом происходит по данным Кудряшовой сразу и плазмогамия и кариогамия. Образуется двужгутиковая планозигота с одним диплоидным ядром. Как и зооспора, зигота переливает свое содержимое в клетку хозяина, где разрастается, покрывается многослойной оболочкой и превращается в зимнюю цисту внутри клетки хозяина. Во время разрастания протопласта зиготы, клетка хозяина делится в тангентальном направлении и оказывается в глубине ткани нароста. После разрушения нароста, цисты попадают в почву. Цисты устойчивы и могут сохраняться в почве лет 10 и более. Весной цисты прорастают прямо зооспорами.

Заболевание очень вредоносно. Карантинное. Недобор урожая составляет 40-60 %. В настоящее время насчитывается несколько физиологических рас возбудителя.

Меры борьбы:

1. выведение устойчивых сортов (устойчивость – доминантный признак).
2. севооборот, черный пар и внесение органических удобрений (птичий помет, навоз, сидераты). Стимулируют прорастание зимних цист, зооспоры, не найдя хозяина, погибают, а почва освобождается от инфекции. Предложил академик Дорожкин после войны.

Благодаря исследованиям академика Н.А. Дорожкина, З.И. Ремневой, С.В. Горленко, Ц.С. Гандельман, проведенными в Беларуси после войны, был разработан комплекс мер борьбы с этим весьма вредоносным заболеванием. В результате рак картофеля в настоящее время не имеет экономического значения в картофелеводстве. Защита предусматривает культивирование только устойчивых сортов, строгое соблюдение санитарных норм, севооборота, высокой агротехники.

Сем. Olpidiaceae

***Olpidium brassicae* («черная ножка» капусты).**

В отличие от предыдущего представителя не образует летней цисты, а зрелый внутриклеточный таллом многоядерный плазмодиальный и сразу прорастает зооспорангием с длинной выводковой шейкой. Поражается не только эпидермис, но и кора. Внешний вид поражения другой.

Растения заражаются в парниках, особенно при избыточной влажности и загущенных посевах, обычно после появления на растении семядолей или первых листьев.

Вид поражения: Нижняя часть стебля растения (подсемядольное колено) темнеет, утончается, часто загнивает. Само растение поникает и гибнет.

Биология:

Покоящаяся стадия – циста (дикариотичная, имеет звездчатую форму и толстые оболочки) – зимует в почве, куда попадает после сгнивания тканей растения. После периода покоя прорастает с образованием зооспорангия (мешковидного выроста цисты). При этом происходит кариогамия, мейоз, затем несколько митозов, формирование внутри зооспорангия зооспор по способу рассечения цитоплазмы. При созревании зооспорангия, из него выходят в почву зооспоры с одним жгутиком. Зооспора по почвенной влаге (в капле воды) подплывает к корневой шейке. Прилипает к поверхности эпидермиса, втягивает жгутик, покрывается оболочкой, и в месте соприкосновения оболочек споры и растения растворяют ферментами оболочку растения и переливают внутрь клетки хозяина свое содержимое (это ядро и цитоплазма – амебоид). Из эпидермальных клеток амебоид паразита проникает в клетки первичной коры. Там он превращается в паразитирующий таллом (комочек протопласта с ядром). Потребляя питательные вещества клетки хозяина, ядро амебоида многократно делится, протопласт увеличивается в размерах, становится многоядерным, плазмодиальным. Затем плазмодий покрывается оболочкой и превращается в зооспорангий (холокарпическая форма). Зооспорангий имеет длинное горлышко (выводковый канал), через который зооспоры выходят на поверхность растения и в почву и заражают другие организмы. Этот цикл продолжается 5-10 дней и повторяется многократно.

При ухудшении условий (к концу вегетации) прорастание зооспорангия задерживается. Вышедшие из него зооспоры ведут себя как гаметы, т.е. попарно копулируют, проявляя гетероталлизм. Образуется двужгутиковая зигота (планозигота). Есть данные, что при этом происходит только плазмोगамия и зигота остается дикариотична (п+п). Она плавает, затем садится на поверхность клетки, втягивает жгутики и переливает в клетку свое содержимое так же как и зооспора. (подплывает, прилипает, втягивает, выделяет, растворяет, изливает содержимое) Внутри клетки хозяина протопласт зиготы растёт некоторое время, затем одевается толстой звездчатой оболочкой и превращается в покоящееся образование – дикариотичную цисту.

Меры борьбы:

1. Не допускать загущенных посевов и избыточной влажности.
2. Обеспечивать вентиляцию воздуха в парнике.
3. Осуществлять севооборот.
4. Почву в парнике дезинфицировать р-ом формалина, кипятком.
5. Протравливать семена и опрыскивать рассаду фунгицидами.

6. При появлении болезни можно насыпать на почву слой чистого мелкого песка толщиной 2-4 см, чтобы выше места поражения могли развиваться придаточные корни.

Другие виды рода встречаются на корнях табака, клевера, льна. На водорослях, водных грибах, беспозвоночных животных.

Другие представители:

Rhizophydium ovatum – эктопаразит водорослей (например, *Stigeoclonium* из Chlorophyta).

Вегетативное тело – клетка, одетая оболочкой с ризомицелием, образующими моноцентрический таллом.

R. pollinis-pini развивается на пыльце сосны. Из зооспоры, попавшей в воду, на поверхности пыльцы начинает развиваться одноклеточное вегетативное тело, внедряя внутрь клетки тонкие разветвленные безъядерные ризогифы, которые обеспечивают питание особи. В дальнейшем основная часть таллома, находящаяся на поверхности пыльцы, превращается в зооспорангий. Зооспорангий иноперкулятен, т.е. открывается порой.

Род *Polyphaguseuglenae* – паразит разных видов *Euglena* (Euglenophyta). Зооспора останавливается посреди колонии водорослей, и из нее к нескольким находящимся поблизости клеткам хозяина вырастают ризоиды. Во время этой вегетативной фазы она превращается в крупный центральный пузырь, который не сам становится спорангием, а отпочковывает его. Все время остающийся одноклеточным и одноядерным таллом может поражать до 50 клеток.

Порядок Monoblepharidales

объединяет лишь около 20 видов.

Представители в основном сапротрофы в чистой пресной воде на растительных остатках (сучьях, ветках, плодах) и трупах насекомых. В основном развиваются весной и осенью когда меньше конкурентов. Можно встретить и в аквариумах.

Имеют уже макроскопический таллом до 2 мм, представлен ценоцитный слабо ветвящимся мицелием с ризоидами. Бесполое размножение – жгутиковыми зооспорами.

Половой процесс – типичная оогамия. Эта единственная группа грибов, представители которой используют для оплодотворения яйцеклетки сперматозоиды. Отсюда теоретический интерес к этой группе грибов. Большого практического экономического значения представители этого порядка не имеют.

Оогонии и антеридии (генеративные органы телеоморфы) формируются на концах боковых ветвей гиф. Внутри оогония формируется одна или несколько яйцеклеток. К периоду их созревания апикальная часть оогония ослизняется, через оплодотворительную пору внутрь оогония проникает сперматозоид и сливается с яйцеклеткой, формируя клетку с дикариомом. Зигота выходит из оогония через ту же оплодотворительную пору, но остается прикрепленной к его вершине. Образуется покоящаяся спора – ооспора. Ядра дикариона сливаются (кариогамия) только перед прорастанием ооспоры, затем сразу же следует мейоз и развитие гаплоидных гиф.

В отделе *Chytridiomycota* представителей моноблефаридовых можно рассматривать как вершину эволюции по морфоструктуре таллома и организации ана- и телеоморфы.

Моноблефаридовые грибы развиваются как сапротрофы в чистой пресной воде на сучьях, ветках и других субстратах, главным образом весной и осенью в виде нежного сероватого или коричневатого пушка. Обычно в природе заметить их трудно, и гораздо легче установить их присутствие в аквариумах, где они нередко встречаются. Можно вызвать появление пушка моноблефариса, положив найденные в воде ветки или сучья в стеклянную банку, наполовину наполненную стерильной, дистиллированной водой. Банку нужно поставить в холодильник с температурой 8—15 °С. Через несколько дней может появиться пушок очень нежного бледно-серого мицелия длиной около 2 мм. Часто гифы выходят из чечевичек ветки, где они укрепляются своими ризоидами. При

этом гриб предпочитает ветки дуба, березы, ясеня, однако может развиваться и на ветках широколиственных и хвойных пород, даже на талломах лишайников, упавших в воду, на различных плодах, на трупах насекомых и т. п.

Отдел Зигомикота (Zygomycota)

Цель: Охарактеризовать зигомицет как типичных представителей царства Грибы.

Вопросы для рассмотрения.

1. Отличительные признаки отдела Zygomycota и класса Zygomycetes.
2. Вегетативное тело и способы размножения.
3. Классификация и характеристика важнейших порядков.
4. Биология и циклы развития представителей порядков мукоровые и энтомофторовые.
5. Экология, значение, направления эволюции зигомицет.

Учебно-методические материалы.

Таблицы, презентация.

Зигомикоты – первично наземные грибы, не имеющие подвижной стадии в цикле развития. Известно около 500 видов.

1. Распространение.

Преимущественно – наземные сапротрофы (обитатели почвы, навоза травоядных животных, пищевых продуктов) и значительно меньше – паразиты грибов (микопаразиты), насекомых и других беспозвоночных; изредка – патогены высших растений, позвоночных животных и человека.

2. Вегетативное тело – обычно ценоцитный (неклеточный, несептированный) многоядерный мицелий, в котором выделяют субстратные (обеспечивают питание) и воздушные гифы (несут репродуктивные органы), обильно разветвленный, хорошо развитый. С возрастом у некоторых видов зрелые гифы формируют перегородки, разделяющие вегетативное тело на многоядерные клетки. Реже, у паразитов насекомых (порядок *Entomophthorales*) или других беспозвоночных (амеб, нематод и других животных) (порядок *Zoopagales*) мицелий с самого начала септированный. У некоторых представителей в жидких субстратах мицелий способен распадаться на отдельные почкующиеся клетки, т.е. наблюдается мицелиально-дрожжевой диморфизм.

3. Биохимические и генетические признаки.

Стенки гиф и клеток содержат хитин в комплексе с хитозаном (деацетилированный хитин), а у других грибов хитин с глюканами.

Запасной продукт – гликоген.

Пути синтеза лизина (через диаминопимелиновую кислоту) и триптофана (по типу I) как у всех грибов.

Последовательности нуклеотидов в малых субъединицах рибосомальной РНК такие же как и у всех грибов.

4. Бесполое размножение осуществляется преимущественно неподвижными эндогенными спорангиоспорами, образующимися в спорангиях, или реже экзогенными конидиями. Наблюдается тенденция от образования спорангиев с многочисленными эндогенными спорангиоспорами (стилоспорангии) к спорангиям с небольшим числом спор (мероспорангии) и одной спорой (спорангиоли) и в конечном итоге переходу к конидиальному спороношению (порядок *Entomophthorales*). Это связывают с переходом этих грибов к наземному образу жизни.

Спорангиоспоры – неподвижные митоспоры у мукоровых из зигомицет, которые образуются внутри спорангиев в результате раскалывания цитоплазмы на отдельные 1-ядерные участки, каждый из которых превращается в спору. Зрелые споры со своими собственными оболочками находятся под оболочкой спорангия и поэтому являются эндоспорами. Спорангиоспоры служат только для расселения, т.к. содержат малый запас питательных веществ и не могут в течение длительного времени сохранять жизнеспособность. Число спор в 1 спорангии до 70 тыс. Для образования большого

спорангия со многими спорами необходимо много времени и в эволюции грибов, живущих в наземной, а не водной среде, наблюдается постепенный переход от многоспоровых спорангиев к малоспоровым и, наконец, к 1 – спорным. А это уже конидии.

У отдельных представителей могут образовываться разнообразные по форме, размеру и окраске хламидоспоры.

5. Половой процесс своеобразный – **зигогамия** (гаметангиогамия по способу слияния двух гаметангиев в одну клетку с образованием покоящейся диплоидной зиготы, которую называют еще **зигоспорой** или **зигоспорангием**). У некоторых представителей перед завершением полового процесса после плазмогамии отмечается дикариотическое состояние, что свойственно аскомикотам и базидиомикотам.

У некоторых представителей половой процесс не отмечен.

Суть гаметангиогамии состоит в слиянии недифференцированного на гаметы содержимого двух клеток (гаметангиев), отделенных от боковых гиф (**зигофоров, суспензоров, подвесок**), сплошными септами. Сливаться могут как одноядерные, так и многоядерные клетки. Есть данные, что кариогамия может быть множественной или сливаться могут только два ядра. Зигоспора обычно одета толстой скульптурированной оболочкой.

6. Половой продукт – **зигоспора** или **зигоспорангий** может окружаться дополнительными выростами гиф, формирующими у некоторых представителей зачаточные плодовые тела.

7. Зигоспорангий переживает стадию покоя, а затем при благоприятных условиях диплоидное ядро **зигоспоры** делится мейозом и зигоспорангий прорастает короткой гифой с зародышевым спорангием (= половое спороношение) на конце. В нем формируются мейоспорангиоспоры часто разных половых знаков.

Половое спороношение – зародышевый спорангий. Половые споры – мейоспорангиоспоры.

8. Цикл развития гаплофазный с доминированием анаморфы, **мейоз зиготический**.

Классификация.

В отделе выделяют 1-2 или 3 класса: *Zygomycetes*, *Trichomycetes*, *Glomeromycetes*

Класс **Zygomycetes** – наиболее типичные представители отдела.

Класс **Glomeromycetes** – небольшая группа грибов, образующих везикулярно-арбускулярные эндомикоризы со злаками и названа АМ - грибами. Большая часть видов принадлежит к роду глобус (*Glomus*).

У этих эндомикоризообразователей отмечено гаусториеподобное интерцеллюлярное образование гиф, распространяющихся внутри тканей корня в коровой паренхиме по межклеточным пространствам и внутри клеток. При этом гифы относительно мало выходят наружу. При такой микоризе корневые волоски у корня сохраняются.

Арбускулы – древовидно ветвящиеся гифы внутри клеток корня. Везикулы – округлые вздутые гифы внутри клеток или за их пределами. Питание растения осуществляется за счет переваривания арбускулов, иногда везикулов и гиф.

Арбускулярные микоризные грибы в начале XXI в. по комплексу морфологических и молекулярных признаков выделили в отдел *Glomeromycota* (Schuessler et al., 2001). В настоящее время ведутся интенсивные таксономические исследования этой группы.

Класс **Trichomycetes** – группа спорного таксономического положения, представленная обитателями кишечника или хитинового покрова членистоногих.

Класс Zygomycetes

Для него характерны в основном все названные выше признаки отдела. В классе выделяют несколько (8) порядков, различающихся по наличию или отсутствию хитозана,

степени септированности гиф, строению пор в септах, циклам развития и экологии. Насколько известно, зигомицеты образуют полиолы, но не маннит, или же последний не является у них главным компонентом (ср. с. 93 Мюллер, Лефлер, 1995).

Рассмотрим два: *Mucorales* и *Entomophthorales*.

Порядок мукоровые (*Mucorales*).

По числу видов (около 400) самый многочисленный в классе и отделе.

В основном это почвенные сапротрофы, как правило, приурочены к культурфитоценозам. Они принимают активное участие в круговороте органических веществ в почвенных горизонтах. Благоприятными субстратами мукоровых являются отмершие растительные остатки, унавоженные пахотные почвы. Они – паразиты в основном шляпочных и других грибов, а также патогены животных и человека.

Внешние симптомы повреждения мукоровыми грибами различных хозяйственных объектов – сероватый пышный налет (плесень), состоящий из гиф и структур бесполого спороношения гриба – спорангиеносцев со спорангиями (черными шариками).

Биологию представителей рассмотрим на примере рода *Mucor*.

Виды рода мукор (*Mucor*) являются доминантами в почвах. Развивающиеся гифы этих грибов обильно заселяют почву, растительные остатки. Нередко поселяются они и на продуктах питания: овощах, фруктах, хлебе, мясных и молочных изделиях, вызывая их гниение. Многие виды вызывают биоповреждения бумажных, текстильных, строительных и других промышленных материалов.

Mucor mucedo на питательном субстрате сперва образует мицелий из разветвленных несептированных гиф. Вскоре над такими быстрорастущими талломами поднимаются короткие боковые ветви отдельных гиф (спорангионосцы), которые расширяются на концах в округлые головки, развивающиеся в спорангии. У видов рода *Mucor* вершина спорангиеносца вздувается внутрь, образуя колонку. Так формируется бесполое спороношение. Внутри спорангиев ядра делятся митозом. По способу рассечения цитоплазмы, как и у хитридиомикот, вокруг каждого ядра внутри спорангия обособляется цитоплазма и формируются митоспорангиоспоры. При созревании спор вся стенка спорангия разрушается, а высвобождающиеся споры сразу способны к прорастанию. Под микроскопом от разрушенного спорангия остается хорошо различимая колонка, которая имеет более светлую окраску, чем остальная часть спорангионосца. Иногда у основания колонки видны остатки оболочки спорангия – воротничок. Рассыпавшиеся спорангиоспоры на подходящем субстрате снова прорастают гифами, формируя мицелий. (Спора – проростковая гифа – мицелий)

Половое размножение требует у *M. mucedo* встречи плюс- и минус-мицелиев (гетероталлизм, самостерильность). По границе двух мицелиев образуются их особые боковые ветви — зигиферы, растущие по направлению друг к другу, пока не соприкоснутся своими концами. В месте контакта они уплощаются и прижимаются друг к другу. Затем в каждом зигифере с помощью поперечной стенки от «подвеска» обособляется многоядерный гаметангий. Стенка между обоими гаметангиями разрушается, их плазмы сливаются, плюс- и минус-ядра перемешиваются, образовавшаяся в результате единая клетка окружается многослойной стенкой и созревает в покоящуюся спору, называемую **зигоспорангием (зигоспорой)**. Только после длительного, иногда занимающего несколько месяцев, периода созревания и покоя она прорастает. В это время часть ядер располагается попарно, другие дегенерируют. Лишь немногие их пары (иногда — единственная), наконец, сливаются (кариогамия). Если внутри готовой к прорастанию зигоспоры происходит несколько ядерных слияний, обычно все ядра зиготы, кроме одного, погибают. Выжившее диплоидное ядро после мейоза дает четыре гаплоидных, из которых три дегенерируют, а четвертое многократно делится митотически. Все дочерние ядра переходят в проростковую гифу и затем в образующийся из нее (первичный, проростковый, или **зародышевый**) спорангий. Все развивающиеся в нем споры, которые в остальном ведут себя как бесполое

спорангиоспоры, принадлежат к одной и той же группе совместимости (+ или —), так как их ядра происходят от единственного гаплоидного ядра и генетически идентичны.

А так как в популяции формируется много зигоспорангиев, то в одних развиваются споры одного полового знака, а в других — другого, и генетическое разнообразие популяции обеспечивается. Есть наблюдения, что в зигоспорангии остается более одного ядра и после мейозов нескольких ядер в зародышевом спорангии формируются мейоспорангиоспоры разных половых знаков (+ и —).

Таким образом, у мукоровых грибов в цикле развития происходит развитие гаплоидного ценоцитного мицелия (вегетативной фазы), на котором при благоприятных условиях формируется бесполое спороношение (спорангии со спорангиоспорами), а затем к концу периода вегетации — органы полового размножения, происходит половой процесс и формируется покоящаяся зигота (зигоспорангий). Наблюдается на одном организме чередование бесполого и полового размножения и спороношения. Такие виды, тело которых продолжает вегетации при формировании органов размножения называются эукарпическими.

Род ризопус (*Rhizopus*). Виды этого рода поражают клубни картофеля, плоды томатов, земляники, малины, ежевики, кукурузу, подсолнечник, хлопчатник, а также ряд дикорастущих высших растений. Общий вид поражения как у мукора. Светлый пушистый мицелий, на котором вскоре появляются беспольные спороношения спорангии (анаморфа). Пораженные участки растений загнивают и наносится значительный вред культурным растениям, как в период вегетации, так и в период хранения урожая.

Видам рода *Rhizopus* свойственно образование **столонов** — дугообразных воздушных гиф, радиально растущих от первичной колонки и на определенном расстоянии внедряющихся в субстрат ризоидами. Здесь же формируется спорангиеносец со спорангием, а также вновь образуются столоны. Столонообразование является весьма прогрессивным в эволюционном плане способом размножения и распространения зигомикот.

Род пиллоболус (*Pylobolus*). Виды этого рода копротрофы (обитатели навоза, в основном лошадиного) и имеют ряд приспособлений к образу жизни. Их спорангиеносцы проявляют способность к фототропическим изгибам и обладают своеобразно устроенным механизмом расселения. Под влиянием солнечных лучей расположенный под спорангием пузырь внезапно разрывается, с силой отбрасывая его в сторону источника света.

Полусферический спорангий, падая, переворачивается таким образом, что его нижняя уплощенная часть, несущая остатки слизистой жидкости, обращена книзу. Он прилипает к траве и при поедании травы животными вместе с ней попадает в пищеварительный тракт. Под действием пищеварительных соков кутинизированная оболочка спорангия разрушается, споры освобождаются и на навозе прорастают в гифы.

Макроскопический спорангиеносец растет вверх от вздутой клетки — трофоцисты. Верхняя часть спорангиеносца вздувается и несет полусферический спорангий. В основании вздутия формируется кольцо, содержащее цитоплазму и β -каротин. При одностороннем освещении пузыря лучи преломляются в нем и на цитоплазменном кольце с обратной стороны формируется световое пятно, в зоне которого сосредоточиваются ростовые вещества, приводящие эту зону к интенсивному росту, что стимулирует положительный фототропический изгиб спорангиеносца. В это время набухает слизистое кольцо, расположенное непосредственно под спорангием, пузырь спорангиеносца лопается на вершине, спорангий отрывается и отбрасывается вверх на расстояние 2 м и более в сторону света.

Направления эволюции в пределах порядка мукоровые.

Анализируя анаморфу представителей порядка мукоровых (*Mucorales*), можно проследить эволюционную тенденцию от многоспоровости к постепенному уменьшению числа эндоспор в спорангии до 4–10, как это наблюдается у копротрофных видов рода тамнидиум (*Thamnidium*). Причем это происходит на одном и том же спорангиеносце:

крупный спорангий формируется на вершине спорангиеносца, а на боковых ответвлениях образуются спорангиоли – малоспоровые спорангии. А у видов рода хетокладиум (*Chetocladium*), паразитов муковых грибов, образуются односпоровые спорангиоли, которые мало чем отличаются от конидий. Их отличие от конидий сводится к наличию у них двойной оболочки. Наружная оболочка у этих односпоровых спорангиоли – это сохранившаяся оболочка спорангия. Если продолжить анализ анаморфы зигомикот в целом, то представители порядка энтомофторовые (*Entomophthorales*) образуют уже настоящие конидии.

В спорангии все споры одновременно проходят все фазы развития и соответственно одновременно созревают. Конидии же развиваются последовательно одна за другой. В наземной среде, которая чаще всего гораздо менее стабильна, чем водная, намного выше вероятность того, что может наступить резкое ухудшение условий существования (резкое изменение температуры, влажности и т. д.); тогда весь спорангий недоразовьется и ни одна его спора не сможет выполнить свою репродуктивную функцию. В такой же ситуации хотя бы часть последовательно образующихся конидий эту функцию выполнит. Поэтому вполне объяснимо преобразование бесполой спороношения Mucorales, эволюционировавших, как и оомицеты, от водных организмов к наземным. Характерно, что среди наземных представителей порядка наиболее крупные спорангии встречаются у видов *Phycomyces* – типичных копрофилов: известно, что помет животных – очень стабильная среда обитания.

В половых процессах муковых особенного разнообразия не наблюдается. Однако морфологические структуры зигот отдельных родов заметно отличаются. У родов *Phycomyces* и *Absidia* от суспензоров, отделяющих сливающиеся клетки (гаметангии), отходят выросты (придатки), окружающие зиготу. У некоторых представителей, например род мортиерелла (*Mortierella*) зигоспора находится в рыхлом сплетении гиф, которое формирует образование, напоминающее плодовое тело. Видимо, с определенной условностью это формирование можно считать зачаточным примитивным упрощенным плодовым телом (зигомой).

Порядок энтомофторовые (*Entomophthorales*) включает около 50 видов, распространенных повсеместно. Большая часть их является паразитами насекомых, некоторые – паразиты водорослей, есть также виды, развивающиеся на экскрементах лягушек и ящериц.

Бесполое размножение энтомофторовых происходит с помощью конидий, которые нередко активно отбрасываются. При половом размножении сливаются в основном одноядерные клетки.

Широко известны виды рода энтомофтора (*Entomophthora*), и прежде всего *E. muscae* – возбудитель «осенней болезни» мух. Мухи, погибшие от этого заболевания осенью, остаются прикрепленными к какой-либо поверхности (например, к оконному стеклу) до самой весны. Вокруг трупа насекомого на стекле хорошо виден мучнистый белый ореол, состоящий из массы конидий. Попадая на муху, конидия прорастает в септированную гифу, которая заражает насекомое. Мицелий развивается в теле насекомого и распадается на многоядерные клетки, так что его хитиновая оболочка оказывается буквально набитой клеточным материалом паразита – гифенными телами (геммами), которые кровь разносит по всему телу хозяина. Позднее, обычно уже после гибели мухи, из этих клеток на поверхности тела насекомого появляются булавовидные конидиеносцы. На них развиваются бесцветные, почти шаровидные конидии, которые при созревании с силой отстреливаются от конидиеносцев на расстояние до нескольких сантиметров. Таким образом, вокруг мухи создается ореол из белого пушка, представляющего собой отпавшие конидии. Само же насекомое прикрепляется к поверхности ризоидами, которые и удерживают муху на стекле. Помимо мух энтомофторовые поражают большое количество видов насекомых из 12 отрядов.

В процессе эволюции, в связи со спецификой паразитизма, эти грибы выработали следующие приспособления: 1) их конидии покрываются клейким веществом, что дает возможность при контакте с хозяином прикрепляться к жертве; 2) гриб активно участвует в распространении конидий, «отстреливая» их на расстояние до 2 см, что позволяет увеличивать зону поражения; 3) если конидия попадает на не соответствующий субстрат, она прикрепляется к нему и прорастает повторно, «отстреливая» вновь образовавшуюся конидию, и так может повторяться неоднократно. Вышеуказанные приспособления позволяют успешно паразитировать на насекомых.

Важная особенность энтомофторовых – способность образовывать покоящиеся споры (зигоспоры), которые обеспечивают сохранение видов в экстремальных условиях или в отсутствии восприимчивого хозяина. При наличии хозяина после зимы заражение происходит покоящимися спорами. Половой процесс – гаметангиогамия (зигогамия).

Энтомофторовые имеют большое практическое значение для человека. С применением видов энтомофторовых разрабатываются биологические меры борьбы с вредителями сельскохозяйственных растений.

Есть данные об образовании микотоксинов некоторыми видами рода энтомофтора. В таком случае помимо интродукции патогенов в биоценоз с целью создания очагов эпизоотии, возможно производство и применение микотоксинов для быстрого снижения численности вредных насекомых. В этом плане ученые предполагают, что есть хорошие перспективы в борьбе с насекомыми – вредителями культурных растений.

Филогенез энтомофторовых.

Энтомофторовые грибы по своим биологическим параметрам (размножение, морфологические структуры вегетативного тела и т. п.) в некоторой степени близки к представителям порядка *Mucorales*, однако они представляют собой самостоятельную эволюционную ветвь, которая уклонилась по ряду признаков, связанных с паразитизмом на насекомых.

Происхождение зигомикот. Предполагают, что зигомицеты произошли от безжгутиковых амебоидных флаголат или от общих с хитридиевыми грибами предков. Есть мнение, что мукооровые могли произойти от низкоорганизованных сапролегниевых.

Отдел Аскомикота (Ascomycota)

Тема 9. Класс Аскомицеты (Ascomycetes). Общая характеристика. Классификация. Биология представителей

Цель: Охарактеризовать аскомицет как типичных представителей царства Грибы. Обосновать принципы классификации сумчатых грибов. Познакомить с их разнообразием, биологией важнейших представителей, обосновать меры борьбы с заболеваниями, вызываемыми этими паразитами.

Вопросы для рассмотрения.

1. Общая характеристика отдела Аскомикота: мицелий, бесполое и половое размножение, половое спороношение.
2. Принципы классификации.
3. Класс археаскомицеты (*Archaeascomycetes*). Краткая характеристика.
4. Классгемиаскомицеты (*Hemiascomycetes*). Порядки эндомицетовые и сахаромецетовые.
5. Классэуаскомицеты(*Euascomycetes*).Порядки эризифовые, спорыньевые, гелогиевые, пецицевые, трюфелевые.
6. Класслокулоаскомицеты (*Loculoascomycetes*). Порядокклеоспоровые .
7. Происхождение и эволюция сумчатых грибов.

Учебно-методические материалы.

Таблицы, видео- и кинофильмы, презентация.

Краткая общая характеристика отдела Ascomycota

1. Самый крупный, хорошо приспособленный к наземным условиям, отдел грибов. По данным разных авторов включает от 30 до 70 % всех видов грибов или от 30 000 до 70 000 видов. К ним относят и многие лишайниковые грибы.

2. Общим признаком для всех представителей отдела *Ascomycota* является формирование в результате полового процесса полового спороношения (мейоспорангия), называемого сумка (аск). При образовании аскоспор в сумке происходит кариогамия (слияние двух ядер дикариона), мейоз, митоз и формирование сумкоспор (по способу свободного образования клеток). У большинства аскомицетов формируется **восемь ядер** и 8 сумкоспор. Т.е., в сумке завершается половой процесс и формируется половое (мейо-) спороношение. Периплазма – та часть цитоплазмы, которая остается в сумке после формирования сумкоспор. Периплазма играет важную роль для увеличения тургорного давления в сумке и способствует разрыву оболочки в ее верхней части и активному выбрасыванию и распространению спор. В периплазме при созревании сумки образуются ферменты, расщепляющие полисахариды до простых сахаров, которые притягивают воду. Споры отбрасываются на расстояние от 0,5 до 20 см, а у некоторых видов до 60 см.

3. Распространены во всех природных зонах и регионах. Разнообразны по строению (микроскопические грибы-паразиты, дрожжи, грибы с крупными плодовыми телами до 10-30 см сморчки, строчки, лопастники) и образу жизни.

По способу питания:

сапротрофы		биотрофы
Обитают в почве, лесной подстилке, на различных растительных субстратах, разрушая целлюлозу. Немногие развиваются на субстратах животного происхождения, содержащих кератин.	Способны сбраживать углеводы, образуя этиловый спирт и углекислый газ из глюкозы (дрожжи)	Паразиты , возбудители различных болезней культурных растений (мучнистая роса, плодовая гниль, парша). Симбионты с водорослями или цианобактериями (лишайниковые грибы)

На высших растениях чаще паразитируют анаморфные стадии грибов, а телеоморфа развивается как сапротроф на отмерших листьях, стеблях, плодах и т. п.

4. Вегетативное тело:

– у большинства представителей – хорошо развитый септированный гаплоидный мицелий с многоядерными, реже одноядерными клетками. В центре каждой септы имеется простая пора, через которую осуществляется связь между протопластами клеток и из клетки в клетку могут мигрировать не только органоиды, но даже и ядра. Ядра гаплоидные.

– есть представители (дрожжи), у которых вегетативное тело представлено одиночными почкующимися клетками = дрожжевидный таллом (например, виды порядка *Saccharomycetales*), которые иногда в результате нерасхождения клеток при почковании, образуют псевдомицелий. Реже одиночные клетки способны к делению.

– ряд представителей имеют мицелиально-дрожжевой диморфизм: в одних условиях (на твердом субстрате) гриб существует в виде гиф, в других (в жидких средах) – в виде дрожжевых клеток.

5. Клеточные стенки аскомицетов обычно двухслойные с тонким электронноплотным внутренним и относительно толстыми электроннопрозрачными наружными слоями (у базидиомицетов – многослойные).

В состав клеточной стенки большинства аскомицетов входят полисахариды – хитин (10 – 20 – 25 %) и глюканы (полимеры Д-глюкозы, отличающиеся от целлюлозы характером связи между мономерами (до 80-90 %)).

У дрожжей количество хитина снижается до 1 % или он отсутствует вовсе, а присутствуют глюканы и маннаны (полимеры сахара маннозы).

Другие признаки: цитологические, биохимические, генетические, как и у всех грибов.

6. Размножение.

Вегетативное – фрагментацией мицелия или почкованием дрожжевых клеток.

Бесполое споровое – посредством образования экзогенных спор – конидий, которые образуются от специальных мест (конидиогенных локусов) на специальных видоизмененных частях мицелия – конидиеносцах. У многих видов размножение конидиями преобладает или служит единственным видом воспроизведения и расселения.

Конидиеспоры или конидии – это аплапо- мито- экзоспоры у грибов с клеточным мицелием (сумчатых и несовершенных), которые образуются на окончаниях специализированных репродуктивных гиф (клеток) воздушного мицелия – конидиеносцах и служат для распространения грибов. Они не окружаются оболочкой конидиеносца, а только собственной клеточной стенкой конидии и являются экзоспорами.

(Конидии – это органы распространения у высших грибов. Всегда окружены клеточной стенкой). Конидии могут быть очень мелкие 1-клеточные (1 –10-15 мкм) или крупные, многоклеточные толстостенные (50 – 1100 мкм). Могут быть бесцветными, темными или иначе окрашенными.

В отличие от спорангиоспор конидии более приспособлены к жизни в наземных условиях. Могут часто длительно сохранять жизнеспособность при неблагоприятных условиях, не прорастая.

Освобождение конидий в большинстве случаев происходит пассивно.

Адаптации, облегчающие распространение конидий:

- сухая, плохо смаиваемая поверхность → легко переносится ветром,
- погружены в слизь → переносится водой или насекомыми.

Органы полового размножения.

У большинства сумчатых грибов хорошо различимые и дифференцированные на мужские и женские. Женский половой орган – архикарп состоит из расширенной части (аскогона) на вершине которого образуется нитевидная клетка – трихогина. Мужской половой орган – одноклеточный многоядерный антеридий. Он формируется на том же мицелии (гомоталлические формы) либо на разных (гетероталлические формы).

Типы половых процессов:

– у большинства представителей гаметангиогамия по способу контакта многоядерных гаметангиев не дифференцированных на гаметы с разрывом во времени процессов плазмо- и кариогамии. С переходом ядер из мужского гаметангия в женский (аскогон) с образованием дикариотичной фазы (оплодотворенного аскогона и аскогенных гиф) и полового спороношения сумки, в которой происходит кариогамия, мейоз, митоз и формирование мейоспорангиоспор – сумкоспор или аскоспор.

– у примитивных форм – гаметангиогамия по способу копуляции гаметангиев, т.е. слияния их в одну клетку (по типу зигогамии как у зигомикот). При этом сразу происходит плазмогамия и кариогамия, формируется зигота, которая сразу делится мейозом и прорастает в сумку с сумкоспорами, т.е. формируется половое спороношение.

– реже бывает сперматизация (оплодотворение архикарпа сперматием, образующимся по типу конидии).

– у некоторых представителей соматогамия – переход ядер от одного мицелия к другому для последующего слияния без образования морфологически оформленных половых структур. При этом чаще происходит сразу только плазмогамия и формирование дикариотичной клетки, из которой формируются дикариотичные аскогенные гифы, на концах которых формируются сумки.

– у дрожжей: – соматогамия – копуляция соматических (вегетативных) клеток с образованием сразу диплоидной зиготы и превращением ее в сумку.

– автогамия (в пределах соматической клетки ядро митотически делится на два, которые потом сливаются, образуя 2п ядро, а сама вегетативная клетка становится сумкой в которой в результате мейоза формируются 4 сумкоспоры по способу свободного образования клеток).

Вывод по вопросу – половой процесс. Половой процесс у сумчатых грибов разного типа, но всегда приводит на последнем этапе к формированию после кариогамии **зиготы**, которая после мейоза превращается в сумку с сумкоспорами.

Сумчатые грибы могут быть как гомоталлические, так и гетероталлические. Им присущ биполярный гетероталлизм.

7. У подавляющего большинства сумчатых грибов при половом процессе происходит на первом этапе только плазмогамия, ядра не сливаются, а координируются в дикарионы, т.е. собираются по парам. Дикарионы обычно переходят в развивающиеся из оплодотворенных аскогонов (женских половых органов) аскогенные гифы, в которых многократно синхронно делятся. На конечном этапе полового процесса как результат его формируется мейоспорангий – сумка или аск.

8. Сумки развиваются или непосредственно на мицелии, или внутри или на поверхности особых структур – плодовых тел – аскокарпов.

Половой процесс и образование сумок с аскоспорами обычно связаны с развитием плодовых тел – аском – структур из гиф, которые имеют характерную для каждого вида форму.

9. В жизненном цикле преобладает гаплофаза. Дикариофаза, представленная оплодотворенным аскогоном и аскогенными гифами, на которых образуются сумки, занимает в жизненном цикле значительную часть. У дрожжей в цикле развития преобладает либо гаплоидная, либо диплоидная фаза, либо они равнозначны по продолжительности. Дикариофазы нет.

У большинства сумчатых грибов цикл развития происходит в несколько фаз (стадий), каждая из которых имеет определенный внешний вид и даже название. Такое явление у грибов получило название плеоморфизм.

10. Многие аскомикоты имеют большое экономическое значение как продуценты антибиотиков, витаминов, ферментов. Некоторые используются как объекты экспериментальных (чаще генетических) исследований.

Подробнее о гаметангиогамии

Образованием на первом этапе дикарифазы (оплодотворенного аскогона и аскогенных гиф) и впоследствии без периода покоя из конечной клетки аскогенной гифы – полового спороношения – сумки.

Происходит это следующим образом: Антеридий дорастает до трихоины и переливает свое содержимое (ядра и цитоплазму) в аскогон архикарпа. В аскогоне происходит слияние цитоплазмы (плазмогамия), образуется оплодотворенный аскогон, а ядра (♂ и ♀) группируются по периферии аскогона попарно, образуя дикарионы. Оболочка аскогона образует выросты, в которые переходит по одному дикариону. Затем формируется септа, отделяющая аскогон от дикариотической клетки, из которой в дальнейшем развиваются так называемые **аскогенные гифы**.

Формирование сумки по способу «крючка»

Верхушечная клетка аскогенной гифы растет и приобретает крючковидно-загнутую форму. Ядра дикариона располагаются в зоне изгиба и митотически делятся. Два ядра остаются на месте деления, а два других меняют первоначальное положение: одно переходит в основание клетки, другое – в конец крючка. Затем образуются две перегородки (одна – у перегиба крючка, другая – у его основания). Так образуются три клетки. На месте перегиба выделяется двуядерная клетка. Кроме того, обособляются две

однойдерные клетки с ядрами разных полов. Клетка, содержащая дикарион, развивается в сумку. Две однойдерные клетки сливаются и вновь образуют двуядерную клетку, которая способна вновь сформировать крючок и сумку. Таким образом, увеличивается возможность образования новых сумок.

Из оплодотворенного аскогона без периода покоя развиваются аскогенные гифы. Из конечной клетки аскогенной гифы образуется половое спороношение – мейоспорангий – сумка. В сумке происходит кариогамия, мейоз, митоз и формирование мейоспорангиоспор – сумкоспор или аскоспор.

В результате не образуется покоящаяся зигота (чаще диплоидная зигоспора или зигоспорангий, как это было у зигомикот или чаще дикариотичная зимняя циста, как это было у хитридиомикот).

По морфологическим особенностям (характеру) строения оболочки различают сумки с однослойной оболочкой (прототуникатные и унитуникатные) и с двухслойной оболочкой (битуникатные). Оболочка прототуникатных сумок быстро разрушается, и сумкоспоры пассивно освобождаются. Этуникатные унитуникатные сумки имеют прочную однослойную оболочку с активным выбрасыванием аскоспор. Битуникатные сумки с двухслойной оболочкой имеют внутренний эластичный слой, который способен к растяжению. Рассеиванию сумкоспор способствует так называемый апикальный аппарат (щель, пора с крышечкой или без нее), через который под действием силы осмотического давления выбрасываются сумкоспоры.

В настоящее время система сумчатых грибов подвергается существенной переработке в свете новых молекулярных данных и далека даже от временной стабильности. Предложенные современные системы, построенные на основе молекулярно-генетических исследований, не охватывают все многообразие этой группы грибов и дискуссионны. Поэтому Гарибова и Лекомцева (2005) предлагают использовать в учебных целях систему, включающую как таксоны, для которых молекулярно-генетическим анализом подтверждена их монофилетичность, так и полифилетичные таксоны, не имеющие достаточно сведений для пересмотра их таксономического статуса. Однако авторы считают, что на данном этапе развития систематики сумчатых грибов ее можно использовать как рабочую. В данном учебном пособии мы придерживаемся этой точки зрения.

По месту формирования сумок, особенностям их строения и результатам молекулярно-генетических исследований во многих системах сумчатые грибы подразделяются на следующие классы.

Классификация

Класс Архиаскомицеты (*Archiascomycetes*=*Taphrinomycetes*)

Класс выделен на основании сравнения результатов секвенирования нуклеиновых кислот. Наиболее древняя группа, являющаяся предположительно исходной для современных аскомикот. Плодовые тела в основном отсутствуют. Сумки прототуникатные.

Класс Гемииаскомицеты, или голосумчатые (*Hemiascomycetes*) – плодовые тела отсутствуют, сумки прототуникатные, образуются непосредственно на мицелии или при слиянии одиночных клеток.

Класс Настоящие сумчатые (*Ascomycetes*= *Euascomycetes*). Сумки этуникатные, реже прототуникатные. Образуются внутри или на поверхности плодовых тел.

Класс Локулоаскомицеты (*Loculoascomycetes* = *Dothideomycetes*) – сумки этуникатные, битуникатные, образуются в особых полостях (локулах), возникающих в сплетении мицелия – аскостроме, или псевдотеции. На основе данных молекулярно-генетического анализа группа полифилетическая.

В целом аскомикота, в основном, монофилетическая группа, включающая около 75 % всех описанных видов грибов. Ныне к сумчатым относят также анаморфные несовершенные (митоспоровые) грибы – дейтеромикота (в традиционном смысле), характеризующиеся сходным строением вегетативных структур и клеточной стенки, при отсутствии в цикле развития телеоморфы и наличии только анаморфы. В эту же группу включают и лишенообразующие симбиотрофные грибы, составляющие почти четверть видов аскомикот. Эти грибы в ряде систем ранее рассматривались как отдел лишайники – *Lichenes* или *Mycophycophyta* (Маргелис, 1983). В соответствии с предложением Гарибовой и Лекомцев (2005), в общем курсе микологии лишенообразующие грибы мы рассматриваем в качестве самостоятельной группы.

Класс Гемياسкомицеты, или голосумчатые – *Hemiascomycetes*

Голосумчатые – примитивные аскомицетные грибы, которые в цикле развития не образуют плодовых тел. Половое размножение начинается с копуляции клеток мицелия или отдельных клеток. После плазмогамии сразу же происходит кариогамия. Зигота либо непосредственно развивается в сумку, либо образует вырост (аскофор), от которого затем формируются сумки. В случае слияния двух многоядерных клеток, в отличие от зигоспоры мукоровых, зигота голосумчатых не переходит в состояние покоя, а сразу преобразуется в сумку. Аскогенные гифы в циклах не образуются. Среди голосумчатых имеются как гапобионты, так и дипобионты, а у *Spermophthoragossypii* отмечена гетероморфная смена поколений, что является редким случаем для царства грибов. По способу питания – это в основном сапротрофы, широко распространенные в природе, в меньшей степени паразиты высших растений.

Среди голосумчатых грибов есть возбудители серьезных болезней человека. Часто на слизистых оболочках органов человека развивается *Candida albicans*, вызывая образование белых пленчатых налетов и изъязвление. Заболевание известно под названием молочница, нередко встречается у грудных младенцев на слизистых рта, особенно при недостаточном соблюдении гигиенических мер.

Голосумчатые грибы широко используются в хлебопечении, виноделии, пивоварении и производстве спирта, в биотехнологических отраслях – для производства кормовых дрожжей, рибофлавина (витамина B₂).

В кормовой промышленности для решения проблемы дефицита белка, жиров и углеводов в кормовом балансе животных широко применяются разные виды рода кандиды (*Candida*). В мире в больших масштабах налажен биотехнологический процесс получения кормовых дрожжей. Такой завод функционирует и в нашей республике (г. Бобруйск).

Порядок эндомицетовые (*Endomycetales*). Вегетативное тело представлено преимущественно в виде многоклеточного мицелия, который может частично распадаться на артрспоры или почковаться. Органы бесполого размножения обычно отсутствуют. При половом процессе гаметы либо гаметангии образуются как ветви одного и того же мицелия. Половой процесс схож с зигогамией. Сумки развиваются непосредственно из зиготы. Преимущественно сапротрофы.

Семейство диподасковые (*Dipodascaceae*). Представители семейства имеют хорошо развитый септированный мицелий, на котором формируются длинные многоспоровые сумки. Часто встречаются в истечениях растений, на древесине, в почве.

Диподаскус беловатый (*Dipodascus albidus*) развивается в истечениях березы, граба, бука и др. Мицелий хорошо развит, состоит из крупных до 100 мкм в длину многоядерных клеток. На нем вначале образуются многоядерные артрспоры в цепочках, затем многоядерные гаметангии, которые различаются по размерам. Содержимое их сливается, из зиготы сразу же развивается длинная, суженная на вершине многоспоровая сумка. Набухающие слизистые обертки сумкоспор растягивают сумку, которая разрывается на вершине, где вышедшие наружу сумкоспоры соединены в слизистый шарик.

У диподасковых, как и у зигомицетов, копулируют многоядерные гаметангии (*D. albidus*), в процессе эволюции сменяющиеся одноядерными (*D. aggregatus*). Но при слиянии многоядерных гаметангиев диподасковых не наблюдается множественной кариогамии, копулируют только два ядра, остальные дегенерируют. Сумку аскомицетов можно представить как структуру, которая гомологична зародышевому спорангию зигомицетов. Однако зигота у диподасковых не переходит в состояние покоя, а сразу же развивается в сумку; аскоспоры образуются по типу «свободного образования клеток».

Порядок сахаромикетовые (*Saccharomycetales*). Вегетативное тело сахаромикетовых представлено одиночными клетками, размножающимися почкованием, реже делением. Если такие клетки не расходятся, формируется так называемый псевдомицелий. Половой процесс – копуляция двух вегетативных клеток. Аскоспоры образуются в сумках, представляющие собой одиночные клетки. Сахаромикетовые объединяют грибы гаплоидным, гапло-диплоидным и диплоидным циклом развития. Среди сахаромикетовых есть грибы, у которых гаплоидная фаза сокращена до аскоспор, а иногда наблюдается копуляция аскоспор уже в сумке. Примером диплоидных дрожжей является **сахаромикод Людвига (*Saccharomyces ludwigii*)**, который в симбиозе с уксуснокислыми бактериями, развиваясь на жидкой сахаристой среде, образует так называемый «чайный квас». Этот слабокислый напиток широко распространен в Индонезии, много любителей вкусного и полезного напитка и в славянских странах. Для его приготовления используется настой чая и 10 %-й раствор сахара в воде. На поверхности жидкости чайный гриб образует мощную слизистую пленку. Дрожжи сбраживают сахар, способствуют образованию небольшого количества спирта и углекислого газа.

Сахаромикетовые широко распространены на разнообразных субстратах, богатых сахарами (на поверхности плодов, в нектаре цветков, в истечениях деревьев и т. п.). Развиваясь на средах, содержащих сахар, сахаромикетовые вызывают спиртовое брожение, превращая сахар в этиловый спирт и углекислый газ.

Спиртовое брожение лежит в основе ряда пищевых и промышленных производств – хлебопечения, виноделия, пивоварения, а также производства технического спирта из мелассы или отходов целлюлозно-бумажной промышленности. Наибольшее значение в народном хозяйстве имеют виды рода сахаромикет (*Saccharomyces*), которые обитают в природе, а также известны только в культуре.

Наиболее значим в народном хозяйстве вид *S. cerevisiae* – пекарские дрожжи, известные только в культуре. Они представлены многочисленными расами, различающимися как физиологическими, так и биохимическими свойствами. Пекарские дрожжи используются в хлебопечении, виноделии, пивоварении, в производстве спирта. И хотя эти технологии уже в древности использовались человечеством, но участие в них дрожжей было установлено лишь в 1876 г. Л. Пастером.

Среди сахаромикетов имеются серьезные вредители промышленного виноделия – виды рода гансениаспора (*Hanseniaspora*), известные в специальной литературе под названием апикулятусов. При совместном брожении видов родов *Saccharomyces* и *Hanseniaspora* последние своим энергичным развитием подавляют *Saccharomyces cerevisiae*, а накапливающиеся летучие кислоты и эфиры приводят к порче вина.

Поскольку дрожжи вегетативно растут как в гапло-, так и в диплофазе, у них три онтогенетических уровня. Из «кардинальных пунктов онтогенеза» плазмогамия (П) и кариогамия (К) у эндомицетов следуют непосредственно друг за другом; в качестве гаметангиев функционируют чаще всего одноядерные почкующиеся клетки или аскоспоры. Мейоз, как и у всех Ascomycota, происходит в сумке. В отличие от аскомицетов, у эндомицетов каждая спора в сумке с самого начала окружена собственной мембраной (плазмалеммой).

1. *Гаплобионтный уровень.* Вегетативное размножение *Schizosaccharomyces octosporus* происходит в гаплофазе. Только в конце ее дрожжевые клетки образуют пары, копулируют, и их ядра сливаются. Ядро зиготы сразу же делится мейотически, и в три этапа возникает восемь аскоспор.

2. *Гапло-диплобионтный уровень.* У *Saccharomyces cerevisiae* почкующиеся гаплоидные клетки копулируют; возникающие при этом диплоидные клетки (зиготы) продолжают почковаться, так что время от времени обе фазы встречаются совместно. Диплоидные клетки часто несколько крупнее; при особых условиях из них образуются сумки.

3. *Диплобионтный уровень.* У *Saccharomyces ludwigii* копулируют аскоспоры, чаще всего — внутри сумок; вегетативное размножение происходит в диплоидной фазе.

Многие дрожжевидные грибы никогда не образуют сумок и аскоспор и должны считаться *Fungi imperfecti* (аспорогенные дрожжи).

Класс Эуаскомицеты, Настоящие сумчатые, или Плодосумчатые (Ascomycetes, Euascomycetes)

Основным признак плодосумчатых — сумки у них образуются в настоящих плодовых телах по аскогимениальному типу. Сумки характерны как прототуникатные так и эутуникатные (унитуникатные).

Формирование оболочки (перидия) плодового тела начинается после первого этапа полового процесса — плазмогамии, что соответствует оплодотворению аскогона, т. е. когда антеридий переливает свое содержимое в аскогон и образуются дикарионы, располагающиеся по его периферии. С этого момента гаплоидные вегетативные гифы оплетают развивающиеся аскогенные гифы и сумки, формируя **перидий** (оболочку). У немногих примитивных представителей сумки на мицелии объединяются в группы или пучки и не окружены перидием, либо оболочка плодового тела представляет собой рыхлое сплетение гиф (например, у видов рода *Byssosclamyces* (*Byssosclamyces*), аскодесмис (*Ascodesmis*)).

Плодовое тело (аскома или аскокарп) представляет собой обычно плотное псевдопаренхиматозное сплетение гиф вегетативного (гаплоидного) мицелия, на котором или в котором образуются сумки. Это весьма важная структура, свойственная почти всем высшим грибам, имеющим в цикле развития телеоморфу.

Функции аскокарпов: предохраняет спороншение от экстремальных условий, а также от вредящих грибам насекомых и других живых организмов; способствуют образованию множества спор, а у форм с наиболее совершенными плодовыми телами (перитеции, апотеции) способствуют более эффективному рассеиванию спор.

По строению различают три типа настоящих плодовых тел — клейстотеции, перитеции и апотеции.

Клейстотеции — округлые, замкнутые со всех сторон плодовые тела, внутри которых развиваются чаще всего прототуникатные быстроразрушающиеся сумки, размещенные как правило беспорядочно. Аскоспоры выходят наружу после разрушения сумок и распада перидия. Освобождение сумкоспор из клейстотециев происходит обычно пассивно. В клейстотециях стерильные элементы (парафизы) не образуются.

Перитеции — (полузамкнутые плодовые тела, чаще округлые или кувшинообразные, с узким отверстием (**порусом**) на вершине. Со дна перитеция, реже от его боковых стенок упорядоченно (пучком или слоем) поднимаются булавовидные или цилиндрические сумки, между которыми часто развиваются стерильные элементы — **парафизы**. Сумки поочередно, за счет роста и растяжения их оболочки, удлиняются и достигают отверстия перитеция. Аскоспоры из сумок перитециев выбрасываются активно на расстояние до 20 см.). Кроме парафиз, в перитециях нередко образуются **перифизы**, нитевидные короткие гифы, располагающиеся в носике перитеция и направленные к выходу отверстия.

Центральная часть перитеция – это место формирования сумок, которые развиваются обычно со дна плодового тела, образуя у высокоразвитых представителей гимений, состоящий из сумок и парафиз. Такие грибы называются аскогимениальными.

Апотеции – открытые при созревании плодовые тела, обычно блюдцевидной, дисковидной, грушевидной формы на ножке или без нее. На верхней стороне располагается гимениальный слой, состоящий из сумок и парафиз. Множество сумок могут одновременно активно выбрасывать аскоспоры на расстояние от 0,5 до 20 см, а у некоторых видов до 60 см. Консистенция аскомы чаще всего мясистая, различной окраски – от ярких до темных тонов. В апотециях до начала развития сумок закладываются парафизы в виде гимения, позднее между ними формируются сумки. Нередко гимений покрывает кроющая гифенная система, которая при созревании аскомы лизируется. Открытый гимениальный слой позволяет одновременное выбрасывание аскоспор из множества сумок.

Общая направленность эволюции апотециев – формирование ножки и увеличение площади гимения. В результате гимениальный слой оказался приподнятым над субстратом (многие представители порядка пецицовые (*Pezizales*)). Этим обеспечивалось лучшее рассеивание спор. Кроме того, многократно возросла репродуктивность аскома.

Таким образом, среди сумчатых грибов апотеции – наиболее совершенный тип плодовых тел. Они способствуют высокой степени споруляции, а также представляют возможность спорам одновременное и независимое отбрасывание из сумок.

Критерием для деления подкласса эуаскомицетов на группы порядков являются типы аскома и сумок: 1) плектомицеты (или клейстомицеты) с плодовыми телами клейстотециями (реже перитециями) и прототуникатными сумками; 2) пиреномицеты с плодовыми телами перитециями (реже клейстотециями) и эутуникатными сумками; 3) дискомицеты с плодовыми телами апотециями. Сумки эутуникатные/еунитуникатные. Вскрываются они щелью (иноперкулятные) или крышечкой (оперкулятные). В некоторых системах грибов этим группам порядков присваивается ранг класса (Черепанова 2004).

Порядок эризифовые, или настоящие мучнисторосяные – *Erysiphales*

Известно более 500 видов.

Характерные признаки:

1 – Все представители порядка – облигатные паразиты высших растений, вызывающие заболевание под названием «Мучнистая роса». Вне растений хозяев эти виды не развиваются и каждый вид гриба узко специализирован и развивается на конкретном виде растения.

2 – Мицелий в большинстве поверхностный (эктофитный) развивается обычно на листьях, стеблях, реже цветках и плодах в виде беловатого пушка или войлока, очень скоро покрывающегося как бы мучнистым налетом от обильно развивающихся конидий, отчего грибы называются мучнисторосяными. Пораженное растение покрывается как бы посыпано налетом муки. Мицелий вначале белый, обычно со временем темнеющий. (У ряда представителей (например, у видов рода филлактиния – *Phyllactinia*) мицелий полуэндофитный, гаустории могут внедряться в мезофилл листа. У грибов из рода левейюла (*Leveillula*), широко распространенных в засушливых районах, мицелий первоначально эндофитный, затем эктофитный белый, плотный, войлочный) поверхностный (эктофитный).

– От поверхностного мицелия отрастают специальные клетки – апрессории (специализированные органы прикрепления типа присосок, формируются как короткие боковые выросты гиф с вздутыми концами), которые механически удерживают гриб на поверхности субстрата, препятствуют сдуванию гриба ветром и смыванию дождем.

– От апрессориев отрастают органы питания эризифовых грибов – гаустории, внедряющиеся в клетки эпидермиса. Гаустории – видоизмененные части гиф,

находящиеся внутри клеток хозяина, которые поглощают питательные вещества хозяина и направляют их в другие части мицелия.

3 – замкнутые плодовые тела – клейстотеции, с твердой стенкой и сумками, соединенными в пучек (или в плодовом теле формируется только одна сумка). От поверхности клейстотециев отрастают различной формы выросты – придатки или аппендиксы.

4 – Конидии обильные, часто образуют неразветвленные цепочки.

3 – Цикл развития большинства представителей Гаплодикариофазный, включающий бесполое и половое размножение и спороношения.

Подробно биологию рассмотрим на примере представителя – сферотека крыжовника (*Sphaerotheca mors-uvae*). Это наиболее распространенный и экономически важный вид рода сферотека – возбудитель американской мучнистой росы крыжовника. Этот гриб был завезен из Северной Америки в Европу, где получил широкое распространение. Он поражает ягоды, стебли и листья крыжовника, в меньшей степени паразитирует на смородине. Белый, мучнистый мицелий с возрастом становится бурым, войлочным. Ягоды, покрытые плотным, темным, вторичным мицелием, не созревают. Сильно пораженные кусты гибнут.

Горленко Сельскохозяйственная фитопатология м.: 1968 г. с. 369. Американская мучнистая роса появилась в России в конце прошлого 19 –го столетия и уже к началу 900-х годов (1900 г.) распространилась по всей стране, принося громадный ущерб культуре крыжовника. Предполагается, что болезнь завезена из Америки, где она была известна уже с 1830 г.

Зимующей стадией являются клейстотеции. Однако у некоторых мучнисторосных грибов мицелий может сохраняться живым в зимующих частях растений. В районах с теплым и мягким климатом плодовые тела часто не образуются.

Весной (2-3 декада апреля в Беларуси) в них зрелые сумки с сумкоспорами набухают и разрушают перидий клейстотециев. При дальнейшем набухании сумок оболочка их разрывается, и сумкоспоры активно выбрасываются. Этим заканчивается полный цикл развития предыдущего года большинства эризифовых грибов.

Сумкоспора – источник первичной инфекции. Попадая на молодые листья, аскоспора образует проросток (проростковую гифу), который прикрепляется к эпидермису при помощи аппрессория. На нижней стороне аппрессория образуется тонкая инфекционная гифа, проникающая в клетки эпидермиса, где, вздуваясь, становится органом питания – гаусторией. Затем из проростка и остатков аскоспоры развивается эктофитный мицелий. Проростки проникают в мезофилл листа через устьица.

На эктотрофном мицелии образуются многоклеточные ответвления гиф – конидиеносцы, направленные перпендикулярно к поверхности питающего субстрата. Их апикальная клетка последовательно отшнуровывает одноклеточные конидии. По мере созревания они отделяются от молодых конидий или генеративной клетки конидиеносца, распространяются в основном воздушными течениями и заражают новые растения. Данный цикл может повторяться в течение одного вегетационного периода многократно, вызывая все новые вторичные или повторные заражения растений. Сначала конидии в цепочке связаны между собой центральными порами в септах, которыми споры разделяются друг от друга. Незадолго до созревания эти отверстия закрываются. Пока конидии соединены в цепочку, они не способны к прорастанию.

К концу периода вегетации (обычно в середине лета) развивается сумчатая стадия и на мицелии образуются органы полового размножения: аскогоны без трихогины и антеридии. Аскогон одноклеточный, антеридий делится на ножку и собственный антеридий. Антеридий прилегает к нижней части аскогона, куда переходит его содержимое. В простейшем случае в аскогоне происходит кариогамия, затем мейоз и образование единственной сумки с сумкоспорами. Если же сумок должно сформироваться

больше, то перед их образованием развиваются короткие аскогенные гифы, а на них сумки. Число спор в сумке обычно восемь, но нередко их меньше.

Одновременно с формированием сумок из дикариотичных аскогенных гиф, из гаплоидных стерильных гиф вегетативного мицелия образуется 2-х слойный перидий клейстотеция. Наружный слой перидия является защитным и состоит из толстостенных гиф, внутренний выполняет питательную функцию и образован тонкостенными, быстро лизирующимися гифами. От наружного слоя перидия отходят придатки, или аппендиксы, различного строения. Их форма является важным признаком для разграничения родов. У данного вида придатки гифообразные. Придатки имеют большое биологическое значение. Они способствуют удерживанию клейстотеция на субстрате и распространению видов.

Сумки созревают обычно осенью, а у некоторых представителей порядка эризифовых только к весне.

Меры борьбы: Вытекают из знания биологии возбудителя.

1. группа: агротехнические мероприятия в саду для уничтожения инфекционного начала: – уборка и сжигание опавших листьев; обрезка и сжигание пораженных побегов; перекопка приствольных кругов.

2. Химические для уничтожения инфекционного начала (покоящейся стадии) – искореняющее опрыскивание: по спящим почкам (поздней осенью или ранневесной) обработка растений 0,7 % нитрофеном или такой же концентрации раствором сульфата железа; – профилактическое опрыскивание (защитное): сразу после цветения – 1 % бордосской жидкостью (Сульфат меди), затем через 10 дней повторно и еще через 10 дней.

Можно использовать несколько модифицированный раствор – 200 г (1 стакан) кальцинированной соды, 0,5 куса хозяйственного мыла и 1 столовая ложка сульфата меди на 1 литр воды. Опрыскать как в предыдущем случае.

3. Биологические – с помощью бактерий. 1 ведро свежего коровяка разводят в 3 ведрах воды и помещают в бочку, накрывают и настаивают в течении 3-5 дней. В это время в растворе образуются лизирующие бактерии. Раствор процеживают и опрыскивают им кусты.

Виды рода сферотека (*Sphaerotheca*) имеют придатки клейстотециев, напоминающие вегетативные гифы. В клейстотеции формируется одна сумка. Род объединяет морфологически примитивные виды, поражающие в основном травянистые растения.

Другие представители порядка поражают злаки, тыквенные, лук, малину и т.д. Они различаются числом сумок в клейстотециях, строением придатков.

Виды рода подосфера (*Podosphaera*) имеют клейстотеции с одной сумкой. Придатки, расположенные на вершине плодового тела или экваториально, на концах несколько раз дихотомически ветвятся. Один из наиболее известных видов этого рода подосфера беловолосая (*P. leucotricha*) является патогеном яблони. Поражаются все органы яблони, редко груши. Белый или желтоватый мицелий с обильным конидиальным спороношением, плотным слоем развивается на листьях, молодых побегах и плодах. Клейстотеции многочисленные или могут отсутствовать.

Виды рода эризифе (*Erysiphe*). В клейстотеции формируется несколько сумок. Придатки простые, гифовидные, как у видов рода сферотека. Они также поражают все наземные органы преимущественно травянистых растений из разных семейств. Очень большой вред, особенно в условиях закрытого грунта, приносит *E. cichoracearum* f. *cucurbitacearum*, поражающий тыквенные культуры (огурец, тыкву, кабачки, патиссоны).

Чрезвычайно распространенным видом является *E. graminis*. В настоящее время его относят к роду *Blumeria* и единственному виду *B. graminis*. Один из критериев для выделения этого рода – чашевидные клейстотеции. Отличаются по форме и гаустории – дланевидно рассеченные. Паразитирует только на злаках.

Порядок спорыньевые, или клавиципитальные (*Clavicipitales*).

Характерные черты:

1. Плодовые тела перитеции и развиваются не на мицелии, а на специальном видоизменении мицелия – строме.

2. Стромы обычно хорошо развиты, развивающиеся на субстрате или обособлено от субстрата. Они чаще мясистой консистенции, светло- или ярко окрашенные, состоят только из гиф гриба. Перитеции погружены в строму и имеют тонкую оболочку. На ранних стадиях в них имеются парафизы, которые обычно рано лизируются.

3. Сумки длинные, цилиндрические.

4. Аскоспоры нитевидные с поперечными перегородками, после выбрасывания из сумки могут распадаться на клетки, способные прорасти мицелием.

5. В цикле развития есть покоящаяся стадия, которая представлена видоизменением мицелия склероцием (= стадия склероция).

Центральный род спорынья (*Claviceps*). Род объединяет около 30 видов, подавляющее большинство из них (около 27 видов) – паразиты из различных родов как культурных, так и дикорастущих растений семейства злаковые (*Poaceae*). Некоторые виды рода *Claviceps* развиваются на осоках, ситниках и камышах.

Представители рода клавицепс, или спорынья (*Claviceps*) формируют темные с фиолетовым оттенком, по консистенции твердые склероции различной конфигурации и размеров. Они переносят в цикле развития экстремальные условия и образуются в завязи злаков и реже других растений.

Широко распространенным и значимым в народном хозяйстве является вид спорынья пурпурная (*Claviceps purpurea*), особенно часто поражающий озимую рожь. Он также паразитирует на пшенице (особенно на виде *Triticum durum*), ячмене, а также кормовых травах – тимopheевке, райграсе, еже сборной и других.

Цикл развития начинается с прорастания склероциев, приуроченным к фазе цветения злаков. Отмечено, что для прорастания склероциев продолжительное время требуется температура в пределах 10–20° С., т.е. так называемая стадия яровизации или стадия воздействия низких температур. Именно таким образом достигается строгая согласованность цикла развития паразита с фазой цветения растения-хозяина.

(В чем совпадает биология гриба и хозяина? – склероцию для того чтобы прорасти стромой нужна стадия яровизации и озимую. Рожь для получения зерна необходимо высевать осенью под зиму. Период выхода и рассеивания сумкоспор совпадает с периодом цветения ржи)

Склероции при прорастании образуют красноватые головчатые стромы на длинных стерильных ножках. По периферии головок стромы развивается множество перитециев, погруженных в нее и обращенных остиолой к периферии. Это позволяет при созревании сумок свободно выбрасывать в окружающую среду споры. Последние переносятся ветром и, попадая на цветки злаков, заражают их лишь в том случае, если цветковые чешуи открыты и аскоспоры попадают непосредственно на рыльце пестика. Если же аскоспоры попадают на цветковые чешуи, заражение не происходит, так как паразит не способен преодолеть цветковую чешую. После заражения через несколько дней развивается анаморфная стадия – сфацилия (*Sphaceliasegetum*). В завязи интенсивно развиваются гифы мицелия, образуя плотную структуру, на которой формируется палисадный слой конидиеносцев с конидиями. Причем этот процесс сопровождается выделением так называемой «медвяной росы» – сиропообразной жидкости с неприятным запахом и большим содержанием сахара. Жидкость образуется самим растением под влиянием паразита. Конидии, отделяясь от конидиеносцев, попадают в «медвяную росу» и насекомые, питаясь этой жидкостью, распространяют паразита. (насекомые не прилетели бы на рожь, т.к. она – ветроопыляемое растение)

Конидии могут распространяться не только насекомыми, но и каплями дождя, а после высыхания «медвяной росы» и ветром. Распространение спорыньи в основном происходит конидиями, а аскоспорами совершается в основном лишь первичное заражение растений.

Первичное заражение растений-хозяев осуществляется аскоспорами, которые образуются в асках перитециях, а вторичное – конидиями, формирующимися на стадии сфацелии.

Меры борьбы:

- 1 – Севооборот;
- 2 – Посев кондиционными очищенными семенами.
- 3 – Опыливание посевов ржи в период цветения порошком серы.

Вред:

1. Современная агротехника позволяет избежать экономически значимых потерь урожая, но болезнь причиняет некоторый вред посевам ржи и кормовым травам. Периодически отмечаются вспышки массового развития спорыньи.

2. Спорынья – один из самых известных и распространенных токсических грибов. Склероции спорыньи содержат две группы алкалоидов: алкалоиды лизергиновых кислот (пептидные) – эрготамин, эрготоксин, эргометрин, корнугин – и клавиновые алкалоиды – пенниклавин и др. Их содержание в склероциях составляет 0,0001–0,75 %.

Биологическое действие алкалоидов многообразно: они вызывают сокращение сосудов и других органов с гладкими мышцами, оказывают нейротропное действие; являясь антагонистами адреналина, влияют на деятельность нервной системы. Вызывают такие заболевания как «злые корчи», «антонов огонь».

В медицине используются для остановки кровотечения. Получение алкалоидов спорыньи для медицинских целей ведется тремя способами: 1) путем заражения посевов ржи возбудителем спорыньи с последующим сбором склероциев; 2) путем биосинтеза алкалоидов в сапротрофной культуре гриба; 3) частичным или полным химическим синтезом.

Наиболее экономичным способом получения алкалоидов до настоящего времени остается культура спорыньи на растениях ржи.

Другие представители порядка –

Род эпихлое (*Epichloë*). Наиболее известный вид *E. typhina* (эпихлое рогозовидный), возбудитель чехловидной болезни тимopheевки, ежи сборной, костра и других злаков. Образование чехла из стромы гриба приводит к удушению растения, поэтому чехловидную болезнь часто называют «удушающей плесенью». Пораженные растения не колосятся.

На ранней стадии строма имеет беловатый оттенок, а со временем желтеет и в итоге приобретает характерную для нее желто-коричневую окраску. На молодой беловой строке формируется анаморфа типа *Sphacelia*. Однако ныне многие микологи относят эту анаморфу к роду *Acremonium* – *A. typhinum*. Цикл завершается телеоморфой, в результате которой на желто-коричневой строке образуются перитеции с сумками и сумкоспорами.

Патоген сохраняется на растительных остатках. Болезнь широко распространена на кормовых злаках и значительно снижает урожай трав. Наибольший вред болезнь наносит семеноводству кормовых трав, так как пораженные растения не переходят к фазе колошения.

Род кордицепс (*Cordiceps*). Объединяет около 200 видов паразитов насекомых (жуки, бабочки, перепончатокрылые, полужесткокрылые, прямокрылые и двукрылые, пауки). Несколько видов паразитируют на грибах (на склероциях спорыньи). По численности видов паразитов насекомых род *Cordiceps* лидирует среди грибов.

Из наиболее распространенных в умеренной зоне является *C. militaris*, развивающийся на личинках и куколках бабочек, зимующих в почве. Аскоспоры этого гриба, попадая на покровы восприимчивой куколки, прорастают ростковой трубкой и внедряются в тело хозяина через дыхальца или непосредственно через покров, гидролизуя хитин. Гифы гриба колонизируют все тело насекомого, формируя в нем цилиндрические гифенные тела. Используя все содержимое хозяина, гриб в его покровах образует массу плотной консистенции, состоящую из гиф (так называемый псевдосклероций). Весной он

прорастает в оранжево-желтые или оранжево-красные головчатые стромы, поднимающиеся над поверхностью почвы до 6 см. В стромах формируются перитеции, а в них сумки с сумкоспорами и цикл возобновляется. Анаморфная стадия в цикле этого гриба не отмечена.

Интересно отметить, что ткани насекомых, убитые кордицепсом, не заселяются бактериями и не разлагаются. Это связано с образованием **грибом антибиотика кордицепина**. Подобная защита субстрата от конкурентов наблюдается у многих грибов, паразитирующих как на животных, так и на растениях.

Препараты из грибов рода кордицепс применяются в китайской медицине.

Группа порядков Дискомицеты

Отличительная особенность –

1 – плодовые тела (аскомы) типа апотеция, на поверхности которого развивается гимений в виде слоя сумок, чередующихся с парафизами (стерильные гифы, которые не позволяют сумкам слипаться и способствуют их защите выступающими верхушками и распространению спор).

На поперечном разрезе апотеция обычно выделяется несколько слоев: перидий (эксципул), мякоть, субгимениальный слой, гимений (состоящий из сумок и парафиз)

Бокаловидные или блюдцевидные и другой формы апотеции развиваются на ножке или без нее. Окраска плодовых тел варьирует от ярких до темных тонов, консистенция аском может быть как мясистой, так и кожистой. Апотеции обладают положительным фототропизмом:

2 – на свету аскоспоры выбрасываются из сумок одновременно в разных зонах гимения силой осмотического давления через поры в утолщенных верхушках сумок. Они рассеиваются на большие расстояния от плодового тела воздушными течениями: исключение составляют представители порядка трюфельных (*Tuberales*) с подземными плодовыми телами, у которых распространение спор пассивное.

3 – Сумки у дискомицетов унитарные. Вскрываются они щелью (иноперкулятные) или крышечкой (оперкулятные).

4 – В цикле развития одним представителям этой группы присуща только телеоморфа, у других развивается только анаморфа, у третьих имеются обе стадии – как телеоморфа, так и анаморфа.

5 – Имеются как сапрофиты так и паразиты.

Порядок леоциальные (гелоциевые) (*Leotiales* – *Helotiales*).

Включает несколько тысяч видов

Характерные черты:

1. Плодовые тела – типичные хорошо развитые аскомы типа апотециев, формирующиеся на поверхности субстрата, стром или склероциев.

2. Сумки при созревании вскрываются трещиной или порой и споры выбрасываются силой осмотического давления, создающегося внутри сумки. Сумки булабовидно-цилиндрические, в каждой из них образуется по восемь сумкоспор.

3. В цикле развития имеется стадия бесполого размножения и спороношения (анаморфа), так и стадия полового спороношения (телеоморфа). Однако у одних образуется только телеоморфа (*Sclerotinia* (*Whetzelina*) *sclerotiorum*), у других доминирует анаморфа, а телеоморфа образуется крайне редко (*Monilinia fructigena*, *Botryotinia fuckeliana*). Если в цикле развиваются телеоморфа и анаморфа, то, как правило, анаморфа является паразитом, а телеоморфа сапротрофом.

4. Большинство представителей порядка являются паразитами. (К порядку леоциевых относится подавляющее большинство паразитных дискомицетов).

Представители:

Семейство Sclerotiniaceae (В цикле развития имеется склероций)

Род монилиния (*Monilinia*).

В цикле развития у видов этого рода часто формируются склероции внутри пораженных плодов, при этом плоды мумифицируются, в таком состоянии переживают период покоя (неблагоприятные условия зимы в умеренной зоне) и на них весной образуется бесполое конидиальное спороношение, которое и доминирует в цикле развития, вызывая как первичное заражение, так и вторичные поражения, а стадия телеофорфы (половой процесс и половое спороношение) встречается крайне редко.

Виды рода вызывают опасные болезни семечковых и косточковых плодовых культур под общим названием **МОНИЛИОЗЫ, или ПЛОДОВАЯ ГНИЛЬ.**

По данным Пересыпкина (1982), на семечковых паразитирует четыре вида анаморфных монилиальных грибов: *M. fructigena*, *M. cinerea*, *M. mali*, *M. cedonia*. Они вызывают опасные болезни семечковых плодовых культур под общим названием **монилиозы, или плодовая гниль.**

Наиболее часто эту болезнь вызывает ***Moniliafructigena***. Так называется телеоморфа, а в цикле доминирует анаморфа (*Moniliafructigena*).

Это широко распространенное и вредоносное заболевание, которое во многих источниках называют «плодовая гниль». Вместе с тем известный украинский миколог и фитопатолог Пересыпкин (1982) считает более правильным называть эту болезнь «монилиоз», что, во-первых, отвечает родовому названию возбудителя, а во-вторых, учитывается то обстоятельство, что поражаются не только плоды, но и почти все вегетативные органы растений-хозяев (растения в одночасье оказываются как обожженные, т.е. листья их чернеют и растение похоже на обожженное). *M. fructigena* только в 1933 г. однажды была отмечена А. Ф. Солькиной в телеоморфной стадии.

1. ПАТОГЕН РАЗВИВАЕТСЯ ЛИШЬ В СТАДИИ АНАМОРФЫ (*MONILIAFRUCTIGENA*). ЧАЩЕ БОЛЕЗНЬ ПРОЯВЛЯЕТСЯ НА ПЛОДАХ ЯБЛОНИ, ГРУШИ, ДРУГИЕ ВИДЫ РОДА ПОРАЖАЮТ СЛИВУ, АЛЫЧУ, ЧЕРЕШНЮ И ДРУГИЕ КУЛЬТУРЫ. СНАЧАЛА БОЛЕЗНЬ ПРОЯВЛЯЕТСЯ В ВИДЕ НЕБОЛЬШОГО СВЕТО-КОРИЧНЕВОГО ПЯТНА, ПОСТЕПЕННО ОХВАТЫВАЮЩЕГО ВЕСЬ ПЛОД, КОТОРЫЙ РАЗМЯГЧАЕТСЯ, СТАНОВИТСЯ ДРЯБЛЫМ И НЕПРИГОДНЫМ ДЛЯ УПОТРЕБЛЕНИЯ. НА ПОВЕРХНОСТИ ПЛОДА ОБРАЗУЕТСЯ СПОРОНОШЕНИЕ ГРИБА В ВИДЕ ЖЕЛТОВАТО-ПАЛЕВЫХ ПОДУШЕЧЕК КОНИДИАЛЬНОГО СПОРОНОШЕНИЯ, У ПЛОДОВ ЯБЛОНИ И ГРУШИ, РАСПОЛОЖЕННЫХ ЧАСТО КОНЦЕНТРИЧЕСКИМИ КОЛЬЦАМИ, У ПЛОДОВ КОСТОЧКОВЫХ ПОДУШЕЧКИ РАСПОЛАГАЮТСЯ БЕСПОРЯДОЧНО. В ПОДУШЕЧКАХ СОБРАНЫ КОРОТКИЕ КОНИДИЕНОСЦЫ, НА КОТОРЫХ ОБРАЗУЮТСЯ ДЛИННЫЕ, ЧАСТО ВЕТВЯЩИЕСЯ ЦЕПОЧКИ КОНИДИЙ.

Гриб относится к раневым паразитам, так как проникает в растение через раны, проделанные плодожоркой, казаркой, птицами, градом, в местах поражения плодов семечковых паршой, а также при уходе за растениями человеком.

Пораженные плоды быстро гнивают, распространяя конидии и заражая другие растения. Осенью часть плодов мумифицируется, они становятся почти черными, темно-синими с глянцевым оттенком вследствие образования внутри их склероциев гриба. По периферии мумифицированного плода образуется множество мелких склероциев диаметром 1 – 3 мм. Такие плоды часто остаются на дереве или под ним в течение зимы, а весной, по мнению Пересыпкина (1982), в теплую и влажную погоду на склероциях образуют конидиальное спороношение – первичный источник инфекции.

(Важно отметить, что в условиях повышенных и пониженных температур и при низкой относительной влажности воздуха спороношение патогена на плоде не формируется. В этих случаях (поздней осенью, например) плод мумифицируется и приобретает темно-синюю или черную окраску с глянцевым оттенком)

/А.Н. Казанский (1935) цит. по Горленко, 1968, с. 318 выявил сложные взаимоотношения между возбудителем плодовой гнили и жуком казаркой. Личинки этого насекомого питаются тканью плодов, зараженных плодовой гнилью. Поэтому после откладки яиц в углубление, сделанное в мякоти плода, самки казарки заделывают отверстие своими экскрементами, в которых находятся споры гриба, попавшие туда или из кишечника, или с волосков на брюшке насекомого. Таким образом, казарка способствует распространению гриба, а гриб подготавливает пищу для ее личинок/.

Вторым опасным заболеванием семечковых и косточковых, вызываемым грибами рода *Monilinia* (*M. fructigena*, *M. mali* и др.), а также анаморфными стадиями рода *Monilia*, является монилиальный ожог. Для весеннего периода развития болезни характерно побурение и засыхание цветков, вслед за которым увядают и засыхают листья, молодые плодовые веточки и однолетние побеги. Пораженные части растения мумифицируются, а в них формируются мелкие склеротии, которые у отдельных видов могут прорасти апотециями с сумчатым спороношением, другие же виды преимущественно развиваются в анаморфной стадии.

Вредоносность монилиоза выражается в гибели соцветий и отмирании молодых побегов, а также в потере урожая от 20 %, а иногда до 70 %. Плоды от монилиоза погибают не только в саду, но и во время хранения.

Род склеротиния (*Sclerotinia*). *Sclerotinia* (*Whetzelinia*) *sclerotiorum* – возбудитель опасной болезни – белой гнили – на многих овощных, технических, цветочных и злаковых растениях (поражает свыше 100 видов) Гриб развивается при хранении моркови, свеклы, капусты, тыквенных и тем самым наносит большой экономический ущерб.

Наибольший вред гриб причиняет такой важнейшей масличной культуре, как подсолнечник. Болезнь проявляется в виде гнили на растениях в течение всего вегетационного периода.

Характерная черта этой болезни – появление в зонах поражения белого ватообразного мицелия, на котором через определенное время всегда образуются склеротии темных оттенков разной формы. Они служат для перенесения неблагоприятных условий. Склеротии после зимы образуют апотеции, а в них сумки и сумкоспоры, которыми в основном гриб заражает растения. В цикле развития гриба анаморфа не отмечена. При вегетации мицелия его гаустории уходят в ткани пораженного органа, которые постепенно разрушаются, размягчаются и сгнивают. Первое время непораженные части корнеплода сохраняют типичную окраску (оранжевая у корнеплода моркови).

Цикл развития можно представить следующим образом: склеротий — апотеций — сумка — сумкоспоры — мицелий — склеротий. Эффективные меры борьбы с белой гнилью не разработаны. Рекомендуется для профилактики белой гнили корнеплодов моркови:

1. хранить ее в сухом песке; оставить в почве на зиму (цитоплазма вязкая, много сахаров содержит и не промерзает); сушить морковь; покрывать мелом.

Среди сапротрофных леопицевых можно отметить кудонию закрученную (*Cudoniacircinans*). Она чаще встречается в сосновых лесах в июле – сентябре в виде желтоватых апотециев высотой 6–8 см. В тех же фитоценозах, что и кудония, развивается другой макромицет – спатулярия желтоватая (*Spatulariaflavida*). Ее появление приурочено к концу лета и осени. Лопаточкообразный апотеций спатулярии достигает высоты 4–6 см и ширины верхней части 1–2,5 см. Как *Cudonia*, так и *Spatularia*, типичные сапротрофы, их микоризные свойства не известны.

Порядок пецициевые (*Pezizales*).

Основной порядок дискомицетов, включающий представителей с аскомами типа апотециев разнообразного строения: блюдцевидные или дифференцированные на шляпку и ножку. Размеры апотециев от 1 мм. до (у отдельных представителей) до 12 см в высоту.

Апотеции чаще мясистой, реже студенистой или кожистой консистенции. Окраска аском разнообразна: от ярко-оранжевой до красной у одних и до коричневой или черной у других.

Сумки оперкулятные, открываются на вершине крышечкой, сумкоспоры распространяются активно.

Гимениальный слой составляет чередование сумок с парафизами. У некоторых пецициевых при созревании сумки выступают над гимениальным слоем. У большинства представителей порядка известна только сумчатая стадия, однако у немногих имеются обе стадии (телеоморфа и анаморфа).

В порядке объединены в основном сапротрофы и только немногие являются паразитами растений.

Род пецица (*Peziza*). Ее представителям характерны блюдцевидные или чашевидные апотеции диаметром 1–6 см, преимущественно бурого или коричневого цвета. Виды этого рода развиваются обычно в лесах на влажной почве группами (*P. badia*, *P. pustulata*). Немногие из них лигнофилы (*P. violaceo-nigra*), предпочитающие субстрат гнилую древесину. Среди представителей рода есть карбофилы и копрофилы.

Алеврия оранжевая – *Alevria aurantia* часто встречается на почве, преимущественно в лиственных и смешанных лесах. Размеры ее апотециев колеблются в пределах 2–10 см в диаметре. Как и *P. badia*, растет группами и, благодаря яркой оранжевой окраске хорошо заметна в биоценозах. Виды этого рода светлюбивы и потому предпочитают освещенные части биоценозов. Алеврия оранжевая обитает на естественных кормовых угодьях, а также на обочинах дорог.

К порядку пецициевых относятся также сморчковые грибы – представители семейств *Morchellaceae*, *Discinaceae* и *Helveleaceae*. Характерной чертой является то, что их плодовые тела (апотеции) имеют стерильную ножку и шляпку со складчатой или морщинистой поверхностью, покрытой гимением. Эти грибы формируют очень крупные апотеции, характерные сумчатым грибам. Их размеры в высоту в среднем колеблются в пределах 6–10 см. Однако рекордсмен по высоте – сморчок высокий (*Morchella elata*), высота его апотеция достигает 30 см. Сморчок степной (*Morchella stepicola*) достигает высоты 25 см и массы 2 кг, что представляет предел для сумчатых грибов.

Сморчок съедобный (*Morchella esculenta*, семейство *Morchellaceae*). Плодовые тела – апотеции мясисто-восковидные, по форме образуют конусовидную или яйцевидную, полную (размером до 8 см) шляпку, которая сростается с ножкой. Цвет шляпки желто- или серо-бурый, светло-коричневый, реже буро-коричневый. Поверхность шляпки ребристо-ячеистая с вытянутыми правильными ячейками. Ребра стерильные, а в ячейках расположен гимений. Ножка длиной 3–5 (до 8) см длины и 1–2 см в диаметре, светло-буроватая, полная (составляет единую полость со шляпкой), бороздчатая. Сумки восьмиспоровые, цилиндрические. Сумкоспоры выбрасываются из сумки постепенно, а не в виде «взрыва», как это происходит у большинства дискомицетов с крупными апотециями.

Растет в смешанных и лиственных лесах, в траве, кустах, вдоль канав, в садах, на кострищах, около упавших деревьев. Встречается одиночно и редко группами. Вкусный съедобный гриб, как свежий, так и сушеный, в Европе считается деликатесом. Все виды сморчков съедобны, хотя наиболее вкусными считаются сморчки съедобный и конический.

Опытами микологов доказана возможность выращивания сморчков в культуре, однако для их промышленного производства еще недостаточно селекционных разработок штаммов на урожайность и пищевые качества.

1. Какие характеристики имеет плодовое тело *Morchella conica*? (апотеций мясисто-восковидный, его шляпка конической формы с сетью продольных и поперечных складок, от пересечения которых образуются вытянутые правильные ячейки, сростается с ножкой, формируя внутри единую полость)

2. Апотеций какого вида гриба имеет до 8 см шляпку яйцевидной формы с сетью продольных и поперечных складок, от пересечения которых образуются вытянутые правильные ячейки, которая сростается с ножкой, формируя внутри единую полость)? (Сморчок съедобный (*Morchella esculenta*, семейство *Morchellaceae*).)

Строчок обыкновенный (*Gyromitra esculenta* – семейство *Discinaceae*) имеет крупные плодовые тела неопределенной формы. Шляпка 2–10 см в диаметре, неправильной шаровидной формы, округлая или угловатая, морщинисто-складчатая, с глубокими извилистыми складками, отдаленно напоминающими извилины мозга. По цвету вначале шляпка шоладно-коричневая, к зрелости более светлая. Ножка 3–6 x 1,5–3 см, к основанию слегка заужена, изредка складчатая или лопастная, полая, ломкая, беловатая, иногда грязно-лиловая или буроватая.

Мякоть беловатая, тонкая, хрупкая, воскообразная, без особого запаха и вкуса. Сумки восьмиспоровые, цилиндрические. Произрастает преимущественно на песчаных почвах в хвойных и смешанных лесах на лесных вырубках с апреля по май. Ядовитый гриб.

Строчок осенний (*Gyromitra infusa*). Плодовые тела до 20 см высотой. Шляпка 6–12 см, четырехлопастная, края ее приросшие к ножке, образуя полое тело. Ножка 4–10 x 1,5–3 см, цилиндрическая, беловатая, в самом основании с короткими ложбинками, полая. Произрастает на почве в разложившейся древесине во влажных хвойных и смешанных лесах, на освещенных местах, с сентября по октябрь.

Условно съедобный гриб низкого качества. Перед употреблением в пищу их необходимо отварить, а воду слить.

Порядок трюфелевые (*Tuberales*).

3. Какие признаки характеризуют порядок трюфелевые (*Tuberales*)? (крупные клубневидные подземные плодовые тела, по онтогенезу представляющие собой апотеции; многие виды съедобны и являются облигатными микоризообразователями)
4. Какие характеристики имеет плодовое тело трюфелевых в начальной стадии развития? (типичный апотеций – открытый блюдцевидный, сильно складчатый)
5. Какие характеристики имеет зрелый апотеций трюфелевых? (размеры от 1 до 10 см в диаметре; форма клубневидная; снаружи одет черно-бурый или беловато-желтым многослойным перидием; мякоть рыхлая, губчатая, образованная сплетением мицелия (преобразованные щели между складками, заполненные рыхлой тканью из переплетающихся парафиз – наружные вены) с многочисленными внутренними венами (преобразованные складки с зачатками гимения) в виде извилистых канальцев (камер) светлой окраски, в которых развиваются сумки с 4–6 сумкоспорами; освобождение сумок и сумкоспор происходит пассивно, после разрушения перидия и оболочек сумок)

Особое место среди дискомицетов принадлежит трюфелевым, жизненный цикл которых происходит под землей. Их аскомы представляют собой апотеции со сморщенной сжатой поверхностью гимения. Нижняя поверхность аскомы также меняет свою конфигурацию, прикрывая внутренние части (эндоэксципул, субгимений), и образует плотную оболочку – перидий. Он бывает гладким, бородавчатым, может растрескиваться. Однако перидий полностью не смыкается, оставляя в некоторых частях гимениальный слой открытым. В онтогенезе трюфелевых обязательно присутствует начальная стадия аскомы, близкая к типичному апотецию. В процессе развития аском разрастаются все ткани, вследствие чего образуются внутренние камеры с сумками и парафизами. Стерильные ткани гипотеция называют внутренними венами (жилами), а промежутки между ними – наружными венами (жилами). Наружные вены заполняются рыхлой плектенхимой из переплетающихся парафиз. У основания парафиз формируются сумки. Освобождение спор у трюфелевых пассивное.

Филогенез этой группы грибов связан в первую очередь с подземным способом существования. Трюфелевые оказались одной из немногих групп сумчатых, достигшей вершины трофической эволюции: они исключительно симбиотрофы. Трюфелевые образуют микоризу с широколиственными древесными и кустарниковыми породами и некоторыми хвойными.

Это сравнительно небольшой порядок, объединяющий около 100 видов. Многие виды съедобны. По вкусовым качествам гурманами наиболее ценится черный или французский трюфель (*Tubermelanosporum*), произрастающий на юге Франции. Именно его высокие вкусовые качества стимулируют французов возделывать специально для трюфеля посадки дубовых рощ и выращивать там этот гриб.

Из Красной Книги Беларуси

ТРЮФЕЛЬ ЛЕТНИЙ, ИЛИ ТРЮФЕЛЬ РУССКИЙ ЧЁРНЫЙ

TUBER AESTIVUM VITTAD.

ТРУФЛЯ ЛЕТНЯЯ, АБО ТРУФЛЯ РУСКАЯ ЧОРНАЯ Категория охраны: 2

Международная значимость:

Включен в Красную книгу Беларуси 2-го издания (1993), Красную книгу СССР (1984). Охраняется в Польше и Украине. Распространение:

Неморальный лесной вид. Ареал охватывает Европу и Азию. В Беларуси известны два местонахождения: в Беловежской пуше и окрестностях д. Семурадцы Житковичского р-на Гомельской обл. .

Местообитания: Произрастает в лесах с лиственными деревьями - дубом, буком, грабом, орешником, на богатых гумусом почвах. Растет и плодоносит в верхнем слое почвы, в одних и тех же местах - "трюфельниках".

Биология: Образует микоризу с широколиственными породами деревьев. Плодовые тела созревают в июне - августе. Ценный съедобный гриб.

Численность и тенденция ее изменения: Вид всюду редок, численность его невелика.

Основные факторы угрозы:

Изменение условий роста под воздействием антропогенных факторов (уплотнение и загрязнение почвы, вырубка лесов и т.д.).

Класс Локулоаскомицеты – *Loculoascomycetes (Dothideomycetes)*

Представители класса отличаются от плодосумчатых тем, что их сумки формируются не в настоящих асках, а непосредственно в более или менее плотном сплетении гиф – аскостроме. Одиночные сумки или их группы (пучки) раздвигают гифы стромы, формируя полости (локулы), напоминающие по форме внутреннее строение перитеция. Однако эта структура, в отличие от перитеция, не имеет собственного перидия (оболочки), что и является основным отличительным признаком локулоаскомицетов.

Сумки у локулоаскомицетов в основном битуникатные, т. е. имеют двуслойную оболочку. Для них характерно активное выбрасывание сумкоспор. При созревании жесткий наружный слой сумки, начиная с вершины разрушается, а внутренний слой под действием тургорного давления растягивается, разрывается и сумкоспоры активно выбрасываются в окружающую среду. Подхваченные воздушными течениями, они попадают на соответствующий субстрат и прорастают. Сумкоспоры обычно с перегородками.

Сформировавшиеся псевдотеции локулоаскомицетов с одной локулой по форме напоминают настоящие аскотомы плодосумчатых грибов.

К основным порядкам следует отнести: *Myriangiales, Dothideales u Pleosporales*.

Порядок плеоспоровые (*Pleosporales*). Аскостромы шаровидные, часто перитециевидные, темноокрашенные, имеют одну или несколько локул. Вначале в локулах формируются вертикально расположенные гифы, псевдопарафизы, которые отрастают от базальной части аскостромы. Достигнув верхней части локулы, срastaются с ней. Сумки вырастают между этими гифами. В локулах образуется несколько сумок, чередующихся с псевдопарафизами. Сумки восьмиспоровые, цилиндрические, сидячие или на коротких ножках, окружены со временем исчезающими псевдопарафизами. Аскоспоры продолговатые, двухклеточные и многоклеточные, бесцветные или оливковые с неравными клетками. В этом порядке преобладают сапротрофы, однако среди них имеется ряд паразитных видов, которые чаще встречаются в семействе *Pleosporaceae*.

К роду вентурия (*Venturia*) относятся широко распространенные возбудители парши яблони – *V. Inaequalis* (рис. 101) и парши груши *V. pirina*. Телеоморфа развивается как сапротроф на отмерших пораженных органах растений и весной продуцирует сумчатое спороношение, которое осуществляет первичное заражение растений.

Анаморфа развивается, как паразит (*Fusicladium dendriticum* на яблоне и *F. pirinum* на груше). Весной, как только начинают распускаться почки, созревшие псевдотеции продуцируют сумчатое спороношение. Двуклеточные сумкоспоры активно выбрасываются из сумок (этот период называют летом сумкоспор) и осуществляют первичное заражение растений. На листьях в зонах поражения появляются округлые буроватые пятна (размером 2–13 мм), покрываемые зеленовато-оливковым бархатным налетом конидий. У яблони налет обычно образуется на верхней стороне листа, у груши – на нижней. Пораженные листья преждевременно усыхают и опадают.

На плодах парша проявляется в виде резко ограниченных узкой каймой пятен, покрытых темно-оливковым налетом конидий. На всех пораженных органах с весны на протяжении вегетационного периода под эпидермисом формируется обильное конидиальное спороношение, обеспечивающее массовое заражение растений. В течение вегетационного периода конидиальная стадия дает несколько генераций.

На плодах в местах поражения нередко появляются трещины. Это обусловлено опробковением под пятном слоя клеток, что, с одной стороны, ограничивает распространение гиф, а с другой, препятствует разрастанию плода, и он растрескивается.

У яблони поражаются листья и плоды, а у груши могут поражаться и побеги. Гриб, как правило, зимует в сумчатой стадии на опавших отмерших листьях, а иногда в форме грибницы в пораженных побегах. Последнее чаще наблюдается у груши.

Вредоносность парши сводится к следующему: 1) болезнь ведет к почти полной потере товарных качеств плодов; 2) резко снижается урожайность в связи с поражением и затем отмиранием листьев; 3) сильно поражаются побеги на груше, что приводит к ослаблению и отмиранию ветвей; 4) бессимптомные плоды, зараженные возбудителем парши в период вегетации, попавшие в хранилище, подвергаются так называемой «складской парше», в дальнейшем они заражаются возбудителем монилиоза и гнивают.

К порядку плеоспоровых относится род плеоспора (*Pleospora*), виды которого широко распространены на отмерших частях растений. Споры у видов этого рода муральные (м поперечными и продольными перегородками).

ОТДЕЛ БАЗИДИОМИКОТА (BASIDIOMYCOTA)

Тема 10. Общая характеристика. Классификация отдела Базидиомицота. Класс Базидиомицеты (*Basidiomycetes*). Характеристика

Цель: Охарактеризовать базидиомицот как высших грибов с преобладанием дикаотичной фазы в цикле развития.

Вопросы для рассмотрения.

1. Отличительные признаки отдела Базидиомицота и одноименного класса.
2. Вегетативное тело.
3. Половой процесс и половое спороношение.
4. Разнообразие плодовых тел и типов гименофоров.
5. Принципы классификации. Характеристика подклассов холобазидиомицеты (*Holobasidiomycetidae*) и гетеробазидиомицеты (*Heterobasidiomycetidae*).
6. Группа порядков гименомицеты (*Hymenomycetiidae*). Афиллофороидные гименомицеты. Порядки: телефоровые, полипоровые, кантарелловые.
7. Агарикоидные гименомицеты. Порядки: болетовые, агариковые, сыроежковые.
8. Группа порядков гастеромицеты (*Gasteromycetiidae*). Порядки: дождевиковые, гнездовковые, веселковые.

9. Подкласс гетеробазидиомицеты. Порядки: дрожалковые, аурикулярные.

10. Направления эволюции в пределах класса.

Учебно-методические материалы.

Таблицы, видео- и кинофильмы, презентация.

1. Отличительные признаки отдела Базидиомикота.

1. Краткая характеристика и богатство.

Базидиальные грибы – грибы в основном с клеточным (септированным) первичным гаплоидным и вторичным дикариотичным мицелием с пряжками, экзогенным половым спороношением базидией, которая формируется у большинства на плодовых телах (базидиомах) или на покоящихся клетках и преобладанием в цикле развития дикариотичной ядерной фазы.

- Насчитывает отдел около 30 000 видов(трутовые, шляпочные, дождевиковые, головневые, ржавчинные).

2. Распространение и значение.

Широко распространены в природе во всех географических областях, на разных субстратах. Среди них преобладают:

Сапротрофы,
Паразиты растений,
Микоризообразователи.

Значительно реже встречаются:

- паразиты животных и человека,
- микобионты лишайников.
- обитатели водной среды.

В хозяйственной деятельности человека имеют большое значение:

- съедобные плодовые тела (грибы) используются в пищу,
- некоторые (шампиньоны, вешенки и др.) съедобные грибы культивируются,
- некоторые продуцируют разнообразные вторичные метаболиты, к которым принадлежат антибиотики, витамины, микотоксины, ингибиторы роста высших растений, фитогормоны и т. п.
- некоторые виды используются в экспериментальных биологических исследованиях.

3. Вегетативное телобазидиомикот

Виды:

1. развитый септированный первичный гаплоидный, образовавшийся при прорастании базидиоспор и вторичный дикариотичный мицелий с **пряжками**. Обычно первичный мицелий кратковременно существует и участвует в половом процессе (соматогами), на первом этапе которого происходит плазмогамия и дикарионизация, а вторичный – дикариотичный, многолетний и выполняет основные вегетативные функции (питание, рост, вегетативное размножение)основные функции питания и обмена веществ с внешней средой

2. встречаются дрожжеподобные стадии или формы, т.е.вегетативное тело имеет мицелиально-дрожжевой диморфизм.

Детали строения:

1. Пряжки – небольшие, дугообразной формы клетки, расположенные на гифе сбоку над поперечной перегородкой и соединяющие две соседние клетки гифы(Пряжки играют существенную роль при передвижении ядер и других органелл по мицелию, а при формировании полового спороношения восстанавливают двуклеточность клетки, от которой отделилась материнская клетка базидии, являясь гомологом крючка аскогенной гифы)

2. строение септ разнообразно, но преобладают долипоровые, имеющие трубчатое расширение у поры. Пора с обеих сторон прикрыта поровыми колпачками или парентосомами.

Септы между клетками простые или долипоровые с открытой порой (устилигиномицеты), простые с порой, закрытой мелкими вакуолями (урединиомицеты), или долипоровые с парентосомой (базидиомицеты). Парентосома может быть сплошной без перфораций, может быть перфорированной или складчатой из фрагментов (этот критерий используется при подразделении базидиомицетов на порядки).

3. Клеточная стенка

Состав – состоит из хитина и глюканов, у некоторых из маннаноов.

Строение – клеточная стенка обычно ламеллярная, многослойная и электроннопрозрачная (электроннопроницаемая)

4. Питание базидиальных грибов

Базидиальные грибы имеют мощную ферментную систему, с помощью которой вне клетки осуществляется гидролиз целлюлозы, лигнина (целлюлазы, пероксидазы, оксидазы), белков (пептидазы), жиров (липазы). Ионы железа поглощаются с помощью сидерамина. Полиолы (включая маннит) представлены в значительных количествах. Метаболизм стероидов регулируется микоспоринами, которые у большинства базидиомицет способны инициировать половой процесс. Грибам этого отдела свойствен широкий спектр вторичных метаболитов, к которым принадлежат антибиотики, витамины, микотоксины, ингибиторы роста высших растений, фитогормоны и т. п.

4. Вегетативное размножение

- фрагментация мицелия,
- почкование дрожжевых клеток.

5. Бесполое споровое размножение – только конидиями.

Но встречается у большинства базидиомицетов с плодовыми телами редко. Может формироваться и на первичном и на вторичном мицелии.

У ржавчинных грибов широко распространены специфические бесполое спороношения, имеющие специальные названия.

6. Половой процесс и половое спороношение:

Виды полового процесса:

– **соматогамия** (слияние содержимого двух вегетативных клеток гаплоидного первичного мицелия посредством образовавшихся между ними мостиков – анастомозов). У гомоталлических видов сливаются клетки одного мицелия. У гетероталлических (большинство) сливаются клетки грибов разных половых знаков + и –.

– **сперматизация** (слияние соматической клетки и сперматозоида – специализированной клетки, образующейся по типу конидии, выполняющей оплодотворяющую функцию)

Особенности: половой процесс, состоящий из двух важнейших стадий (плазмोगамии и кариогамии) значительно растянут во времени. Между плазмогамией и кариогамией могут пройти годы.

Результат первого этапа полового процесса – плазмогамии – объединение (координация) ядер в дикарионы с последующим их синхронным делением, в результате которого формируется вторичный дикариотичный мицелий.

При этом также как и при гаметангиогамии сумчатых грибов на первом этапе происходит только плазмогамия и формирование дикариотичной клетки, из которой в результате синхронных делений дикарионов и клеток формируется вторичный дикариотичный мицелий.

Результат второго этапа полового процесса – кариогамии – формирование полового спороношения – **базидии (мейоспорангия)**. При развитии базидии, как и при развитии сумки, происходит кариогамия (слияние двух ядер дикариона) и мейоз. Далее – переход

гаплоидных ядер в тонкие выросты на поверхности клетки (стеригмы) и формирование на их вздувшихся концах экзогенных мейоспор – базидиоспор.

Половое спороношение – базидия с базидиоспорами.

Базидия – орган полового спороношения базидиальных грибов, где завершается половой процесс (кариогамия, мейоз, реже митозы), формируются гаплоидные базидиоспоры, которые образуются экзогенно на внешней стороне базидии на специальных выростах – стеригмах. Внутри стеригмы имеется канал, по которому содержимое будущей споры – ядро и часть плазмы мигрируют из базидии. С другой стороны, этот канал стеригмы выполняет и вторую функцию: при созревании базидий в ней в результате гидролиза гликогена, как и в сумках у аскомикот, повышается тургорное давление. Но поскольку канал стеригмы крайне узок, то давление в стеригме очень малое, и базидиоспоры отбрасываются на незначительное расстояние. Такие споры принято называть баллистоспорами.

Специфичные детали– Формирование базидии с помощью пряжки.

На конечной (апикальной) клетке дикариотичной гифы (обычно в субгимениальном слое базидиокарпа) возникает пряжка в виде небольшого бокового выроста внизу клетки. Вскоре одновременно делится пара ядер дикариона, формируя четыре ядра. Далее сама клетка делится поперечной перегородкой, лежащей немного ниже того места, где отходит пряжка. В результате 4 ядра располагаются так: 2 несестринских ядра остались в верхней (конечной) клетке, которая называется материнской клеткой базидии, одно ядро перешло в вырост боковой – пряжку, а второе осталось в клетке-ножке. В дальнейшем клетка–пряжка и клетка-ножка сливаются и восстанавливается дикарион, как и у сумчатых грибов. Клетка-ножка с восстановленным дикарионом может снова развивать базидию или дикариотичный мицелий.

В материнской клетке базидии, как и в перегибе крючка, происходит кариогамия и диплоидное ядро редукционно делится. Сама клетка обычно вытягивается или изменяется другим образом, образуя базидию – половое спороношение. На вершине базидии образуются выросты – чаще всего 4 – стеригмы. Они расширяются на концах, вздуваются, формируя базидиоспоры, в которые переходят через узкий просвет стеригмы по одному гаплоидному ядру.

Таким образом, развитие базидии сходно с развитием сумки. Конец крючка аскогенной гифы соответствует пряжке и внешне и функционально. Соответствуют друг другу и материнские клетки сумки и базидии. Поэтому базидию, как и сумку называют «мейоспорангий», хотя с морфологической точки зрения это неверно, т.к. понятие «спорангий» предполагает эндогенное образование спор, а образование базидиоспор экзогенное. Базидия гомологична сумке.

– Типы базидий

1. **Холобазидия**– одноклеточная, по форме цилиндрическая или булабовидная. При этом у таких базидий споры располагаются на одном уровне – **акроспоровый** тип базидии либо на разных уровнях – **плевроспоровый** тип. Такие базидии характерны для базидиомикот подкласса *Holobasidiomycetidae* (голобазидиомицеты) или *Homobasidiomycetidae* (гомобазидиомицеты).
2. **Гетеробазидии**– одноклеточные либо септированные базидии, состоящие из двух частей: нижней часто расширенной – гипобазидии и верхней – эпибазидии, являющейся выростом гипобазидии. Базидиоспоры образуются над базидией. Свойственны представителям подкласса *Heterobasidiomycetidae* (гетеробазидиомицеты).
3. **Фрагмобазидия**– базидия, разделенная поперечными септами на четыре клетки, побочкам которых образуются базидиоспоры. Такая базидия обычно образуется из покоящейся либо непокоящейся, но толстостенной клетки – так называемой телиоспоры и потому ее часто называют телиобазидией. Такие базидии характерны

представителям классов *Urediniomycetes* (урединиомицеты) и *Ustilaginomycetes* (устилигиномицеты).

– Освобождение базидиоспор идет двумя способами:

Активно и споры называются баллистоспорами:

Механизм: а) повышение тургорного давления в базидии (за счет гидролиза гликогена) и передача его через стеригмы на споры. Базидиоспоры отбрасываются через узкие стеригмы на небольшие расстояния (несколько десятых миллиметра).

б) образование базидиоспорой специальной капельки с гигроскопичной жидкостью, которая активно впитывает влагу из воздуха, увеличиваясь в размерах. базидиоспора отрывается за счет действия сил поверхностного натяжения.

Пассивно споры называются статиспорами:

Споры освобождаются только после разрушения базидии (у гастеромицетов).

– **Базидиоспоры**

У большинства базидиальных грибов базидиоспоры по форме:

одноклеточные округлые или овальные, эллипсоидные разных оттенков, по цвету: от бесцветной до бледно-желтой, розовой до темно-фиолетовой, черной и других оттенков. Цвет спорового порошка учитывается как важный критерий при идентификации видов.

с разной структурой поверхности: гладкая, сетчатая, шиповатая и т. п.;

7. Место форирования базидии и базидиоспор.

Половое спороношение – базидия с базидиоспорами у большинства базидиальных грибов (класс базидиомицеты) развивается на плодовых телах (базидиомах) разных размеров и облика. У некоторых (телиомицетов) базидии развиваются из специальных покоящихся спор (телиоспор = хламидоспор, телейтоспор), или непосредственно на мицелии (у экзобазидиальных грибов).

8. Жизненный цикл

происходит с преобладанием дикариотичной ядерной фазы (дикариофазы). Гаплофаза сильно подавлена. Она представлена базидиоспорами и гаплоидным первичным мицелием у базидиальных грибов. У головневых грибов наблюдается тенденция к ее сокращению до базидиоспор или только клеток базидии. Дикариотичный вторичный мицелий существует длительно, пронизывает субстрат: почву, древесину, ткани растений, может быть многолетним (до 100 лет и более) (у трутовых грибов, почвенных и подстилочных сапротрофов, микоризообразователей), самостоятельно питается. (У сумчатых грибов дикариотичные аскотические гифы были не способны к самостоятельному питанию. Они существовали за счет гаплоидного мицелия и выполняли функцию формирования многочисленного полового спороношения (сумок) и самкоспор).

Из дикариотичного мицелия сложены и плодовые тела базидиальных грибов (трутовиков, агариковых).

У некоторых представителей отдела отмечена диплоидность.

Базидиоспора – прорастание — первичный (п) мицелий — плазмогамия — дикариотичный вторичный мицелий — формирование — плодовое тело — кариогамия, мейоз, — половое спороношение базидия — формирование базидиоспор — базидиоспоры

У подавляющего большинства базидиальных грибов в циклах развития доминирует телеоморфа и половой процесс типа соматогамии. Анаморфа свойственна меньшинству базидиомицет.

Классификация

По типу развития и строению базидии (наличию плодового тела как места формирования базидии) базидиальные грибы в настоящее время подразделяются на три класса (*Basidiomycetes*, *Urediniomycetes* и *Ustilaginomycetes*), что, соответствует современным данным геносистематики, подтверждающим наличие в отделе *Basidiomycota* трех монофилетических групп.

Класс *Basidiomycetes*

К этому классу относятся грибы с холо- и гетеробазидиями, имеющие в гифах мицелия долипоровые септы с парентосомами. Часто гифы несут пряжки. Половой процесс – соматогамия. Половое спороношение базидии с базидиоспорами образуются на плодовых телах.

Базидии одноклеточные, расположенные на субикулуме, либо гимениальным слоем, одиночно или группами; могут образовывать гимениальный слой на специально образованных структурах базидиом – **гименофорах**; могут формироваться внутри базидиом под прикрытием покровных структур (перидий) на плодущей части базидиомы – **глебе**.

Трофические группы: сапротрофы, паразиты облигатные и факультативные, микоризные симбиотрофы.

Грибница после прорастания спор и плазмогамии мицелиев развивается в радиальном направлении. Плодовые тела образуются на внешней стороне грибницы по кругу. Такие скопления плодовых тел у разных народов признавались магическими, колдовскими и назывались «ведьмиными кругами».

В местах образования плодовых тел мицелий ветвится, уплотняется до размеров 2 мм в диаметре – в так называемый примордий (зачаток плодового тела). В примордии заложены все микро- и макроструктуры будущего плодового тела (базидиомы). **Примордий** является покоящейся структурой, способной перенести экстремальные условия. При благоприятных условиях от времени образования примордия до появления базидиомы проходит от нескольких часов до нескольких недель, в зависимости от биологических особенностей вида и метеоусловий.

Мицелий живет очень долго при непрерывном функционировании биогеоценоза. Науке известны факты продолжительности жизни грибницы 600–700 лет и более (например, гумусный сапротроф американских прерий – дождевик гигантский).

В отличие от субстратного мицелия, плодовые тела базидиомицетов в большинстве случаев короткоживущие. Особенно это касается агарикоидных мяскомясистых макромицетов. Базидиомы эфимерных копринусов живут всего 1,5–2 часа. У красного мухомора от начала развития примордия до гибели базидиомы проходит 1,5–2 месяца, продолжительность жизни надземной фазы 2–3 недели. В отличие от агарикоидных, у многих гетеробазидиальных, таких как эксидия железистоопушенная, базидиомы многократно впадают в анабиоз, а в период высокой влажности опять оживают. И так может длиться на протяжении многих лет.

В силу особенностей строения гифальной системы базидиомы многих трутовых грибов многолетние. Это либо сапротрофы, либо паразиты древесных пород. Спороносят такие базидиомы гименомицетов на протяжении всего вегетационного периода. Возраст базидиом может достигать 80 лет и более. Размеры плодовых тел гименомицетов колеблются от 0,2–0,5 см до 72 см в диаметре при массе в 20 кг у гриба барана (*Grifolafrondosa*). Расселение гименомицетов в биогеоценозах осуществляется базидиоспорами преимущественно ветром, водой. В распространении базидиоспор принимают участие как беспозвоночные, так и позвоночные, в том числе и человек.

Важным биологическим свойством базидиоспор, как и спор других грибов, является их способность сохранять жизнеспособность при прохождении через желудочно-кишечный тракт. Это увеличивает возможность расселения гименомицетов.

– Плодовые тела

У большинства базидиомицет базидии образуются на плодовых телах (базидиомах). Это – специализированные талломные структуры из функционально дифференцированных гиф, несущие базидии. Формирование базидиом идет за счет видоизменения генеративных (**дикариотических**) гиф. Последние играют роль либо защитных, либо запасных, либо проводящих структур и являются третичными в отличие от гаплоидных – первичных и дикариотических – вторичных.

Базидиомы могут быть многолетними или однолетними, окрашенными или бесцветными.

Базидиомы чрезвычайно разнообразны по форме, консистенции, окраске и другим признакам.

По консистенции

они бывают паутинистыми, войлочными, уплотненно-войлочными, мяскомясистыми, кожистыми, деревянистыми, мармеладовидные и др.

По форме

могут быть резупинатными (распростертыми по субстрату), распростерто-отогнутыми, шляпковидными, сидячими, плоскими, шпательевидными, копытовидными, черепитчатовидными, весловидными, булавовидными, коралловидными, с центральной шляпкой (в виде шляпки на ножке), эксцентрической или боковой ножкой или без ножки.

Строение плодового тела на примере шляпочного гриба: шляпка, ножка;

В шляпке различают функционально и морфологически различные части: Перидий, мякоть, гименофор. Гименофор в свою очередь имеет следующие слои: трама – стерильные гифы; субгимений, гимений.

Гимений – спороносный слой, упорядоченный слой базидий с базидиоспорами и стерильных элементов.

Стерильные элементы различаются по развитию, происхождению и внешнему виду и поэтому здесь не применяют обобщающий термин – парафизы, как у сумчатых грибов, а дают стерильным клеткам специальные наименования:

базидиолы – молодые или недоразвитые базидии (отделяют базидии друг от друга и предотвращают слипание базидиоспор);

цистиды – крупные клетки, выступающие над гимением, защищающие гимений и особенно базидии от давления сверху и соприкосновения с другими поверхностями (ряда представителей). По форме цистиды у различных видов постоянны и нередко служат систематическим критерием при идентификации видов;

щетинки – тонкие длинные, **толстостенные и пигментированные** клетки, выступающие над базидиями (у некоторых представителей);

гифиды – окончания заходящих в гимений гиф, которые если разветвляются, то именуются **денрогифидами**.

Гимений у более примитивных представителей формируется на верхней, а у более высокоорганизованных базидиомикот – на нижней стороне базидиомы.

Гименофор – поверхность базидиомы, несущая гимений.

По форме гименофор может быть:

гладким, бородавчатым, игольчатым или шпиковидным, жилковатым, пористым (когда стенки трубочек сросшиеся и их нельзя отделить друг от друга), пластинчатым, трубчатым, лабиринтовидным и т. п. Существует также много переходных форм.

Важной характеристикой базидиом является прикрепление гименофора к мякоти. Он может быть трудно отделим и составлять с мякотью одно целое или, наоборот, легко отделяться от нее.

Эволюция базидиом прежде всего шла по пути:

– увеличения площади поверхности гименофора. Этому способствовали складки, шипы, пластинки, трубочки и т. п., а следовательно, и увеличивалось число базидий.

– повышения защиты гимения (от повреждений, от излишней влаги и т. п.). Этому способствовало перемещение гименофора с верхней на нижнюю сторону базидиомы.

Типы развития базидиом:

– **ангиокарпный** (закрытый) тип развития базидиом – гимений часто не образуется, а базидиоспоры располагаются по бокам базидии (плевроспоровый тип), что обусловлено отсутствием активного отбрасывания спор. Последние освобождаются после разрушения базидии и перидия базидиомы. Такие споры принято называть статиспорами, в отличие от баллистоспор, которые отбрасываются активно (у грибов с и типом плодовых тел).

гимнокарпный тип развития базидиом – гименофор развивается открыто, например, род сыроежка (*Russula*), род говорушка (*Clitocybe*) и другие,

гемиангиокарпный тип развития базидиом – сначала гименофор прикрыт покрывалом (род мухомор, опенок)

В разных системах в класс включают от 15 до 32 порядков. Подразделяются на два подкласса.

Подкласс голобазидиомицетиды (*Holobasidiomycetidae*).

Базидии одноклеточные, расположенные на субикулуме, либо гимениальным слоем, одиночно или группами; могут образовывать гимениальный слой на специально образованных структурах базидиом – гименофорах; могут формироваться внутри базидиом под прикрытием покровных структур (перидий) на плодущей части базидиомы – глебе. Трофические группы: сапротрофы, паразиты облигатные и факультативные, микоризные симбиотрофы.

Подкласс делится на группы порядков: гименомицеты и гастеромицеты

Гименомицеты

Включают грибы с гимнокарпными и гемиангиокарпными плодовыми телами. Гименомицеты распространены на всех континентах земного шара. Они заселяют различные биогеоценозы лесные, луговые, степные, а также встречаются в тайге, тундре и т. д.

Базидии остаются в составе гимения к моменту созревания базидиоспор и базидиоспоры высыпаются из гимения.

Группа афиллофороидные гименомицеты

К данной группе относятся гименомицеты с различным типом гименофора, но обычно не пластинчатый. Разным типом плодовых тел.

Порядок кониофоровые — *Coniophorales*. Плодовые тела распростерты, в виде темно-коричневых или буро-ржавых лепешек. Гименофор неровный, гладкий, складчатый, лабиринто-сетчатый или почти пористый. Тесно расположенные складки иногда образуют трубочки. Роды кониофора — *Coniophora* и серпула — *Serpula* различаются по строению гименофора. У видов первого рода гименофор гладкий, бугорчатый, волнистый или складчатый, у видов второго — сетчато-складчатый или сетчато-пористый. Наиболее распространены кониофора обыкновенная — *C. puteana* настоящий домовый гриб — *S. lacrymans*, разрушающие древесину в постройках. Последний гриб известен еще под названием плачущего, так как на поверхности плодового тела образуются капли жидкости (экsudата). Этот гриб-сапротроф, потребляющий целлюлозу клеток древесины, повсеместно вызывает гниение деревянных конструкций различных сооружений. Мицелий в виде шнуров и пленок быстро распространяется в древесине и на ее поверхности. Меры борьбы с домовыми грибами профилактические: употребление в постройках сухой антисептированной древесины, правильная эксплуатация деревянных сооружений (предохранение от сырости, вентиляция и т. п.). При ремонте зараженных построек необходимо удалять поврежденные конструкции и сжигать их.

Порядок кантарелловые (*Cantharellales*).

Семейство лисичковые (*Cantharellaceae*). Базидиомы однолетние, прямостоячие, воронковидные или со шляпкой и ножкой. Шляпка более или менее воронковидная, иногда плоская или даже слабовыпуклая. Гимений на нижней стороне шляпки, гладкий с пластинчатовидными складками (род *Cantharellus*), консистенция «ткани» более-менее мясистая.

Лисичка настоящая (*C. cibarius*). Шляпка округлая, 3-7 см в диаметре, вначале выпуклая, позднее вдавленная в центре, с цельным или лопастным подогнутым краем. Складки низбегающие, глубокие, дихотомически разветвленные. Базидиомы от светло-желтых до бледно-оранжевых. Распространены по всем хвойным и лиственным лесам одиночно или группами. Съедобен.

Семейство рогатиковые — Clavariaceae. Плодовые тела булабовидные или цилиндрические, часто коралловидно разветвленные с простыми или ветвящимися ветвями. Гладкий гименофор располагается по всей поверхности плодового тела, кроме участков, обращенных вверх, и ножки. Консистенция плодовых тел мясистая, кожистая, иногда хрящеватая или деревянистая. Окраска их разнообразна: от разных оттенков желтого цвета до красных, лиловых и темно-бурых. Плодовые тела однолетние. Большинство представителей — сапротрофы, обитающие на очень гнилой древесине, лесной подстилке, земле. Предполагается, что некоторые из них — микоризообразователи.

Род спарассис — *Sparassis* включает виды с мясистыми плодовыми телами, состоящими из многочисленных пластинковидных расширенных, иногда сливающихся ветвей. У съедобного *S. crispa* (грибная капуста) плодовое тело шаровидное, конечные ветви пластинчато-курчавые.

Род рамария — *Ramaria* объединяет виды с крупными сильно разветвленными плодовыми телами яркой окраски. Рамария желтая — *R. flava* съедобна (рис. 6). Виды рода клавария — *Clavaria* имеют менее ветвящиеся плодовые тела, часто булабовидные или нитевидные. Некоторые виды рода тифуля — *Typhula* паразитируют на культурных и дикорастущих растениях (тифуля инкарнатная *T. incarnata*, тифуля клеверная — *T. trifolii* др.). В отличие от других рогатиковых в цикле развития этих грибов имеются склероции, образующиеся в ткани растения-хозяина. После гибели растения на склероциях развиваются очень мелкие булабовидные плодовые тела темно-лилового цвета.

Семейство гидновые (Hydnaceae). Рассматривается как результат конвергентного сходства с настоящими ежовиковыми. Ежовик желтый (*Hydnum repandum*) растет на разлагающейся древесине в хвойных и смешанных лесах. Съедобен.

Порядок Полипоральные (Polyporales, Poriales).

Семейство трутовиковые (Polyporaceae, Poriaceae). Базидиомы копытообразные, по консистенции деревянистые или кожистые, тонкие, черепитчато-расположенные, многолетние и однолетние. Гименофор трубчатый, реже ячеистый. Мицелий многолетний, развивающийся в стволах древесных пород. На поверхности же образуются базидиомы, обычно прикрепляющиеся боком к субстрату.

Род настоящий трутовик (*Fomes fomentarius*) характерный представитель семейства трутовиковых. Его субстратом являются отмершие или ослабленные деревья, чаще березы. Крупные копытообразные многолетние базидиомы этого трутовика прикрепляются боковой стороной к субстрату. По цвету базидиома серого оттенка, с выраженными концентрическими зонами, которые отображают ежегодный прирост, а следовательно, по ним можно судить о возрасте базидиомы. На нижней стороне базидиомы развивается оливково-коричневый или ржаво-коричневый трубчатый гименофор. Внутренняя полость трубочек выстлана гимением, состоящим из булабовидных базидий и других стерильных структур. Созревшие базидии отбрасывают базидиоспоры в полость трубочки и благодаря строгой вертикальной ориентации базидиомы под собственным весом выпадают в окружающую среду и далее распространяются воздушными потоками. Весной на месте прошлогоднего гименофора образуется новый, который начинает функционировать во второй половине лета.

Настоящий трутовик — весьма распространенный гименомицет на всех континентах в лесных биогеоценозах земного шара. *F. fomentarius* является возбудителем мраморной гнили древесины и наносит большой вред лесному хозяйству. Пораженная грибом древесина вследствие жизнедеятельности патогена распадается на пластинки по годичным кольцам, теряет свою прочность. Такие деревья не устойчивы к ветровалу.

У видов рода фомитопсис: — *Fomitopsis* многолетние плодовые тела с ежегодно нарастающим трубчатым гименофором, ткань обычно окрашена в светлые тона. Трутовик окаймленный (*F. pinicola*) имеет копытообразное плодовое тело, почти черное, с яркой оранжево-красной каймой по краю. Он часто встречается на хвойных и лиственных породах в лесах умеренной зоны, произрастая на мертвой древесине или паразитируя на ослабленных живых деревьях. Корневая губка (*F. annosa*) вызывает опасное заболевание корневой системы хвойных пород, поселяясь на ее частях, выступающих из земли. Род

фомес — *Fomes* отличается от предыдущего рыжеватым или ржаво-бурым цветом ткани многолетнего плодового тела. Наиболее обычен трутовик настоящий — *F. fomentarius*, который отличается от трутовика окаймленного серым цветом копытообразного тела и обитанием преимущественно на ослабленных или мертвых березах (рис. 4). На поверхности шляпки хорошо заметны зоны, означающие ежегодный прирост гименофора; по ним можно ориентировочно определить возраст плодового тела. Ганодерма — *Ganoderma* включает виды с многолетними, реже однолетними плоскими плодовыми телами, ткань которых окрашена в коричневый или рыжеватый цвета. Трутовик плоский — *G. applanatum* обитает на многих лиственных породах, вызывая бурую коррозионную гниль. Его многолетние плоские коричневато-шоколадные плодовые тела встречаются во всех природных зонах.

Грибы рода **фелликус** — *Phellinus* имеют плодовые тела различной формы (от ресупинатных до копытообразных). Отличительная особенность гимения этих грибов — присутствие щетинок. Трутовик ложный — *P. igniarius* поселяется на живых и мертвых стволах многих лиственных пород и характеризуется коричневато-серым цветом гименофора. Его стерильная, т. е. неплодоносящая, форма известна под названием «чага» — *Inonotus obliquus*. Она развивает в трещинах коры берез черные, бугорчатые, неправильных очертаний наросты. Вытяжка из этого гриба применяется в медицине.

В отличие от предыдущих родов у видов рода **летипорус** — *Laetiporus* ткань мясистая, а не деревянистая или пробковидная, трубочки не слоистые, плодовые тела развиваются черепицеобразно из общего ложа. Считалось, что однолетние яркоокрашенные, мясистые плодовые тела трутовика серно-желтого — *L. sulphureus* в молодом возрасте съедобны. Но есть и противоположное мнение. Обычно они развиваются в нижней или средней части стволов лиственных пород в разных климатических зонах. Гриб вызывает бурую, быстро распространяющуюся по сердцевине гниль.

Семейство фомитопсидные (*Fomitopsidaceae*). Базидиомы сидячие, распростерто-отогнутые, толстые, копытообразные, пробковые или кожисто-пробковые, светлого древесного оттенка. Гименофор типичный лабиринтовидный, состоящий из толстых переплетающихся складок, бархатистый.

Род **дедалия** (*Daedalea*). Наиболее распространенным является губка дубовая (*D. quercina*) — дедалия дубовая. Базидиома полукруглая или копытообразная, распростерто-отогнутая, прикрепленная боком, одиночная или собрана черепитчатыми группами. Гименофор лабиринтовидный в виде толстостенных извилистых ходов, проникающих в базидиому на глубину 3–5 см. «Ткань» базидиомы пробковатая, светло-коричневая или сероватая, при разрезании ножом скрипит, чем обусловлено народное название гриба — скрипуха. *D. quercina* развивается на отмершей древесине и вызывает темно-бурую деструктивную гниль стволов дуба и бука; наносит значительный вред лесному хозяйству.

Группа агарикоидные гименомицеты

Агарикоидные включают основное разнообразие съедобных, условно съедобных, несъедобных и ядовитых гименомицетов. Они имеют макроскопические базидиомы мясистой, хрящеватой, реже почти кожистой консистенции. В строении базидиомы различают шляпку с гладким, пластинчатым, трубчатым или пористым гименофором, расположенным на ее нижней стороне, и ножку, которая у большинства видов центральная реже эксцентрическая или латеральная (боковая). У некоторых видов ножка отсутствует. Плодовые тела агарикоидных гименомицетов однолетние.

В зависимости от особенностей развития гименофора базидиомы агарикоидных различают: **гимнокарпные** — гименофор развивается открыто, например, род сыроежка (*Russula*), род говорушка (*Clitocybe*) и другие, а также — **гемиангиокарпный** тип развития базидиом (сначала гименофор прикрыт покрывалом). У таких базидиом к периоду созревания базидий покрывало разрывается (например, шампиньон — *Agaricus*; род масленок — *Suillus* и другие) (рис. 103, 104).

1) **Общее покрывало** (*velum universale*) окутывает пленкообразной оболочкой примордий, защищает развивающуюся молодую базидиому и предохраняет от повреждений грибной организм на раннем этапе развития. Остатки общего покрывала на

раскрытых и зрелых базидиомах обнаруживаются на шляпке в виде белых лоскутков или паутинистого налета, а у основания ножки в виде мешочка (**вольва**).

2) **Частное покрывало** (*velumpartiale*) – одним краем прикреплено к краю шляпки, другим к ножке и таким образом предохраняет от повреждений гименофор до его созревания. При созревании базидиомы края шляпки разворачиваются, ножка растет. В результате частное покрывало разрывается, оставляя на ножке кольцо и у ряда видов бахрому по краю шляпки.

Два типа покрывал (общее и частное) способствуют формированию трех типов ангиокарпных базидиом агарикоидных: 1) с общим покрывалом (например, род поплавок (*Amanitopsis*); 2) с частным покрывалом (например, род шампиньон (*Agaricus*); масленок (*Suillus*) и другие); 3) с общим и частным покрывалом (например, род мухомор (*Amanita*)).

С возрастом базидиомы увеличиваются в размерах и меняют облик шляпки, удлиняется ножка, разрываются общее и частное покрывало. У многих видов покрывала отсутствуют.

Наиболее распространенные **типы гименофора агарикоидных** – пористый, трубчатый, пластинчатый, редко встречается гладкий и жилковатый. Пористый и трубчатый близки: тот и другой имеют поры. У трубчатого стенки трубочек обычно свободно прилегают друг к другу и их легко разделить (например, гименофор подберезовика, белого гриба и т. п.). Трубочки пористого гименофора срастаются между собой.

Пластинчатый гименофор у многих групп имеет анастомозы – перемычки между пластинками либо разветвление пластинок. Пластинки могут быть разной длины или одинаковые, с пластиночками, с анастомозами, вильчатые у ножки и края шляпки, расположены часто или редко. Край пластинок может быть ровным, волнистым, пильчатым, зубчатым, опушенным иначе, чем сама пластинка. Расположение пластинок по отношению к ножке весьма разнообразно. Они бывают свободными, не достигающими ножки; могут быть не прикрепленными или прикрепленными к ножке всем краем или зубцом; могут быть нисходящими по ножке (рис. 105).

Поверхность пластинок покрыта гимением. Пластинки суживаются книзу. Центральная часть пластинки называется трамой.

Строение трамы может быть нескольких типов:

правильная, неправильная, инвертная (перевернутая) и билатеральная (рис. 106).

Ножка гриба по месту прикрепления к шляпке может быть центральной, эксцентричной, реже боковой. Формы ножек очень разнообразны и в основном зависят от зон утолщения и утончения. К основным типам ножек относятся следующие: цилиндрические, утолщенные в различных зонах ножки (вздутая, клубневидная, обратнобулавовидная и т. п.), утонченная (веретеновидная), желобчатая (с продольными складками). По внутреннему строению ножки различают сплошные, полые, ячеистые, частично полые и т.п.

По комплексу критериев, включающих строение базидиом (шляпка, ножка), типу прикрепления пластинок к ножке, наличие покрывал (частного, общего), типу трамы, окраски базидиоспор и другим критериям, в группе агарикоидных грибов выделяют 3–7 порядков. Основные из них следующие.

Порядок болетовые (*Boletales*).

Базидиомы со шляпкой и ножкой, реже без нее, мясистые, гименофор у большинства трубчатый, отделяющийся от мякоти плодового тела. В этот порядок входят виды семейства шишкогрибовых и болетовых гименомицетов. По сходству микроскопического строения гимениального слоя и биохимическим признакам (состав пигментов) в этот порядок включены темноспоровые – свинуховые и мокруховые.

Базидиомы болетальных грибов имеют шляпку и ножку. У большинства видов гименофор легко отделяется от мякоти. У грибов с трубчатым гименофором трубочки

легко делимы или сросшиеся, trama трубочек билатеральная. Все виды наземные, кроме рода хамоникии (*Chamonixia*) с подземными плодовыми телами. В филогенетическом отношении он является гастероидным предком болетовых грибов и относится к агарикоидным гастеромицетам. Базидиома хамоникии желвакообразная с **колумеллой**, переходящей в ножку. Глеба камерная или трубчатая, перидий хорошо выражен, экзоперидий шерстистый, тип развития плодового тела ангиокарпный. Общее покрывало войлочное-пленчатое, слизистое или отсутствует, частное покрывало проявляется по-разному, trama мяскомясистая, мономитическая. Цистиды у некоторых родов имеются.

Порядок включает пять семейств, 17 родов и около 250 видов гименомицетов.

По эколого-трофическим критериям – это микоризообразователи, обитающие в хвойных, смешанных, лиственных лесных биогеоценозах всех континентов Земли. Так, например, белый гриб (*Boletusedulis*), подосиновик (*Leccinumaurantiacum*), подберезовик (*L. scabrum*) (сем. Boletaceae), виды рода масленок (*Suillus*) (сем. *Suillaceae*), свинушка (*Paxillus*) (сем. *Paxillaceae*) и другие. Молекулярно-генетические исследования подтвердили монофилию порядка *Boletales*.

Семейство болетовые — Boletaceae. Гименофор трубчатый, легко отделяющийся от мякоти плодового тела, по происхождению связан с пластинчатым. Споровый порошок бурый, оливково-бурый, желтый или розовый. Споры гладкие, без пор. Семейство включает 17 родов и около 250 видов, подавляющее большинство которых — микоризообразователи, образующие эктотрофную микоризу с древесными растениями. Исключительно обитатели лесов. Сюда относятся наиболее распространенный белый гриб — *Boletusedulis*, подосиновик — *Leccinumaurantiacum*, подберезовик — *L. scabrum*, виды рода масленок — *Suillus*, моховик — *Xerocomus* и др.

Белый- гриб отличается огромным внутривидовым разнообразием и сложностью. У него выделено 18 форм, отличающихся друг от друга окраской шляпки, наличием или отсутствием сеточки на ножке, приуроченностью к древесной породе и т. д. Наиболее распространены следующие формы: еловая, типовая с буровато-коричневой шляпкой; дубовая с сероватым оттенком шляпки, сосновая, так называемая боровая, с буровато-вишневой или даже красноватой шляпкой; березовая с белой, беловатой или охристо-желтой шляпкой и т. д.

Семейство свинушковые — Paxillaceae. Гименофор пластинчатый, причем пластинки многократно разветвлены и соединены между собой многочисленными анастомозами (перемычками), образующими сеточку, что сближает это семейство с Boletaceae. Пластинки нисходящие. Споровый порошок от белого до охряного. Споры гладкие, без поры. Семейство включает пять родов и около 20 видов. Основной род свинушка — *Paxillus*. Наиболее распространены два вида: свинушка тонкая — *P. involutus* и свинушка толстая — *P. atrotomentosus*.

Порядок пластинчатые, или агариковые (Agaricales).

Базидиомы макроскопические мясистой, хрящеватой, реже почти кожистой консистенции. В строении базидиомы различают шляпку с пластинчатым гименофором, расположенным на нижней стороне, и ножку, которая у большинства видов центральная реже эксцентрическая или латеральная (боковая). У некоторых видов ножка отсутствует. Базидиомы однолетние. В порядок входит большинство съедобных, условно съедобных, несъедобных и ядовитых грибов.

В систематическом плане группа не является единой и выделение таксонов основывается в ряде случаев только по анатомо-морфологическим параметрам. В разных системах порядок объединяет от 12 до 16 семейств.

Семейство шампиньоновые, или агариковые (Agaricaceae). Базидиомы с правильной шляпкой и центральной ножкой. Шляпка толстомясистая или тонкомясистая, яйцевидная, колокольчатая, полукруглая, позже выпукло-распростертая, с бугорком в центре или без него, иногда вогнутая; поверхность голая, шелковисто-волоконистая, чешуйчатая, ячеистая, отрубистая, зернистая, мучнистая от сфероцист — крупных расширенных клеток.

Пластинки свободные, приросшие, тонкие, частые. Цвет пластинок зависит от окраски спор, которая меняется с возрастом гриба. Споровый порошок белый, кремовый, охристый, зеленовато-оливковый, пурпурно- или темно-коричневый, черно-бурый.

Ножка центральная, цилиндрическая или веретеновидная, часто в основании клубневидная, с одним-двумя кольцами или без них, полая, шелковистая, волокнистая. У большинства видов имеется частное покрывало, для некоторых видов характерно общее покрывало.

Обитают в лесах, на лесных опушках, полянах, лугах, полях, в степях, пустынях и т. п. Наиболее распространен шампиньон полевой *Agaricus campester*.

Семейство коприновые, или навозниковые (*Coprinaceae*). Базидиомы гемангиокарпные, с общим или частным покрывалом, которое обычно рано исчезает или остается в виде легко стирающегося налета, волокнистых обрывков на шляпке, реже в форме кольца (частное) на ножке и вольвы у основания ножки (общее). Шляпка вначале яйцевидная, полушаровидная или коническая, по мере роста базидиомы становится выпуклой или распростертой; обычно радиальноморщинистая или просвечивающе-полостная, неярких тонов: серых, бурых, часто гигрофанная, гладкая, нередко хлопьевидная, волокнисто-опушенная, чешуйчатая. Мякоть тонкая, светлоокрашенная, часто ломкая, к зрелости расплывающаяся каплями темной жидкости (автолиз). Пластинки свободные или приросшие, иногда с зубчиком, вначале светлые, затем резко темнеющие от темноокрашенных спор, расплывающиеся.

К данному семейству принадлежат апотрофы, обитающие в лесах, на лугах, полях, в парках, садах, на экскрементах, гумусе, растительных остатках, полуразложившейся и сильно разложившейся древесине. Среди представителей семейства можно отметить *Coprinus comatus* – навозник белый, *C. atramentarius* – навозник серый, *C. micaceus* – навозник мерцающий, *C. cinereus* – навозник обыкновенный, которые в молодом возрасте съедобны.

Многие виды имеют лекарственное значение. Так, базидиомы *C. comatus* используют при лечении сахарного диабета, а *C. atramentarius* алкоголизма.

Порядок мухоморовые (*Amanitales*). Базидиомы средних и крупных размеров. У большинства имеются частное и общее покрывало. Шляпка вначале полушаровидная или ширококолокольчатая, затем выпуклая или плоская, реже вдавленная, нередко с рубчатым краем, гладкая, влажная или слизистая, красная, желтая, светло-буроватая, с легкими оттенками, вплоть до белой, нередко с остатками общего покрывала в виде лоскутов или бородавок. Мякоть мягкая, не меняющая цвета на изломе. Пластинки свободные, широкие, иногда с коллариумом (вырост трамы шляпки, к которому прикрепляются пластинки).

Споровый порошок белый. Порядок объединяет три рода, из них главный род – мухомор (*Amanita*), включающий ряд ядовитых видов. Среди них бледная поганка (*A. phalloides*), мухомор вонючий, или белая поганка (*A. virosa*) смертельно ядовиты. В них содержатся токсические вещества – фаллоидин и аманитин, относящиеся к группе полипептидов. Отравление проявляется через 6–12 часов, когда помочь пострадавшему уже трудно. Менее ядовиты мухомор поганковидный (*A. mappa*), мухомор пантерный (*A. pantherina*), мухомор порфиновый (*A. porphyria*), и мухомор красный (*A. muscaria*). Среди представителей порядка мухоморовых имеется более десятка видов съедобных грибов, в том числе ряд видов рода мухомор. Так, например, цезарский гриб (*A. caesarea*), мухомор серо-розовый (*A. rubescens*) и другие хорошие съедобные грибы. Ряд видов рода мухомор – лекарственные грибы.

Порядок сыроежковые (*Russulales*).

Сыроежковые отличаются от других мяскомясистых агарикоидных тем, что в мякоти их базидиом наряду с обычными продолговатыми клетками имеются группы сфероцист, а также толстые крупные гифы, содержащие млечный сок.

Базидиомы со шляпкой и центральной ножкой. Шляпка выпуклая, ровная, вогнутая, воронковидно-вдавленная. Поверхность сухая или слизистая, голая, бархатистая, чешуйчатая, волокнистая, по цвету белая, желтая, красная, бурая, зеленая, голубая или смешанных тонов.

Ножка цилиндрическая, булабовидная, суженная книзу, сплошная или с полостями, трубчатая, сухая или слизистая, белая или цвета шляпки. Мякоть плотная, рыхлая, хрупкая. Споровый порошок от белого до охристого, желтого.

Пластинки приросшие, низбегающие, тонкие или толстые, частые или редкие, с пластиночками либо без них, вильчатые или с анастомозами, от белых до ярко-желтых. Включает два рода и около 230 видов, в основном микоризообразователи. Род млечник (*Lactarius*), объединяющий около 80 видов, содержащий в мякоти млечный сок. Наиболее известными грибами этого рода являются деликатесный рыжик (*L. deliciosus*), груздь настоящий (*L. resimus*), волнушка розовая (*L. torminosus*).

Род сыроежка (*Russula*) объединяет около 150 видов, не содержащих млечного сока, например сыроежка пищевая (*R. vesca*) и другие.

Все сыроежковые грибы не ядовитые, некоторые имеют горьковатый вкус или неприятный запах, т. е. не съедобны. Среди сыроежковых множество лекарственных грибов. Так, сыроежка пурпурно-красная (*R. obscura*) обладает антибиотическим свойством, груздь перечный (*L. piperatus*) применяется при почечно-каменной болезни и содержит вещество, угнетающее туберкулезную палочку, рыжик деликатесный (*L. deliciosus*), как некоторые другие млечники, содержит противоревматические вещества, сходные по действию с кортизоном.

Трофические группы представлены сапротрофами, реже паразитами, симбиотрофами, причем последняя группа является основной по количеству видов среди всех макромицетов.

Семейство сыроежковые — Russulaceae. Мякоть плодовых тел хрупкая, гетеромерная, состоит из двух типов гиф: тонких и толстых. У видов рода млечник — *Lactarius* толстостенные гифы содержат млечный сок. Пластинки приросшие, слабонисходящие, при созревании почти свободные. Споры белые, кремовые, охристые, с сильно орнаментированной оболочкой (рис. 9). Семейство включает два рода и около 230 видов. В основном микоризообразователи. Род млечник — *Lactarius* включает около 80 видов. Виды рода широко распространены в различных типах леса. В хвойных лесах растут: рыжик — *L. deliciosus*, волнушка — *L. torminosus*, груздь настоящий — *L. resimus* и др. Род сыроежка — *Russula* также очень многочисленный, включает около 150 видов, не содержащих млечного сока.

Эколого-трофические особенности гименомицетов

На первый план следует поставить почвенные сапротрофы, обитающие на опаде, а также в разных горизонтах гумусового слоя и т.п.

На второй план следует отнести группу гименомицетов — микоризных грибов. По тому, как осуществляется связь между корнями высшего растения и мицелием гриба, различают **три основных типа микориз:**

эндотрофную, эктотрофную и эктоэндотрофную.

Эндотрофные микоризы характерны для большинства травянистых растений, и прежде всего для семейства орхидных. При эндотрофной микоризе гриб в основном развивается внутри клеток корня растения и лишь незначительно выходит наружу (корень при этом развивает нормальные корневые волоски). Травянистое растение вступает в микоризную связь с микроскопическими грибами.

Эктотрофная микориза характерна для древесных растений и крайне редко встречается у травянистых. При эктотрофной микоризе на корне растения формируется наружный чехол из гиф гриба, от которого в окружающую почву прорастают гифы (собственных корневых волосков корень не образует).

Значительно распространена у древесных растений **микориза переходного типа** между экто- и эндотрофной — **эктоэндотрофная**. Гифы гриба в этом случае густо

оплетают корень растения снаружи и в то же время дают обильные ответвления, проникающие внутрь корня. Гриб получает от корня углеродное питание, а его наружные гифы широко расходятся в почве, заменяя растению корневые волоски. Эти свободные гифы получают из почвы воду, минеральные соли, а также растворимые органические вещества, главным образом, азотистые. Часть веществ поступает в корень, а часть используется грибом на рост мицелия и образование плодовых тел. Большинство древесных и кустарниковых растений образует микоризу с мицелием высших базидиомицетов. Облигатными микоризообразователями являются все болетальные, руссулальные грибы, все виды родов *Amanita*, *Cortinarius* и другие. Установлена различная широта специализации грибов-микоризообразователей. Например, болетальные грибы и другие, могут образовывать микоризу с 50 видами древесных пород (береза, дуб, ель, сосна, бук, граб и др.).

Следующая группа – **ксилотрофы** (ксилофилы, лигнотрофы, дереворазрушающие грибы). Они разлагают древесину, т. е. являются основным звеном биологического круговорота веществ в природе. Деструкция древесины осуществляется комплексом организмов, последовательно сменяющих друг друга. В этом процессе участвуют базидиомицеты, аскомицеты и дейтеромицеты. К ксилотрофам относятся афиллофороидные гименомицеты: ложный трутовик (*Phellinusignarius*), корневая губка (*Heterobasidionannosum*) и ряд других, а также агарикоидные гименомицеты: опенок осенний (*Armillariamellea*), паразитирующий на 200 видах древесных и кустарниковых растений, а также большинство видов этой группы.

Подстилочные сапротрофы. Мицелий их сосредоточен в лесной подстилке, которая состоит из листьев, хвои, веток, коры, плодов, а также отмершей части травяного покрова. Помимо аскомицетов, зигомицетов и дейтеромицетов, в подстилке широко представлены базидиомицеты (например, виды родов *Marasmius*, *Mycena*, *Collybia* и другие). В отличие от других экологических групп обитателей леса, гумусовые сапротрофы кроме лесных биогеоценозов, растут на полях, лугах, выгонах, степях, полупустынях (например, виды родов *Macrolepiota*, *Agaricus*, *Conyocybe* и другие).

К менее многочисленным по видовому разнообразию следует отнести следующие группы: **копротрофы**, обитатели навоза травоядных животных (виды рода *Coprinus*), **карботрофы**, предпочитающие обугленную древесину, кострища (виды рода *Pholiota*), **микотрофы**, живущие на других гименомицетах (*Asterophoraparasitica*).

Гастеромицеты (Гастероидные базидиомицеты)

Объединяет базидиомицеты с холобазидиями, которые формируются в **ангиокарпных плодовых телах**, закрытых до полного созревания. Отделение базидиоспор от базидий также происходит внутри базидиомы, после чего оболочка ее разрушается и базидиоспоры выходят наружу. Базидии не принимают участия в рассеивании спор. Споры обычно не имеют правильной формы и расположения, как у агарикоидных грибов. На базидиях образуется от 4 до 14 спор, располагающихся от сидячих до формирующихся на длинных стеригмах, причем споры могут быть ориентированы как вверх, так и в бок и даже прикрепляются к базидии на разной высоте.

Базидиомы гастеромицетов наземные, полуподземные и реже подземные. Наземные базидиомы бывают сидячие, с ложной ножкой, в виде стерильной (без спор) суженной нижней части плодового тела, а также с настоящей ножкой. У некоторых представителей образуется особый плодоносец – **рецептакул** в форме ножки или более сложной формы, обычно ячеистой или губчатой структуры, несущий на своей поверхности спороносную часть базидиомы. Перидий у большинства базидиом хорошо развит и бывает одно-, двух- или многослойным. Последний состоит из экзоперидия (наружного перидия) и эндоперидия (внутреннего перидия). Нередко отверстие в эндоперидии на вершине базидиомы снабжено конически вытянутым или цилиндрическим хоботком – **перистой**.

Внутренняя часть базидиомы гастеромицетов заполнена так называемой **глебой**. Последняя у молодых особей белая или сероватая, а по мере созревания базидиоспор она приобретает темный оттенок. По консистенции глеба на ранних стадиях развития рыхлая, однородная, с возрастом в ней формируются полости – камеры, которые отделены друг от друга стерильными участками глебы – **трамами**. К периоду созревания базидиомы трамы у большинства представителей разрушаются и базидиоспоры свободно лежат внутри перидия. Небольшая часть гиф трамы у некоторых представителей не разрушается и служит материалом для формирования **капиллиция**, который выполняет функцию разрыхления массы зрелых базидиоспор и, таким образом, способствует рассеиванию споровой массы. У гастеромицетов порядка *Nidulariales* глеба распадается на небольшие округлые фрагменты с собственной оболочкой – **перидиоли**, которые могут располагаться внутри базидиомы как свободно, так и прикрепленными к внутренней стенке перидия шнуром или канатиком.

У гастеромицетов формируются пять типов развития и расположения спороносного слоя в глебе: 1) **равномерный** – базидии расположены равномерно по всей глебе; 2) **лакунарный, или камеровидный**, в котором в недифференцированной первичной «ткани» появляются замкнутые камеры, беспорядочно усеянные базидиями; 3) **коралловидный**, в центре глебы которого формируется стерильный центр, а к периферии от него располагаются коралловидные полости, по стенкам которых располагаются базидии с базидиоспорами; 4) **многошляпковый**, у которого спороносные участки глебы образуются в нескольких зонах базидиомы независимо друг от друга; 5) **одношляпковый**, у которого камеры глебы развиваются в виде кольцевидной впадины в одном участке (зоне) глебы (рис. 107).

Разные авторы указывают различное число видов гастеромицетов: от 1000 до 2000 видов.

Порядок дождевиковые (*Lycoperdales*). Плодовые тела преимущественно надземные или частично выступающие из почвы, некоторые в молодом возрасте подземные. Перидий состоит из 1–4 слоев, открывающихся на вершине одним или несколькими отверстиями, либо разламывающихся в верхней части. Экзоперидий отделяется от эндоперидия по-разному: звездовидным разрывом от вершины, кольцевидно по экватору или разламывается на отпадающие участки. Глеба состоит из камер и пластинок трамы, при созревании становится порошковидной. Гимений нередко сплошной. Иногда имеется коллумела или базальное стерильное основание. Зрелая глеба содержит базидиоспоры и нити простого или разветвленного капиллиция. Базидии булавовидные или цилиндрические, несущие до 8 спор.

Распространены во всех фитоценозах (леса, поля, пастбища, городские парки и т. п.). Именно в порядке дождевиковых содержится большая часть малоизвестных съедобных гастеромицетов. Исследователями отмечено, что грибы из родов дождевиков и головачей имеют очень мягкую консистенцию базидиом и обладают нежным вкусом. Съедобны они в молодом возрасте, когда их глеба еще белая. При употреблении в пищу необходимо отделить стерильное основание и наружный перидий.

В порядке дождевиковых самый большой род дождевик, содержащий в основном около 50 космополитных видов.

Дождевик шиповатый (*Lycoperdon perlatum*). Широко распространен в различных фитоценозах в Беларуси. Базидиома образуется на плотных мицелиальных шнурах. Она покрыта экзо- и эндоперидием. Экзоперидий формируется на эндоперидии в виде групп шипов или бородавочек. Внутреннее содержимое базидиомы представлено глебой, которая в процессе развития образует полости, на поверхности последних формируется гимениальный слой. Бесплодные участки частично разрушенной глебы называются трамой, часть гиф которой служит материалом для образования капиллиция, разрыхляющего споровый материал и таким образом способствующего распространению спор в биогеоценозах.

К порядку дождевиковых относится род головач (*Calvacia*), порховка (*Bovista*), (земляные звездочки) (*Geastrum*).

Порядок гнездовковые (*Nidulariales*). Базидиомы 0,5–1,5 см, сидячие, колокольчатые или приплюснуто-шаровидные, прикрытые сверху перидием, который при созревании раскрывается разрывом, прикрывающим его вершину. В базидиомах формируются мелкие округлые участки глебы – перидиоли, напоминающие яйца в гнезде и содержащие внутри базидии с базидиоспорами. Капиллий не образуется. Перидиоли выпадают из базидиом и базидиоспоры освобождаются лишь после разрушения оболочек. В основном сапротрофы на растительных остатках, отмершей древесине. В различных лесных фитоценозах встречаются грибы родов бокальчик (*Cyathus*), круцибулум (*Crucibulum*), гнездовка (*Nidularia*) и сфероболус (*Sphaerobolus*).

Порядок веселковые, или фаллюсовые (*Phallales*). Молодые плодовые тела шаровидные, яйцевидные, по цвету чаще белые. Перидий двух-, трехслойный. Основание базидиомы с хорошо развитым мицелиальным тяжем. Внутри перидия к моменту созревания базидиомы формируются рецептакул и глеба. Рецептакулы у разных видов псевдопаренхимные, по форме решетчатые, ветвистые, в виде ножки и других форм. Глеба слизистая, расплывающаяся, расположенная на поверхности рецептакула. Гимений сплошной, состоящий из базидий, покрывающих стенки камер, пока рецептакул и глеба находятся внутри перидия. При созревании базидиомы, после разрыва перидия рецептакул, в частности у веселки обыкновенной, развивает рекордный рост – 5 мм в минуту и вырастает в длину до 7–10 см и толщину до 2 см. Это наибольшая скорость роста в мире растительных и грибных организмов.

При созревании глеба расплывается в черно-зеленую слизистую массу, содержащую базидиоспоры. Лизирующая глеба издает острый запах падали и тем привлекает мух, которые, питаясь глебой, распространяют споры в биоценозах.

Порядок включает около 20 родов, распространенных преимущественно в тропиках и субтропиках. На территории Беларуси в основном распространены веселка обыкновенная (*Phallusumpudicus*) и мутинус собачий (*Mutinuscaninus*). Оба вида в молодом возрасте относятся к малоизвестным съедобным грибам. Водную и спиртовую вытяжку веселки обыкновенной широко применяют при заболеваниях желудочно-кишечного тракта. Слизистая оболочка («земляное масло») применяется в народной медицине при лечении подагры, а также как антиревматическое, противоопухолевое средство. Готовят препараты из молодых как свежих, так и высушенных плодовых тел, которые находятся в стадии яйца.

Подкласс гетеробазидиомицеты (*Heterobasidiomycetidae*)

Включает грибы с гетеробазидиями. Гетеробазидия дифференцирована на две части: гипобазидию и эпибазидию. Базидиоспоры как одно-, так и многоклеточные, муральные, формирующие до 15 поперечных и продольных перегородок. По форме споры аллантоидные, цилиндрические, яйцевидные, шаровидные, веретеновидные. Многоклеточные базидиоспоры среди базидиомицетов присущи только представителям этого подкласса. Гетеробазидиомицетам характерно прорастание базидиоспор путем образования либо вторичной споры, либо мелких конидий.

Базидиомы гетеробазидиомицетов различной формы и консистенции, однако они менее разнообразны, чем у других базидиомицетов. Большая часть гетеробазидиальных базидиомицетов формирует базидиомы желатиновой, студенистой консистенции. Наиболее примитивными базидиомами является рыхлое сплетение гиф на субстрате, напоминающее субикулюм пиреномицетов либо прогимений тафриновых или экзобазидиальных грибов. Более усложненные базидиомы резупинатного характера с размытыми краями со сплошным покрытием базидиями. Многие виды формируют толстые кожистые базидиомы с четко очерченными краями. В формировании гименофора наблюдается параллелизм с афиллоидными грибами.

По форме у гетеробазидиомицетов базидиомы бывают подушковидными. Отдельные виды и роды гетеробазидиомицетов формируют рогатиковидные, прямостоячие, булавовидные, лопатообразные базидиомы.

В дождливую погоду плодовые тела приобретают студенистую консистенцию. В период засухи базидиомы высыхают и превращаются в роговидные корочки, пленки, а при наступлении влажного периода приобретают изначальное состояние, и так может повторяться многократно в зависимости от смены погоды. Отдельные виды гетеробазидиальных могут образовывать базидиомы как гимнокарпного, так и ангиокарпного типа. Ангиокарпные плодовые тела шаровидные, на тонких ножках, напоминающие спорангии миксомицетов.

В подклассе объединены несколько порядков, среди которых аурикуляриевые (*Auriculariales*), дрожалковые (*Tremellales*), дакриомицетальные (*Dacryomycetales*). Их представители, помимо отмеченного специфического строения базидий (гетеробазидии), характеризуются главным образом студенистыми базидиомами, многоклеточными базидиоспорами и преобладанием сапротрофных видов, развивающихся преимущественно на валежнике.

Порядок дрожалковые (*Tremellales*). Включает виды с широко распростертыми, подушковидными, шляпковидными, а также прямостоячими плодовыми телами. Гипобазидии двух-четырёхклеточные, разделенная на клетки продольными перегородками. Стеригмы (эпибазидии) длинные, цилиндрические (редко очень короткие). Плодовые тела у этих грибов часто имеют желтую, оранжевую, коричневую окраску. Дрожалковым грибам присущ мицелиально-дрожжевой диморфизм. По образу жизни это сапротрофы и микопаразиты.

Род тремелла (*Tremella*). Грибы имеют кустисто лопастные или подушковидные плодовые тела, морщинистые, студенистой консистенции, обычно ярко окрашенные, желтые или оранжевые. Виды этого рода встречаются на гниющей древесине хвойных и лиственных деревьев, на стромах многих пиреномицетов, на плодовых телах некоторых грибов.

Род эксидия (*Exidia*). Представители имеют плодовые тела от подушковидных до распростертых по субстрату, чаще всего студенистые, с гладкой или волнисто-морщинистой поверхностью, от светлых до коричнево-черных. Встречается на гнилой древесине.

Порядок дакриомицетальные (*Dacryomycetales*). Плодовые тела очень разнообразной формы (широко распростертые, подушковидные, прямостоячие и др.), по консистенции – восковидные или студенистые, иногда кожистые.

Базидии одноклеточные с двумя крупными вильчато-раздвоенными стеригмами (эпибазидия). Базидиоспоры 1-16-клеточные, разнообразной формы. Наличие в базидиоспорах, базидиях и гифах желтых пигментов, а также многоклеточность базидиоспор – отличительные признаки грибов этого порядка.

Род Калоцера (*Calocera*). Плодовые тела напоминают рогатиковые грибы: прямостоячие, роговидные, простые или слегка разветвленные, желтой окраски. Встречаются на погруженной в почву гниющей древесине лиственных и хвойных деревьев. На древесине хвойных можно встретить калоцеру липкую (*Caloceraviscosa*) плодовыми телами дихотомически разветвленными, липкими, от золотисто-желтых до оранжевых.

Журова Ольга 2005 г. октябрь группа В-21 Индивидуальное задание
Про спору

Стара как мир история
Чудес она полна
Про маленькую спору,
Что даже не видна.
Одна она из тысяч
И очень трудно ей
Пробиться, не разбиться
И прорасти скорей.
Но все же по порядку:
И должен выйти срок,
Чтоб наша крошка-спора
Выросла в грибок.
То дело было летом
Стоял ужасный зной
Но тут случился дождик
По имени Грибной
И на лесной опушке
В тени косматых елей
Из проростковой гифы
Взял и возник мицелий.
Гаплоидный он был,
первичный,
А плюс и гетероталличный.
И по причине этой важной,
Пройдя процесс плазмогамии
Чтоб было вместе не так
страшно
Мицелий стал
дикарионтичным.
Одно ядро отлично,
Но 2 ведь лучше все же.
Когда настанет время
Они сольются тоже.

Затем путем мейоза
Их станет аж 4
Представить это сложно
Чтоб там не говорили !!
Как вы все понимаете
То будущие споры.
Растут себе так весело,
Но им прощаться вскоре.
Проходит время быстро
И вот уж на базидии
Готовые к отправке
Четыре есть стеригмы.
Волнуются все споры –
Теперь они большие
И скоро, очень скоро
Им прорасти во внешнем
мире.
Раздулась вот базидия
И тургорным давлением
Через стеригмы узкие
(тонкие)
Четыре споры полетели.
Воздушными потоками
Их гонит прочь от дома.
И их тут не четыре,
А больше миллиона!
Задумано природой –
Что б грибу получиться
Каждой крошке-споре
Нужно потрудиться!!!

ОТДЕЛ БАЗИДИОМИКОТА (BASIDIOMYCOTA) БАЗИДИОМИКОТА

Тема 11. Общая характеристика классов урединиомицеты (Urediniomycetes) и устилагиномицеты (Ustilaginomycetes). Порядки ржавчинные и головневые.

Цель: Охарактеризовать классы урединиомицеты и устилагиномицеты как специализированных паразитических грибов.

Вопросы для рассмотрения.

1. Общая характеристика класса устилагиномицеты.
2. Порядок головневые грибы как паразиты злаковых культур.
3. Биология важнейших представителей: возбудители головни проса, пшеницы, кукурузы. Меры борьбы. Пути инфицирования растений
4. Эволюция жизненных циклов в направлении сокращения гаплоидной стадии.
5. Краткая характеристика порядка экзобазидиальные грибы.
6. Общая характеристика класса урединиомицеты.
7. Порядок Ржавчинные грибы как разнохозяйные паразиты с полиморфизмом бесполой спороношений.
8. Биология возбудителя линейной ржавчины ржи.
9. Другие представители ржавчинных грибов.
10. Общие признаки двух классов.
11. Происхождение и основные направления эволюции в отделе Базидиальные грибы.

Учебно-методические материалы.

Таблицы, видео- и кинофильмы, презентация.

Введение.

Подсчитано, что 1 человеку в течение года требуется около 200 кг зерна пшеницы. Чтобы получить это количество, необходима площадь в **1000 м² при среднем урожае 20 ц/га**. Какова же потенциальная продуктивность пшеницы?

Ответ на такой вопрос земледельцы получили из космоса. Все осуществленные до настоящего времени полеты человека за пределы Земли были выходом за пределы биосферы лишь в механическом, но не в биологическом смысле, поскольку жизнь и деятельность космонавтов поддерживали запасами продовольствия, взятыми с Земли. Т.е., для длительных путешествий в космическом пространстве человек должен прихватить с собой часть биосферы Земли – т.е. создать замкнутую биолого-техническую систему. Изучение такой системы, регенерирующей среду и обеспечивающей будущих звездоплывателей продуктами питания за счет потребления извне лишь энергии, показало, что при интенсивных процессах фотосинтеза для обеспечения пищевых потребностей человека достаточно **10 м² земной поверхности**. Выходит, что **существующую продуктивность злаков можно повысить в 100 раз!!!**

Однако, результаты лабораторных исследований, при которых исключена возможность заражения растений болезнетворными микроорганизмами, практически невозможно получить в реальных земных условиях. Только вредители в настоящее время (по данным Жизнь растений) «съедают» от 20 до 25% урожая культурных растений, т.е. урожай каждого пятого или даже четвертого га земли, обработанной и ухоженной человеком.

Наибольшую опасность для злаков представляют эпифитотии, массовые, обычно внезапно возникающие и быстро распространяющиеся заболевания растений, вызываемые грибами, бактериями и вирусами.

Сегодня мы и познакомимся с грибами, вызывающие поражения с/х растений.

На предыдущей лекции мы познакомились с одним классом базидиальных грибов – **класс Basidiomycetes**, у представителей которого хорошо развиты плодовые тела, и на или внутри них развивается половое спороношение базидия, а по образу жизни они разнообразны – и сапротрофы и паразиты и симбионты. Сегодня – с двумя.

1. Класс Ustilaginomycetes (головневые грибы). Общая характеристика.

Краткая характеристика:

– это класс базидиальных грибов большинство представителей которого являются облигатными паразитами растений, развивающимися в тканях хозяев дикариотичный септированный мицелий без пружек с простыми или долиповыми без парентосом септами, который к концу жизни распадается на толстостенные дикариотичные вегетативные споры – хламидоспоры (= **устоспоры** = **телиоспоры**), и на них чаще после

периода покоя формируется базидия с базидиоспорами (половое спороношение). Плодовые тела (базидиокарпы) в связи с паразитизмом отсутствуют.

Другие важнейшие признаки:

1. Вегетативное тело в виде первичного гаплоидного мицелия недолговечно. Наблюдается тенденция к уменьшению времени его существования вплоть до редукции. Встречается мицелиально-дрожжевой диморфизм с паразитичной мицелиальной фазой и сапротрофной дрожжевой (БГУ).
2. Бесполое споровое размножение конидиями встречается редко.
3. Половой процесс 3-х типов: соматогамии – копуляция клеток первичного мицелия (чаще всего); базидиоспорогамия – копуляция базидиоспор, или клеток, отпочковавшихся от базидиоспор; копуляция клеток самой фрагмобазидии.
4. Образовавшаяся в результате первого этапа полового процесса – плазмогамии – дикариотичная клетка формирует дикариотичную гифу, которая проникает в растение-хозяина и заражает его, т.е., является источником заражения (инфекционным началом). У сумчатых грибов эту роль выполняла гаплоидная гифа.
5. Базидия 4-х клеточная (фрагмобазидия) или – цельная (холобазидия)

Исключения: Головневые грибы редко могут быть сапротрофами, развивать гаплоидный мицелий, сразу после созревания устоспоры формировать на ней базидию с базидиоспорами.

Классификация

Класс *Ustilaginomycetes* в современном понимании включает в себя 2–7 порядков. Мы рассмотрим два – головневые (Ustilaginales) и экзобазидиевые (Exobasidiales).

2. Порядок Головневые (Ustilaginales) как паразиты злаковых культур.

Характерные признаки:

1. Число видов: в мире – около 1200 видов, в СНГ около 340, в Беларуси – ??
2. Образ жизни – облигатные строго специализированные паразиты высших растений, в основном злаков (потери урожая могут достигать 20-30 %). Лишь 27 видов (в основном тропических регионов) обитают на деревьях, кустарниках и лианах. Вызывают болезнь **головню**.

Внешне пораженные органы (цветки, соцветия, семена, реже листья, стебли, корни) выглядят как обугленные или покрытые сажей (обгорелые) головешки, или, реже, на них появляются темные полосы, вздутия, или все растение деформируется. Отсюда и название заболевания – **головня** и наименование порядка – головневые грибы.

3. Темная пылящая или мажущаяся масса состоит из скопления вегетативных головневых спор (хламидоспор, = устоспор), на которые распался паразитирующий в тканях дикариотичный мицелий. Реже головневые споры скрыты внутри головневых мешочков, внешне мало отличимых от здоровых зерновок.

4. Устоспоры (телиоспоры) имеют округлую форму и обладают плотной оболочкой из углеводов алканов и хитиновых веществ, поверхность которой имеет шипики или бородавки. Окраска телиоспор черная, коричневая, фиолетовая или желтая. Сохраняют жизнеспособность в течение 20-25 лет или прорастают сразу. Могут быть покоящиеся стадией или только средством расселения (у других видов). Только что образовавшиеся молодые телиоспоры – дикариотичны, т. е., двуядерны. Затем **в телиоспоре происходит кариогамия** и они становятся диплоидными, у других видов кариогамия происходит в телиоспоре только при ее прорастании, вслед за которой сразу происходит мейоз.

(У класса Basidiomycetes кариогамия происходила в молодой базидии)

5. На устоспорах формируется базидия 4-х клеточная (фрагмобазидия) или – цельная (холобазидия) с базидиоспорами. У некоторых представителей базидиоспоры отсутствуют.

6. Циклы развития головневых грибов различаются в деталях, но имеют одну важную особенность: заражать растение способен только дикариотичный мицелий.

7. **Дикариотичный мицелий** развивается внутри растения межклеточно, распространяется диффузно по всему растению или локально в месте заражения, питается с помощью гаусториев и к концу периода вегетации распадается на устоспоры. При диффузном распространении мицелия внешний облик пораженного растения практически не изменяется, только при формировании из него устоспор проявляются внешние симптомы – обугливание и разрушение генеративных органов (цветки, семена) (пыльная и твердая головня). При местном или локальном поражении симптомы болезни в виде вздутий и деформаций органов заметно уже на ранней стадии (пузырчатая головня кукурузы).

(дикариотичный, эндофитный, большей частью межклеточный, диффузный или локальный)

Таблица: Сравнительная характеристика развития мицелия головневых грибов диффузного и локального распространения.

Параметры сравнения	Пузырчатая головня	Пыльная или твердая головня
Как распространяется мицелий по растению?	Локально – в одном месте, т.е. мицелий распространяется на небольшое расстояние от места внедрения	Диффузно – мицелий распространяется по всему растению
Когда и как проявляется поражение?	Сразу после заражения появляются характерные вздутия в виде полос или галлов темного цвета под эпидермисом. Части органов деформируются и гипертрофически разрастаются.	На первом этапе нет внешних признаков поражения, лишь немного отстают растения в росте. В период формирования цветков , соцветий и семян (плодов) все репродуктивные органы в большей или меньшей степени выглядят как покрытые сажой, пылящие или мажущие, черные, вонючие, мокрые обгорелые головешки
На каких органах?	Любые органы: вегетативные или генеративные	На генеративных
Что происходит?	К концу периода вегетации мицелий грибов во вздутиях и репродуктивных органах (т.е. в глубине тканей пораженных органов) распадется на систему телиоспор (=или хламидоспор или устоспор). Органы и ткани разрушаются и превращаются в обрубки, покрытые спорами.	
Как образуются споры?	Это не споры бесполого спороношения, которые образуются в специализированных структурах (в спорангиях или на конидиеносцах), а вегетативные споры, которые образуются по типу хламидоспор непосредственно из мицелия: содержимое каждой клетки мицелия округляется и эндогенно внутри каждой материнской клетки вырабатываются плотные оболочки и каждая клетка мицелия становится телиоспорой. Старые оболочки разрушаются и вместо мицелия образуется множество спор. Вместо одной зерновки – 20 млн спор , в колосе – 200 млн .	
Пример видов	<i>Ustilagozoeae</i>	<i>Tilletia caries</i> (<i>Tilletia tritici</i>), <i>Ustilago tritici</i> , <i>Ustilagoavena</i> , <i>Sphacelotheca panici-miliacei</i>

8. Цикл развития (обобщенная схема).

Из телиоспоры вырастает 1-клеточная или 4-х клеточная базидия (которую называют также промицелий). При прорастании телиоспоры происходит редукционное деление диплоидного ядра и 4 образовавшиеся гаплоидных ядра переходят в развивающуюся базидию и через стеригмы – в развивающиеся базидиспоры.

Базидиоспоры опадают и прорастают первичным гаплоидным мицелием. Между его клетками происходит плазмогамия (или сами базидиоспоры копулируют или отпочковавшиеся клетки или клетки фрагмобазидии) и формируется вторичный дикариотичный мицелий. Он проникает в растение, распространяется и распадается на телиоспоры.

Классификация.

Порядок Головневые (Ustilaginales)

Семейство **Ustilaginaceae**

Род **Ustilago** (350 видов, в Беларуси 30)

4-х клеточная базидия

Считают, что 1 клеточная базидия тиллетиевых развивалась из многоклеточной базидии устилаговых.

Семейство **Tilletiaceae**

Род **Tilletia** (80 видов, в Беларуси - 10)

1-клеточная базидия.

3. Биология важнейших представителей: возбудители головни пшеницы, кукурузы.

Меры борьбы.

Вид *Tilletiacaries (Tilletiatritici)* – возбудитель твердой головни пшеницы. Ее называют также вонючей или мокрой.

Пораженные колосья пшеницы не выглядят обугленными, потому что в них вместо типичной зерновки образуется головневый мешочек, в котором от зерновки сохраняется только околоплодник, а внутренние ткани замещены устоспорами с неприятным селедочным запахом. Больной колос с головневыми мешочками легче, чем здоровый с зерновками и к периоду уборки урожая держится вертикально, а здоровые колосья поникают. В период обмолота зерна, покровы зерновок разрушаются, и устоспоры прилипают к здоровым зерновкам, на поверхности которых зимуют не прорастая (покоящаяся стадия).

Весной при посеве зерна в почву одновременно прорастают и зерновки и устоспоры, находящиеся на их поверхности. Из зерновки начинает формироваться проросток. Из устоспоры формируется одноклеточная базидия. При этом происходит кариогамия, затем мейоз и формирование на вершине холобазидии 4-х нитевидных 1-ядерных гаплоидных базидиоспор. Они копулируют попарно между собой с помощью боковых поперечных выростов анастомозов, внешне приобретая вид буквы Н. При этом происходит плазмогамия и образуется двуядерная клетка, которая формирует проростковую дикариотичную гифу. Гифа проникает в молодые проростки пшеницы пока он даже не вышел из-под земли, достигает точки роста (верхушечной меристемы), формирует дикариотичный вторичный мицелий, который по межклетникам растет вместе с растением не вызывая значительных внешних изменений растения. Ко времени образования соцветий (период колошения) мицелий сильно разрастается в завязях формирующихся зерновок. К моменту уборки урожая под не разрушившимся околоплодником зерновок (внутри околоплодника) мицелий распадается на липкие устоспоры.

Вред равен числу пораженных колосьев. При сильном заспорении зерна погибает часть всходов, за счет чего уменьшается число продуктивных растений.

Такой тип развития характерен для возбудителя пыльной головни проса (*Sphacelotheca panici miliacei*), твердой головни пшеницы (*Tilletiacaries*). У возбудителя пыльной головни овса (*Ustilago avenae*) развитие телиоспор происходит осенью и образовавшийся дикариотичный мицелий зимует под пленками зерен, а весной следующего года происходит заражение проростка.

Путь инфицирования растения – весной через молодые проростки – называют **проростковая инфекция**. Сама зерновка, из которой вырастает растение, была здоровой, а инфицируется проросток.

Меры борьбы: предпосевное протравливание семян химическими препаратами, соблюдение севооборота и агротехнических мероприятий.

Вид *Ustilago tritici* – возбудитель пыльной головки пшеницы.

Больное растение до колошения (цветения) по внешнему виду ничем не отличается от здорового. Признаки болезни проявляются в начале цветения. Вместо соцветия (сложный колос) выколашивается (появляется) только черный (обугленный) стержень колоса, покрытый как черным порошком массой спор. Все части колосков и цветки разрушаются, нетронутым остается только стержень сложного колоса. Вместо колоса на стержне появляется черная масса пылящих устоспор, на которые распадается паразитировавший в растении дикариотический мицелий.

Адаптация возбудителя к паразитизму состоит в том, что период распространения телиоспор совпадает с цветением растения хозяина. Ветром телиоспоры разносятся на здоровые растения и попадают на рыльце пестика цветков. Здесь в телиоспоре происходит кариогамия, затем мейоз и формируется 4-х клеточная фрагмобазидия, в каждой клетке которой находится по одному гаплоидному ядру. Базидиоспор не образуется. Образование дикариотичной клетки, дающей начало мицелию, осуществляется одним из следующих способов: при копуляции клеток соседних фрагмобазидий, при переходе ядер из одной клетки базидии в другую или путем копуляции соседних клеток одной базидии. Из дикариотичной клетки развивается дикариотичный мицелий, который по пыльцевой трубке проникает в завязь пестика цветков, где и приостанавливает свой рост. При этом зерновки созревают и внешне выглядят абсолютно здоровыми. Однако в щитке, под почечкой зародыша, в эндосперме зерновки содержится мицелий. При посеве зараженных зерновок в почву мицелий трогается в рост, попадает в проросток, а затем по межклеточникам тканей – в колос, где распадается на телиоспоры. Зерновки при этом не формируются.

Методы борьбы: термическое обеззараживание семян: – 2-х фазная: погружают семена в воду при температуре 22-28°C на 3-5 часов. Мицелий трогается в рост, зерно набухает. Потом погружают зерно в более горячую воду (52-53 °C) на 7-8 минут. Гриб погибает, а зерновки сохраняют жизнеспособность. Их высушивают и освобожденные от инфекции высевают. 1-фазная: семена перед посевом замачивают в подогретой до 45 °C воде в течение 3-4 часов или до 47 °C в течение 2 часов.

Такой тип заражения характерен для *Ustilagotritici*, возбудителя пыльной головки пшеницы и *Ustilagonuda*, возбудителя пыльной головки ячменя.

Путь инфицирования летом в период цветения через рыльце пестика в зародыш – **эмбриональная инфекция** – в период цветения растения-хозяина. (При этом поражается лишь дочернее растение – зародыш семени. Семя немного увеличивается в размерах. Само материнское растение, через ткани которого происходит заражение, остается здоровым. Следующей весной из инфицированных тканей зародыша мицелий диффузно распространяется по всему растению.)

Вид *Ustilago zeae* – возбудитель пузырчатой головки кукурузы

Возбудитель поражает междоузлия стеблей, листья, цветки кукурузы. На пораженных органах наблюдается патологический рост вздутый (опухолей), внутри которых местно или локально развивается мицелий. Он разрушает ткани растений, а затем распадается на отдельные телиоспоры.

Возбудитель зимует в виде покоящейся телиоспоры. Телиоспоры прорастают 4-х клеточной базидией. Образуются базидиоспоры, которые начинают почковаться еще на базидии. Отпочковавшиеся клетки, называемые **споридиями**, переносятся ветром на молодые органы кукурузы, где копулируют (+ и -) со споридиями противоположного пола. После плазмогамии формируется дикариотичная клетка, из которой развивается

дикариотичный мицелий. Он проникает в ткань, местно разрастается. Ткань в месте проникновения гриба под влиянием его ростовых веществ разрастается, образуя опухоли, вздутия, галлы. Мицелий разрастается, затем распадается на телиоспоры, которые и заполняют собой галлы. Эпидермис разрушается и телиоспоры разносятся на другие органы. Они способны сразу, без периода покоя прорасти или покоиться. Кукуруза восприимчива к заражению практически на протяжении всей вегетации в местах развития меристематических тканей. Телиоспоры обычно сохраняются в почве 1-3 года (этот срок может зависеть от условий). Основная часть телиоспор гибнет через 5-6 месяцев, но споры, находящиеся в галлах, могут сохранять жизнеспособность до 2 лет и дольше.

Меры борьбы: уборка и сжигание растительных остатков.

Вред от пузырчатой головни кукурузы зависит от числа вздутий на растении и места их возникновения. Наиболее вредоносно – на початках и при основании стеблей.

Молодые галлы, в которых еще не началось созревание спор, вполне съедобны и по вкусу напоминают шампиньоны, хотя питательная ценность их невелика. Они используются под названием **куитлакохе** в Мексике и других странах Центральной Америки. Но не нужно увлекаться. Есть данные, что споры могут быть причиной токсикозов и аллергий. Необходимы исследования токсичности пузырчатой головни. Известно, что ацтеки использовали галлы в качестве галлюциногенов в национальных ритуальных пиршествах.

В южных районах Китая с давних времен используют в пищу побеги водяного риса, разросшиеся под влиянием гриба *Ustilagoesculento*. На ряде плантаций для получения продуктов питания рис специально заражают.

Меры борьбы с головневыми грибами.

1. Выведение устойчивых сортов.
2. Севооборот.
3. Химические: протравливание семян фунгицидами (формалин, гранозан, гексахлорбензол, меркуран и др.). Убивают споры и мицелий, находящиеся на поверхности зерновок или в их наружных тканях.
4. Термическое обеззараживание. Для мицелия, находящегося внутри семени.

Различия в особенностях биологии возбудителей головневых заболеваний обуславливают необходимость дифференцированного подхода в борьбе с ними. Так, фунгициды контактного действия (гранозан, тирам, гексахлорбензол и др.) обладают высоким обеззараживающим эффектом и позволяют полностью освободиться от головневых грибов, находящихся на поверхности семян. В борьбе с пыльной головней эффективными являются термическая обработка семян, а также протравливание их системными фунгицидами (беномил, витавакс, фентовакс и др.). Наиболее результативной мерой борьбы с пузырчатой головней кукурузы является селекционирование устойчивых сортов и гибридов. Наибольшие успехи в борьбе с возбудителями головни наблюдаются в тех случаях, когда найдены оптимальные сочетания химической защиты и селекции наряду с высокой агротехникой возделывания культур.

Большой вклад в изучение головневых грибов внесли российские ученые Л. С. Гутнер, В. И. Ульянищев, И. В. Каратыгин.

Путь инфицирования (заражения) растения на протяжении всего вегетационного периода (весной, летом, осенью) через молодые ткани вегетативных и генеративных органов – называется **листовая, побеговая, почковая, генеративная инфекция** – в течение всей вегетации как от спор прошлых лет, так и от вновь образовавшихся спор или вегетативная.

9. Пути или типы заражения растений (критерии: 1 – в какую фазу происходит заражение, 2 – как образуется 2-я ядерная клетка и мицелий, т.е. какой тип полового процесса; 3 – что является зимующей стадией):

1. – Весной через молодые проростки – **проростковая инфекция** – в период прорастания семян, обычно еще, когда проросток находится в почве:

– от дикариотичного мицелия от спор, зимующих на поверхности зерновок;

– от спор, находящихся в почве;

– от дикариотичного мицелия, находящегося под пленками зерен.

2. – Летом в период цветения через рыльце пестика в зародыш – **эмбриональная инфекция** – в период цветения растения-хозяина. (При этом поражается лишь дочернее растение – зародыш семени. Семя немного увеличивается в размерах. Само материнское растение, через ткани которого происходит заражение, остается здоровым. Следующей весной из инфицированных тканей зародыша мицелий диффузно распространяется по всему растению.)

3. – В течение всего периода вегетации (весной, летом, осенью) через молодые ткани вегетативных и генеративных органов – **листовая, побеговая, почковая, генеративная инфекция** – в течение всей вегетации как от спор прошлых лет, так и от вновь образовавшихся спор.

Происхождение и эволюция головневых грибов.

1. Предков следует искать среди некоторых групп сапротрофных дрожжеподобных организмов таких родов как тиллетария, сходных по циклу развития и строению пряжек.

2. Предками являлись простейшие септобазидиевые из аурикуляриевых с разделенной перегородками 4-х клеточной базидией, развивающейся из пробазидии.

Считают, что 1 клеточная базидия тиллетиевых развивалась из многоклеточной базидии устилаговых.

Разные предположения см. Курс низших растений под ред. Горленко, стр. 445-446.

3. Эволюция в пределах порядка шла в направлении установления тесной связи с питающим растением, упрощения и подавления гаплоидной генерации.

Эволюция жизненных циклов в направлении сокращения гаплоидной стадии.

Эволюция жизненных циклов головневых грибов идет в направлении сокращения гаплоидной стадии: п базидиоспоры и п мицелий первичный, п базидиоспоры, клетки базидии.

У головневых установлена тесная связь с питающим растением. Действие гриба проявляется лишь после его поникновения в репродуктивные органы. Требования к среде у паразита и хозяина близкие: температурный оптимум. Телиоспоры сохраняют жизнеспособность в почве, пока не прорастут, а мицелий и базидии быстро разрушаются. Наносят существенный вред. Уничтожаются колосья, погибают всходы.

Порядок – экзобазидиевые (Exobasidiales)

Экзобазидиевые рассматривали среди гименомицетов, иногда среди гетеробазидиальных грибов. Но последние данные геносистематики (молекулярной систематики), а также химический состав клеточной стенки и строение зоны взаимодействия хозяина и паразита показывают на сходство этого порядка с головневыми грибами (Ustilaginales). Кариогамия у экзобазидиевых происходит не в самой базидии, как у класса Basidiomycetes, а в клетках мицелия, находящихся в основании базидии. Эти клетки функционально трактуют как гомологи устоспор.

- Базидии формируются непосредственно на мицелии, плодовые тела отсутствуют.
- Все представители – паразиты цветковых растений. Они вызывают гипертрофию тканей, развиваясь в вегетативных органах.
- Часто встречается экзобазидиум брусничный (*Exobasidium vaccinii*). К середине лета зараженные участки листьев разрастаются, приобретая вид ковша сверху

красной окраски ввиду наличия антоцианина в клеточном соке и потери хлорофилла, а снизу – белой, образованной слоем базидий с базидиоспорами.

Класс Урединиомицеты – *Urediniomycetes*

Грибы этого класса – облигатные паразиты растений и насекомых. Плодовых тел (базидиокарпов) нет, они утрачены вследствие паразитического образа жизни. Базидия (промицелий) формируется (вырастает) из толстостенной чаще покоящейся клетки – телиоспоры или телейтоспоры (класс *Urediniomycetes* порядок ржавчинные – *Uredinales*). Телиоспора рассматривается как предшественница базидии – пробазидия. У большинства представителей этого класса базидия 4-х клеточная – фрагмобазидия.

Ранее этот класс рассматривали в ранге порядка ржавчинные – *Uredinales* составе класса Телиомицеты (*Teliomycetes*). А еще раньше – также в ранге порядка в составе подкласса *Fragmobasidiomycetidae* в классе *Basidiomycetes* одноименного отдела.

Класс включает два порядка. Основной порядок – ржавчинные. По данным Л. В. Гарибовой и С. Н. Лекомцевой (2005), класс включает от 5000 до 6000 видов, паразитирующих на высших растениях. Второй порядок – септобазидиальные (*Septobasidiales*), виды которого – паразиты щитовок.

Порядок ржавчинные (*Uredinales*).

Характерные признаки:

Виды ржавчинных паразитируют в основном на вегетативных органах высших растений. Они обладают резко выраженным плеоморфизмом, т. е. в их циклах развивается несколько типов спороношений. Мицелий распространяется по межклетникам, а питание этих грибов осуществляется гаусториями.

1. Внешний вид поражения.

В отличие от головневых, большинство ржавчинных грибов вызывают местное поражение взрослых растений в виде пятен или полос оранжевого или ржаво-бурого цвета (пустул – это углубления под эпидермисом разной формы) с порошащим налетом спор. Отсюда и название болезни – ржавчина. Окраска обусловлена присутствием в спорах и гифах капель масла, окрашенного в оранжевый цвет. Но проявления могут быть и другие, в зависимости от типа спороношения.

Спора, попав на растение, прорастает гифой, которая внедряется в ткань и формирует мицелий, распространяясь на небольшое расстояние от места проникновения. На этом скоплении (клубочке) гиф формируются спороношения.

2. Распространение и вредоносность.

Из истории изучения: Ржавчинные болезни известны с глубокой древности, но их природа была раскрыта только во второй половине 18 века Итальянским ученым Ф. Фонтана. В Беларуси ржавчинные грибы изучали В.Ф. Купревич (1973), Н.А. Дорожкин (1930). В России – А.А. Ячевский (1933), В.Г. Траншель (1939), Н.А. Наумов (1954)), А.Ф.Русаков (1922), В.И. Ульянищев (1959).

Облигатные, строго специализированные паразиты многих высших растений. Приурочены к видам и даже сортам растений. Очень пластичны. Легко мутируют, образуя новые физиологические расы. Распространены на всех континентах. При поражении на взрослом, ранее здоровом растении, уменьшается площадь ассимиляции, нарушаются процессы фотосинтеза, дыхания, транспирации, снижается активность ферментов, подавляется образование пигментов (хлорофиллов и каротиноидов), уменьшаются количество запасного крахмала и сахаров, что может приводить к потере урожая на 70-80 %.

Массовое развитие при местном поражении обеспечивается: 1) за счет развития множества точек инфицирования, образованных большим числом спор, попадающих на

растение; 2) огромной интенсивностью спороношения (в 1 пустуле до 1 млн. спор); 3) распространяются воздушными потоками на большие расстояния с одного континента на другой.

В 1970 г. из Африки в Америку был перенесен возбудитель ржавчины кофейного дерева. Возбудитель развивается в основном в стадии уредоспор. Поражаются листья. Пустулы постепенно занимают всю поверхность, Листья засыхают преждевременно, деревья слабеют и поражаются вторичными паразитами. Погибают. Или дают 10-20 % урожая. Единственно рациональное мероприятие – вырубка пораженных плантаций. Нет устойчивых сортов. Или тщательная хим. обработка.

3. Вегетативное тело.

Представлено гаплоидным и дикариотичным мицелием, которые развиваются или на одном или на разных растениях-хозяевах. Распространяется по межклетникам, внедряясь в клетку гаусториями. Мицелий существует довольно долго и дает споры по типу конидиеспор. Септы между клетками простые с порою, закрытой мелкими вакуолями (урединиомицеты)

4. Половой процесс – сперматизация

5. Биология на примере

- **Порядок ржавчинные грибы (*Uredinales*)**
- **Семейство *Russiniaceae***
- **Вид линейная, или стеблевая, ржавчина злаков (*Puccinia graminis*)**

Представители порядка поражают преимущественно вегетативные органы растений, мицелий и споры содержат капли масла оранжевого цвета. Вегетативное тело гриба развивается на органах растений локально.

В цикле развития возбудителя **линейной, или стеблевой, ржавчины ржи** наблюдается смена хозяев: промежуточного – барбариса и основного – разные злаки. Спороношения 0, I образуются на растениях барбариса, а спороношения II, III, IV – на растениях злаков.

Покоящейся стадией являются двухклеточные дикариотичные телейтоспоры. Они формируются в телейтопустулах черного цвета на соломе, стерне злаков. С началом вегетационного периода телейтоспоры прорастают: в каждой их клетке происходит кариогамия, затем редукционное деление образовавшегося диплоидного ядра. Через ростковую пору из каждой клетки телейтоспоры выходит по одной четырехклеточной фрагмобазидии с базидиоспорами.

Ветром базидиоспоры распространяются на листья барбариса. На верхнем эпидермисе листьев базидиоспоры прорастают в гифы гаплоидного септированного мицелия разных половых знаков. Эти гифы проникают в ткань листьев, вызывая их гипертрофию и появление оранжевых пятен. На таком мицелии закладываются пикниды или спермогонии в виде кувшинов с отверстием наверху. Внутренняя поверхность пикнид выстлана короткими спороносцами, отчленивающими пикноспоры, или сперматидии. По мере их созревания, верхний эпидермис листьев барбариса разрывается, и на поверхность выходят короткие гифы – перифизы – с приклеившимися пикноспорами. Вместе с выделяющейся сладковатой жидкостью пикноспоры разносятся насекомыми с одной пикниды на другую.

Дальнейшее развитие возбудителя связано с образованием дикариотичной стадии. Этот процесс может осуществляться тремя путями: при соприкосновении пикноспоры одного полового знака с перифизой пикниды другого полового знака; при копуляции в межклетниках мицелиев разных половых знаков, находящихся рядом; при копуляции гаплоидных мицелиев, сформированных из проросших пикноспор внутри пикниды, а затем – в мезофилл.

Дикариотичный мицелий прорастает через мезофилл листьев к нижнему эпидермису, где развиваются эцидии, окруженные перидием. Эцидиоспоры одноклеточные оранжевой окраски, образуются цепочками. После разрыва перидия они разносятся ветром на злаки,

где прорастают в дикариотичный мицелий. Такой мицелий проникает в ткани органов растений и внедряет в их клетки гаустории. В итоге образуется летнее спороношение гриба – уредоспоры в уредопустулах. Уредоспоры одноклеточные и имеют клетку-ножку, которой прикрепляются ко дну уредопустулы. Уредоспороношение имеет желтую, бурую, кирпично-красную или оранжевую окраску. Основная роль уредоспор состоит в массовом заражении растений в период вегетации.

По мере истощения субстрата на том же дикариотичном мицелии образуются телейтоспоры в телейтопустулах. В отличие от уредоспор, телейтоспоры двухклеточные, имеют толстые оболочки, темно-бурую окраску и ножку, сохраняющуюся при телейтоспоре. Телейтопустулы имеют вид черных полос, формирующихся на стеблях, листовых влагалищах злаков.

Таким образом, в цикле развития возбудителя линейной ржавчины ржи хорошо выражена смена ядерных фаз: гаплоидной (базидии с базидиоспорами, гаплоидный мицелий на верхнем эпидермисе листьев барбариса и пикниды с пикноспорами), дикариотичной фазой, более длительной по времени (дикариотичный мицелий, формирующий эцидии с эцидиоспорами на барбарисе, дикариотичный мицелий на злаках, уредоспоры и телейтоспоры), диплоидной (от кариогамии до мейоза в прорастающий телейтоспоре).

Меры борьбы: выведение сортов, устойчивых к заболеванию, уничтожение растений барбариса рядом с посевами зерновых культур, улучшение содержания посевов; обработка посевов фунгицидами выгодна при уничтожении ржавчины на многолетних культурах или для обработки ценного селекционного материала.

6. В цикле развития ржавчинных грибов наблюдается несколько сменяющих друг друга спороношений. Выделяют следующие типы спороношения, которые обозначают латинскими цифрами:

Название спороношения и его строение	Название спор	Индекс спороношения	Плоидность	Строение спор	Функции спор
Базидия , формируется на телейтоспоре, 4-х клеточной или 1-клеточной	Базидиоспоры мейоспоры	IV	(n)	Мелкие клетки	1. Расселение гриба, 2. Инфицирование первичного хозяина гифой, выросшей из базидиоспоры.
Спермогонии , пикниды, пикнии имеют кувшиновидную форму, от стенок отрастают короткие спорангии, на концах которых споры и выступают наружу короткие воспринимающие гифы - перифизы, к которым прилипают спермации. Между перифизами выступает сахаристая жидкость. На верхней стороне листа.	Пикноспоры (=спермации) митоспоры	0	(n)	Мелкие шаровидные клетки,	половая, т.е. участвуют в дикарионизации мицелия половой процесс сперматизация
Эцидии, эции – чашевидные или бочковидные образования с перидием или без него. После разрыва перидия похож на перевернутую урночку. В основании эцидия обр-ся слой базальных клеток от которого отчленяются в виде цепочек споры	эцидиоспоры, эциоспоры	I	(n+n)	1 клеточные дикариотичные, округлоугловатые, формируются цепочкой	1. Расселение гриба, 2. Первичное инфицирование злака гифой, выросшей из эцидиоспоры.
Уредопустулы, урединии – углубление под эпидермисом на клубочке мицелия, где образуются споры. Имеют вид порошащих полос или пятен разной формы на перых порах прикрытых эпидермисом. Имеют рыже-бурый цвет.	Уредоспоры, урединиоспоры. После разрыва эпидермиса отрываются от клеток ножек до 7 поколений обр-ся	II	(n+n)	У большинства 1-клеточные яйцевидной формы, сидят на клетках ножках	1. Расселение гриба, 2. Вторичное инфицирование злака гифой, выросшей из уредоспоры.

Телейтопустулы образуются на месте уредопустул. Имеют черный цвет.	телейтоспоры	III	(n+n) затем (2n)	1 или 2-клеточные или многоклеточные с толстой темно-бурой оболочкой, сидячие или на клетке-ножке	1. Расселение гриба, 2. покоящаяся стадия, 3. место образования базидии (в ней происходит кариогамия и мейоз) с базидиоспорами.
--	--------------	-----	------------------	---	---

Классификация

(на основе способа образования телеитоспор и морфологии эцидиев)

	Семейство <i>Pucciniaceae</i>	Семейство <i>Melampsoraceae</i>
	<i>Pucciniaceae</i>	<i>Melampsoraceae</i>
телейтоспоры	Одиночные телиоспоры на ножках, редко в цепочках. Ножки ломкие, легко отделяются от субстрата и споры рассеиваются	Телейтоспоры без ножек, своими боками срастаются в плоские корочки или образуют колонку (столбик), если срастаются узкими сторонами. Срастание затрудняет рассеивание спор.
биология	Одно- и двуххозяйные паразиты покрытосеменных растений	Большинство разнохозяйные. Эцидии – на хвойных, уредо и телейтоспоры – на 2-дольных или папоротниках. Есть однохозяйные виды на 2-дольных.
разнообразие	<i>Uromyces</i> , <i>Puccinia</i> , <i>Phragmidium</i> .	6 родов, из них в большей мере распространены следующие

• Семейство *Pucciniaceae*

Uromyces – ржавчина гороха, телейтоспоры 1-но клеточные, пикно и цидио-стадии на молочаях. На молочаях мицелий развивается диффузно, пронизывает все растение и вызывает его угнетение и деформацию, зимует в корневищах молочая. На горохе развивается локально, вызывая поражения в форме пустул.

Род ***Puccinia*** – телейтоспоры 2-х клеточные; уредо и телейто – споры на злаках, пикно и эцидиоспоры – на многих двудольных: ***Puccinia graminis*** – (линейная или стеблевая ржавчина злаков) на барбарисе; ***Puccinia coronifera*** – (корончатая ржавчина овса) на крушине слабительной. ***P. trititica*** (возбудитель листовой ржавчины пшеницы), ***P. striiformis*** (возбудитель желтой ржавчины пшеницы).

Род ***Gymnosporangium***. Телиоспоры двухклеточные, сливающиеся в общую студенистую массу. Образуются они на можжевельнике, а эции – на яблоне, груше и других розоцветных. Примером гриба этого рода является возбудитель сетчатой ржавчины груши ***G. sabinae***, имеющий неполный цикл развития.

Род ***Phragmidium*** – телейтоспоры из 3-х и более клеток, расположенных одна над другой, эцидий без перидия типа цеома; 1-нохозяйные паразиты чаще на розоцветных: ***Phragmidium rubi-ideae*** – на малине

Семейство *Melampsoraceae*

Род ***Cronartium*** – уредо и телейтоспоры в цепочках, сросшихся к колонку, эцидий с перидием. Разнохозяйные виды. Телиоспоры развиваются на двудольных, часто сильно поражая листья, вызывая листопад; эцидии развиваются на хвойных. ***Cronartium ribicola*** – (столбчатая ржавчина черной смородины), эции развиваются на сосне веймутова и

сибирском кедре. Т.е., промежуточными хозяевами этого вида являются пятиигольные сосны, особенно сосна веймутова.

Род *Melampsora* – телейтоспоры срастаются в плоскую плотную корочку, эцидий без перидия. Одна (*M. lini* на льне) – и двух-хозяинные паразиты хвойных и двудольных (*M. larici-carpearum*, поражающий лиственницу и иву).

Некоторые общие свойства ржавчинных грибов:

1. Ржавчинные в природе паразитируют лишь на живых растениях (облигатные паразиты). Некоторые ржавчинные способны расти на искусственных питательных средах.

2. Большинство ржавчинных грибов вызывают локальное поражение. Однако некоторые виды способны распространяться диффузно. Так, *Uromycespisiv* стадии урединиев вызывает локальные на горохе, а эцидиальная стадия на молочае вызывает сильную деформацию.

3. В дикариотической фазе цикла последовательно сменяются три типа спорониев. Это эцидиоспороние, уредоспороние, телейтоспороние (телиоспороние). В результате образуются споры – эцидоспоры (эциоспоры), уредоспоры (урединиоспоры), телейтоспоры (телиоспоры).

4. В гаплофазе мицелий формирует спермогонии (пикнии), в полости которых образуются сперматозоиды (пикниоспоры). Среди ржавчинных грибов есть как однохозяинные (авто- или гомозичные), так и разнохозяинные (гетерозичные) виды. У гомозичных весь цикл проходит на одном растении-хозяине, у гетерозичных отдельные типы спорониев развиваются на разных растениях-хозяевах.

5. Среди ржавчинных имеются виды, в цикле которых развиваются все пять типов спорониев, так называемые виды с полным циклом развития. Споронии формируются в строго определенном порядке и микологами обозначаются римскими цифрами: спермогонии – 0, эции – I, урединии – II, телии – III, базидии – IV.

6. У других видов отдельные стадии спорониев отсутствуют, и такие грибы называются видами с неполным циклом развития. Среди ржавчинных существует группа несовершенных грибов, которые развиваются только в урединиостадии.

Эволюция

В пределах порядка прогрессивность одно- или двуххозяинности рассматривают двояко:

1. точка зрения – разнохозяинность – более древнее свойство, чем однохозяинность, т.к. она характерна более древним представителям семейства мелампсоровые; 2-хозяинность требует наличия рядом 2-х хозяев, что не всегда возможно, значит 1-хозяинность первична.

2 точка зрения – 1-хозяинность первична: 1) разнохозяинность удлиняет период развития гриба, когда один из хозяев заканчивает вегетацию (например, *Russiniaruginispinosa* – возбудитель ржавчины сливы, его пикно и эцидоспоры развиваются на ветренице, которая быстро заканчивает свое развитие).

Эволюция и происхождение ржавчинных грибов

В порядке ржавчинных наиболее примитивным считается семейство мелампсоровых, которые паразитируют на хвойных, папоротниках и лишь немногие – на двудольных. Телейтоспоры соединены в плотные корочки или столбики, что затрудняет рассеивание.

Пукциниевые паразитируют на злаках и двудольных. Телиоспоры свободно сидят на ножках и легко рассеиваются.

Происхождение, вероятно, от общих с современными септобазидиальными грибами предков. У них развиваются склероспоры, из которых вырастают базидии. Склероспоры – прототип телейтоспор.

СИСТЕМА ЗАЩИТЫ ОТ РЖАВЧИННЫХ ГРИБОВ:

- 1) уничтожение промежуточных хозяев (барбариса, крушины, молочая, осоки, василистника и др.);
- 2) соблюдение пространственной изоляции возделываемых растений-хозяев от промежуточных хозяев;
- 3) соблюдение передовой технологии возделывания культур (применяется глубокая вспашка, способствующая уничтожению телиоспор;
- 4) повышение устойчивости растений комплексом агротехнических мер (оптимальные сроки сева, повышенные дозы фосфорных, калийных и микроудобрений, применение устойчивых к ржавчине сортов) и ряд других мер.

К сожалению, свойства ржавчинноустойчивости может изменяться, сорта со временем теряют изначальную устойчивость, так как появляются новые более вирулентные расы. Одной из причин появления новых более вирулентных рас у ржавчинных является гибридизация рас при половом процессе, поэтому уничтожение промежуточных хозяев ржавчин, даже в случаях сокращенных циклов развития важнее мероприятие, препятствующее повышению вирулентности ржавчинных грибов в связи с расообразованием.

Выводы по теме лекции:

1. Рассмотрели общую характеристику класса, принципы классификации и выделения порядков, характерные признаки и своеобразие каждого порядка, разнообразие видов.

Общие признаки для классов:

1. паразитизм;
2. покоящаяся (чаще) толстостенная клетка, из которой вырастает базидия, чаще фрагмобазидия;
3. отсутствие плодовых тел.

Своеобразие классов и порядков:

	Головневые	Ржавчинные
Название болезни	головня	ржавчина
Типы спор	2 типа спор	5 типов, но могут быть не все 5
Количество хозяев	1	1 или 2
Способ образования телио -телейтоспор	Телиоспоры по типу хламидоспор, вегетативных спор, образуются	На окончаниях гиф в телейтопустулах по типу конидиеспор
Распространение мицелия	В основном диффузно, а в генеративных органах распадается на телиоспоры, реже локально, формируя вздутия	В основном локально, на сгустке мицелия формируя споронии в пустулах, пикнидах, эцидиях, реже диффузно
Нужно помнить	3 основные типа заражения головневыми грибами и 3 цикла развития	Полный цикл развития пукции со сменой хозяев и 5 типами спороний

Общие признаки двух классов:

1. Грибы этих классов являются облигатными паразитами растений.
2. Плодовых тел (базидиокарпов) нет, они утрачены вследствие паразитического образа жизни.
3. Базидия (промицелий) формируется (вырастает) из толстостенной чаще покоящейся клетки – хламидоспоры = устоспоры = телиоспоры (класс Ustilaginomycetes порядок головневые – Ustilaginales) или телейтоспоры (класс Urediniomycetes порядок

ржавчинные – *Uredinales*). Телиоспора рассматривается как предшественница базидии – пробазидия.

В цикле развития эти споры представляют собой покоящуюся стадию, в виде которой гриб переносит неблагоприятные условия, у большинства видов зимует, у некоторых видов являются средством расселения, а не перезимовки.

4. У большинства представителей этих классов базидия 4-х клеточная – фрагмобазидия. У отдельных представителей (тиллетиевые (сем. *Tilletiaceae*) из головневых грибов – цельная – холобазидия).

(Для сравнения: в классе *Basidiomycetes*, за небольшим исключением (пор. Экзобазидиальные – *Exobasidiales*), хорошо развиты плодовые тела, холобазидия, тип питания разнообразен – и сапротрофы и паразиты и симбиотрофы)

Важнейшие критерии классов – тип спороношения:

класс *Ustilaginomycetes*
(2 типа спор)

класс *Urediniomycetes*
(5 типов спор)

Ранее эти классы рассматривали в ранге порядков головневые – *Ustilaginales* и ржавчинные – *Uredinales* составе класса **Телиомицеты (*Teliomycetes*)**. А еще раньше – также в ранге таких же порядков в составе подкласса *Fragmobasidiomycetidae* в классе *Basidiomycetes* одноименного отдела.

Отдел Дейтеромицота (Deuteromycota)

Тема 12. 1 часть. Общая характеристика отдела Дейтеромицота. Классификация. Обобщение по грибам.

Цель: Охарактеризовать дейтеромицеты как грибы, не имеющие полового спороношения. Обобщить научные сведения по вегетативному телу, анаморфам и телеоморфам грибов, циклам их развития.

Вопросы для рассмотрения.

1. Отличительные признаки отдела Дейтеромицота. Конидиальные структуры.
2. Гетерокариоз, парасексуальный процесс.
3. Порядки фомицеты. Пеницилл, аспергилл, роль в природе, хозяйственное значение.
4. Порядки меланкониевые и сферопсидные. Важнейшие представители и их значение.
5. Вегетативное тело, анаморфы, телеоморфы, циклы развития грибов.
6. Эволюция в пределах царства Грибы.

Учебно-методические материалы.

Таблицы, презентация.

Тема 12 2 часть. Лишайники как биологическая группа лишенизированных грибов. Представители. Отдел лишайники (Lichenes)

Цель: Рассмотреть особенности биологии, строения, размножения лишайников.

Вопросы для рассмотрения.

1. Определение понятия. Место в системе организмов. Своеобразие лишайников.
2. Трактовка объекта «лишайники».
3. Доказательства двойственной природы лишайника
4. Доказательства единства и целостности организма лишайника
5. Систематическое положение компонентов лишайника.
6. Компоненты лишайников – микобионт и фотобионт. Приспособления к жизни в воздушной среде и к симбиотическим взаимоотношениям.
7. Внешнее строение таллома (накипные, листоватые, кустичные).
8. Анатомическое строение таллома (гомеомерные, гетеромерные).
9. Размножение лишайников (как «целостного» организма и компонентов).
10. Взаимоотношения мико- и фотобионта в талломе лишайника.
11. Принципы классификации. Важнейшие представители.
12. Экологические группы лишайников.

Учебно-методические материалы.

Таблицы, коллекции лишайников, видео- и кинофильмы, презентация.

1. Трактовка объекта «лишайники».

Окснер А.Н., известный Украинский лишенолог (1974 г.)

Лишайники - биологическая группа грибов, которые включают в свой состав водоросли. (Не систематическая особая группа, биологическая группа лишенизированных грибов). Предполагают, что лишайники возникли полифилетически из различных классов и порядков грибов, которые от гетеротрофного типа питания перешли к использованию водорослей как автотрофов для обеспечения себя пищей. Лишайники рассматривают, как один из видов симбиогенеза гетеротрофных организмов с автотрофными. Следуя этой точке зрения, лишайники должны быть рассредоточены в системе грибов и теряют свою индивидуальность (таксономическую).

Учебник под ред. М.В. Горленко (1981, с. 477):

Лишайники — своеобразная группа организмов, в теле которых сочетаются два компонента: автотрофный фикобионт (водоросль или гонидии, как их называли ранее) и гетеротрофный микобионт (гриб), образующие **единый симбиотический организм**, отличающийся морфолого-анатомически, физиолого-биохимически,

экологически, а, следовательно, и качественно от свободноживущих грибов и водорослей.

Вегетативное тело лишайников — слоевище (таллом), как и у других низших растений, не дифференцировано на листья, стебель и корень. Окраска слоевища лишайников обусловлена различными пигментами и может быть серой, сизой, зеленоватой, буро-коричневой, желтой, оранжевой, почти черной и др. Лишайники часто смешивают со мхами, но они отличаются от них отсутствием типичной зеленой окраски и дифференцировкой слоевища на органы.

Жизнь растений, Т.3 (1974) с. 380

«Лишайники – организмы, тело (слоевище) которых постоянно состоит из 2-х компонентов – автотрофного фикобионта и гетеротрофного микобионта, образующих единое симбиотическое сожительство, которое отличается особыми морфологическими типами и особыми физиологическими процессами». Этому определению соответствуют лишайники, грибной компонент которых образован сумчатыми грибами (сумчатые лишайники). Базидиальные лишайники и «несовершенные лишайники» *Lichenes imperfecti* менее устойчивые группы.

Учебник О.Я. Стрельской, 1985, с. 108:

Отдел лишайники представляет собой своеобразную специфическую группу споровых организмов. Он не входит ни в одно из царств живой природы и, по мнению ряда авторов, представляет самостоятельную эволюционную линию.

Некоторые не считают лишайники особой систематической группой и относят их к лишенизированным грибам или рассматривают как один из видов симбиогенеза гетеротрофных организмов с автотрофными.

Современная ботаника, 1990 г.

Лишайники — это симбиотические ассоциации между аскомицетами и некоторыми родами зеленых водорослей или цианобактерий. (Около дюжины видов базидиомицетов также сосуществуют с водорослями, но они тесно связаны со свободноживущими базидиомицетами и сильно отличаются от других грибов, образующих лишайники.) Их автотрофные компоненты, поставляющие питательные вещества, защищены от экстремальных воздействий среды грибными симбионтами. В результате таких симбиотических взаимоотношений лишайники могут населять самые суровые для живого местообитания. В их составе обнаружено около 20 000 видов грибов различной морфологии, заметно отличающихся от примерно 30 000 видов других аскомицетов, и около 26 родов фотосинтезирующих организмов. Наиболее часто встречаются зеленые водоросли *Trebouxia*, *Pseudotreboouxia*, *Trentepohlia* и цианобактерия *Nostoc*, являющиеся автотрофными компонентами у примерно 90% всех видов лишайников.

Учебник «Биология – 7 класс» для 11-летней школы, 2000 г.

Лишайники – своеобразная группа живых существ, тело (слоевище) которых образовано двумя организмами – грибом и цианобактерией, находящимися в симбиозе. Тело лишайника образовано тесно переплетающимися гифами гриба, между которыми расположены клетки цианобактерий. Предполагают, что автотрофным компонентом у большинства видов лишайников является цианобактерия носток. В состав слоевища некоторых видов лишайников вместо цианобактерий входят автотрофные протисты или водоросли.

Учебник «Биология – 7 класс» для 12-летней школы, 2004 г.

Лишайники – своеобразная группа живых существ, слоевище которых образовано двумя организмами – грибом и водорослью (или цианобактерией), находящимися в симбиозе.

Л.Г. Бязров (2002) Лишайники в экологическом мониторинге:

Одно из определений: «Лишайник – это ассоциация между грибом, обычно аскомицетом, но в некоторых случаях базидиомицетом или дейтеромицетом, и одним (или более) фотосинтезирующим партнером – зеленой водорослью или цианобактерией. У всех лишайников гриб образует слоевище (таллом), которое может содержать вторичные вещества» (Ahmadjian, 1993). Согласно ему лишайник включает *микобионт, фотобионт, слоевище и вещества как продукт метаболизма партнеров*. В этой симбиотической ассоциации гриб, видимо, паразитирует либо на зеленой водоросли, либо на цианобактерии, либо на обеих вместе.

Эукариотическая водоросль и прокариотическая цианобактерия являются фотосинтезирующими организмами и служат для гриба источником углеводов. Поток углеводов в лишайнике от фото к микобионту включает *полиолы, в случае зеленой водоросли, и глюкозу, в случае цианобактерии*. Клетки фотобионта более проницаемы для углеводов в лишайнике, чем в не лишайниковом состоянии (по Smith, Douglas, 1987). Цианобактерии, кроме того, способны фиксировать молекулярный азот атмосферы, превращая его в соединения, пригодные для питания гриба.

Поток питательных элементов от микобионта к фотобионту несравнимо меньший.

Другим следствием тесной физиологической интеграции является наличие в лишайниках обширного набора вторичных продуктов, так называемых лишайниковых веществ (Hunee, 2001). Большинство их неизвестны в свободно живущих грибах (или других организмах) и потому их наличие – дополнительное свидетельство уникальности лишайникового симбиоза.

Каждое слоевище лишайника предстает перед нами как отдельный организм, хотя фактически такой таллом представляет собой морфологическое выражение взаимодействия двух, а то и трех организмов из разных царств органического мира (грибов, зеленых растений, цианобактерий). С позиций генетики и эволюции лишайники, конечно, нельзя рассматривать как индивиды. Вероятно, следует согласиться с мнением, что **фактически дискретное слоевище лишайника представляет собой миниатюрную экосистему** (Farrar, 1976a). Фототрофные участники этой ассоциации (водоросль, цианобактерия) при высвобождении из слоевища лишайника могут далее развиваться как самостоятельные организмы, тогда как грибной компонент вне лишайниковой ассоциации живет очень непродолжительное время.

Как отмечала д.б.н. Н.С. Голубкова (1993),

с биологической точки зрения лишайник – это трактуемый в широком смысле симбиоз двух или более организмов, генетически обособленных, основанный на метаболических потребностях одного из них. Степень лишайнизации варьирует в разных группах лишайников в очень широких пределах – от нескольких клеток фотобионта, которые кажутся почти случайно ассоциированными с грибами (представители Caliciales), до типично хорошо интегрированного слоевища, в котором отчетливый слой фотобионта находится ниже коровой грибной ткани.

По мнению В.В.Голубкова

(к.б.н. ведущего Белорусского лишайнолога):

Лишайники необходимо рассматривать с трех точек зрения:

- 1 – с точки зрения систематики – это грибы,
- 2 – с точки зрения биологии – это самостоятельный отдел автотрофных организмов,
- 3 – с точки зрения философии – это симбиоз гриба и водоросли.

Выводы:

Природа лишайника широко обсуждалась и обсуждается в научной, учебной и популярной литературе, но еще многое не понято и нет общепринятой трактовки объекта «лишайники». Существуют 3 т.зрения:

1. единый самостоятельный организм, своеобразная специфическая группа споровых организмов, в теле которых сочетаются два компонента: автотрофный

фотобионт (водоросль или цианобактерия) и гетеротрофный микобионт (гриб), образуя единый симбиотический организм, отличающийся морфолого-анатомически, физиолого-биохимически, экологически от свободноживущих грибов и водорослей.
Самостоятельный единый отдел. Он не входит ни в одно из царств живой природы и, по мнению ряда авторов представляет самостоятельную эволюционную линию.
Доказательства см. п.3

2. лихенезированный гриб, Лишайники считают биологической, а не систематической группой и присоединяют их к соответствующим группам грибов, рассматривая их как лихенизированные грибы. Свое мнение они основывают на формообразующей роли микобионта в слоевище. **Лишайники теряют свою индивидуальность (таксономическую).**

3. Лишайник – это ассоциация между грибом, фотобионтом, миниатюрная экосистема, симбиоз двух или более организмов, генетически обособленных, основанный на метаболических потребностях одного из них. Согласно этой точке зрения лишайник включает *микобионт, фотобионт, слоевище и вещества как продукт метаболизма партнеров.* В этой симбиотической ассоциации гриб, видимо, паразитирует либо на зеленой водоросли, либо на цианобактерии, либо на обеих вместе. **Фактически дискретное слоевище лишайника представляет собой миниатюрную экосистему (Farrar, 1976a). С позиций генетики и эволюции лишайники, конечно, нельзя рассматривать как индивиды.**

Так или иначе, но лишайники имеют черты, отличающие их от всех других организмов: выработали свои жизненные формы, морфологические типы, биохимические признаки, которых нет у слагающих их компонентов.

2. Доказательства двойственной природы лишайника.

До конца 60-х годов XIX века лишайники рассматривали как обычные целостные растения, а видимые под микроскопом зеленые клеточки внутри их тела считали хлорофиллоносной тканью (теория Вальбота). В 1867 г. русские ботаники А.С. Фаминцин и И.В. Баранецкий открыли, что зеленые клетки в лишайнике – одноклеточные водоросли, которые после выделения в монокультуру могут делиться, образуя настоящие зооспоры. Двойственная природа лишайников открыта и доказана в 60-х годах XIX в. (1867 г.) немецким (швейцарским?) ботаником С. Швенденером. Доказательством такой природы служат: 1) морфолого-анатомическое строение лишайников, показывающее, что фикобионты лишайников являются водорослями, а бесцветные нити между ними — грибными гифами; 2) отсутствие генетических связей между фикобионтами и микобионтами; 3) возможность изолирования водоросли и гриба в чистую культуру; 4) получение на синтетических средах слоевищ лишайников из спор, взятых из спороношений гриба лишайников, и чистых культур соответствующих водорослей.

3 Доказательства единства и целостности организма лишайника, имеющего целый ряд специфических признаков.

Выделяют три группы признаков, присущих только лишайникам, качественно отличным от грибов и водорослей организмам:

1. Морфологические признаки — наличие специфических жизненных форм, отсутствующих у грибов и водорослей, например накипные или кустистые слоевища.

2. Биологические признаки. Из всех растений только лишайники имеют специфический способ размножения как комплексный организм при помощи соредий, изидий и т. п., только лишайники способны осваивать субстрат, казалось бы, непригодный для роста растений, например камни, скалы и т. д.; только лишайники обладают особым типом метаболизма и очень медленным ростом.

3. Химические признаки. В процессе жизнедеятельности лишайников как комплексных организмов образуются специфические лишайниковые вещества, отсутствующие у грибов и водорослей.

4. Взаимоотношения автотрофного и гетеротрофного компонента в лишайнике.

После открытия двойственной природы лишайника было выдвинуто множество теорий, с помощью которых ученые пытались объяснить, истолковать взаимоотношения водоросли и гриба. К настоящему времени сложилось несколько мнений о характере взаимоотношений симбионтов лишайника: 1) гипотеза "консорция", 2) паразитизм гриба на водоросли, 3) илотиизм, 4) аллелопаразитизм, 5) мутуалистическое сожительство или симбиоз, 6) концепция симбиоморфоза.

1) Гипотеза "консорция".

Согласно ей лишайник представляет собой **сожительство – консорций (неделимое целое), в котором гриб и водоросль составляют самостоятельный организм, соответствующий целостному растению**, а в системе растений лишайники представляют самостоятельный класс, что косвенно отражает расположение материала о лишайниках в популярном издании "Жизнь растений" (1977). Однако современный уровень знаний не дает каких-либо оснований для утверждения, что взаимоотношения между генетически различными организмами, какими бы тесными и взаимосвязанными они бы не были, могут привести к образованию нового самостоятельного организма особой систематической категории.

2) паразитизм гриба на водоросли

Первое мнение основывается на наблюдениях в световой и электронный микроскопы, показавшие, что гриб образует апрессории, давящие на клеточную стенку водоросли, и гаустории, проникающие внутрь клеток фикобионта и приводящие их к гибели. Образование гаусторий (рис. 1) не является облигатным и заметно лишь у некоторых клеток. В слоевище лишайника постоянно отмирают клетки водоросли как под влиянием апрессорий и гаусторий гриба, так и в процессе онтогенеза фикобионта без взаимодействия с микобионтом. Отмершие клетки заметны и в сердцевине слоевища, и в коровом слое. Иногда видна некральная (отмершая) зона, что внешне проявляется в изменении цвета коры лишайника.

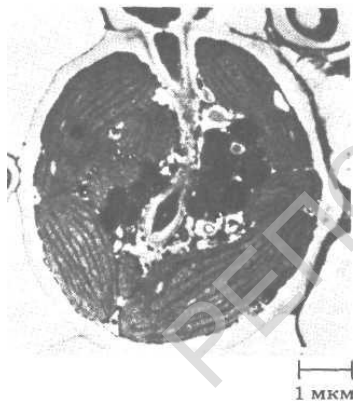


Рис. 1. Гаустория грибного компонента лишайника *Strigula elegans* проникает в своего партнера, зеленую водоросль *Cephaeleuros virescens*. В ней хорошо заметны плотно упакованные хлоропласты (Из Современной ботаники рис. 13-24, с. 197)

При таких взаимоотношениях гриб может питаться паразитически за счет живых клеток фикобионта и сапротрофно, употребляя отмершие клетки и продукты их обмена, находящиеся в слизистых выделениях клеток. На возможность двойного способа питания грибов в лишайниках в 30-х годах XX столетия обратили внимание русские ученые А. А. Еленкин и А. Н. Данилов, предложившие называть взаимоотношения гриба и водоросли в лишайнике **эндопаразитосапрофитизмом**. Позднее было установлено, что и фикобионт может иногда переходить к миксотрофному питанию, потребляя разлагающиеся грибные гифы. В то же время микобионт, тесно оплетающий клетки фикобионта, абсорбционными органами (апрессориями и гаусториями), истощает их, усваивая продукты метаболизма.

Фотобионты лишайника лишены таких обычных (в зависимости от систематической принадлежности) ассимилятов, как крахмал, липиды, зерна цианофичина и др. Имеются прямые наблюдения о движении углеводов между компонентами лишайника. Установлено, что в лишайниках с синезелеными фотобионтами гриб потребляет глюкозу, у видов с зелеными фотобионтами — многоатомные спирты (рибит или эритрит, или сорбит). Поглощение того или иного спирта зависит от рода фотобионта, являющегося компонентом лишайника.

Исследования метаболизма азота показали, что способностью поглощать связанный и свободный азот обладают преимущественно водоросли. Атмосферный азот фиксируется синезелеными фотобионтами слоевища лишайника. Зеленые фотобионты поглощают связанный азот и наиболее доступная его форма — соли аммония.

В 30—40-х годах XX в. советский ученый П. А. Генкель и независимо от него итальянская исследовательница Ченджа Самбо обнаружили в слоевище некоторых лишайников азотобактер — бактерию, способную усваивать атмосферный азот, и приняли его за третий симбионт лишайников. Аминокислоты, образующиеся в процессе метаболизма фиксированного азота, служат дополнительным источником азотного питания тех лишайников, в которых имеется азотобактер. Однако присутствие азотобактера в лишайниках не облигатно, необязательно, поэтому его нельзя считать третьим компонентом лишайников.

3. Теория илотизма. Близка к теории паразитизма. Согласно этой теории гриб в слоевище лишайника играет роль регулирующего «хозяина», «эксплуатирующего» водоросль, но создающего условия, при которых фикобионт продолжает жить и размножаться. Действительно, гетеротрофный компонент (микобионт) использует органические вещества, создаваемые автотрофным компонентом (фикобионтом) умеренно, сдержанно, активизируя при этом процесс деления клеток фикобионта.

4. Аллелопаразитизм.

Установлено, что грибы имеют различные абсорбционные органы (гаустории, импрессории, аппрессории), с помощью которых они всасывают питательные вещества. Это свидетельствует о паразитической сущности микобионтов. Рано или поздно гриб вызывает гибель водоросли, использует ее отмершие участки и прижизненные слизистые выделения, т. е. проявляет как паразитические, так и сапротрофические качества. Но и водоросль получает от гриба минеральные элементы и воду. Следовательно, она тоже проявляет своего рода паразитизм. В настоящее время взаимоотношения компонентов лишайника рассматриваются как взаимный аллелопаразитизм: микобионт ведет себя, как паразит и сапротроф, а фотобионт — как умеренный паразит.

5. Мутуалистический (взаимовыгодный) симбиоз.

Сторонники мутуалистического (взаимовыгодного) симбиоза компонентов лишайников считают, что фикобионт и микобионт находятся в гармоническом сожительстве, приносящем им взаимную выгоду: водоросль доставляет грибу органические соединения, а гриб водоросли — воду и минеральные вещества и дает защиту от инсоляции и высыхания. Обмен веществами между компонентами лишайников доказан с помощью меченых атомов.

Но подобные взаимоотношения вряд ли могут существовать в природе, где постоянно происходит борьба между живыми организмами. О том, что между компонентами лишайника складываются сложные взаимоотношения, может свидетельствовать медленный рост лишайников. Благодаря незначительному накоплению органического вещества ежегодный прирост слоевищ невелик. Так, накипные лишайники нарастают в среднем на 1—8 мм в год, листоватые и кустистые — от 0,1 до 3,5 см в год, виды кладоний — на 2—5 см.

6. Концепция симбиоморфоза.

Предложена П.А.Генкелем в 1983 году. Согласно ей основой симбиоза является взаимообмен метаболитами между его компонентами, регулируемый лишайником как целым. Учеными допускается наличие сразу нескольких типов симбиотических отношений у лишайников. Дэвид Хоксворт (David Hawksworth), один из крупнейших лишайниковых специалистов современности считает, что симбиотические взаимоотношения между грибами и водорослями или цианобактериями могут иметь антагонистический, мутуалистический характер или характер комменсализма, причем с возрастом лишайника тип взаимоотношений может меняться. Типы симбиоза могут зависеть от количества компонентов, вовлеченных в ассоциацию.

Вывод. Таким образом, проблема взаимоотношений микобионта и фотобионта в настоящее время не вполне ясна. Вероятнее всего, взаимоотношения микобионта и фотобионта в отдельных случаях неоднозначны и зависят от многих факторов и могут сдвигаться от симбиотрофизма к паразитизму гриба на водоросли. При этом сохраняются особенности морфологии и обмена веществ этой целостной системы, в которой взаимодействие компонентов имеет стабилизирующее воздействие, сохраняя лишайник как целостную ассоциацию.

Пути формирования лишайникового симбиоза

Сложные взаимоотношения между микобионтом и фотобионтом в лишайнике могли возникнуть в результате длительной эволюции. При этом возможны два пути формирования лишайникового симбиоза. **Первый путь** — от безразличных взаимоотношений между симбионтами, когда гриб питается только за счет слизистых выделений водоросли, к дальнейшему усложнению их, когда к чисто сапротрофному типу питания примешивается элемент паразитизма, при котором микобионт усваивает некоторые продукты метаболизма живых клеток, и, наконец, к случаям непосредственного паразитизма, когда гриб образует гаустории, внедряющиеся в клетки водоросли. Поскольку гаустории образуются не всегда, трудно судить о том, имеется ли здесь угнетение одного симбионта другим, или длительное сосуществование их может продолжаться неопределенно долго. **Другой путь** формирования лишайникового симбиоза представляют случаи резкого паразитизма гриба на водоросли, когда гифы гриба захватывают колонии водоросли и микобионт при помощи гаусторий питается содержимым клетки. В онтогенезе лишайника развивается симбиоз обоих компонентов, при котором преобладает то один, то другой симбионт в зависимости от условий внешней среды и складывающихся взаимоотношений фотобионта и микобионта.

Природа взаимоотношений между грибами и фотосинтезирующими организмами. (Современная ботаника, с. 197)

«Каковы взаимоотношения между двумя компонентами лишайника? Ясно, что гриб получает органический углерод от водоросли или цианобактерии, поскольку лишайник ведет себя как типичный автотрофный организм, зависящий только от света, воздуха и минеральных веществ. Действительно, транспорт органического углерода из водоросли или цианобактерии в гриб был продемонстрирован с помощью меченого¹⁴ С углекислого газа. У лишайников, содержащих цианобактерии типа *Nostoc*, важны также связывание автотрофом азота и передача его гетеротрофному компоненту. В лишайнике грибные гифы образуют густую сеть вокруг лежащих внутри клеток. Широко распространенные здесь гаустории (специализированные гифы паразитических грибов) проникают в фотосинтезирующие клетки; другие особые органы, апрессории, плотно прилегают к поверхности этих клеток и внедряются в них своими выступами. Взаимодействие между грибом и автотрофным организмом сильно влияет на метаболизм последнего. Например, зеленые водоросли выделяют большие количества спиртов D-сорбитола и D-рибитола только под влиянием гриба в составе лишайника.

В некоторых случаях удастся разделить фотосинтезирующий и грибной компоненты лишайника и вырастить их чистые культуры. При этом гриб образует компактные

колонии, совершенно непохожие на симбиотический организм. Для его роста необходим широкий набор сложных углеводов, а спорообразующих структур, как правило, не образуется. И напротив, выделенные из лишайника водоросли или цианобактерии быстрее растут в свободном состоянии. Таким образом, можно предполагать, что партнерство в лишайнике скорее является **контролируемым паразитизмом гриба на автотрофе, чем их симбиозом**. Тем не менее лишайник не простая сумма компонентов, а вполне самостоятельный организм. При совместном выращивании в культуре гриб, по-видимому, первым берет под контроль фото-синтезирующего партнера, что приводит к появлению характерных морфологических черт зрелого лишайника»

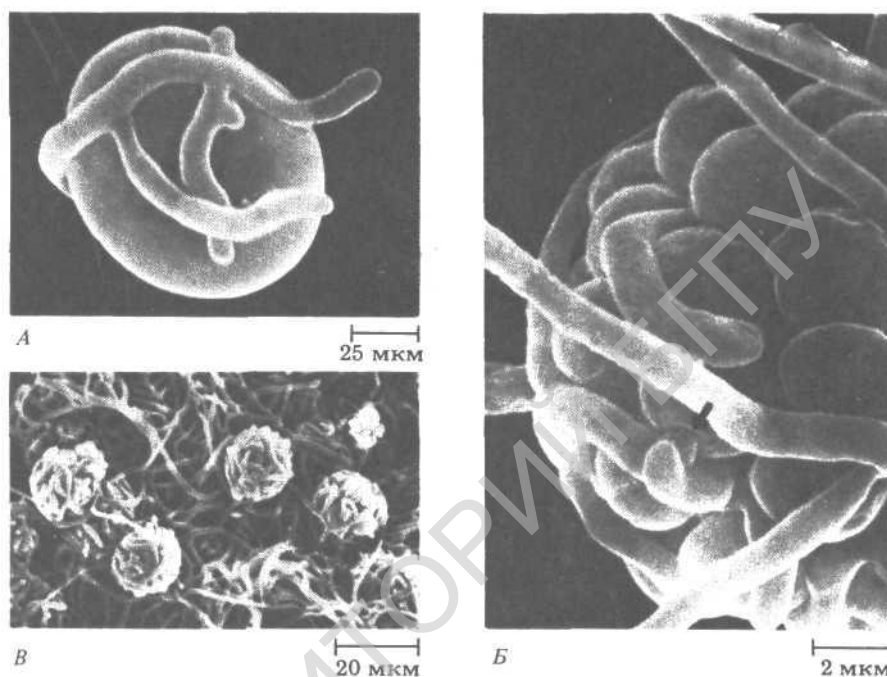


Рис. 2 Фотография в сканирующем электронном микроскопе ранних стадий взаимодействия между грибным и водорослевым компонентом лишайника *Cladonia cristatella* в лабораторной культуре. Фотосинтезирующий партнер в этом лишайнике — зеленая водоросль *Trebouxia*. А. Клетка водоросли, окруженная грибными гифами. Б. Проникновение грибных гаусториев в клетки водорослей. В. Смешанная группа гиф и водорослевых клеток, развивающаяся в зрелый лишайник

5. Систематическое положение компонентов лишайника.

Грибы, которые формируют лишайники, не представляют собой естественную таксономическую группу. Микобионт или грибной компонент лишайникового симбиоза, у большинства видов лишайников (до 98 % - около 20000 видов) принадлежит к различным семействам отдела сумчатые грибы (в основном из групп пиреномицеты и дискомицеты), у немногих — к базидиомицетам, у единичных — к дейтеромицетам и грибам с не клеточным мицелием (грибоподобным протистам), чье систематическое положение пока точно не установлено.

По Бязрову, 2002 «Все грибы, участвующие в формировании лишайников, называют **лихенизированными**, а процесс образования лишайников — **лихенизацией**. Общее между ними — пищевая специализация, а их общее обозначение «лишайники» или «лихенизированные грибы» имеет такой же смысл, как названия «микоризные грибы», «фитопатогенные грибы». Более 25 % известных видов грибов являются лихенизированными. Высказана гипотеза, что именно представители лихенизированных грибов являются предками большинства эволюционных линий грибов».

По Бязрову, 2002 «Фотосинтезирующий автотрофный компонент лишайникового симбиоза, или фотобионт представлен эукариотическими зелеными водорослями и прокариотическими цианобактериями. В научных публикациях до 1950-х годов фотобионт называли гонидиями, позднее – фикобионтом.

В настоящее время известны представители 44 родов водорослей и цианобактерий, участвующих в формировании лишайников (Tschermak-Woess, 1988). Некоторые из них существуют и вне симбиоза с грибом, в свободном состоянии. Примерно 85 % лишенизированных аскомицетов ассоциированы с одноклеточными или нитчатыми зелеными водорослями, примерно 10 % -- с цианобактериями, 3-4 % -- с теми и другими вместе (Honegger, 2001). Один и тот же вид водоросли и цианобактерии может участвовать в формировании разных видов лишайников, а один гриб может образовывать сходные морфотипы, паразитируя на разных видах фотобионтов. Например, зеленая водоросль *Trebouxia irregularis* как фотобионт была встречена в 30 видах лишайников. Микобионт ярко-оранжевого листоватого лишайника *Xanthoria parietina* в разных местообитаниях паразитирует на разных видах *Trebouxia* – *T. arboricola*, *T. decolorans*, *T. irregularis* (Голубкова, 1993). Таким образом, таксономическая принадлежность фотобионта в систематике лишайника формально не учитывается, однако некоторые лихенологи все же предлагают считать действительными (валидными) таксоны лишайников, выделенные и на основе видовых различий фотобионтов (Jorgensen, 1991).»

Среди фотобионтов наиболее часто встречаются зеленые водоросли тробуксия (*Trebouxia*), псевдотребуксия (*Pseudotrebochia*), трентеполия (*Trentepohlia*) и цианобактерия *Nostoc*, являющиеся автотрофными компонентами у примерно 90% всех видов лишайников. Доминирующими фикобионтами являются также представители отдела зеленых: хлорелла (*Chlorella*), *Chlorococcum*, палмелла (*Palmella*), коккомицес (*Coccomyces*), *Pleurococcus*, глеоцистис (*Gloeocystis*), *Cladophora* и сине-зеленых: *Gloeocapsa*, *Chroococcus*, хиелла (*Hyella*), калотрикс (*Calothrix*), дихотрикс (*Dichothrix*), *Rivularia*, *Stigonema* и др. Иногда желто-зеленые (представители рода гетерококкус — *Heterococcus*), и очень редко бурые водоросли. Водоросли или цианобактерии в составе лишайников представлены видами, встречающимися и в свободноживущем состоянии. В лишайниках имеются фикобионты, неизвестные в свободном состоянии (*Trebouxia*, коккомикса — *Coccomyxa*, лобоккоккус — *Lobococcus*, диплококкус — *Diptococcus* и др.).

6. Приспособления мико- и фикобионта к жизни в воздушной среде и к симбиотическим взаимоотношениям.

6.1. Микобионт.

Вегетативное тело лишайника называют не мицелий, а таллом, как у водорослей. Он состоит из переплетения грибных гиф между которыми находятся водоросли (равномерно, или образуя слои). Вегетативное тело живет целиком в воздушной среде (исключение – лишайники, слоевище которых развивается внутри камня или древесного субстрата).

Микобионт представлен тонкими (около 3—10 мкм в диаметре) простыми или ветвящимися гифами с двухслойной оболочкой, характеризующимися верхушечным ростом. Гифы разделены поперечными перегородками на клетки, протопласты которых соединены тончайшими цитоплазматическими тяжами (плазмодесмами) через маленькое отверстие (перфорацию) в перегородке. Некоторые гифы имеют толстую оболочку, способную разбухать, впитывая воду и удерживая ее. В оболочках гиф откладываются пигменты, придающие лишайникам своеобразную окраску. Переплетаясь, гифы микобионта образуют плектенхиму (ложную ткань), составляющую основу разнообразно дифференцированных слоевищ лишайников.

Вместе с тем у микобионтов имеются специальные типы гиф: жировые, ищущие,двигающие. Жировые представлены крупными клетками, содержащими капли масла. Ищущие имеют вид тонких нитей, способных ветвиться. При контакте с водорослью

они тесно примыкают к ее телу. Двигающие гифы служат для переноса клеток водорослей в растущий край слоевища.

Микобионт образует практически все слоевище (до 98 % от общей биомассы). По-видимому, определяет форму всего организма, может образовывать сложные структуры, составляющие основу слоевищ лишайников, однако недавно выяснилось, что один и тот же гриб с разными водорослями может давать морфологически весьма различные структуры, которые традиционно относили к различным родам.

Микобионт обладает большим количеством химических элементов, образует множество веществ, некоторые из них являются видоспецифичными (зеленый, синий, красный, коричневый пигменты)

Микобионты не способны быстро расти. Вне лишайниковой ассоциации (автономно) лишенизированные грибы живут очень непродолжительное время. Будучи изолированы из лишайника, они образуют только небольшой прототаллом, состоящий из гиф гриба без каких-либо спороношений, совершенно непохожие на симбиотический организм. Для его роста необходим широкий набор сложных углеводов, т.е. лишайниковый гриб утратил способность к самостоятельному существованию без контакта с водорослью.

Проработать материалы из учебника: Курс альгологии и микологии: Учебник / Под ред. Ю.Т.Дьякова. – М.: Изд-во МГУ, 2007. – 550 с. – (Классический университетский учебник).

6.2. Фотобионт (фикобионт).

Водоросли лишайников по сравнению со свободноживущими значительно изменены. Так, в слоевищах лишайников у водорослей не развиваются слизистые обертки, уменьшается количество отлагающихся запасных питательных веществ, размеры клеток увеличиваются; колониальные и нитчатые водоросли лишайников часто распадаются на отдельные клетки.

Взаимодействие между грибом и автотрофным организмом сильно влияет на метаболизм последнего. Например, зеленые водоросли выделяют большие количества спиртов D-сорбитола и D-рибитола только под влиянием гриба в составе лишайника.

Зеленые водоросли требуксия — *Trebouxia*, палмелла — *Palmella*, глеоцистис — *Gloeocystis*, коккомицес — *Coccomyces* и другие имеют вид одноклеточных микроскопически мелких шариков. Нитчатая зеленая водоросль *Trentepohlia*, принимает зеленую окраску в слоевище лишайника (в свободном состоянии – красная за счет гематохромов). Зеленые водоросли в слоевище лишайника размножаются простым делением или образуют автоспоры внутри материнской клетки.

Синезеленые водоросли в лишайниках не образуют гормогонии и споры. Носток в слоевище лишайника, распадается на цепочки клеток, иногда располагающиеся группами, а в неслизистых лишайниках — даже на отдельные клетки.

У фикобионтов выработались способности переносить воздействие гриба, а также недостаток света и влаги. Они могут усиленно делиться при проникновении в клетку гаусторий, утолщать оболочки, фотосинтезировать в экстремальных условиях.

Фикобионты, выделенные из лишайников в чистую культуру, сохраняют способность восстанавливать морфологию свободноживущих форм и размножаться: могут вновь образовывать зооспоры и даже гаметы (зеленые водоросли), гормогонии и споры (синезеленые).

Лишь *Trebouxia* утратила способность к самостоятельной жизни и в свободноживущей форме в природе не встречается. По данным М.В. Горленко (1981 г.) неизвестны в свободном состоянии также коккомикса — *Coccomyxa*, лобоккоккус — *Lobococcus*, диптококкус — *Diptococcus* и др.

6.3. Физиология гриба и водоросли в лишайнике.

Физиология гриба и водоросли в лишайнике отличается от физиологии свободно живущих форм. Поэтому у них иные продукты обмена, биохимический состав веществ, рост, размножение и другие свойства (см. выше).

Сочетания зеленых, синих, фиолетовых, красных и коричневых пигментов в поверхностных слоях грибных гиф лишайников обуславливают разнообразие окраски талломов. Некоторые виды окрашены не пигментами, а кристаллами лишайниковых кислот, которые накапливаются на поверхности талломов и придают им желтые, оранжевые или красные тона. На пигментацию и отложение кристаллов кислот сильно влияет световой фактор. В высокогорьях и полярных районах, где прозрачней атмосфера и интенсивней освещение, окраска лишайников более яркая. Многие виды антарктических лишайников окрашены в темные и даже черные цвета. Это приспособительная реакция к защите внутренних слоев от интенсивного освещения и к поглощению тепловых лучей; даже при минусовой температуре снег тает на прогретых слоевищах, обеспечивая лишайники водой для фотосинтеза и других процессов.

Все это позволяет лишайникам жить в экстремальных условиях, обитать на неподходящих для других организмов, в частности для растений, субстратах: на гранитах, гнейсах, известняках, кварцах, почве, деревьях, костях, коже, железе и т. д. Важно только, чтобы субстрат был неподвижен длительное время. Такая «прихоть» объясняется тем, что лишайники не способны конкурировать с растениями. Они слишком медленно растут: некоторые лишь на 0,004 мм, другие на 0,5—7 мм (*Cladonia*, *Usnea*), немногие на 1—3 см (*Peltigera*) в год.

Проработать материалы из учебника: Курс альгологии и микологии: Учебник / Под ред. Ю.Т.Дьякова. – М.: Изд-во МГУ, 2007. – 550 с. – (Классический университетский учебник).

6.4. Как могут выживать лишайники?

(Из Современной ботаники, с. 197)

«Как могут лишайники выживать в условиях среды, столь неблагоприятных для любой другой формы жизни? Одно время полагали, что секрет их успеха связан с защитой водоросли или цианобактерии от высыхания грибным симбионтом. Однако на самом деле одним из важнейших факторов их выживания является, по-видимому, именно способность **очень быстро высыхать**. Лишайники часто пребывают в почти обезвоженном состоянии, когда их влажность составляет от 2 до 10% сухой массы. При высыхании фотосинтез прекращается; погрузившись в такой «анабиоз», некоторые виды могут выдерживать сильное солнечное облучение, сильное нагревание и жестокие холода. Прекращение фотосинтеза в значительной степени обусловлено тем, что верхняя кора лишайника, высыхая, становится толще и непрозрачнее, преграждая путь солнечной энергии. Влажный лишайник разрушается ярким светом и экстремальными температурами, не влияющими на него в сухом виде.

Смачиваясь дождем, лишайники очень быстро поглощают воду (в 3—35 раз больше собственной массы). Если сухой хрупкий лишайник погрузить в воду, он станет через несколько минут мягким и гибким. Так действует простой физический процесс впитывания жидкости, аналогичный наблюдаемому в случае промокательной бумаги.

Максимально жизнеспособен лишайник, если судить по фотосинтезу, после того как, пропитавшись водой, начинает подсыхать. Фотосинтез идет наиболее интенсивно при влажности 65—90% предельной влагоемкости; ниже этого уровня, если потеря воды продолжается, скорость фотосинтеза падает. Во многих местообитаниях влажность лишайников сильно колеблется в течение суток, и у многих из них фотосинтез возможен в течение лишь нескольких часов, обычно рано утром после смачивания туманом или росой. Следствие этого — очень низкая скорость роста лишайников; их радиус увеличивается на 0,1—10 мм в год. Если, исходя из размеров, рассчитать возраст некоторых зрелых лишайников, то получится 4500 и более лет. Наиболее активно растут и развиваются эти организмы на морских побережьях или в горах с обильными туманами.

По-видимому, лишайники поглощают некоторые минеральные вещества из своего субстрата (это подтверждается тем, что ряд их видов обитает только на особых горных породах, почвах или древесных стволах), но большая часть элементов улавливается ими из воздуха и дождевой воды. Поглощение элементов из дождевой воды идет очень быстро и сопровождается

их концентрированием. Лишайники играют важную роль в функционировании экосистем, однако они особо чувствительны к токсичным веществам, так как не могут выделять в среду впитанные элементы. Яды вызывают разрушение хлорофилла в клетках водорослей или цианобактерии. Рост лишайников — очень чувствительный индикатор наличия в воздухе вредных примесей, и они все больше используются в мониторинге загрязнения атмосферы, особенно вокруг крупных городов. Наиболее резко лишайники реагируют на сернистый газ, который, возможно, быстро разрушает и без того небольшое количество их хлорофилла.

Как «здоровье» лишайника, так и их химический состав используются для индикации «качества» местообитания. На этой основе можно следить за присутствием тяжелых металлов или других загрязнителей вокруг промышленных центров. Многие лишайники способны связывать тяжелые металлы на наружной стороне своих клеток, тем самым предотвращая их поражение.

Когда ядерные испытания проводились в атмосфере, лишайники использовались для контроля за выпадением радиоактивных осадков. Сейчас полагают, что их применение целесообразно в мониторинге радиоактивного загрязнения, возможного при разрушении спутников, особенно когда это происходит в отдаленных районах, которые трудно обследовать другими средствами

- анабиоз
- способность быстро высыхать (2-10 % массы)
- способность быстро поглощать воду и увеличивать массу в 3-35 раз
- наиболее интенсивный фотосинтез при влажности 65-90 % предельной влагоемкости (Такие условия непродолжительно сохраняются и, значит, скорость роста очень мала — 0,1-10 мм/ год). Возраст некоторых лишайников может достигать 4500 лет и более.

7. Внешнее строение таллома (накипные, листовые, кустистые).

Форма и величина лишайников разнообразны. Размеры их колеблются от нескольких миллиметров до десятков сантиметров. Сочетания пигментов в поверхностных слоях грибных гиф лишайников или наличие кристаллов лишайниковых кислот на поверхности талломов обуславливают разнообразие окраски талломов (зеленоватые, желтые, оранжевые, красные, черные тона).

По форме различают три основных морфологических типа (жизненные формы) слоевищ лишайников и три группы лишайников: накипные или корковые, листовые и кустистые. Между ними существуют переходные формы. Иногда выделяют лепрозные (чешуйчатые) и филаментозные (нитевидные) типы слоевищ.

Накипные слоевища, имеют вид порошковатых, зернистых, бугорчатых, гладких налетов или корочек, плотно срастающихся с субстратом и не отделяющихся от него без значительных повреждений. У некоторых лишайников слоевище так врастает в субстрат, что присутствие лишайника обнаруживается по изменению окраски субстрата и по плодовым телам микобионта, заметным в виде темноокрашенных точек или полос (рис. 3). Самые примитивные из лишайников представлены в виде тонкого порошкового налета (лепрозные лишайники). Они состоят из отдельных комочков водорослей, окруженных грибными гифами, имеют желтоватую, серую или зеленовато-белую окраску, обитают на коре деревьев, пнях, скалах, почве, мхах и на других субстратах, легко обрываются и разносятся в новые места.

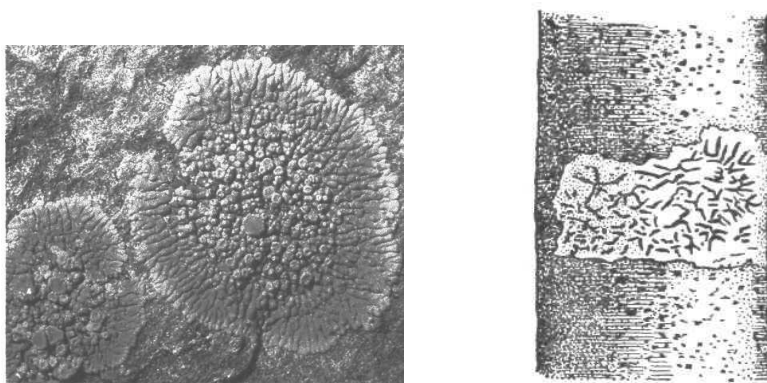


Рис. 3. (слева) – коркообразный накипной лишайник на голой поверхности скалы в Калифорнии, (справа) *Graphis scripta*. Накипное слоевище с гастеротециями

Более организованные накипные лишайники имеют вид цельных либо с трещинами корочек с гладкой или бугорчатой, шиловидной, поверхностью. Обитают они на каменистых субстратах высокогорий, пустынь и в иных биотопах (рис. 336 слева).

К группе накипных относятся и так называемые кочующие лишайники, произрастающие в засушливых районах, в равнинных и горных степях, пустынях, в предгорьях. Слоевище их комковато-шаровидное, не прикреплено к субстрату и легко перекачивается с места на место. Их называют лишайниковой манной. В голодные годы население добавляло их в пищу. Ныне алжирцы используют один из видов лишайниковой манной (*Aspicilia esculenta*) в качестве корма для овец.

Более высокоорганизованные накипные лишайники имеют форму чешуи различных размеров (до 1 см) и называются чешуйчатыми. Они занимают промежуточное положение между накипными и листоватыми формами и обитают главным образом на почве, чаще в пустынях.

Слоевища листоватых лишайников имеют вид горизонтально распростертых по субстрату чешуек, розеток, пластинок. Они могут быть монофильными (однолистными) и полифильными (многолистными). У ряда видов края пластин крупно (*Peltigera*, *Lobaria* и др.) или мелко (*Parmelia*, *Xanthoria* и др.) изрезаны и напоминают искусно сплетенные кружева (рис. 4). Характерной особенностью листоватых лишайников является дорзовентральное строение их таллома, т. е. верхняя сторона по строению, окраске и выполняемой функции отличается от нижней. На нижней стороне располагаются органы прикрепления—ризиды (одиночные гифы), ризины (пучки грибных гиф) или гомфы (слоевидные выросты, своеобразные ножки), состоящие из плотно сплетенных гиф. Слоевища прикрепляются не всей поверхностью и легко отделяются от субстрата. Известны и неприкрепленные, кочующие листоватые лишайники, к примеру пармелия блуждающая (*Parmelia vagans*), произрастающая в степях юга и юго-востока СССР, в Монголии; цетрария ричардсона (*Cetraria richardsonii*), обитающая в горных тундрах Сибири, Чукотки и др.



Рис. 4. *Hypogymnia physodes*. Листоватое слоевище

Листоватые лишайники более высокоорганизованы, чем накипные. Прогрессивность их выражается в наличии воздушной прослойки между нижней частью слоевища и субстратом, что улучшает газообмен, а также в способности дольше задерживать влагу и накапливать неорганические и органические вещества. Однако они более чувствительны к факторам внешней среды, что компенсируется усложнением анатомической структуры, появлением нижнего корового слоя.

Кустистая форма лишайников представляет высший этап эволюции слоевища. Такие лишайники обладают верхушечным ростом и представляют собой выросты в виде разветвленных стоячих или повисающих кустиков. Это позволяет им рациональнее использовать свет для фотосинтеза. Прикрепляются кустистые лишайники небольшим участком слоевища — ризоидами или псевдогомфом. Размеры их варьируют от нескольких миллиметров до 30—50 см. Из повисающих видов уснея длинная (*Usnea longissima*) в таежных лесах достигает в длину 7—8 м, а большинство видов умеренной зоны не превышает 3—10 см (в основном напочвенные или эпифиты древесных пород). Ветви кустистых лишайников бывают плоские или округлые. Слоевища с плоскими лопастями являются переходной формой от листоватых к кустистым. Они также имеют дорсовентральное строение. У них два водорослевых слоя, располагающихся ниже верхней и выше нижней коры. Это способствует более интенсивному фотосинтезу. Примером может служить цетрария исландская (*Cetraria islandica*).

Дальнейшим этапом эволюции кустистых лишайников является переход от дорсовентрального к радиальному строению путем свертывания лопастей. Примером служит цетрария клубочковая (*C. cuculata*), для которой характерны желобчато свернутые лопасти. Обитает она в северных и горных тундрах. Виды рода *Cladonia*, известные под названием ягель или «олений мох», имеют радиальную структуру и растут вертикально вверх от субстрата (рис. 5). Водоросли у них располагаются по окружности, что дает им возможность максимально использовать свет. Самой совершенной радиальной структурой обладают виды родов *Alectoria* и особенно *Usnea* (рис. 13-21). У уснеи имеется центральный, или осевой, тяж сердцевины, образованный плотно склеенными толстостенными гифами. Они придают тонким лопастям особую прочность и таллом свисает вниз в виде более или менее длинных прядей.

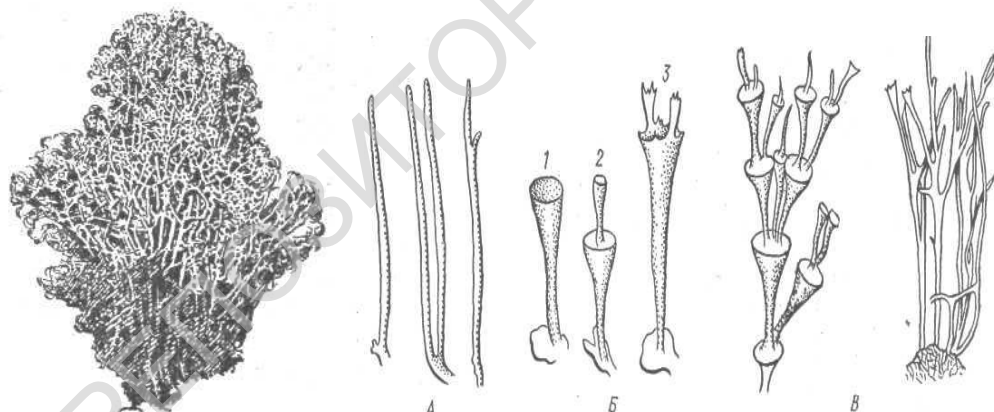


Рис. 5. (слева) *Cladonia stetlaris* (*Cladonia alpestris*). Кустистое слоевище

(справа) Форма подеций кладоний. А — цилиндрическая (палочковидная); Б — сцифовидная; В — разветвленная. 1 — без пролиферации, 2 — пролиферацией из центра сцифы. 3 — с пролиферацией по краю сцифы

Промежуточная форма между накипными и листоватыми такая, у которой слоевище в центре накипное, а по краям листоватое. Между листоватыми и кустистыми также имеются переходные формы (например, виды эвернии — *Evernia*) (рис. 6).



Рис. 6. (слева) Слоевище *Usnea* sp., (справа) Слоевище *Evernia prunastri*

8. Анатомическое строение таллома (гомеомерные, гетеромерные).

По анатомическому строению различают гомеомерные и гетеромерные лишайники (рис. 7, 8).

Гомеомерное слоевище представляет собой рыхлое сплетение гиф гриба, среди которых более или менее равномерно располагаются клетки или нити водорослей. Такое довольно примитивное строение слоевищ свойственно слизистым лишайникам накипной, листоватой и кустистой форм. Считается, что примитивность их обусловлена фикобионтом. Подобные слоевища имеют приблизительно 3% лишайников. Примером могут служить виды коллема — *Collema*, нередко встречающиеся на юге на скалах. В сухом состоянии они имеют вид черных ломких корочек, или морщинистых подушечек, которые при увлажнении увеличиваются в размерах от разбухания слизи, внутри которой равномерно распределены микобионт и фикобионт. У видов рода лепто- гиум — *Leptogium* наряду с беспорядочным расположением компонентов лишайника заметны нижняя и верхняя кора, образованная одним слоем тесно соединенных грибных гиф.

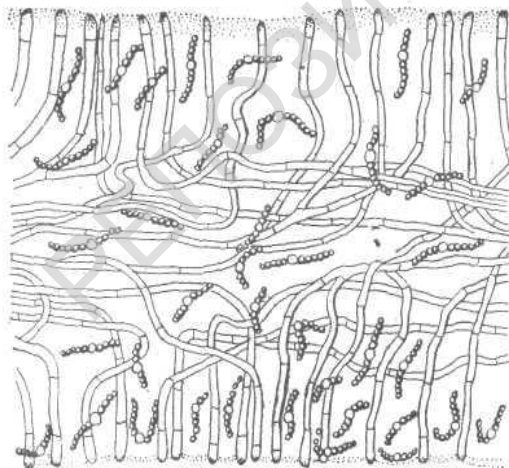


Рис. 7. Вертикальный разрез гомеомерного слоевища

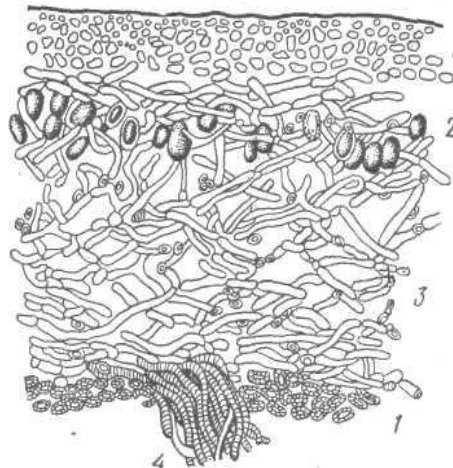


Рис. 8. Вертикальный разрез гетеромерного слоевища:
/ — верхняя и нижняя кора, 2 — водоросли (зона водорослей, альгальная зона, гонидиальный слой),
3 — сердцевина, 4 — ризины

Большая дифференцировка слоевища наблюдается у гетеромерных лишайников. На поперечном срезе гетеромерного слоевища, например лишайников ксантория настенная — *Xanthoria parietina*, гипогимния вздутая — *Hypogymnia physodes* различимы несколько слоев (рис. 9). Сверху слоевище покрыто верхней корой, сформированной плотным сплетением грибных гиф. Это плектенхима. Внутри слоевища от плектенхимы гифы лежат рыхло и между ними расположены клетки фикобионта, образующие зону водорослей (водорослевая зона, альгальная зона, гонидиальный слой). Далее внутри находится сердцевина из рыхло расположенных грибных гиф с большими пустотами, заполненными воздухом. Снизу слоевище покрыто нижней корой, строение которой сходно со строением верхней коры. Из сердцевины через нижнюю кору часто проходят грибные гифы — ризины, при помощи которых лишайники прикрепляются к субстрату. У накипных лишайников и некоторых листоватых лишайников (*Peltigera*) имеется лишь три слоя, нижней коры нет, так как они срастаются с субстратом сердцевинной. У кустистых лишайников с плоскими лопастями пять слоев. Кроме названных, у них имеется дополнительный водорослевый слой, располагающийся перед нижней корой. У кустистых лишайников с радиальной структурой, например у родов уснея—*Usnea*, имеющих гетеромерно-радиальное строение, на поперечном разрезе видны кора, зона водорослей, сердцевина (рис. 9). Однако у них усложнилось строение сердцевины — образовался плотный тяж вдоль слоевища, выполняющий опорную и механическую функции (род *Usnea*).

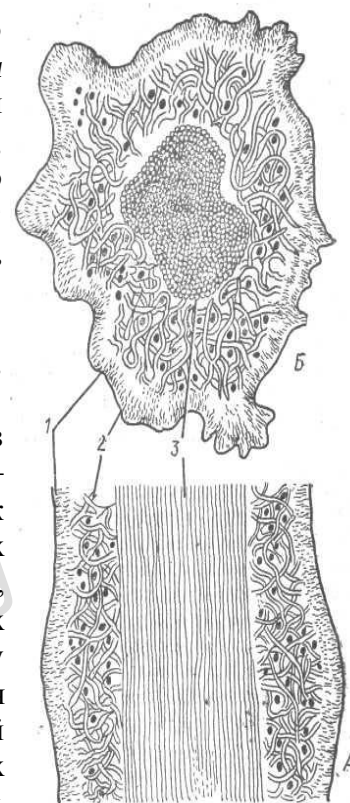


Рис. 9. Продольный (А) и поперечный (Б) разрезы гетеромерно-радиального слоевища *Usnea*: 1 — коровый слой, 2 — альгальный, 3 — сердцевина

Внутри каждого из трех основных морфологических типов лишайников могут встречаться как анатомически высокоорганизованные слоевища, так и примитивные.

Каждый слой гетеромерного слоевища несет определенные функции: верхняя кора — защитную и укрепляющую (имеет плотное строение тканевого типа), нижняя — защитную и прикрепляющую (формирует ризоиды, ризины, гофмы). Кроме того, верхняя и нижняя кора выполняют функции газообмена (имеют специальные отверстия). Водорослевый слой (гонидиальный) несет фотосинтетическую функцию и накапливает продукты ассимиляции. Сердцевина выполняет функцию аэрации водорослевого слоя, а также укрепляющую и механическую (у радиальных кустистых слоевищ — *Cladonia*, *Usnea* и др.).

9. Размножение лишайников (как «целостного» организма и компонентов).

У лишайников существуют три типа размножения: вегетативное, бесполое и половое. Размножается либо собственно лишайник, либо микобионт.

Наиболее часто наблюдается вегетативное размножение, основанное на способности слоевища лишайника регенерировать из отдельных его участков. Оно осуществляется путем фрагментации (от деления участков) слоевища или с помощью специальных образований — соредий, и з и д и й и лобул.

Фрагментация происходит механически. Хрупкие в сухую погоду лишайники легко ломаются о прикосновения проходящих животных или людей, ими же или ветром и переносятся на различные расстояния. Отдельные участки лишайника, попав в соответствующие условия, развиваются в новое слоевище.

Соредии — мельчайшие образования, состоящие из одной или нескольких клеток водоросли и окруженные грибными гифами. Они образуются в зоне водорослей. У одних лишайников соредии развиваются вследствие усиленного размножения в слоевище

водоросли и оплетения её клеток гифами гриба, у других — усиленно растут гифы и опутывают клетки водоросли. Под давлением образующихся соредий кора прорывается и они выходят наружу в виде порошащегося налета. Обособленные скопления соредий называются **соралами** (рис. 10). Сорали обычно имеют форму округлых или продолговатых пятен, разбросанных по поверхности таллома, или каймы по его краю. Если соредии, разносимые ветром, каплями дождя, попадают в условия, благоприятствующие развитию, то возникает слоевище лишайника. В тех случаях, когда в силу неблагоприятных условий соредии не развиваются в новое слоевище, они обильно размножаются, образуя порошковатые пятна, так называемые **лепрозные формы**. Соредии листоватых и кустистых лишайников.

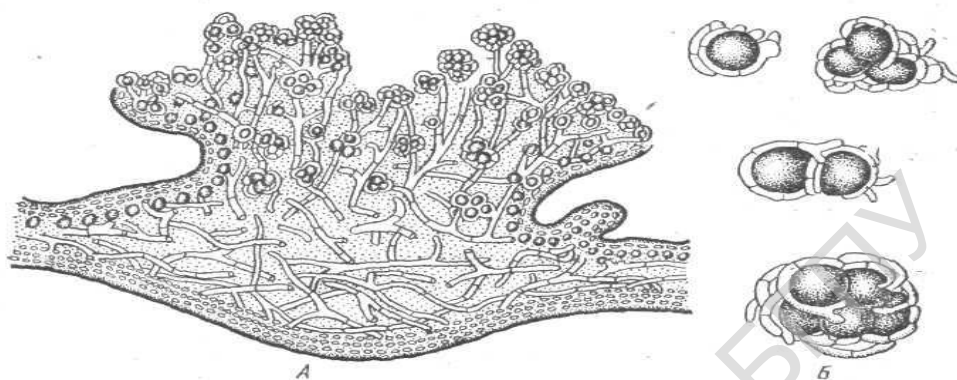


Рис. 10. Строение соралей. А — сораль; Б — отдельные соредии

У некоторых лишайников образуются изидии — бугорчатые па имеют почти у всех лочковидные выросты на верхней поверхности слоевища, состоящие из фикобионта и микобионта (рис. 11). От соралей изидии отличаются тем, что они покрыты **корой**. Отламываясь, изидии разносятся дождем или ветром и в благоприятных условиях развивают новое слоевище. Являясь выростами слоевища, изидии увеличивают ассимиляционную поверхность, способствуя повышению фотосинтетической активности лишайника за счет фикобионта изидии.

Лобули имеют вид маленьких чешуек, расположенных вертикально на поверхности слоевища или по его краям. Они напоминают изидии (рис. 12).

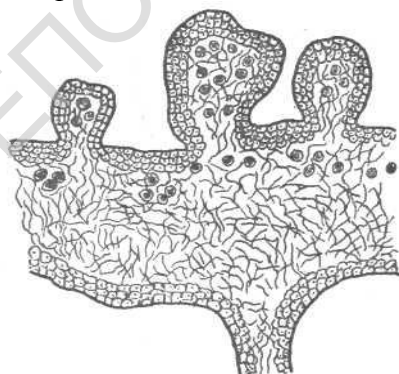


Рис. 11. Вертикальный разрез слоевища с изидиями

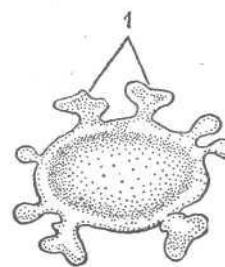


Рис. 12. Лобули (/) на апотеции *Peltigera canina*

Размножение микобионта

При бесполом размножении микобионта в пикнидиях образуются пикноконидии, или стилоспоры (рис. 13). Пикноконидии лишайников очень разнообразны по форме и величине. Несмотря на то что пикнидии обычно относят к органам бесполого размножения, некоторые лихенологи принимают их за мужские половые органы лишайника, а пикноконидии — за мужские половые элементы.

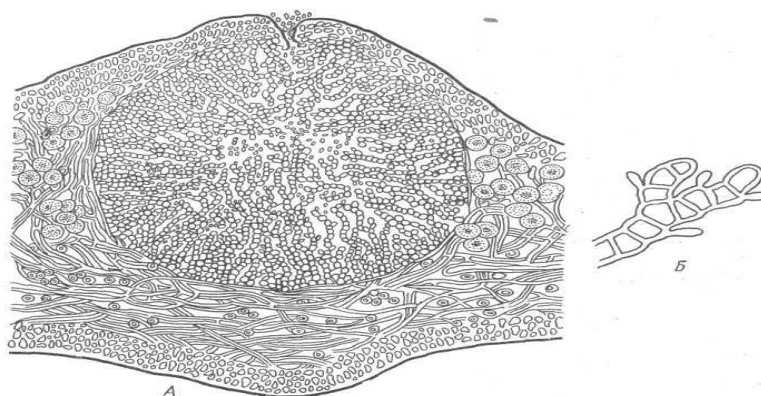


Рис. 13. Пикнидии (продольный разрез), А — пикнидии; Б — окончания гиф с пикноконидиями

Половой процесс у сумчатых лишайников изучен недостаточно, хотя в общих чертах он аналогичен половому процессу свободноживущих грибов. До сих пор у исследователей о половом процессе лишайников нет единого мнения. Одни авторы считают, что у них пикноконидии оплодотворяют женский половой орган — архикарп, состоящий из двух частей: аскогона — в виде спирально закрученной гифы и трихогины — в виде тонкой гифы, отходящей вверх от аскогона. Другие придерживаются мнения, что у лишайников оплодотворение редуцировано: в разрастающемся аскогоне ядра попарно группируются в дикарионы, которые переходят в клетки аскогенных гиф, вырастающих из аскогона. Из этих двухъядерных клеток развиваются молодые сумки. По созревании сумок ядра дикариона сливаются в диплоидное ядро (кариогамия). Затем следует редукционное деление (мейоз) ядра с образованием гаплоидных ядер, вокруг которых формируются сумкоспоры. Цитологические исследования показали, что в гифах микобионта наблюдается чередование ядерных фаз: гаплоидная фаза (от редукционного деления ядра до объединения ядер в дикарионы), дикариофаза (от группировки ядер в дикарионы до кариогамии), диплофаза (от кариогамии до редукционного деления).

У базидиальных лишайников половой процесс еще менее изучен, но имеются данные о том, что вместо оплодотворения осуществляется апогамный процесс.

Плодоношения сумчатых лишайников многолетние. Половое спороношение осуществляется аскоспорами, формирующимися в плодовых телах. У сумчатых лишайников (*Ascolichenes*) развиваются апотеции, гастеротеции и перитеции, содержащие сумки с сумкоспорами.

Огромное большинство лишайников (250 родов) имеют апотеции — открытые плодовые тела. Апотечий состоит из центрального диска (плодущая часть) и краевого валика. По строению различают леканоровые, лецидеевые и биаторовые апотеции. Отличия их заключаются в строении краевого валика. У леканоровых внутри валика располагается водорослевый слой; валик отличается по окраске от диска. У лецидеевых он без водорослей, окрашен в тот же цвет, что и диск, апотечий черный, очень твердый. Для биаторовых характерен очень мягкий, ярко окрашенный апотечий, валик у них не отличается по окраске от диска (рис. 14).

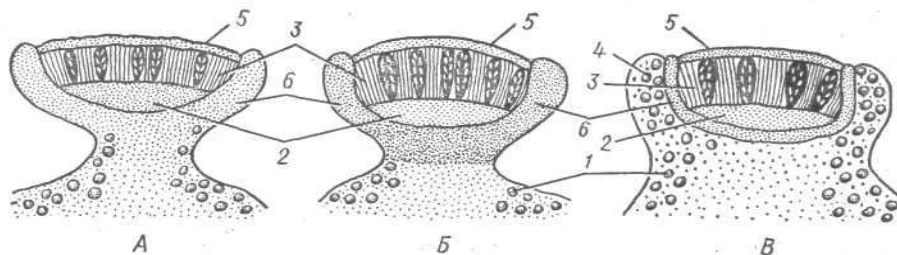


Рис. 14. Продольный разрез через апотеции разных типов. А — биаторовый, Б — лецидеевый; В — леканоровый: 1 — зона водорослей (альгальная зона); 2 — гипотечий, 3 — гимениальный слой, 4 — слоевищный край, 5 — эпитеций, 6 — эксципул

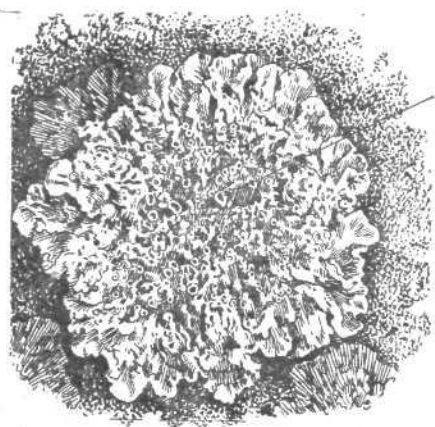


Рис. 15. Слоевище *Xanthoria parietina*:
1— апотеции

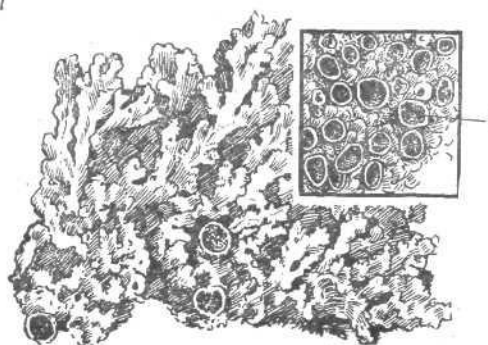


Рис. 16. Слоевище *Physcia pulverulenta*;
1 апотеции

Гастеротеции свойственны немногим накипным лишайникам (*Graphis*, *Opegrapha*). Они представляют собой удлиненные апотеции с узкими, простыми или разветвленными щелями.

Перитеции лишайников кувшиновидной формы, погружены в слоевище, на поверхность выступают узким отверстием. У ряда видов обнаружены ложные плодовые тела (псевдотеции).

Развитие плодовых тел длится 4—10 лет. Спороносят они тоже очень долго, сотни лет, образуя огромные количества сумкоспор. Из проросшей споры формируется вначале прототаллом, который превращается в лишайник лишь в том случае, если в гифы попадает соответствующая водоросль, что бывает нечасто. У некоторых же лишайников выработались своеобразные приспособления для совместного расселения их компонентов: фикобионт располагается в гимениальном слое плодовых тел, размножается, и созревшие сумкоспоры выбрасываются вместе с водорослями, что облегчает развитие нового слоевища.

10. Экологически группы лишайников. Распространение лишайников.

По отношению к субстрату и факторам окружающей среды лишайники подразделяют на ряд экологических групп. Различают лишайники, растущие на почве, деревьях, камнях и других субстратах, которых насчитывается свыше 200. Основное условие поселения лишайников — длительная неподвижность субстрата. Трофические (пищевые) связи, вероятно, не имеют большого значения, хотя известны группы лишайников, предпочитающие субстраты с определенными химическими свойствами.

Среди **эпигейных** (напочвенных) лишайников различают кочующие формы, у которых связь с почвой практически отсутствует и они переносятся ветром (например, пармелия блуждающая — *Parmelia vagans*, аспидилия съедобная — *Aspicilia esculenta* и др.), и постоянно прикрепленные формы. Последние поселяются на бедных питательными веществами почвах (песчаных, торфянистых и т. п.), малопригодных для развития других растений. Огромные пространства тундр и лесотундр покрыты лишайниками, среди которых преобладают виды кладония — *Cladonia*, кладина — *Cladina*, алектория — *Alectoria* цетрария — *Cetraria*, стереокаулон — *Stereocaulon* и др. Обычна охролеchia виннокаменная — *Ochrolechia tartarea*, обрастающая беловатой корочкой мхи и другие растения. (В лесах эпигейные лишайники встречаются в редколесье и на опушках, где обычны (виды *Cladonia*, *Cladina*) пельтигера — *Peltigera* и др. В сухих борах-беломошниках развит лишайниковый покров из кустистых лишайников. На замшелых отмерших стволах деревьев в лесах северной и умеренной зон флора лишайников близка к флоре напочвенных лишайников и представлена видами *Cladonia*, *Cladina*, *Peltigera*,

беомицес — *Baeomyces*, *Cetraria*, нефрома — *Nephroma* и др. Эпигейные лишайники, развивающиеся в пустынях и полупустынях, обычно представлены накипными формами, хорошо различимыми лишь во влажный период года.

Эпифитные лишайники, растущие на стволах и ветвях деревьев и кустарников, включают накипные, кустистые и листоватые формы. Среди накипных имеются гипофлеодные виды, слоевища которых развиваются под корой, и эпифлеодные, слоевища которых произрастают на коре. К наиболее распространенным эпифитным кустистым и листоватым лишайникам относятся виды *Parmelia*, *Hypogymnia*, фисция — *Physcia*, *Evernia*, *Cetraria*, *Usnea* и др. Имеется некоторая приуроченность разных видов лишайников к древесным породам и частям деревьев (основанию, средней и верхней части стволов и ветвям). Ведущие факторы адаптации к этим условиям — физические и химические свойства коры, освещенность и влажность. Во влажных условиях горных ущелий эпифитные лишайники затрудняют доступ воздуха к коре, способствуют накоплению влаги и являются приютом для насекомых и грибов, многие из которых разрушают древесину. (Возможен переход эпифитных лишайников с коры на мелкие веточки, листья и хвою [например, *H. physodes* может развиваться и на хвое елей])

Эпифильные лишайники, растущие на листьях и хвое вечнозеленых пород, немногочисленны и произрастают главным образом в тропиках и субтропиках. Развиваются они на поверхности листьев, редко проникая в их ткани. Вопрос о паразитизме лишайников до сих пор не решен, хотя имеются наблюдения, что среди эпифильных лишайников существуют переходные формы от чистого эпифитизма к умеренному паразитизму. На юге СССР на листьях чая паразитирует катиллярия бутеля — *Catillarta bouteillei*. Снижая фотосинтез, этот лишайник ослабляет чайный куст.

К **эпиксильным** лишайникам, развивающимся на обработанной, обнаженной или гниющей древесине относятся многочисленные виды накипных, листоватых и кустистых лишайников. Видовой состав их близок к флоре лишайников других субстратов данной местности.

Эпилитные лишайники развиваются на каменистом субстрате. Среди них есть виды с накипными, листоватыми и кустистыми слоевищами. Накипные могут быть эндолитными — со слоевищем, целиком погруженным в субстрат, и полуэндолитными, у которых внутри субстрата находится только сердцевина и прикрепляющие слоевище гифы, а верхняя кора и альгальная зона — наверху каменистого субстрата. Из лишайников с накипными слоевищами на камнях произрастают виды плакопсис (*Placopsis*), веррукария (*Verrucaria*), леканора (*Lecanora*), лецидея (*Lecidea*), биатора (*Biatora*), ризокарпон (*Rhizocarpon*) и др., с листоватыми — виды *Parmelia*, *Cetraria*, *Physcia*, и др., с кустистыми — виды сферофорус (*Sphaerophorus*), стереокаулон — *Stereocaulon* и др. (Среди эпилитных лишайников имеются кальциефильные виды, поселяющиеся на известняках и других горных породах, содержащих известь, и кальциефобные, растущие на гранитах и других известковых породах).

Амфибические (водные) лишайники произрастают в непосредственной близости от воды (в зоне брызг, приливов, прибоя, часто заливаемой водой) или погружены в воду¹. Одним из приспособлений к жизни в этих условиях является защита органов размножения лишайникового гриба, которые закладываются глубоко в слоевище. Примером может быть *Dermatocarpon miniatum*.

Указанные экологические особенности лишайников накладывают отпечаток на их географию.

Ареалы, т. е. области распространения лишайников, различны, эти организмы встречаются во всех ботанико-географических зонах. Наибольшего развития они достигают в умеренных и холодных областях, в горах. Значительно реже они встречаются в очень влажных и теплых зонах (тропиках), а также в сухих местностях (пустынях).

Среди лишайников выделяют эврихорные виды с обширным ареалом и стенохорные — с более узким ареалом. Распространение лишайников обусловлено многими факторами, из которых основные — их способность противостоять неблагоприятному воздействию среды, массовое размножение, дальность и скорость переноса диаспор. Из факторов среды на распространение лишайников влияют температура, влажность и условия освещенности. От других растений они отличаются эвритермностью — развитием в условиях широкой амплитуды температур, например ризокарпон географический — *Rhizocarpon geographicum*, пельтигера собачья — *Peltigera canina* и др., встречающиеся от Арктики до тропиков. Распространение лишайников лимитирует отсутствие подходящего субстрата. Особенно это касается литотических лишайников, развивающихся на горных породах. Для них характерна стенотопность, т. е. узкий ареал, связанный с присутствием определенной горной породы. В отличие от них эвритопностью характеризуются виды, нетребовательные к субстрату. Например, *Xanthoria parletina* отмечена на мхе, растительных остатках, коре деревьев, выходах горных пород, железе, костях, рогах, черепице, кусках свинца, стекле, картоне, шлаке, старых плодовых телах трутовиковых грибов, слоевищах разных лишайников и других субстратах.

11. Роль в природе. Использование.

Роль лишайников в природе многообразна. Они аккумулируют солнечную энергию и создают органические вещества в местах, недоступных для других организмов. Выделяемые ими кислоты способствуют разрушению горных пород, и, таким образом, лишайники являются участниками почвообразовательных процессов. Они поселяются на скальных породах, щебнях и в других местах, где вместе с бактериями и некоторыми водорослями обживают их и создают условия для других организмов. С лишайниками связана жизнь сотен животных, около 300—400 беспозвоночных (улитки) и некоторых позвоночных, в том числе оленей, косуль, лосей и др. Кроме оленей, виды «оленьего мха» (ягеля): *Cladina rangiferina* (*Cladonia rangiferina*), *Cladina stellans* (*Cladonia alpestris*), *Cladina arbuscula* (*Cladonia sylvatica*), *Cladonia mitis* — могут потреблять и другие сельскохозяйственные животные — свиньи, овцы, коровы.

Участвуют лишайники и в общем круговороте веществ. О значении лишайников К. А. Тимирязев писал: «Выступит ли где из волн океана подводный утес; оторвется ли обломок скалы, обнаружив свежий, не выветрившийся излом; выпадет ли валун, века пролежавший под землею, — всегда, везде на голой бесплодной поверхности первым появляется лишайник, разлагая, разрыхляя горную породу, превращая ее в плодородную почву. Он забирается далее всех растений на Север, выше всех в горы, ему нипочем зимняя стужа, летний зной; медленно, но упорно завоевывает он каждую пядь земли, и только по его следам, по проторенному им пути появляются более сложные формы жизни». Долговечность, нетребовательность и устойчивость к неблагоприятным условиям среды делают лишайники в некоторых биогеоценозах (например, тундровых) основными компонентами.

Имеют лишайники и практическое применение. Некоторые их виды используются как пищевые добавки при выпечке хлеба и как деликатесы (в Японии). В ряде стран они добавляются в рацион животных. Особое значение имеют лишайники в народной, а также в научной медицине. Лишайниковые кислоты обладают антибиотическими и антимикробными свойствами. В СССР и в ряде других стран получены различные препараты для лечения бактериальных и грибных заболеваний (туберкулез, волчанка, фурункулез, варикозные и трофические язвы, травмы и др.). Используют лишайники и как сырье в парфюмерной промышленности для получения ароматических веществ и одновременно фиксаторов запаха. Особенно ценится на мировом рынке эверния сливовая (*Evernia prunastri*), известная под названием дубовый мох. Из нее получают ароматическое вещество — резиноид, используемый для производства духов. В Шотландии определенные виды изделий окрашивают лишайниковыми красителями.

Лишайники могут служить индикаторами чистоты воздуха (метод лишеноиндикации). Особенно заметна разница в количестве и видовом составе лишайников при уравнивании их флоры в естественных и культурных фитоценозах (например, в городских зеленых насаждениях).

Имеются виды лишайников, устойчивых (полеотолерантных) к городской среде и неустойчивых. Выявлена корреляция между загрязнением воздуха отходами промышленных производств (серным диоксидом, окислами азота, соединениями фтора и т. п.) и видовым разнообразием лишайников: (чем выше загрязнение атмосферы, тем менее богата их флора. При повышении загрязнения воздуха отмечается последовательное исчезновение лишайников: сначала вымирают кустистые, потом листоватые, затем накипные. Наиболее устойчивы к загрязнению некоторые виды *Xanthoria*, *Physcia*, анатихия — *Anaptychia*, *Lecanora* и др.

Значение лишайников в рационе человека невелико, хотя известно, что в Японии готовят различные блюда из умбиликарии съедобной — *Umbilicaria esculenta*, в пустынях Среднего Востока потребляют аспидию съедобную — *Aspicilia esculenta* (лишайниковую манну), в Египте при выпечке хлеба для его ароматизации добавляли эвернию шелушащуюся — *Evernia furfuracea*. Многие виды лишайников являются продуцентами желирующих веществ, применяемых в кондитерской промышленности. В качестве источника витамина С известна цетрария клобучковая — *Cetraria cucullata*. Во время Великой Отечественной войны в СССР был разработан способ промышленного получения глюкозы из слоевищ лишайников.

Некоторые виды лишайников (рочелла фукоидная — *Rochella fucoides*, *Ochrolechia tartarea*) ранее применялись для получения красок и лакмуса. Вещества, экстрагируемые из видов *Evernia*, рамалина — *Ramalina*, *Parmelia*, используются в парфюмерной промышленности. Многие лишайники продуцируют антибиотические вещества. К их числу относится усниновая кислота, образуемая *U. hirta*, *Alectoria ochroluca*, *Cladonia deformis* и др. На основе этой кислоты советскими исследователями создан противовоспалительный препарат «Бинан» (натриевая соль усниновой кислоты), применяемый в медицине.

При определении возраста горных пород и в археологии в последнее время применяют метод лишенометрии, основанный на знании ежегодного прироста лишайников, растущих на определенном субстрате и в определенной климатической области;

Среди лишайников почти нет ядовитых видов, хотя известны ядовитые свойства летарии вульпины — *Letharia vulpina* и некоторых других лишайников, содержащих вульпиновую кислоту, которая вызывает раздражение дыхательного, вазомоторного и рвотного центров центральной нервной системы млекопитающих, сопровождающееся затруднением дыхания, судорогами, повышением кровяного давления. Некоторое ядовитое действие оказывает на животных поедаемая ими *Xanthoria parietina* и др.

12. Классификация лишайников

Классификация лишайников базируется на признаках и систематической принадлежности микобионтов. Отдел содержит около 20—30 тыс. видов. Они распределены в основном по двум классам: сумчатые и базидиальные; класс несовершенных лишайников очень малочисленный и недостаточно изучен.

У представителей класса **сумчатые лишайники** (*Ascolichenes*) микобионтом являются сумчатые грибы. Это самая многочисленная (почти все лишайники, за исключением нескольких десятков видов) и древняя по происхождению группа организмов. Они берут начало от примитивных сапротрофных сумчатых грибов, вступивших в симбиоз с сине-зелеными, зелеными, реже желто-зелеными и бурыми водорослями. В процессе эволюции образовались накипные, листоватые и кустистые

слоевища. Плодовые тела у сумчатых лишайников представлены апотециями, перитециями и гастеротециями аскогигимениального и асколокулярного типов. В зависимости от формы плодового тела выделяют два подкласса: пиренокарповые и гимнокарповые.

Подкласс пиренокарповые (Pyrenocarpeae) объединяет лишайники, микобионт которых образует перитеции как аскогигимениального, так и асколокулярного типов. Слоевиища этих лишайников в основном накипные, иногда кустистые, гомео- или гетеромерного строения.

В подклассе, один порядок пиренокарповые (Pyrenocarpales). Он содержит 70 родов.

Род дерматокарпон (Dermatocarpon) одноименного семейства — типичный представитель порядка. Слоевиище его листоватое или листовато-чешуйчатое, приподнимающееся. Сумки битуникатные с 8 или изредка с другим количеством спор.

Дерматокарпон матово-красный (*D. miniatum*) встречается нечасто, обитает на каменистых субстратах.

Подкласс гимнокарповые (Gymnocarpeae) объединяет лишайники, которым свойственны апотеции или гастеротеции с унитуникатными сумками. Слоевиища у них гомеомерного и гетеромерного строения, накипной, листоватой и кустистой формы. В подклассе 250 родов, объединенных в 4 порядка; калицевые, артониевые, графидовые и круглоплодные.

Наиболее известны и часто встречаются представители порядка круглоплодные (Cyclocarpales), включающего лишайники с округлыми апотециями, у которых диск с четко выраженным краем. Слоевиища у них хорошо развитые, с ясно дифференцированной анатомической структурой, гомеомерные или гетеромерные, разнообразные по форме и размерам. В состав порядка входит 30 семейств, представители которых широко распространены по земному шару.

Род пельтигера (Peltigera) одноименного семейства объединяет крупнолистоватые, в основном напочвенные лишайники с апотециями, развивающимися на концах лопастей с верхней стороны слоевища. В роде 70 видов.

Пельтигера собачья (*P. canina*) имеет слоевище в виде больших пластин, рассеченных на крупные извилистые по краям лопасти. Апотеции располагаются на концах зауженных лопастей. Они овальные, красновато-коричневые, до 0,5—1 см шириной. Споры удлинённые, 4—8-клеточные. Обитает пельтигера собачья на почве в лиственных и смешанных лесах, в основном на опушках, встречается и в других местах.

Род пармелия (Parmelia) одноименного семейства объединяет виды с листоватыми, редко — с кустистыми различно окрашенными слоевищами. Апотеции у них леканорового типа. Сумки с 8, реже с большим количеством одноклеточных спор. В роде 600 видов; в СССР обитает 80. Повсеместно распространены пармелии шероховатая (*P. aspersa*), усыпанная (*P. conspersa*), оливковая (*P. olivacea*), бороздчатая (*P. sulcata*) и др.

Род кладония (Cladonia) одноименного семейства объединяет виды со слоевищами, разделенными на две части; первичную и вторичную. Первичная располагается горизонтально, состоит из чешуек разной формы и величины, покрывающих субстрат. Вторичная часть занимает вертикальное положение и называется подецием. Подеции могут быть палочковидные, ветвящиеся и других форм. Они нередко покрыты чешуйками — филлокладиями, увеличивающими их ассимиляционную поверхность. Известно более 300 видов (в СССР 100) данного рода.

Кладонии оленья (*C. rangiferina*), лесная (*C. sylvatica*), альпийская (*C. alpestris*) и другие широко распространены в хвойных лесах. Они относятся к напочвенным лишайникам, известным под названием олений мох, ягель. Всего таких лишайников насчитывается около 40 видов.

Класс базидиальные лишайники (Basidiolichenes) представляет малочисленную (20 видов) специфическую группу преимущественно тропических организмов. В недавнее время они обнаружены в умеренной зоне и даже в Субарктике. Микобионтом у них являются афиллофоровые и агариковые грибы, фикобионтом — сине-зеленые и зеленые водоросли.

Специфика базидиолишайников в том, что плодовые тела их живут не более года (у сумчатых же — несколько сотен лет). На ряде представителей можно проследить определенные этапы эволюции базидиальных лишайников. Среди них имеются лишайники, состоящие из грибницы, между клетками которой свободно располагаются клетки водоросли; у других наблюдается паразитизм гриба на водоросли. В большинстве случаев симбиоз факультативен. Это свидетельствует о том, что базидиальные лишайники еще не сформировались полностью; у них отсутствуют специфические вещества и структуры тела.

Использованная литература:

1. Курс низших растений: Учебник для студентов ун-в. Под ред. М.В. Горленко. — М.: Высш. шк., 1981 г.
2. Стрельская О.Я. Низшие растения. Систематика. Под. Ред. акад. Н.А. Дорожкина. — Мн.: Вышэйшая школа, 1985.
3. Жизнь растений В 6 т. Т.3 Водоросли / Под ред. М.М. Голлербаха. — М.: Просвещение, 1977.
4. Г. Бязров Лишайники в экологическом мониторинге. — М.: Научный мир, 2002. — 336
5. Голубкова Н.С. К вопросу о происхождении и путях эволюции лишайникового симбиоза // новости систематики низших растений. СПб.: Наука, 1993. Т. 29. С. 84-104.
6. Рейвн П., Зверт Р., Айкхорн С. Современная ботаника. Т.1. — М.: Мир, 1990.
7. Гарибова Л.В., Лекомцева С.Н. Основы микологии: Морфология и систематика грибов и грибоподобных организмов. Учебное пособие. Москва: Товарищество научных изданий КМК. 2005. 220 с.

Дополнительная новая литература:

- 1) Альгология и микология: учеб. пособие / А.С.Шуканов [и др.]. — Минск : БГУ, 2009 — 423 с.
- 2) Белякова Г.А Ботаника: в 4 т. Т. 1. Водоросли и грибы : учебник для студ. высш. учеб. заведений / Г.А Белякова, Ю.Т.Дьяков, К.Л.Тарасов — М.: Издательской центр «Академия», 2006.
- 3) Белякова Г.А Ботаника: в 4 т. Т. 2. Водоросли и грибы : учебник для студ. высш. учеб. заведений / Г.А Белякова, Ю.Т.Дьяков, К.Л.Тарасов — М.: Издательской центр «Академия», 2006 — 320 с.
- 4) Альгология и микология: Летняя учебная практика: учеб. пособие / А.С.Шуканов [и др.]. — Минск: БГУ, 2007.

Важный учебник, но не использованный. Ботаника: Курс альгологии и микологии: Учебник / Под ред. Ю.Т.Дьякова. — М.: Изд-во МГУ, 2007. — 550 с. — (Классический ниверситетский учебник). Материал по этому учебнику проработать самостоятельно.

Вопросы для самоконтроля и контроля по теме «Лишайники»

1. Морфологические типы талломов лишайников.
2. Анатомическое строение талломов лишайников.
3. Сравнить фотобионт и свободно живущие водоросли и цианобактерии.
4. Сравнить микобионт и свободно живущие грибы.
5. Размножение лишайника как целостного организма.
6. Размножение компонентов лишайника.
7. Обосновать вывод: Лишайник — целостный организм, имеющий ряд специфических признаков.
8. Обосновать вывод: Лишайник имеет двойственную природу и состоит из 2-х компонентов.

9. Термины: ризоиды, гомф. налипной таллом, эпилитные лишайники, эпиксильные лишайники, лецидеиновый (лецидеевый) апотеций, соредии, ризины, альгальный слой, эпигейные лишайники, эпифитные лишайники, леканориновый апотеций, изидии.

10. См. вопросы для самоконтроля в лабораторном практикуме на стр. 72-73.

Ответить на вопросы к тестированию в учебном пособии: Свирид А.А. Атлас контроля знаний по микологии и альгологии: пособие / А.А.Свирид, А.В.Деревинский, И.В.Бученков. – Минск: БГПУ, 2011. – 192 с.

Лекция 13. Грибоподобные организмы. Отдел Oomycota. Слизевики Отдел Миксомикота (Mucromycota). Отдел Плазмодиофоромикота (Plasmodiophoromycota). Отдел Акразиомикота (Acrasiumycota).

Цель: Познакомить с особенностями строения, размножения, онтогенеза, образа жизни грибоподобных организмов; обосновать неоднозначное положение отделов в системе организмов, основываясь на особенностях биохимии, строения, размножения, онтогенеза представителей.

Вопросы для рассмотрения.

1. Грибоподобные организмы.
2. ЦАРСТВО ХРОМИСТА – *CHROMISTA*. Отдел Оомикота (Oomycota). Местообитание и образ жизни. Характерные особенности строения. Классификация.
3. Порядки Saprolegniales и Peronosporales.
4. Своеобразие слизевиков. Положение слизевиков в системе организмов. Принципы классификации.
5. Отдел Миксомикота. Общая характеристика, биология. Ликогала, стемонитес.
6. Отдел Плазмодиофоромикота. Отличительные признаки. Возбудитель килы капусты.
7. Отдел Акразиомикота. Краткая характеристика.
8. Отдел Диктиостелиевые. Краткая характеристика.

Учебно-методические материалы.

Презентация, фрагменты фильмов.

1. ЦАРСТВО ХРОМИСТА – *CHROMISTA*. Другое название царства, в которое входят названные организмы – царство страминопилы – ***Straminopila***.

Отличительные признаки царства:

3. митохондрии с трубчатыми кристами;
4. перистые жгутики с гликопротеиновыми трехчастными (трехчленными) мастигонемами (волосками);

По эколого-трофическим признакам в царство *Chromista* входят представители разных групп: 1 – большая группа автотрофных водорослей (диатомовые, золотистые, бурые, желтозеленые и др.),

2 – некоторые протисты и

3 – три отдела гетеротрофных грибов, которые считаются грибоподобными организмами, или *псевдогрибами* (Oomycota, Hyphochytridiomycota, Labyrinthulomycota).

Название хромиста происходит от слова *chromos* – цветной, окрашенный, что указывает на вхождение в данное царство хромофитных водорослей (другие названия этой группы водорослей: хромобионтные, охрофита, охриста). В настоящее время многие ученые придают этой группе хромофитных водорослей ранг отдела Ochrophyta, а отделы диатомовые, золотистые, бурые, желтозеленые и др. рассматривают в ранге классов. Другие ученые объединяют отделы в группу отделов с бурными пигментами. Мы придерживаемся второй точки зрения.

Первоначально считалось, что грибоподобные организмы, входящие в это царство, произошли от хромофитовых водорослей, потерявших хлорофилл, т.е. грибоподобные организмы интерпретировались как вторично бесцветные. Но в настоящее время больше

доказательств имеет гипотеза их происхождения от первично бесцветного монадного предка. Т.е., отделение Oomycota и др. грибоподобных организмов от общего эволюционного ствола произошло до возникновения автотрофности у близкородственных форм, а не в результате потери фотосинтезирующих пластид. Поэтому ряд систематиков выделяет их в особое царство *Straminopila*.

Исследование с помощью молекулярно-биологических методов строения генов рибосомальной РНК и некоторых белков и анализ полученных кластеров сходства и родства показал следующее: охрофиты возникли как гетеротрофная группа, далее от общего ствола отделилась ветвь (рис. 232 Т.2 «Ботаника», стр. 35), позднее приведшая к «грибоподобным организмам» и некоторым протистам (лабиринтулидам и бикозоецидам). Предок второй группы получил хлоропласт в результате вторичного симбиоза с клеткой красной водоросли. Внутри ветви уже автотрофных организмов хлоропласты могли утрачиваться и не однажды.

В связи с этими результатами (первичность гетеротрофных организмов) для наименования царства стали использовать другой термин, в котором нашли отражение наиболее существенные признаки (наличие волосков на жгутиках) всех организмов, включенных в состав царства – царство страминопилы – **Straminopila**. Название «страминопилы» происходит от двух греческих слов: stramen – соломина, полая трубочка, pila – волосок.

Страминопилы определяются как «протисты с трехчастными мастигонемами на жгутиках и с трубчатыми митохондриальными кристами или протисты, произошедшие от таких организмов»

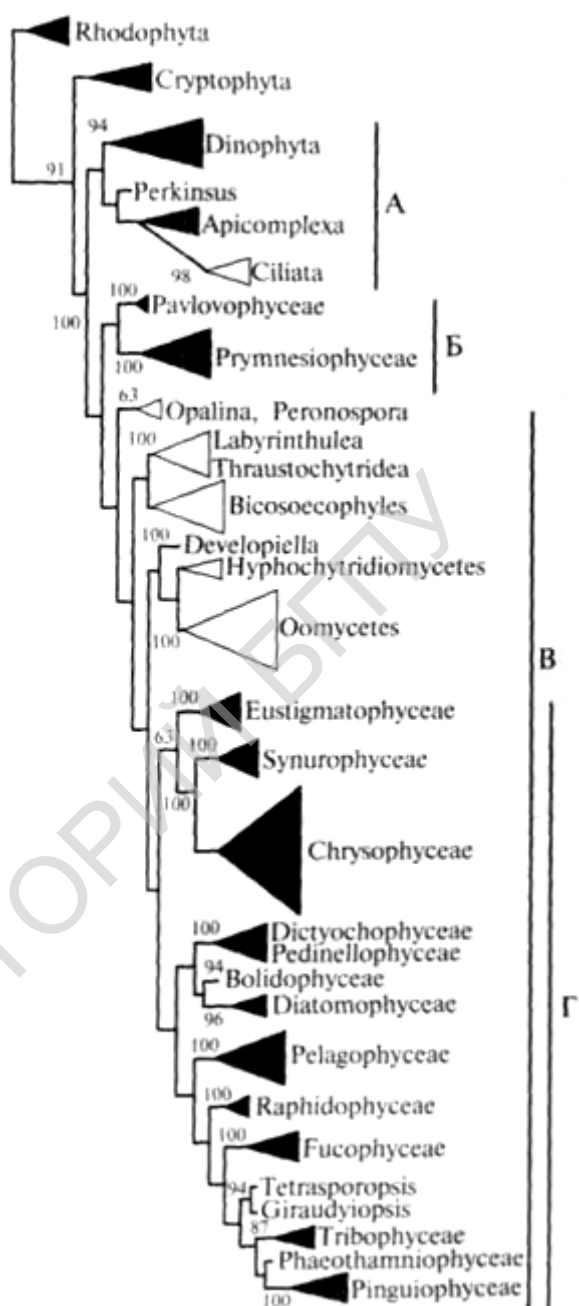
Другие важнейшие особенности царства:

- чаще два субапикальные или боковые гетероморфные жгутики (т.е., жгутики имеют разное строение – один с мастигонемами, а другой гладкий), из которых передний чаще более длинный (гетероконтные); если жгутик один, то он перистый.
- клеточная стенка целлюлозная (иногда с отложениями кремния);
- запасной продукт – β -1-3-глюкан (микотамин или хризотамин);
- особенности строения хлоропласта и состава пигментов у фотосинтезирующих представителей (рассмотрим при их изучении).

Из трех отделов грибоподобных организмов рассмотрим только один отдел Оомикота.

Рис. 232. Дерево, построенное на комбинировании трех деревьев (нуклеотидных и аминокислотных) генов SSUrRNA и *rbcL* (R.A.Andersen, 2004):

A — альвеоляты;
B — примнезиофиты;
B — страминопилы;
Г — охрофиты;
 темными треугольниками отмечены группы с фотосинтезирующими представителями



ОТДЕЛ ООМИКОТА (ООМУСОТА)

Представителями данного отдела являются водные (большинство), почвенные и наземные грибы, ведущие сапротрофный и паразитический образ жизни. Их можно встретить на остатках растительного и животного происхождения. Некоторые являются паразитами водорослей, водных грибов, беспозвоночных животных, амфибий, рыб, растений.

Вегетативное тело в основном представлено хорошо развитым неклеточным (несептированным, ценоцитным) мицелием. Основу клеточной стенки составляют целлюлоза, глюканы, а хитин обнаружен только у представителей порядка *Leptomitales*. Синтез лизина идет через диаминопимелиновую кислоту, что характерно для бактерий и высших растений. У всех остальных грибов – через α -аминоадипиновую кислоту. Синтез триптофана специфичен. Запасное вещество – водорастворимый глюкан – миколаминарин. Митохондриальные кристы трубчатые, а у всех остальных грибов пластинчатые.

Бесполое размножение осуществляется зооспорами, имеющими два жгутика (перистый – направлен вперед и бичевидный – назад), или (у большинства облигатных паразитов высших растений) конидиями, роль которых выполняют зооспорангии. Половой процесс по типу оогамии. Содержимое антеридия не дифференцировано на гаметы и представлено цитоплазмой с мужскими ядрами. Через оплодотворяющие отроги ядра с цитоплазмой переливаются в оогонии (сифоногамия) и оплодотворяют яйцеклетки. Образовавшаяся зигота превращается в ооспору, которая после периода покоя прорастает зооспорами, гифой или зооспорангием. Мейоз происходит в гаметангиях и большую часть жизни в течение вегетативной стадии и бесполого размножения грибы проводят в диплоидной фазе.

Отдел оомикота включает класс оомицеты (*Oomycetes*), в основу деления которого на порядки положены особенности организации таллома, бесполого и полового размножения и спороношения. Выделяют до 10 порядков, из которых рассмотрим два. У представителей порядка сапролегниевые (*Saprolegniales*) в оогонии образуется несколько яйцеклеток, на формирование которых идет все содержимое оогония. Зооспорангии являются слегка вздутыми концами гиф и мало от них отличаются. Зооспоры грушевидные и почковидные. У грибов из порядка пероноспорные (*Peronosporales*) в оогониях формируется одна яйцеклетка из части содержимого полового органа. Остаточная часть содержимого оогония (периплазма) окружает яйцеклетку, обеспечивает развитие ооспоры и формирование ее оболочки. Зооспорангии шаровидные, или другой формы. Зооспоры только почковидные.

Место отдела оомикота в системе организмов неоднозначно. В настоящее время по сочетанию основных вышеназванных признаков зооспор, физиолого-биохимических и молекулярно-генетических особенностей отдел *Oomycota* включают в царство *Chromista* вместе с гетероконтными хромобионтными водорослями и называют грибоподобными организмами.

- **Класс оомицеты (*Oomycetes*)**
- **Порядок сапролегниевые (*Saprolegniales*)**
- **Вид сапролегния паразитная (*Saprolegnia parasitica*)**

Сапролегния образует белый пушок мицелия длиной 1 см и более на поверхности трупов мух, куколок муравьев, семян конопли, кусочков белка вареных куриных яиц и др. (рис. 1). В субстрате развиваются короткие тонкие ризоидальные гифы, а пушок представлен более толстыми и маловетвящимися гифами.

На концах свободных гиф формируются булавовидные или цилиндрические зооспорангии, отделяющиеся перегородкой от гифы (рис. 2, А). В зооспорангиях

образуются зооспоры грушевидной формы, несущие два жгутика на переднем конце тела. Они выходят в воду через отверстие, расположенное на верхней части зооспорангия.

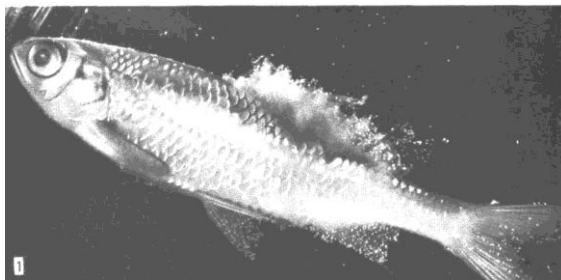


Рис. 1. Рыба, пораженная сапролегниевым грибом (виден пушок из гиф) (по: Мир растений, 1991).

После непродолжительного периода плавания (приблизительно полчаса) зооспоры останавливаются, покрываются оболочкой (инцистируются) и переходят в состояние покоя, а затем прорастают во второе поколение зооспор. Для этих зооспор характерна почковидная форма тела со жгутиками, прикрепленными сбоку, а также более длительный период плавания (50–60 минут). Оседая на субстрат, зооспоры втягивают жгутики, покрываются оболочкой и прорастают в мицелий. У представителей рода сапролегния формирующиеся новые зооспорангии могут вращать в оболочку старых, опустевших (явление пролиферации) (рис. 2, В).

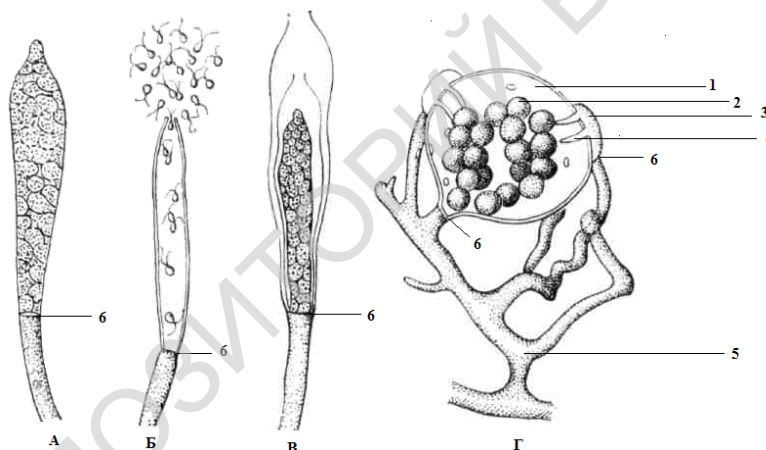


Рис. 2. Сапролегния (*Saprolegnia*) (по: Мир растений, 1991).

А – зооспорангий; Б – выход зооспор; В – пролиферация зооспорангия; Г – органы полового размножения: 1 – оогоний (вздутие на конце короткой боковой гифы-ножки), 2 – яйцеклетки, после оплодотворения ооспоры, 3 – антеридий (конечная клетка тонкой антеридиальной гифы), 4 – оплодотворяющие отростки антеридия, 5 – фрагмент ценоцитного мицелия, 6 – сплошная септа, отделяющая органы бесполого и полового размножения

Половой процесс осуществляется по типу оогамии. В оогониях, которые имеют округлую форму и развиваются на короткой боковой гифе, созревает несколько яйцеклеток. Антеридии развиваются у гомоталлических видов на том же мицелии, что и оогонии, а у гетероталлических видов – на другом. Роль гамет в антеридиях выполняет множество ядер. Антеридиальные ветви мицелия дорастают до оогония, антеридий плотно примыкает к его оболочке и образует отростки, проникающие через поры оболочек внутрь оогония. По отросткам цитоплазма и ядра антеридиев перетекают к яйцеклеткам. Один антеридий может оплодотворять одну или несколько яйцеклеток. После оплодотворения образуются ооспоры.

- Порядок пероноспорные (*Peronosporales*)
- Вид фитопфтора, или картофельный грибок (*Phytophthora infestans*).

Возбудитель поражает ботву, клубни картофеля, листья и плоды томатов и других представителей пасленовых. Пораженные части растения быстро отмирают, на листьях образуются бурые пятна отмершей ткани (рис. 4). Это связано с развитием мицелия, гифы которого распространяются по межклетникам, а внутрь клеток внедряются гаустории. По краю пятен образуется беловатый пушок из скопления зооспорангионосцев или конидиеносцев, которые пучками высовываются через устьица нижнего эпидермиса листьев. На концах этих симподиально ветвящихся гиф формируются лимонovidные (сравните с сапролегнией) зооспорангии (рис. 4). Каплями дождя, ветром они переносятся на здоровые листья или попадают через почву на клубни. В зооспорангиях образуются двужгутиковые зооспоры, которые прорастают в гифы, заражающие здоровые листья через устьица или эпидермис, а также клубни. В сухую погоду зооспорангии прорастают гифой, т.е. функционируют как конидии (приспособление к наземному образу жизни). Гриб гетероталлический. Половой процесс по типу оогамии. Зимует в виде мицелия в клубнях, а весной прорастает в листья и формирует спороношение.

Массовое развитие возбудителя и гибель растений наблюдается в дождливую погоду или во время тумана. Заражение клубней происходит в период уборки урожая. В хранилищах недостаточно подсушенные клубни начинают гнить. Развитие возбудителя активизирует амилазу клубней, поэтому крахмал расщепляется до глюкозы. Интенсивное развитие бактерий на пораженных клубнях способствует превращению сухой гнили в мокрую.

Меры борьбы: обработка растений медьсодержащими фунгицидами, просушивание клубней перед хранением, сжигание ботвы растений после уборки урожая.

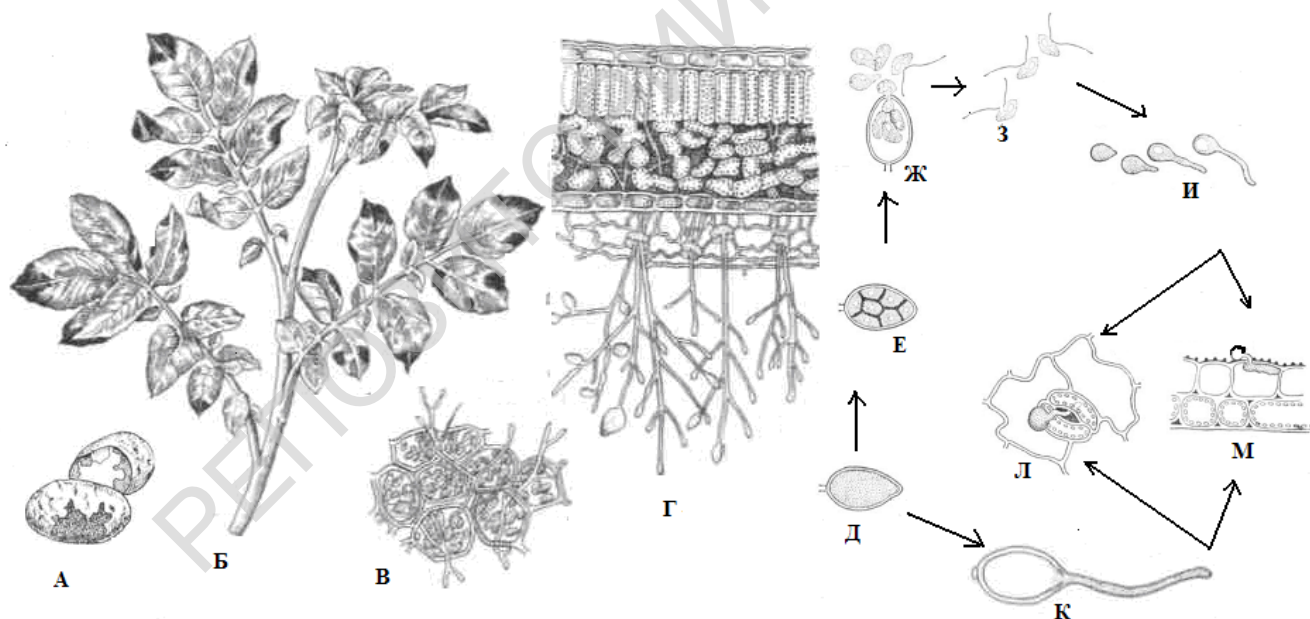


Рис. 4. Жизненный цикл фитофторы (*Phytophthora infestans*). (по: А – по: Курс низших растений, 1981;

Б – Г, К – по: Хржановский, Пономаренко, 1979; Д – И, Л, М – по: Мир растений, 1991).

А – клубень, пораженный фитофторой (свинцово-серые, чуть вдавленные пятна сухой гнили);

Б – побег картофеля, пораженный фитофторой (бурые пятна отмершей ткани на листьях);

В – мицелий фитофторы в ткани клубня; Г – разрез пораженного листа, на котором видны гифы гриба и зооспорангии (конидии) на зооспорангионосцах (конидиеносцах), прорастающих через устьица наружу;

Д – оторвавшийся зооспорангий (конидия); Е – формирование зооспор внутри спорангия в капельно-жидкой среде; Ж – выход зооспор; З – зооспоры; И – прорастание зооспоры гифой; К – прорастание конидии гифой при отсутствии влаги; Л – проникновение гифы в мезофилл листа через устьице;

М – внедрение гифы в ткань листа через кутикулу

РЕПОЗИТОРІЙ БГПУ

Слизевики

Царство Protozoa.

слизевики, или миксомицеты (Mycobionta)

1. Отличительные признаки и положение в системе организмов.

Слизевики – это особая эколого-трофическая группа организмов, которая объединяет разные по происхождению и родственным связям необычные эукариотные, гетеротрофные живые организмы, имеющие признаки животных, грибов и специфические признаки. (В XIX веке А. Де Бари назвал их «грибоживотными» – Mycetozoa)

В цикле развития слизевиков (миксомицет) чередуются вегетативная (трофическая) стадия и репродуктивная, у большинства есть подвижная стадия в виде зооспоры с двумя гладкими жгутиками.

Первая фаза – амeboидная – представлена амeboидными клетками, не имеющими клеточной стенки, которые питаются как осмотрофно (растворенными органическими веществами), так и с помощью эндоцитоза (фаго и пиноцитоз), поглощая бактериальные или дрожжевые клетки и частицы детрита.

Вторая фаза – плазмодиальная – формируется в результате того, что амeboиды образуют слизистую массу: 1 – (= плазмодии = надклеточные агрегаты) путем разрастания одной амeboидной клетки или слияния клеток или 2 – псевдоплазмодии путем координированной ассоциации отдельных клеток, не теряющих своей индивидуальности.

Третья фаза – плазмодии и псевдоплазмодии преобразуются в органы спороношения, на поверхности или внутри которых формируются покоящиеся споры.

Переход к каждой фазе регулируется внешними факторами (голоданием, освещением и др.) и сопровождается кардинальными изменениями в генетической регуляции внутриклеточных биохимических процессов.

В простейшем случае можно сказать, что слизевики питаются как простейшие животные (амебы) голозойно (фагоцитоз и пиноцитоз) с внутри организменным пищеварением, а распространяются как грибы с помощью спор, которые образуются в особых спорангиях или плодовых телах.

На трофической стадии по строению тела и способу питания близки к животным. На репродуктивной по спорообразованию в особых споровместилищах (простой, сложный спорангий, плодовое тело) – к грибам.

Специфические признаки миксомицет – вегетативное тело часто – плазмодии (надклеточные агрегаты в виде слизистых масс неопределенной формы). (хар-ка см. лабораторный практикум стр. 73)

Отсюда и **положение в системе организмов** неоднозначно:

В настоящее время относят к царству Protozoa. В пределах его отдел Myxomycotana называют Mycetozoa (грибы-животные).

Длительное время слизевики рассматривали и сейчас изучают в курсах микологии как представители грибов, объединяемых в ранге подцарства **Myxobionta**.

В последних учебниках: отделы распределяют между несколькими царствами:

Отделы: Myxomycota – Миксомицеты и Dictyosteliomycota – Диктиостелиевые относят к подцарству слизевики (Myxomycetobionti) царства Amoebozoa империи заднежгутиковые – Opisthokonta. Plasmodiophoromycota – Плазмодиофоровые – к царству

Отдел Acrasiomycota – Акразиевые – к царству Эугленобионты Euglenobiontes

Признаки миксомицет

сходные с грибами	сходные с животными	специфические для миксомицет
Спорообразование часто в специальных споровместилищах (плодовых телах или спорангиях)	Способ питания – путем заглатывания пищевых частиц (голозойный фагоцитоз и пиноцитоз) и/или всасывания	Вегетативное тело <u>часто</u> – плазмодии или псевдоплазмодии (надклеточные агрегаты в виде слизистых масс неопределенной формы)

	питательных веществ всей поверхностью тела, как простейшие животные. Строение тела – одноклеточные особи.	
--	---	--

2. Распространение и образ жизни.

Насчитывает 450-500 (около 1000) видов.

Встречаются по всему земному шару – от тундры до пустынь.

Большинство слизевиков обитают на отмерших растениях (в гнилой древесине в листовом опаде), помете животных, в почве как сапротрофы (их называют еще свободноживущие слизевики). Немногие – внутриклеточные паразиты растений.

3. Принципы классификации

- Уровень организации плазмодия,
- особенности цикла развития,
- образ жизни (сапротрофный или паразитический).

4 отдела: отдел Мухомycota – Миксомицеты

Plasmodiophoromycota – Плазмодиофоровые

Dictyosteliomycota – Диктиостелиевые

Acrasiomycota – Акрасиевые

4. Размножение в виде:

Вегетативное на трофической стадии:

- миксамебы - делением клетки митотическим;
- плазмодия - отделением участков, которые превращаются в миксофлагелляты - клетки, на переднем конце имеющие жгутики неравной длины, называемые еще зооспорами или бродяжками.

Бесполое спорообразование на репродуктивной:

- свободноживущего плазмодия - образованием плодовых тел со спорами;
- паразитического плазмодия - распадением на споры в клетке хозяина.

5. Обобщенный цикл развития.

Споры прорастают либо в миксофлагелляты (при наличии влаги), либо в миксамебы (при отсутствии влаги), далее они размножаются делением, затем попарно сливаются и образуют диплоидную миксамебу, которая в результате многократного митоза образует плазмодий.

Царство Protozoa.

Наличие фаготрофной стадии в цикле развития (способ питания - голозойный).

Для *Protozoa* характерно

- присутствие в жизненных циклах подвижных стадий с двумя одинаковыми жгутиками за исключением *Acrasiomycota* и *Dictyosteliomycota*, где она отсутствует,
- вегетативное тело (таллом) в виде плазмодия, одноядерной клетки (амебоида) или псевдоплазмодия. Размеры – от нескольких микрометров, миллиметров до нескольких десятков сантиметров в зависимости от его типа.
- в составе клеточной стенки может быть целлюлоза (*Мухомycota*, *Plasmodiophoromycota*) или она отсутствует (*Acrasiomycota*, *Dictyosteliomycota*);
- запасное вещество – гликоген (кроме *Acrasiomycota* и *Dictyosteliomycota*),
- синтез лизина происходит через ААД;
- таллом диплоидный (за исключением *Acrasiomycota* и *Dictyosteliomycota*),
- митоз центрический с центриолями,
- кристы трубчатые (у *Acrasiomycota* дисковидные).

Отдел Мухомycota – Миксомицеты

Типичные миксомицеты, имеющие: свободноживущий плазмодий (сапротрофный), подвижную стадию – миксофлагелляты. В состав клеточной стенки спорангиев и спор входит целлюлоза. Включает три класса. Рассмотрим один.

Класс Миксомицеты Миксогастровые или Собственно слизевики *Myxogasteromycetes*

Насчитывает около 400 видов (свыше 1000 по т.1. Ботаника), которые обитают в темных лесах, внутри гнилых пней, колод, под перегнивающими листьями (отрицательный фототропизм).

Вегетативное тело - свободноживущий плазмодий, размерами от нескольких миллиметров до 15-20 см и более.

Плазмодий - многоядерное цитоплазматическое голое образование, свободно перетекающая масса протоплазмы, способная пройти через шелковую ткань или фильтровальную бумагу практически без изменений (По Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн, 1990). Способен к амебоидному движению по субстрату, бывает трех типов:

- протоплазмодий - гомогенное образование, многоядерный амебоид микроскопических размеров внутри которого отсутствует циркулирующий ток протоплазмы;
- афаноплазмодий - тонкое с плохо различимой сетчатой структурой прозрачное образование без слизевого чехла, имеет на вегетативной фазе веерообразную форму, а перед споруляцией – кораллообразную;
- фанероплазмодий - более толстое и плотное тело веерообразной формы с хорошо развитым защитным слизистым чехлом и хорошо развитой сетчатой структурой. В нем имеются жилки. Жилки имеют вид трубочек и состоят из уплотненной наружной зоны и более жидкой центральной. В жилках происходит челночное движение протоплазмы, играющее важную роль в передвижении плазмодия.

Формируется плазмодий из миксамеб или жгутиковых клеток в ходе их развития:

- 1 – в результате множественных делений ядра амебоидной клетки,
- 2 – при слиянии отдельных амебоидных особей.

Химический состав: вода, белки (до 30%), гликоген, масло, ферменты, витамины, пигменты, окрашивающие тело в яркие цвета.

Способ питания:

- всасывает растворы органических веществ;
- активно заглатывает бактерий, дрожжевые клетки, амёб, простейших беспозвоночных животных, споры грибов (фагоцитоз), перемещаясь к источнику пищи со скоростью около 0,1 мм/мин. (положительный трофо- рео- и гидротаксис).

После периода вегетативного роста плазмодии выползают на сухие, освещенные места - отрицательный фототропизм сменяется на положительный. Первое время плазмодий имеет вид слизистой, окрашенной в разные цвета (желтый, красноватый, синеватый), или бесцветной, лепешки. Затем на поверхности образуются выросты, и все тело плазмодия превращается в плодовое тело. При этом все ядра одновременно делятся мейозом, содержимое плазмодия распадается по количеству ядер на одноядерные участки, формирующие клеточные стенки из целлюлозы и превращаются в споры. Массовое размножение наблюдается, когда дождливая погода сменяется на солнечную и сухую.

У большинства в спорангиях кроме спор формируется капиллиций в виде тонких нитей сплошных или трубчатых (т.е., полых внутри). Функция – разрыхление и рассеивание споровой массы после разрыва оболочки спорангия.

Нити капиллиция образуются из спавшихся при образовании спор вакуолей, находившихся в плазмодии. Вакуоли вытягиваются и сливаются в каналцы. Если внутрь вакуолей цитоплазма выделяет твердеющее вещество, похожее на вещество клет. оболочки спорангиев и спор, то получаются сплошные нити, если нет – то полые, стенки

которых – это затвердевающие стенки вакуолей. Нити *капиллиция*, несут утолщения в виде спиралей, колец, шипиков, видо- и родоспецифичны. Они способны к гигроскопическим движениям, благодаря чему и разрыхляют споровую массу.

Типы плодовых тел - спорофоров:

- плазмодиокарп – сидячее спороношение неправильной формы, при формировании которого плазмодий никак не изменяясь, покрывается перидием и вся его цитоплазма распадается на споры;
- спорокарпы или спорангии – одиночные, одетые перидием на ножке или сидячие споровместилища (плазмодий дифференцируется на много спорангиев, покрывающихся перидием, в которых его цитоплазма распадается на споры); спорангии образуются группами на поверхности плазмодия.
- эталии - группы спорокарпиев слившиеся на ранней стадии развития и одетые общим перидием, который называется **кортекс**.

Общий план строения спорокарпа: в основании имеется стерильное образование – гипоталлус из остатков плазмодия в виде тонкой плетки или сеточки у сидячих плодовых тел, либо в виде ножки. Ножка может заканчиваться у основания спороносной головки или входить внутрь нее, формируя колонку. Внутри – капиллиций или псевдокапиллиций и масса спор.

При созревании спор, перидий вскрывается, споры рассеиваются. Этому способствуют капиллиций.

Внутри плодовых тел эталиев образуется *псевдокапиллиций* в виде плоских ветвящихся нитей, одним концом прикрепляющихся к перидию.

Нити псевдокапиллиция – это остатки разрушенных стенок спорангиев под общим перидием эталия. Они увеличивают механическую прочность эталия, но не участвуют в разрыхлении спор.

Спора при благоприятных условиях поглощает воду, разламывает клеточную стенку и прорастает либо в миксофлагелляты (при наличии влаги), либо в миксамебы (при отсутствии влаги), далее они размножаются делением, затем копулируют (плазмогамия и кариогамия) и образуют диплоидную миксамебу, которая в результате многократного митоза образует плазмодий.

Отличаются большой пластичностью: в неблагоприятных условиях могут образовывать *склероции* - утолщенную твердую массу, или *инцистироваться* миксамебы или миксофлагелляты.

Гетерокариоз или разнокачественность ядер может возникать в результате слияния диплоидных плазмодиев разных организмов, либо от слияния диплоидного плазмодия и гаплоидной миксамебы.

Легко культивируются и используются как удобные объекты в цитологических, генетических, физиологических и других исследованиях.

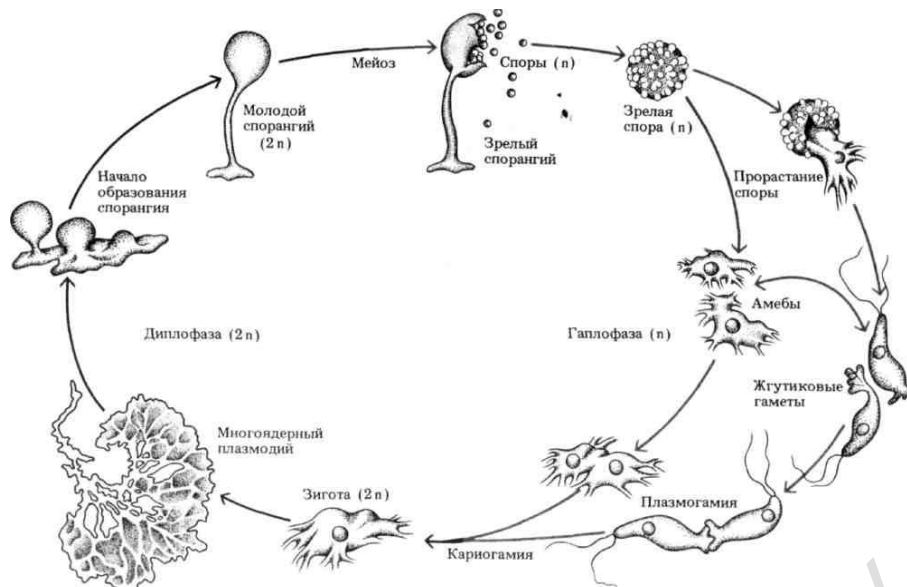


Рис. 50. Жизненный цикл типичного миксомицета (*Мухомыцеты*).

Пор. Лицевые *Liciales*

Объединяет сапротрофов, у которых формируются псевдоэталлии и эталлии. Капиллиций и колонка отсутствуют, имеется псевдокапиллиций. Известно около 30 видов.

Пр. Ликогала древесинная *Lycogalaepidendum*

В народе называемая «Волчье вымя» встречается на пнях, мертвой древесине. Окраска - кораллово-красная.

Один из самых распространенных и заметных слизевиков, известный еще с XVI в. Крупные, до 1,5 см эталлии этого вида образованы множеством полностью слившихся спорангиев. В молодом состоянии эталлии *L. epidendrum* имеют карминно-розовую окраску.

Размножается эталлиями, размерами с горошину, располагающимися группами. При созревании спор эталлии буреют, перидий становится тонким, покрывается бородавочками, сверху образуется отверстие, из которого вылетают споры. В этом виде эталлии похожи на мелкие грибы-дождевики.

Пор. Стемонитовые *Stemonitales* P. *Stemonitis*

Виды родов чаще имеют цилиндрические спорангии на ножках.

Плазмодий нежный, прозрачный, образуется на гниющей древесине, отмерших ветвях, листьях. Размножается спорами, которые образуются в спорокарпах цилиндрической формы, располагающихся группами. При созревании перидий быстро исчезает и спорокарпы похожи на крошечные перышки темно-коричневого цвета, размерами 5-15 мм. Каждый спорангий сидит на длинной ножке, которая внутри спорангия образует колонку, к ней прикрепляются нити капеллиция, образующие нежную сеточку. Капеллиций образуется из вакуолей плазмодия.

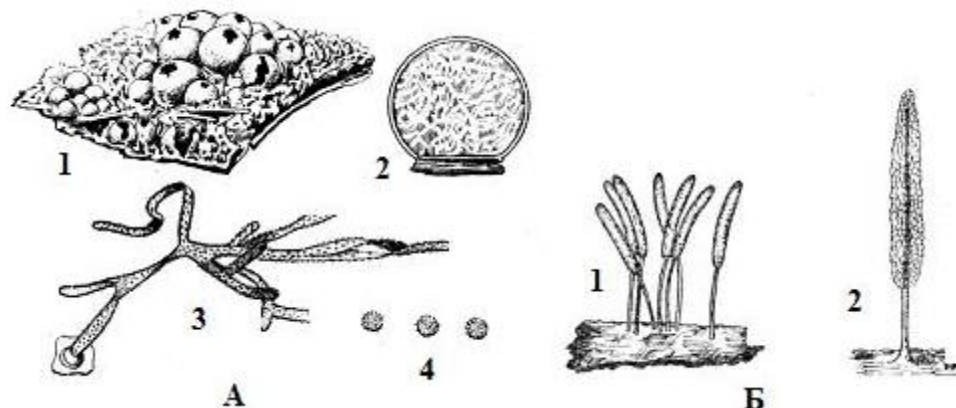


Рис. 49. Представители миксомицет (*Мухомыцеты*)

А – *Lycogala*: 1 – эталлии, 2 – зрелый эталлий в разрезе, 3 – нить псевдокапиллиция,

4 – споры; Б – *Stemonitis*: а – зрелые спорангии; б – ножка с колонкой и капиллицием.

Отдел **Plasmodiophoromycota** – Плазмодиофоровые

Единственная группа слизевиков, полностью перешедшая к паразитическому образу жизни.

На вегетативной (трофической стадии) вегетативное тело – внутриклеточный паразитический плазмодий. На растении вызывают гипертрофию тканей и образование галлов, наростов. Споры созревают внутри клеток хозяина, нет спорангиев. Способны в почве длительно сохранять жизнеспособность. Характерен сложный цикл развития с длительными гаплоидной и диплоидной стадиями. Две трофические и две расселительные стадии. Имеется подвижная стадия – миксофлагелляты. Половой процесс – изогаметогамия. В связи с паразитическим образом жизни утратили способность к фаготрофии и питаются только осмотрочно, не образуя пищеварительных вакуолей. Но эта точка зрения принимается не всеми.

Включает 1 класс, 1 порядок, 1 семейство одноименные, 4 рода.

Кл. Плазмодиофоровые *Plasmodiophoromycetes*

Пр. *Plasmodiophorabraceae* – возбудитель килы капусты

На корнях капусты образуются опухоли в результате гипертрофии и гиперплазии клеток, вызванные выделениями плазмодия. При поражении рассады растения погибают, а взрослых растений – образуются недоразвитые кочаны. Инфекционную природу болезни доказал в 1875 году русский ученый, основоположник фитопатологии в России, академик Михаил Степанович Воронин. Он описал в главных чертах цикл развития плазмодиофоры и предложил меры борьбы: прожигание почвы в парниках на 20 см вглубь, что достигается разложением костра на этом месте; отбор рассады и плетосмен. Многие детали впоследствии были уточнены другими исследователями. Но и до сегодняшнего дня нет детального изложения цикла развития. В учебной литературе имеются противоположные точки зрения на наличие той или иной стадии. Мы рассмотрим изложение одного из вариантов жизненного цикла по новому учебнику Лекомцевой и Гарибовой, 2005 г. «основы микологии», с. 191–192 с учетом рисунка и текста.

В клетках коры корня образуются миксамебы или плазмодии, которые распадаются на споры. При сгнивании корня споры (п) в почве прорастают либо в миксофлагелляты (при наличии влаги), либо в миксамебы (при отсутствии влаги), которые проникают в корневые волоски, где происходит плазмогамия миксамеб с образованием гаплоидного *первичного плазмодия*. Далее следует многократный митоз с образованием многоядерного плазмодия. Затем в нем образуются зооспорангии с миксофлагеллятами.

Миксофлагелляты из корневых волосков выходят в почву, где происходит их плазмогамия с образованием дикариона, заражающего кору корня. Ядра дикариона синхронно делятся митозом и образуют более крупный многоядерный *вторичный плазмодий*. Далее происходит кариогамия, затем мейоз и плазмодий распадается на споры.

При сгнивании корней споры (п) паразита попадают в почву. При прорастании спор образуются зооспоры, или миксамебы, заражающие здоровые растения через корневые волоски, пробивая с помощью шипа клеточную стенку хозяина. В клетках корневых волосков наблюдается слияние миксамеб (плазмогамия) результатом которого становится формирование первичного плазмодия с гаплоидными ядрами, претерпевающих ряд митотических делений. Из образовавшегося многоядерного плазмодия развиваются гаметангии или зооспорангии, а в них – гаметы или зооспоры, соответственно, выходящие из корневого волоска в почву. Они попарно сливаются без слияния ядер. Образовавшаяся дикариотичная клетка участвует в заражении корней капусты, давая начало новым, более крупным вторичным плазмодиям. В них многочисленные ядра, образующиеся в результате многократного митоза, попарно копулируют, формируя диплоидный плазмодий. Его ядра редукционно делятся, и плазмодий распадается на споры внутри клетки хозяина. Таким образом, часть цикла развития паразита проходит в корневых волосках, часть – в почве, а еще одна часть – в клетках корня [11].

Отдел **Acrasiomycota** – Акразиевые

Клеточные слизевики. Включает 30–40 видов. Трофическая стадия (вегетативная) – свободно живущие почвенные миксамебы. Перед размножением объединяются в

псевдоплазмодии (скопление амёб, не теряющих индивидуальность, но ведущих себя как единое целое). Репродуктивная или расселительная стадия представлена спороносным органом – сорокарпом, в котором споры формируются экзогенно. Отсутствует подвижная стадия (миксофлагелляты).

Сапротрофы в почве, на растительных остатках

Миксамебы овальной формы, имеют лопастные широкие псевдоподии. Ядро с центрально расположенным ядрышком. На переднем крае миксамебы расположена прозрачная цитоплазма без включений, на заднем – концевая лопасть с выделительными вакуолями – уроидная зона. Питание – фагоцитоз (одноклеточные организмы и даже амёбы своего вида).

Способны к вегетативному размножению путем бинарного деления клетки. При неблагоприятных условиях образуют микроцисты.

Половое воспроизведение для акразиомикот неизвестно.

При исчерпании запасов пищи или достижении критической плотности трофических клеток, клетки начинают собираться (агрегироваться), двигаясь поодиночке к центру агрегации и образуют псевдоплазмодий. Он имеет оранжевый цвет.

Псевдоплазмодий акразид не способен передвигаться как единый организм, остается неподвижным, не способен к фаготрофному питанию, является временной структурой, переходом от трофической к расселительной стадии.

Споруляция.

Сформировавшийся псевдоплазмодий начинает сразу приподниматься над субстратом, приобретая полусферическую форму и дифференцируясь на спороносный орган – сорокарп, состоящий из ножки и сорогена (головки). Сороген расчленяется на доли, каждая из которых образует простую или разветвленную цепочку спор. Споры образуются в результате округления отдельных амёб и образования ими клеточной стенки. Амёбы и в ножках также превращаются в споры.

Цикл развития.

Миксамеба – инцистирование – новое прорастание в миксамебу – размножение делением – агрегация миксамеб в псевдоплазмодий – формирование сорокарпа из ножки и сорогена – ветвление сорогена – образование цепочек спор – спора – прорастание в миксамебу.

Цикл развития *Acrasiarosea* следующий. Споры акразии, попав на соответствующий субстрат, прорастают в миксоамёбы, инцистирующиеся и прорастающие вновь. Далее миксоамёбы, занимающие определенную площадь субстрата, интенсивно делятся. При критическом числе размножившихся миксоамёб происходит их агрегация (объединение) в псевдоплазмодий, из которого формируется спороносный орган **сорокарп**, состоящий из ножки и **сорогена** – головки. Сороген ветвится, образуя цепочки спор, способные прорасти в миксоамёбы.

Филогенез.

Акразиевые рассматривают как филогенетическую ветвь свободноживущих почвенных амёб.

Обоснованием данного предположения служит отсутствие у подавляющего большинства акразиевых жгутиковой стадии.

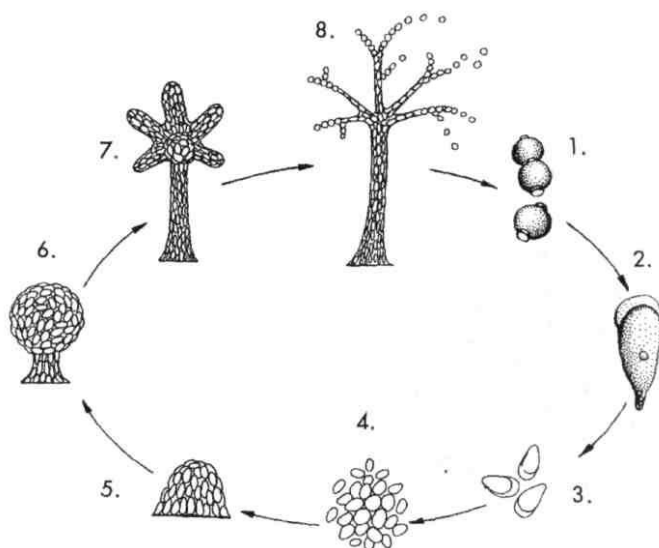


Рис. 54. Жизненный цикл акразид на примере *Acrasis* sp.

(по: Мюллер, Леффлер, 1995 и Глущенко В.И., Леонтьев Д.В., Акулов А.Ю., 2002).

- 1 – споры: видны хилумы, 2 – миксамеба: видна гиалоплазма (сверху) и уроидная зона (снизу), 3 – начало агрегация, 4 – псевдоплазмодий, 5 – полусферический сороген, 6 – головчатый сороген, 7 – молодой древовидный сорокарп, 8 – зрелый древовидный сорокарп.

Отдел Диктиостелиевые (*Dictyosteliomycota*)

Как и у акразиевых вегетативное тело диктиостелиевых – свободноживущие миксоамебы, агрегирующие в псевдоплазмодий и размножающиеся спорами.

В отличие от акразиевых имеет миксамебы с нитевидными выростами, псевдоподиями.

Диктиостелиуму присуща телеоморфа и половой процесс (хологамия). При этом сливаются две амёбы (плазмогамия) и, наконец, происходит заключительный этап полового процесса – кариогамия. Затем следует мейоз, в результате образуются гаплоидные миксоамебы, которые после агрегации образуют псевдоплазмодий.

Псевдоплазмодий способен передвигаться к источнику тепла. Далее формирует спорокарп и дифференцируется на ножку и спорофор. Клетки ножки не образуют споры.

Большинство представителей диктиостелиевых – копротрофы, поселяющиеся на экскрементах травоядных животных. *D. discoideum* обитает в навозе. Он представляет хороший объект для экспериментального изучения таксисов, цикла развития, механизмов питания и других биологических свойств.

Микологи предполагают, что диктиостелиевые происходят от наиболее простых *Мухомycota* (класс протостелиевые). Их сближает присутствие целлюлозы в клеточных стенках спорангиев и спор. Основное отличие сводится к отсутствию монадных структур (подвижных стадий).

В целом, происхождение всех миксомицетов (*Myxomycota*, *Plasmodiophoromycota*, *Dictyosteliomycota*, *Acrasiomycota*) связывают со свободноживущими почвенными амёбами или с амёбоидными жгутиковыми (флагеллятами).

ТЕМАТИКА ЛАБОРАТОРНЫХ ЗАНЯТИЙ

Занятие 1. Отдел Зеленые: классификация

Цель: Закрепить теоретические понятия. Изучить особенности строения, размножения представителей зеленых водорослей.

Вопросы для изучения.

1. Типы талломов, строение клетки, хлоропластов представителей классов: вольвоксовые (дуналиелла, хламидомонас, вольвокс), протококковые (хлорелла, гидродиктион), улотриксые (улотрикс, ульва), сифоновые (кладофора), конъюгаты (спирогира, кластериум, космариум).
2. Размножение и циклы развития представителей.

Задания. Смотри литература[13].

Учебно-методические материалы.

Таблицы, фиксированные образцы водорослей, микроскопы.

Занятие 2. Отделы Харовые, Желто-зеленые, Диатомовые водоросли: классификация.

Цель: Закрепить теоретические понятия. Изучить особенности строения, размножения представителей харовых, желто-зеленых и диатомовых водорослей.

Вопросы для изучения.

1. Отдел Харовые. Строение харофитного таллома и многоклеточных органов полового размножения (оогониев и антеридиев) на примере хары.
2. Цикл развития хары (гаплофазный).
3. Отдел Желто-зеленые водоросли. Строение сифонального таллома и одноклеточных оогониев и антеридиев на примере вошерии.
4. Цикл развития вошерии (гаплофазный).
5. Диатомовые водоросли: строение коккоидного таллома на примере клетки с панцирем.
6. Класс центрические диатомовые водоросли (мелозира, циклотелла), приспособленность к планктонному образу жизни.
7. Класс перистые диатомовые водоросли (синедра, фрагилярия, пиннулярия), приспособленность к донному образу жизни.
8. Размножение и жизненный цикл на примере мелозиры и пиннулярии.

Задания. Смотри литература[13].

Учебно-методические материалы.

Таблицы, фиксированные образцы водорослей, микроскопы.

Занятие 3. Отделы Бурые и Красные водоросли: классификация.

Цель: Закрепить теоретические понятия. Изучить особенности строения, размножения представителей харовых, желто-зеленых и диатомовых водорослей.

Вопросы для изучения.

1. Бурые водоросли: внешнее и анатомическое строение паренхиматозного таллома на примере ламинарии и фукуса. Концептакулы фукуса с антеридиями и оогониями.
2. Биология и цикл развития представителей классов феоценовые (ламинария) и циклоспорные (фукус).
3. Класс: Bangiophyceae. Строение пластинчатого таллома на примере порфиры.
4. Цикл развития порфиры.
5. Класс Florideophyceae. Строение псевдопаренхиматозного таллома на примере батрахоспермума.
6. Цикл развития батрахоспермума.

Задания. Смотри литература[13].

Учебно-методические материалы.

Таблицы, фиксированные образцы водорослей, микроскопы.

Занятие 4. Порядки Chytridiales, Mucorales

Цель: Закрепить теоретические понятия. Изучить особенности строения, размножения циклов развития представителей хитридиомицет и зигомицет.

Вопросы для изучения.

1. Отличительные признаки отдела Хитридиомицота и одноименного класса.
2. Вегетативное тело и способы размножения.
3. Классификация и характеристика важнейших порядков.
4. Биология и циклы развития представителей порядка хитридиевые: возбудителей черной ножки капустной рассады и рака картофеля. Строение таллома и цист синхитриума и ольпидиума.
5. Особенности вегетативного тела и размножения моноблефариса сферического.

6. Отличительные признаки зигомицет. Вегетативное тело и способы размножения.
7. Ценоцитный мицелий, спорангии, гаметангии, зигоспоры на примере мукора.
8. Классификация и характеристика важнейших порядков.
9. Биология и цикл развития представителей порядка мукоровые: мукор, ризопус, пиллоболус.
10. Особенности вегетативного тела и размножения энтомофторовых.

Задания. Смотри литература [16].

Учебно-методические материалы.

Таблицы, фиксированные образцы пораженных растений, культура мукора. Микроскопы.

Занятие 5. Отдел Ascomycota: классификация и представители

Цель: Закрепить теоретические понятия. Изучить особенности строения, размножения циклов развития представителей сумчатых грибов.

Вопросы для изучения.

1. Отличительные признаки аскомицет.
2. Вегетативное тело и способы размножения, строение плодовых тел.
3. Классификация и характеристика классов и важнейших порядков.
4. Класс гемiasкомицеты (Hemiascomycetes). Порядок сахаромицетовые (строение клетки дрожжей). Биология и цикл развития дрожжей.
5. Класс эуаскомицеты (Eurascomycetes). Порядки эризифовые (строение септированного мицелия, клейстотеция, сумки с сумкоспорами), спорыньевые (строение склероция), гелосиевые (строение конидиального спороошения монилии), пецицевые (строение апотеция, гимения, сумки с сумкоспорами). Биология и цикл развития представителей класса эуаскомицеты порядка эризифовые (возбудитель мучнистой росы), спорыньевые (возбудитель спорыньи злаков).
6. Класс локулоаскомицеты (Loculoascomycetes). Порядок плеоспоровые (внешний вид пораженных паршой плодов и листьев).

Задания Смотри литература [16].

Учебно-методические материалы.

Таблицы, культура дрожжей, фиксированные и гербарные образцы пораженных растений. Микроскопы.

Занятие 6. Класс Basidiomycetes

Цель: Закрепить теоретические понятия. Изучить особенности строения, размножения циклов развития представителей базидиальных грибов.

Вопросы для рассмотрения.

1. Отличительные признаки отдела Базидиомикота и одноименного класса.
2. Вегетативное тело, половой процесс и половое спороошение.
3. Цикл развития.
4. Подкласс холобазидиомицеты (Holobasidiomycetidae). Афиллофороидные и агариикоидные гименомицеты. Порядки: полипоровые, кантарелловые, болетовые, агарииковые, сыроежковые (внешняя форма, консистенция плодовых тел, внутреннее строение (перидий, мякоть, гименофор), внешний вид гименофора, внутреннее строение (трама, субгимений, гимений), клетки гимения (базидии, базидиолы, цистиды, щетинки), базидии, стригмы, базидиоспоры).
5. Группа порядков гастеромицеты (Gasteromycetidae). Порядки: дождевиковые (внешний вид плодового тела дождевика, внутреннее строение молодого (перидий и глеба) и зрелого плодового тела (нити капиллиция и базидиоспоры)), гнездовковые, веселковые.
6. Подкласс гетеробазидиомицеты (Heterobasidiomycetidae). Порядок дрожалковые.

Задания. Смотри литература [16].

Учебно-методические материалы.

Таблицы, фиксированные и гербарные образцы плодовых тел. Микроскопы.

Занятие 7. Порядки Uredinales и Ustilaginales.

Цель: Закрепить теоретические понятия. Изучить особенности строения, размножения циклов развития представителей устилагиниомицет и урединомицет как облигатных паразитов.

Вопросы для рассмотрения.

1. Общие признаки классов, покоящаяся спора. Принципы классификации.
2. Порядок Головневые (Ustilaginales) как паразиты злаковых культур. Общий вид пораженных разными видами головни органов злаковых растений, строение устоспор на примере возбудителя пузырчатой головни кукурузы. Пути инфицирования растений.
3. Биология и циклы развития важнейших представителей: возбудители головни проса, пшеницы, кукурузы. Меры борьбы.

4. Порядок Uredinales. Строение бесполой спор и спороношений возбудителя линейной ржавчины ржи и других ржавчинных грибов (пикниды, эцидии и эцидиоспоры, урединиумы и уредоспоры, телии и телиоспоры). Биология и цикл развития возбудителя линейной ржавчины ржи.

5. Строение спор головневых и ржавчинных грибов.

Задания. Смотри литература [16].

Учебно-методические материалы.

Таблицы, фиксированные и гербарные образцы пораженных растений. Микроскопы.

Занятие 8. Класс Hyphomycetes. Строение и размножение лишайников. Важнейшие представители.

Цель: Закрепить теоретические понятия. Изучить особенности строения, размножения цикла развития представителей дейтеромицот и лишайников.

Вопросы для изучения.

1. Порядок Hyphomycetales (Общий вид бархатистой плесени, вызываемой гифомицетовыми грибами на примере плесени, вызываемой пенициллами и аспергиллами).
2. Микроскопическое строение спороношения пеницилла (веточки, меточки, фиалиды, конидии).
3. Микроскопическое строение спороношения аспергилла (конидиеносец, пузыревидное вздутие, профиалиды, фиалиды, конидии). Конидиальные структуры других представителей.
4. Внешнее строение таллома (накипные, листоватые, кустистые).
5. Анатомическое строение таллома (гомеомерные, гетеромерные: верхняя кора, альгальный слой, сердцевина, нижняя кора).
6. Размножение лишайников (сорали и соредии, изидии, плодовые тела (леканоринового и лецидиевого типов)).
7. Важнейшие представители.

Задания. Смотри литература [16].

Учебно-методические материалы.

Таблицы, коллекции лишайников, микроскопы.

Занятие 9. Классы Oomycetes, Mucromycetes, Plasmodiophoromycetes

Цель: Закрепить теоретические понятия. Изучить особенности строения, размножения циклов развития представителей оомицет и слизевиков.

Вопросы для изучения.

1. Класс Oomycetes. Вегетативное тело и способы размножения на примере сапролегнии паразитической фитоглоты инфекционной.
2. Биология и цикл развития сапролегнии паразитической.
3. Биология и цикл развития фитоглоты инфекционной.
4. Класс Mucromycetes. Строение таллома и плодовых тел ликогалы и стемонитеса. Споры, нити капиллиция и псевдокапиллиция.
5. Цикл развития свободноживущего слизевика.
6. Класс Plasmodiophoromycetes. Внешний вид пораженного килой корня капусты. Внутриклеточный плазмодий и споры плазмодиофоры. Цикл развития

Задания. Смотри лабораторный практикум [16].

Учебно-методические материалы.

Таблицы, фиксированные образцы пораженных сапролегниозом рыбы, фиксированные и гербарные образцы пораженных фитоглотой и килой растений. Микроскопы.

Описания лабораторных работ и задания к ним имеются в самостоятельных изданиях практикумах:

Кавцевич, В.Н. Лабораторный практикум по альгологии. / В.Н. Кавцевич, А.А. Свирид, И.Э. Бученков. — Минск, 2004.

Свирид, А.А. Микология и лихенология. Лабораторный практикум. / А.А. Свирид, В.Н. Кавцевич, А.В. Деревинский, А.А. Деревинская. — Минск, 2007.

ТЕМАТИКА СЕМИНАРСКИХ ЗАНЯТИЙ

ТЕМА 1. МНОГООБРАЗИЕ, ЭВОЛЮЦИЯ, ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППЫ ГРИБОВ

Вопросы для изучения.

1. Разнообразие и эволюция вегетативного тела грибов.
2. Разнообразие и эволюция бесполовых и половых спороношений грибов.
3. Разнообразие и эволюция циклов развития.
4. Экологические группы грибов.
5. Значение грибов в природе.
6. Использование грибов в хозяйственной деятельности человека.
7. Классификация и филогенетические связи грибов.
8. История микологии как науки.

Задания

1. Принципы классификации грибов.
 - 1) Составить таксономические схемы царств Грибы, Хромиста и Протозоа.
2. Пути морфологической эволюции и онтогенеза грибов.
 - 1) Сравнить признаки отделов и классов грибов по таблице 1, проследить основные направления и выделить ступени эволюции грибов, связывающие их с водными предками и приспособления к сухопутному образу жизни:
 - в строении вегетативного тела;
 - в бесполом размножении;
 - в характере полового процесса;
 - в собственно половом размножении (образовании и рассеивании мейоспор);
 - в строении плодовых тел;
 - в характере смены ядерных фаз жизненных циклов.
3. Экологические группы грибов по топическому признаку.
 - 1) Составить схему экологических групп грибов по отношению к среде обитания.
 - 2) Указать виды грибов, обитающих в разных средах.
 - 3) Сделать вывод о таксономическом разнообразии грибов среды обитания.
4. Экологические группы грибов по трофическому признаку.
 - 1) Рассмотреть особенности биохимического состава грибов.
 - 2) Раскрыть своеобразие гетеротрофного типа питания грибов.
 - 3) Составить схему экологических групп грибов по отношению к питательному субстрату.
 - 4) Изучить специализацию грибов к сапротрофии. Указать виды сапротрофы.
 - 5) Проследить эволюцию приспособления грибов к паразитизму в результате специализации и освоения новых экологических ниш, составить возможные ряды форм:
 - а) по типу питательного субстрата – от сапротрофов к облигатным биотрофам (примеры).
 - б) по взаимосвязи с телом растения-хозяина – от внутриклеточного к внеклеточному паразитизму (примеры паразитов с внутриклеточным амёбоидом, внутриклеточным развитием мицелия, с мицелием, развивающимся в межклетниках и на поверхности);
 - в) по степени воздействия гриба-паразита на организм хозяина – некротрофия, угнетение, стимуляция жизненных процессов хозяина; двуххозяинный паразитизм (примеры).
 - 6) Изучить специализацию грибов к симбиотрофии в отличие от паразитизма:
 - а) микоризные грибы;
 - б) лишенизированные грибы.
5. Роль грибов в природе и в жизни человека.
 - 1) Составить схему, отражающую роль грибов в природе.
 - 2) Составить схему, отражающую роль грибов в жизни человека. Привести примеры грибов (указав систематическое положение), используемых в пищу, в промышленности (пищевой, фармацевтической, текстильной, кожевенной и др.); вызывающих

заболевания картофеля и овощных культур, злаков, ядовитые и патогены человека и животных.

6. История микологии как науки и роль отечественных ученых в ее развитии.

Указания к выполнению заданий по семинару:

Проверить выполнение всех заданий к лабораторным занятиям и сдать все темы по альбому.

1. Составить таксономическую схему разнообразия грибов и грибоподобных организмов, изучаемых в разделе «Альгология и микология».
2. Составить обобщающую таблицу по отделам и классам грибов.
3. Пользуясь материалами лекций и учебников, кратко ответить на задания к семинару номер 1-3. Можно при этом составить схемы.
4. Проработав учебную литературу, составить схемы по классификации экологических групп грибов (вопрос 4) и дать краткое описание каждой экологической группе с указанием видов.
5. Для выполнения 5 задания, проработав учебную литературу и выполнив задание 4, указать какую роль в природе выполняет каждая экологическая группа грибов. Можно дополнить предложенную схему или представить в ином варианте.
6. Для выполнения 5 задания, проработав учебную литературу, составить схемы по возможностям использования грибов в хозяйственной деятельности человека и дать краткое описание видов или их назвать (в зависимости от степени изученности видов в учебном курсе).
7. Для выполнения 7 и 8 заданий, проработав учебную литературу и используя материал лекций, записать важнейшие критерии классификации живого мира на разных этапах развития науки и соответственные им варианты имевшихся таксономических построений на уровне царств. Записать важнейшие отличительные признаки царства Грибы и царств Хромиста и Протозоа. Изобразить в виде схемы филогенетические связи грибов на уровне отделов и классов.
8. Для выполнения 9 и 10 заданий сделать небольшое сообщение (на 2 страницы) о жизни и научной деятельности любого ученого-миколога с обязательным указанием источника информации. Можно воспользоваться интернет-ресурсами.
9. Выполнить проверочную работу по разделу «Грибы и грибоподобные организмы»

ТЕМА 2. ЛИШАЙНИКИ КАК ЛИХЕНИЗИРОВАННЫЕ ГРИБЫ

взаимоотношения компонентов, экологические группы, распространение, роль в природе и использование.

Вопросы для изучения.

1. Специфические признаки и свойства лишайников: в анатомо-морфологическом строении вегетативного тела; способах размножения; физиолого-биохимических признаках; распространении и экологии.
2. Микобионт лишайника в сравнении со свободно живущими грибами.
3. Фотобионт в сравнении со свободно живущими водорослями и цианобактериями.
4. Основные концепции о взаимоотношениях компонентов в талломе.
5. Распространение и экологические группы лишайников.
6. Роль лишайников в природе и использование человеком.

Задания:

1. Укажите специфические признаки и свойства лишайников: в анатомо-морфологическом строении вегетативного тела; способах размножения; физиолого-биохимических признаках; распространении и экологии.
2. Охарактеризуйте систематическое положение компонентов лишайника.
3. Охарактеризуйте микобионт лишайника и сравните со свободно живущими грибами.

Выявите приспособления микобионта к жизни в воздушной среде и к симбиотическим взаимоотношениям, заполнив соответствующую таблицу:

Сравниваемые признаки	Свободноживущие грибы			Грибы лихенизированные
	сапротрофы	паразиты	микоризообразователи	

4. Охарактеризуйте фотобионт и сравните со свободно живущими водорослями и цианобактериями. Выявите приспособления фотобионта к жизни в воздушной среде и к симбиотическим взаимоотношениям, заполнив соответствующую таблицу:

Сравниваемые признаки	Свободноживущие водоросли	Фотобионты
-----------------------	---------------------------	------------

- Проанализируйте основные концепции о взаимоотношениях компонентов в таллеме. Какая из них считается наиболее доказанной и почему?
- Раскройте своеобразие симбиотической лишайниковой ассоциации в сравнении микоризой.
- Объясните, почему лишайники медленно растут.
- Объясните, почему распространение лишайников повсеместно, но в малопригодных для других организмов местах.
- Изучите экологические группы лишайников. Составьте схему.
- Составьте схему, отражающую роль лишайников в природе.
- Составьте схему, отражающую роль лишайников в жизни человека.
- История лихенологии как науки и роль отечественных ученых в ее развитии.
- Проследите, как изменялось мнение на положение лишайников в системе биоты.

Обобщающая таблица по темам 1 и 2:

Таблица 1 Характеристика основных групп талломных организмов в связи с образом жизни

Сравниваемые признаки	Группы организмов					
	Грибы-сапротрофы	Грибы-симбионты (микоризообразователи)	Грибы-облигатные паразиты	Лишайники (Лишайниковообразующие грибы)	Грибоподобные оомикоты	Слизевик
Представитель						
Внешний вид (Что мы видим невооруженным глазом?)						
Как выглядит вегетативное тело?						
Где живет вегетативное тело?						
Как долго живет вегетативное тело?						
Каким образом питается организм?						
Как быстро растет вегет. тело?						
Как скоро на нем образуются споры?						
Где образуются спороносные структуры?						
Структуры и споры бесполого размножения						
Структуры и споры полового размножения						
Как долго живет организм?						
Как долго живет плодовое тело?						
Какие структуры служат для переживания неблагоприятных условий?						
Сколько, какие и в какой последовательности сменяются этапы жизненного цикла?						
Составьте краткую характеристику вида						

Укажите общие признаки групп организмов. Составьте определительную карточку по распознаванию грибов, лишайников, слизевиков. Можно включить водоросли, растения и животных.

ТЕМА 3. МНОГООБРАЗИЕ, ЭВОЛЮЦИЯ, ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППЫ ВОДОРосЛЕЙ

Вопросы для изучения.

- Разнообразие и эволюцию талломов водорослей.
- Разнообразие и эволюция бесполого размножения водорослей.
- Разнообразие и эволюция полового размножения водорослей.
- Разнообразие и эволюция циклов развития водорослей.
- Экологические группы водорослей.
- Значение водорослей в природе.
- Использование водорослей в хозяйственной деятельности человека.

8. История альгологии как науки.
9. Развитие представлений о месте отделов водорослей в системе органического мира. Филогенетические связи водорослей.

Задания.

1. Принципы классификации водорослей.

- 1.1. Составьте таксономическую схему разнообразия отделов водорослей.
- 1.2. Рассмотрите рисунок 98 в атласе контроля знаний и укажите, какой цифрой обозначена форма видообразования, характеризующаяся объединением геномов или их частей у двух или более таксономически отдаленных микроорганизмов.

2. Строение клетки водорослей.

- 2.1. Опишите особенности строения клеточной оболочки.
- 2.2. Рассмотрите рисунок 99 и сделайте соответствующие подписи.
- 2.3. Охарактеризуйте строение хлоропласта в отделах водорослей и у высших растений.

3. Пигментный состав водорослей.

- 3.1. Составьте схему разнообразия пигментов водорослей.
- 3.2. Проанализируйте пигментный состав клеток представителей отделов водорослей и высших растений.

4. Строение и пути морфологической эволюции талломов водорослей.

- 4.1. Изучите разнообразие талломов водорослей.
- 4.2. Рассмотрите рисунок 101 и укажите, какими цифрами обозначены следующие типы талломов: монадный, амeboидный, гемимонадный, коккоидный, сарциноидный, нитчатый, разноритчатый, ложнотканевый, тканевый, сифональный, сифонокладальный.
- 4.3. Составьте схему возможных путей эволюции талломов.
- 4.4. Проследите наличие параллелизма эволюции талломов в разных отделах водорослей.

5. Размножение и жизненные циклы водорослей.

- 5.1. Составьте схему способов бесполого размножения водорослей.
- 5.2. Составьте схему способов полового размножения водорослей.
- 5.3. Составьте схему разнообразия циклов развития водорослей.
- 5.4. Рассмотрите рисунок 100 и охарактеризуйте каждую из представленных на нем схем циклов развития.
- 5.5. Проследите эволюцию смены ядерных фаз и места мейоза в цикле.

6. Экологические группы водорослей.

- 6.1. Составьте схемы классификации экологических групп водорослей.
- 6.2. Составьте краткое описание каждой экологической группы с указанием условий жизни в местообитании и приспособлений видов к данным условиям. Приведите примеры.

7. Роль водорослей в природе и использование их в деятельности человека.

- 7.1. Составьте схему, отражающую роль водорослей в природе.
- 7.2. Составьте схему, отражающую использование водорослей. Приведите примеры.

8. Место водорослей в системе органического мира.

- 8.1. Изобразите в виде схемы филогенетические связи водорослей на уровне царств и отделов.

9. История альгологии как науки. Роль отечественных ученых в ее развитии.

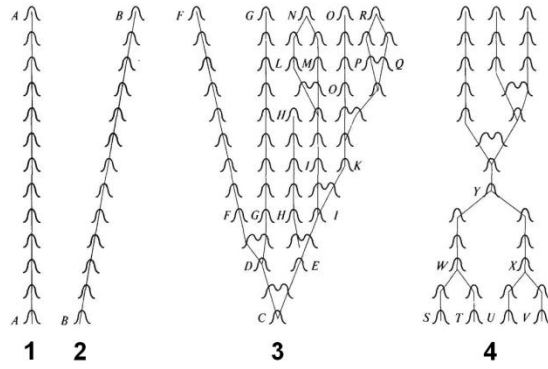


Рис. 98. Основные формы видообразования (по Н.Н. Воронцову, 1999)

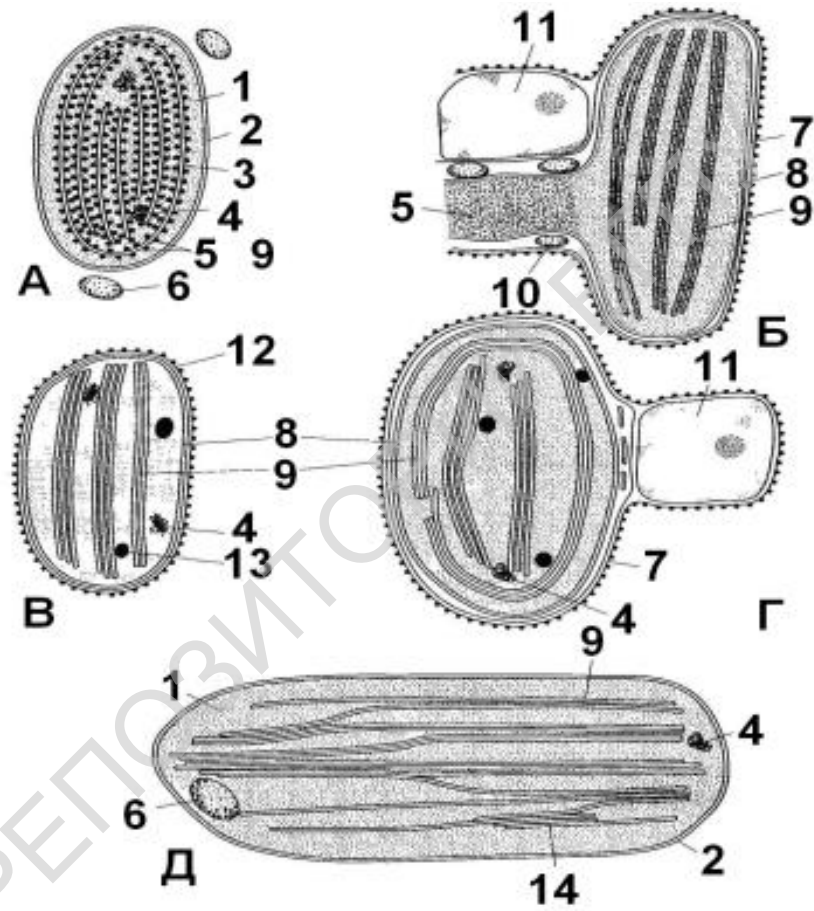


Рис. 99. Схема строения хлоропластов у эукариотических водорослей (по R.E. Lee, 1999)

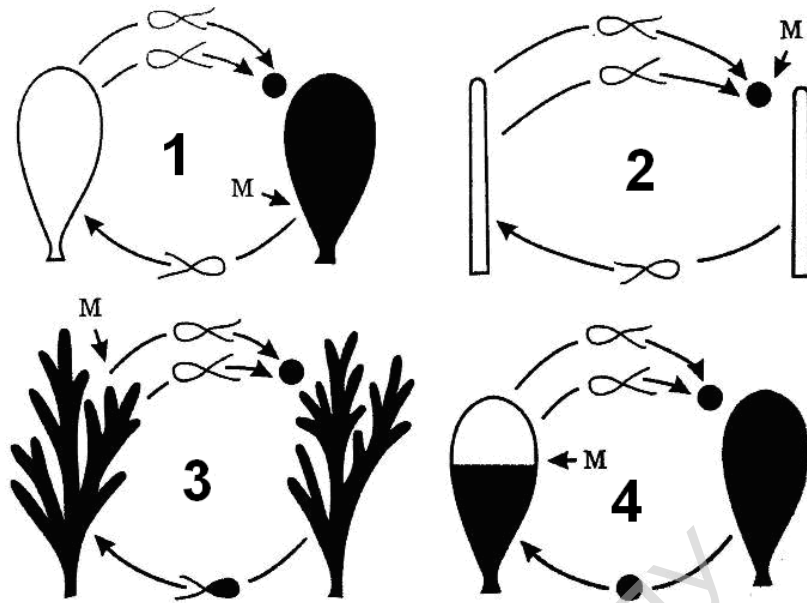


Рис. 100. Схемы циклов развития водорослей (по М.М. Голлербаху и др., 1977)
(□ – гаплоидная фаза, ■ – диплоидная фаза)

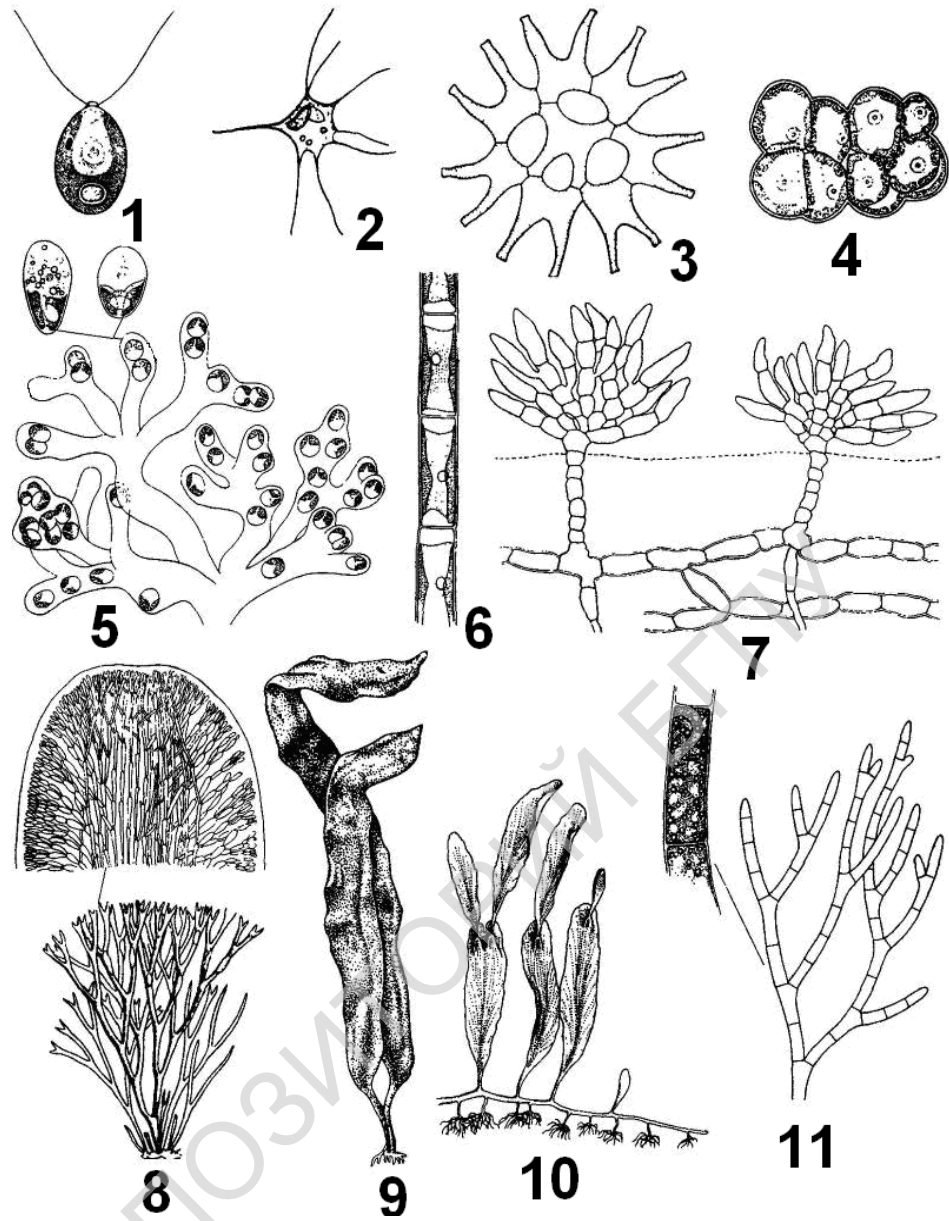


Рис. 101. Типы морфологической дифференциации таллома водорослей
(по Беляковой Г.А., Дьякову Ю.Т., Тарасову К.Л., 2006)

Обобщающее дополнительное семинарское занятие

Тема: «ОСНОВНЫЕ ОБЩЕБИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОНЯТИЯ И ИХ РАЗВИТИЕ ПРИ ИЗУЧЕНИИ РАЗДЕЛА «АЛЬГОЛОГИЯ И МИКОЛОГИЯ»».

Задания

1. Рассмотреть понятия, относящиеся к структуре вегетативного тела талломных организмов: таллом, голый плазмодий, ризомицелий, гифы, мицелий, ценоцитный (=несептированный) мицелий, септированный мицелий, ростковая или проростковая гифа, накипной таллом, листоватый, кустистый, амебоид, настоящий плазмодий, псевдоплазмодий, амебоидный таллом, монадный, пальмеллоидный, коккоидный, нитчатый, разноритчатый, сифональный, сифонокладальный, пластинчатый, паренхиматозный, псевдопаренхиматозный, харофитный, верхушечный рост, боковое ветвление.
 - 1а. Составить схему, показывающую распределение разных типов талломов среди важнейших групп талломных организмов: грибов, лишенизированных грибов, миксомицетов, водорослей.
 - 1б. Составить эволюционные ряды типов талломов в пределах филогенетической группы царства Грибы и эколого-биологической группы Водоросли.
 - 1в. Рассмотреть химическую структуру важнейших химических соединений, входящих в состав клеток талломных организмов: диаминопимелиновая кислота, адипиновая кислота, лизин, целлюлоза, хитин, глюкан, миколаминарин, хризоламинарин, гликоген, липиды, волютин, хлорофилл, каротиноиды, каротины, ксантофилы, фикобилины, фикозитрин, фикоцианин, аллофикоцианин.
 - 1г. Сгруппировать химические соединения по выполняемым функциям в клетке: 1) входят в состав клеточной оболочки; 2) являются запасными питательными веществами; 3) являются пигментами; 4) являются ферментами.
 - 1д. Сгруппировать химические соединения по химической природе: 1) углеводы (моносахариды, дисахариды, полисахариды); 2) липиды; 3) аминокислоты; 4) белки; 5) гликопротеиды; 6) липопротеиды.
2. Рассмотреть понятия, относящиеся к бесполому размножению талломных организмов: спора, митоспора, мейоспора, зооспора (жгутик, перистый, гладкий, мастигонемы), апланоспора, спорангиоспора, конидия, циста, экзоспоры, эндоспоры, анаморфы грибов (конидиомы, спорангиеносцы, спорангии, зооспорангии, конидиеносцы, коремии, спородохии, ложе или ацервула, пикниды).
 - 2а. Составить схему, показывающую распределение разных типов спор в зависимости от признака, положенного в ее основу: от типа деления ядра (митоз или мейоз), от места образования спор (внутри спороносящей структуры или на поверхности ее), от типа споры по отношению к активной подвижности (со жгутиками или без жгутиков).
- 2б. Выделить из названных понятий те, которые встречаются во всех важнейших группах талломных организмов: у грибов, лишенизированных грибов, миксомицетов, водорослей. Указать специфичные понятия для каждой группы.
3. Рассмотреть понятия, относящиеся к половому размножению талломных организмов: гаметы, изогаметы, сперматозоид, спермий, яйцеклетка, зигота, ооспора, циста, гаметангий, оогоний, антеридий, архегоний, архикарп, аскогон с трихогиной, гаметогамия, копуляция, изогамия, гетерогамия, оогамия, соматогамия, автогамия, конъюгация, гаметангиогамия, плазмогамия, кариогамия, мейоз, дикарион, зигота, планозигота, зигоспорангий, оплодотворенный дикариотичный аскогон, аскогенные гифы, мейозоспорангий, зародышевый спорангий (мейоспорангий), сумка или аск, мейоспора, мейо-спорангиоспора, сумкоспора или аскоспора, базидия, базидиоспора, плодовое тело, аскокарп, клейстотеций, перитеций, апотеций (перидий, мякоть, субгимений, гимений, сумки, парафизы), псевдотеций или аскострома, базидиокарп

(перидий, макоть, гименофор, трама, субгимений, гимений (базидиола, цистиды, щетинка, гифиды и т. д.), глеба, килиций. Холокарпические виды, эукарпические виды.

3а. Сгруппировать понятия в группы: 1) половые клетки, 2) половые органы или органы полового размножения, 3) типы половых процессов, 4) половые спороношения у грибов, 5) структуры полового спороношения (телеоморфы).

3б. Составить схему соотношения понятий в каждом отделе грибов.

4. Пользуясь вышеуказанными понятиями, охарактеризовать возможные типы жизненных циклов талломных организмов. Типы жизненных циклов сгруппировать по ядерному состоянию наиболее продолжительных стадий: гаплофазный или гаплоидный цикл (живет гаплоидный организм, который может размножаться бесполом способом митоспорами), диплофазный или диплоидный цикл (живет диплоидный организм, который может размножаться бесполом способом митоспорами), гапло-диплофазный со сменой поколений (имеются два организма в цикле, один – диплоидный спорофит размножается мейоспорами, из которых вырастает уже другой гаплоидный организм гаметофит, на котором образуются гаметангии, а в них митозом гаметы, при копуляции которых формируется зигота, из которой развивается снова спорофит и т. д.).

Обратить внимание, что только для грибов характерно такое явление, как наличие стадии дикариона после первого этапа копуляции половых агентов (соматических клеток, половых клеток, гаметангиев с половыми ядрами) плазмогамии, кариогамия обычно наблюдается в структурах полового спороношения сумке или базидии. Поэтому у сумчатых и базидиальных грибов имеется более-менее длительно существующая стадия, в которой ядерное состояние соответствует дикариону (дикариотичная ядерная фаза). У сумчатых грибов она представлена оплодотворенным аскогоном и аскогенными гифами, а у базидиальных – вегетативным дикариотичным вторичным мицелием, который выполняет все жизненные функции и существует продолжительное время (у некоторых видов, например, шляпочных грибов, десятки лет).

5. Выполнить задание по теме: «Циклы развития грибов. Смена ядерных фаз»

5а. Рассмотрев схемы циклов развития грибов разных отделов царства «Грибы» (хитридиомикота, зигомикота, аскомикота, базидиомикота на примере класса базидиомицетес), для каждого отдела составить обобщенную схему смены морфологических стадий, анаморф и телеоморф.

5б. Проанализировав 4 общие схемы, составить одну обобщенную схему смены морфологических стадий, анаморф и телеоморф, характерную для большинства представителей царства.

5в. Составить для каждого отдела общую схему смены ядерных фаз в циклах в виде кольцевых диаграмм, показав каждую фазу линией разной толщины (п стадию – тонкой, п+п стадию – полоской, а 2п стадию – заштрихованным кружочком).

5г. Сделать вывод о направлении эволюции ядерного состояния наиболее продолжительной стадии вегетации.

IV РАЗДЕЛ КОНТРОЛЬ ЗНАНИЙ

IV.1 Материалы текущей аттестации:

Текущая аттестация проводится на лабораторных занятиях по вопросам устного контроля и тестовых заданий, изложенных в лабораторных практикумах и пособии

- Свирид А.А. Атлас контроля знаний по микологии и альгологии: пособие / А.А. Свирид, А.В. Деревинский, И.В. Бученков. – Минск: БГПУ, 2011. – 192 с.

Задания рейтинговых контрольных работ составлены на основе вопросов и заданий семинарских занятий.

IV.2 Материалы итоговой аттестации

Вопросы к экзамену по ботанике (альгология и микология) 2014-15 уч. год.

1. Микология – наука о грибах. Общая характеристика грибов и грибоподобных организмов. Строение клеток и вегетативного тела и его видоизменения.
2. Размножение грибов. Вегетативное, бесполое споровое. Типы половых процессов. Плазмогамия, кариогамия, мейоз. Половое спороношение.
3. Основные варианты циклов развития грибов. Смена ядерных фаз: гаплофаза, дикариотичная стадия, диплофаза. Место бесполого и полового спороношения в цикле развития. Примеры видов.
4. Образ жизни грибов в естественных условиях. Сапрофитизм. Паразитизм. Симбиоз. Способы перенесения неблагоприятных условий. Экология. Распространение грибов.
5. Отдел Хитридиомикота. Характерные признаки. Положение в системе организмов. Вегетативное тело, размножение. Экология. Классификация. Представители и их циклы развития.
6. Отдел Зигомикота. Характерные признаки. Вегетативное тело, размножение. Эволюция бесполого спороношения в пределах класса. Половой процесс. Классификация. Представители и их циклы развития в связи с образом жизни.
7. Отдел Сумчатые грибы. Отличительные признаки. Размножение. Переход от гаметангиогамии к соматогамии. Строение и развитие сумок. Плодовые тела. Цикл развития с чередованием трех ядерных фаз. Классификация.
8. Класс *Nemiascomycetes*. Отличительные особенности. Порядок *Endomycetales*. Черты сходства с зигомицетами. Характеристика порядка *Saccharomycetales*. Распространение и использование дрожжей. Класс *Euscomycetes* (плодосумчатые). Порядок *Erysiphales*.
9. Класс *Euscomycetes* (плодосумчатые). Отличительные особенности. Основные порядки: *Clavicipitales*, *Helotiales*, *Pezizales*. Представители и их циклы развития. Класс *Loculoascomycetes*. *Venturia inaequalis*.
10. Отдел *Basidiomycota*. Общая характеристика. Половой процесс. Развитие и типы базидий. Цикл развития и смена ядерных фаз в сравнении с сумчатыми грибами. Классификация.
11. Класс Базидиальные грибы. Общая характеристика. Плодовые тела (базидиомы). Цикл развития. Подклассы Холобазидиальные и Гетеробазидиальные грибы. Отличительные особенности. Группа порядков Гименомицеты и Гастеромицеты. Характерные признаки. Важнейшие порядки и представители. Направления эволюции в пределах класса.
12. Класс *Urediniomycetes*. Порядок *Uredinales* (Ржавчинные грибы). Общая характеристика. Типы спороношений. Полный цикл развития на примере разнохозяйного возбудителя линейной ржавчины хлебных злаков. Меры борьбы. Другие представители. Распространение.
13. Класс *Ustilaginomycetes*. Общая характеристика. Порядок *Ustilaginales* (Головневые грибы). Образование головневых спор. Основные способы заражения растений. Головня пшеницы, кукурузы. Циклы развития представителей. Вредоносность. Меры борьбы.

14. Отдел Deuteromycota. Отличительные признаки. Типы конидий. Группировка конидиеносцев. Порядки гифомицетовые, меланкониевые, сферопсидные. Биология, экология, значение представителей.
15. Лишайники. Место в системе организмов. Морфологические типы талломов и их анатомическая структура. Микобионт и фотобионт, систематическое положение, особенности в сравнении со свободноживущими грибами и водорослями, их взаимоотношения.
16. Лишайники. Размножение лишайника и его компонентов. Соредии, изидии, апотеции. Распространение и экологические группы лишайников.
17. Отдел Oomycota. Отличительные признаки отдела. Положение в системе организмов. Размножение. Экология. Классификация. Представители, обитающие в воде и на суше и их циклы развития. Приспособления к среде обитания.
18. Отдел Mucormycota. Общая характеристика (вегетативное тело, питание, размножение, типы спорангиев). Положение в системе организмов. Образ жизни и значение. Цикл развития на примере *Lycogala*. Представители.
19. Отдел Plasmodiophoromycota. Отличительные признаки. Положение в системе организмов. Возбудитель килы капусты. Цикл его развития. Внешний вид больного растения. Меры борьбы с болезнью. Краткая характеристика отделов Dictyosteliomycota и Acrasiomycota.
20. Общая характеристика водорослей. Водоросли как биологическое понятие. Принципы классификации водорослей. Пигментный состав. Различные взгляды на положение водорослей в системе организмов.
21. Строение клетки. Клеточные покровы. Хлоропласты. Вакуоли (газовые, пульсирующие, с клеточным соком). Митохондрии. Ядро. Жгутики. Особенности строения в разных отделах водорослей.
22. Таллом водорослей. Ступени морфологической дифференциации таллома. Параллелизм в эволюции талломов в разных отделах водорослей.
23. Размножение водорослей. Жизненные циклы без смены и со сменой поколений. Чередуемость ядерных фаз. Место редукционного деления в цикле развития.
24. Экологические группы и распространение водорослей. Приспособления к планктонному и донному образу жизни. Роль в природе и хозяйственное использование. Методы сбора и изучения.
25. Отделы Euglenophyta, Dinophyta, Cryptophyta, Chrysophyta. Краткая характеристика. Особенности строения и размножения. Распространение. Значение. Основные представители.
26. Отдел Диатомовые водоросли. Особенности строения клетки и панциря. Пигменты и запасные вещества. Размножение. Цикл развития, аукоспоры. Классификация и представители. Значение в природе, использование в практической деятельности.
27. Отдел Желто-зеленые водоросли. Общая характеристика. Принципы классификации. Представители. Особенности структуры таллома, размножения цикла развития на примере *Vaucheria*.
28. Бурые водоросли. Характерные черты. Строение клетки и таллома (морфология и анатомия). Размножение бурых водорослей. Циклы развития. Принципы классификации. Представители. Роль в природе. Хозяйственное использование.
29. Отдел Зеленые водоросли. Общая характеристика. Строение клетки. Пигменты, запасные вещества. Способы деления клетки. Типы таллома. Размножение. Распространение. Значение. Принципы классификации. Представители.
30. Класс Вольвовковые. Общая характеристика. Таллом. Порядки Polyblepharidales, Chlamydomonadales, Volvocales. Представители. Строение, размножение. Циклы развития на примере хламидомонады и вольвокса. Значение. Образ жизни. Распространение.
31. Класс Хлорококковые. Строение. Размножение. Одиночные и ценобиальные представители. Размножение и циклы развития на примере хлореллы и водяной сеточки.

32. Класс Улотриковые. Отличительные черты. Основные порядки (улотриковые, ульвовые, хетофоровые). Эволюция структуры таллома. Строение и жизненные циклы улотрикса и ульвы. Нерегулярная смена поколений. Изоморфная смена генераций. Спорическая редукция.
33. Класс Сифоновые водоросли. Отличительные признаки. Порядки Сифоновые и Сифонокладовые. Строение. Размножение. Циклы развития. Распространение. Значение. Представители.
34. Класс Конъюгаты. Отличительные признаки. Порядки Мезотениевые, Десмидиевые, Зигнемовые. Особенности строения и развития. Цикл развития на примере спирогиры. Распространение.
35. Отдел Харовые водоросли. Строение таллома. Особенности размножения. Цикл развития. Представители. Распространение и значение. Эволюция.
36. Отдел Красные водоросли. Отличительные особенности. Строение клетки, таллома. Пигменты и их физиологическое значение. Продукты запаса. Распространение. Классификация. Представители. Особенности циклов развития.

1. Строение, цикл развития, систематическое положение, распространение дюналиеллы и хлореллы.
2. Строение, цикл развития, систематическое положение, распространение хламидомонады.
3. Строение, цикл развития, систематическое положение, распространение вольвокса.
4. Строение, цикл развития, систематическое положение, распространение водяной сеточки.
5. Строение, цикл развития, систематическое положение, распространение улотрикса.
6. Строение, цикл развития, систематическое положение, распространение ульвы и энтероморфы.
7. Строение, цикл развития, систематическое положение, распространение каулерпы и кладофоры.
8. Строение, цикл развития, систематическое положение, распространение спирогиры и кластериума.
9. Строение, цикл развития, систематическое положение, распространение хары.
10. Строение, цикл развития, систематическое положение, распространение пиннулярии и мелозиры.
11. Строение, цикл развития, систематическое положение, распространение вошерии.
12. Строение, цикл развития, систематическое положение, распространение ламинарии.
13. Строение, цикл развития, систематическое положение, распространение фукуса.
14. Строение, цикл развития, систематическое положение, распространение порфиры.
15. Строение, цикл развития, систематическое положение, распространение батрахоспермума.
16. Сравнительная характеристика строения, цикла развития улотрикса и ламинарии.
17. Строение, цикл развития, систематическое положение, распространение *Olpidium brassicae* и *Synchytrium endobioticum*.
18. Строение, цикл развития, систематическое положение, распространение муковых грибов.
19. Строение, цикл развития, систематическое положение, распространение *Saccharomyces cerevisiae*.
20. Строение, цикл развития, систематическое положение, распространение *Sphaerotheca mors-uvae*.
21. Строение, цикл развития, систематическое положение, распространение *Claviceps purpurea*.
22. Строение, цикл развития, систематическое положение, распространение *Monilinia fructigena*.
23. Строение, цикл развития, систематическое положение, распространение пецицы (*Pezizabadia*) и трюфеля (*Tuber*).
24. Строение, цикл развития, систематическое положение, распространение сморчка съедобного (*Morchella esculenta*) и строчка обыкновенного (*Gyromitra esculenta*).
25. Строение, цикл развития, систематическое положение, распространение вентурии неравной (*Venturia inaequalis*).
26. Строение, цикл развития, систематическое положение, распространение трутовика настоящего (*Fomesfomentarius*) и лисички желтой (*Cantharellus cibarius*).
27. Строение, цикл развития, систематическое положение, распространение мухомора красного (*Amanitamuscaria*) и шампиньона двуспорового (*Agaricus bisporus*).

28. Строение, цикл развития, систематическое положение, распространение белого гриба (*Boletus edulis*) и сыроежки (*Russula*).
29. Строение, цикл развития, систематическое положение, распространение дождевика шиповатого (*Lycoperdon perlatum*).
30. Строение, цикл развития, систематическое положение, распространение устиляго (*Ustilago triticii* *Ustilago zae*) – возбудителей пыльной головки пшеницы и пузырчатой головки кукурузы.
31. Строение, цикл развития, систематическое положение, распространение тиллеции (*Tilletia caries*) – возбудителя твердой головки пшеницы.
32. Строение, цикл развития, систематическое положение, распространение епукции – возбудителя линейной или стеблевой ржавчины злаков (*Puccinia graminis*).
33. Строение, цикл развития, систематическое положение, распространение фитофторы или картофельного гриба (*Phytophthora infestans*).
34. Строение, цикл развития, систематическое положение, распространение сапролегнии паразитной (*Saprolegnia parasitica*).
35. Строение, цикл развития, систематическое положение, распространение ликогалы древесинной (*Lycogala epidendrum*) и стемонитиса (*Stemonitis*).
36. Строение, цикл развития, систематическое положение, распространение плазмодиофоры капустной (*Plasmidiophora brassicae*).

Практические задания по ботанике (альгология и микология)

1. Приготовьте препарат, рассмотрите и опишите (словами и рисунком) микроскопическое строение раковой опухоли на картофеле. Укажите название вида гриба, его систематическое положение. Объясните, каким образом гриб приспособился к жизни в условиях влажной почвы.
2. Приготовьте препарат, рассмотрите и опишите (словами и рисунком) микроскопическое строение плесени мукора на хлебе. Укажите название вида гриба, его систематическое положение. Объясните, какой тип спороношения (бесполое или половое) вы рассматриваете.
3. Приготовьте препарат, рассмотрите и опишите (словами и рисунком) микроскопическое строение бурого мицелия с клейстотециями на плодах крыжовника. Укажите название болезни, вида гриба, его систематическое положение. Объясните, почему для получения урожая ягод в следующем году осенью необходимо убирать опавшие листья и пораженные побеги.
4. Рассмотрите внешний вид молодого и зрелого гемангиокарпного плодового тела мухомора. Найдите остатки частного и общего покрывала. Зарисуйте и сделайте соответствующие обозначения. Сравните с плодовым телом шампиньона и сыроежки. Объясните, какое из них, на Ваш взгляд, более приспособлено к изменяющимся условиям окружающей среды. Порассуждайте.
5. Рассмотрите внешний вид растений барбариса пораженных возбудителем линейной ржавчины. Найдите на листьях пикниды и эцидии. Зарисуйте общий вид пораженного листа. Рассмотрите во временных препаратах эцидии с эцидиоспорами. Зарисуйте схему их строения. Объясните, почему эцидии всегда образуются под пикнидами.
6. Рассмотрите внешний вид спороношения ликогала и зарисуйте. Как оно называется? Сделайте временный препарат, содержащий споры и псевдокапиллиций из спороношения слизевика. Рассмотрите под микроскопом и зарисуйте. Обозначьте. Объясните, какую функцию выполняют эти споры? С какими спорами грибов имеют внешнее сходство? Чем отличаются? Что произойдет, если они попадут на гниющий древесный субстрат во влажный период?
7. Рассмотрите внешний вид пораженных возбудителем линейной ржавчины растений ржи. Рассмотрите во временных препаратах уредо- или телиоспоры. Зарисуйте их. Объясните, почему в одних и тех же структурах (как они называются?) мы можем найти разные типы спороношения? В какое время находим уредо-, а в какое – телиоспоры? Как можно по

внешнему виду определить тип спороношения? Какую функцию выполняют тот и другой тип спор?

8. Рассмотрите талломы лишайников и разделите их на 3 группы по внешнему виду. Укажите на талломах видимые структуры размножения. Объясните преимущества каждого типа таллома для жизни в воздушной среде и сходство кустистого таллома с растением.
9. Сделайте вертикальный срез через пластинку шампиньона. На полученном временном препарате рассмотрите 3 слоя гименофора. В гимении рассмотрите базидии, базидиоспоры на стеригмах, цистидиибазидиолы. *Объясните, какую роль выполняет гименофор и каким слоем срастается с мякотью плодового тела?*
10. Рассмотрите внешний вид плодов, пораженных монилиозом. Приготовьте препарат, рассмотрите и опишите (словами и рисунком) микроскопическое строение подушечки конидиального спороношения. *Объясните, что происходит с плодами, на которых признаки болезни проявились в середине лета, на которых – осенью. Почему?*
11. Рассмотрите внешний вид корней капусты, пораженных килой. Приготовьте препарат из пораженной ткани, рассмотрите и опишите (словами и рисунком) микроскопическое строение больных клеток. Объясните, по каким признакам можно однозначно назвать возбудителя болезни. Почему?
12. Рассмотрите талломы лишайников и найдите на них соредии и изидии. Рассмотрите их под биноклем и микроскопом и опишите (словами и рисунком). Объясните их функции, сходство и различие в строении.
13. Рассмотрите талломы лишайников и найдите на них апотеции лецидеиновые и леканориновые. Рассмотрите их под биноклем, укажите название видимых частей. Объясните их функции, сходство и различие в строении. Сделайте поперечный срез через леканориновый апотеций, рассмотрите препарат под микроскопом опишите (словами и рисунком).
14. Рассмотрите внешний вид ягод томата, пораженных фитофторозом. Приготовьте препарат из пораженной ткани, рассмотрите и опишите (словами и рисунком) их микроскопическое строение. Объясните, какие черты строения указывают на сходство оомицета с грибами.
15. Рассмотрите внешний вид растений, пораженных возбудителями пыльной и пузырчатой головни. Приготовьте препарат, рассмотрите и опишите (словами и рисунком) микроскопическое строение спор. Объясните, какую функцию выполняют эти телиоспоры у данных видов головневых грибов.
16. Рассмотрите внешний вид злаков, пораженных спорыньей и пыльной головней. Опишите видимые повреждения. Приготовьте препарат, рассмотрите и опишите (словами и рисунком) микроскопическое строение спор. Объясните, какой гриб приносит больший ущерб урожаю.
17. Рассмотрите и сравните внешний вид плодового тела пеницы, сморчка, строчка, сморчковой шапочки. Приготовьте препарат, рассмотрите и опишите (словами и рисунком) микроскопическое строение апотеция и гимения. Объясните, почему у этих грибов отсутствует конидиальное спороношение, обеспечивающее распространение других видов.
18. Рассмотрите внешний вид молодого и зрелого плодового тела дождевика в целом и на разломе. Укажите два слоя в молодом базидиокарпе. Приготовьте препарат, рассмотрите и опишите (словами и рисунком) микроскопическое строение содержимого зрелого базидиокарпа. Объясните происхождение и функцию нитей капиллиция.
19. Просмотрите видеофрагменты развития сапролегнии и фитофторы. Сравните строение и развитие их зооспорангиев. Укажите черты приспособления к водной и наземной среде обитания.
20. Просмотрите видеофрагмент о строении и размножении вольвокса. Укажите черты приспособленности к колониальному уровню организации.
21. Рассмотрите строение пластинчатого таллома ульвы. Объясните его формирование.
22. Рассмотрите строение нитчатого таллома улотрикса. Объясните его формирование.

23. Рассмотрите фото конъюгации спирогиры. Укажите отличительные черты способа слияния клеток, тип полового процесса, мужскую и женскую клетки.
24. Рассмотрите фото клеток хлореллы на разных стадиях развития. Укажите вегетативные клетки с чашевидными хлоропластами, клетки с автоспорами и клетки, в которых автоспоры только начали формироваться.
25. Рассмотрите фото или сделайте препарат нитчатого таллома спирогиры. Укажите клетки на разной стадии зрелости. Обратите внимание на соотношение высоты клетки к диаметру, плотности расположения лент хлоропласта в спиральных рядах, степени выраженности пиреноидов.
26. Рассмотрите строение таллома хары. Укажите внешнюю дифференциацию и внутреннюю структуру, строение антеридиев и оогониев.
27. Рассмотрите строение таллома вошерии. Укажите внешнюю дифференциацию и внутреннюю структуру, строение антеридиев и оогониев.
28. Рассмотрите внешний вид и анатомическое строение таллома ламинарии. Укажите тип таллома и черты высокой организации.
29. Рассмотрите строение таллома фукуса. Укажите черты приспособления к обитанию в бентосе на большой глубине.
30. Рассмотрите внешний вид и анатомическое строение таллома кладофоры. Укажите тип таллома и черты происхождения от сифонального.
31. Приготовьте временный препарат дрожжей и рассмотрите их при малом и большом увеличении микроскопа. Зарисуйте одну дрожжевую клетку. Отметьте оболочку клетки, вакуоли, капли липидов. Рассмотрите почкующиеся клетки и зарисуйте их. Укажите признаки, по которым дрожжи относят к отделу сумчатые грибы и назовите ряд своеобразных черт (в строении вегетативного тела, бесполом и половом размножении, циклах развития). *Объясните, с чем в первую очередь связаны черты своеобразия?*
32. На гербарных образцах рассмотрите внешний вид трутового гриба или любого другого из афиллофороидной группы грибов. Сделайте поперечный срез трубчатогименофора. Полученный препарат рассмотрите при малом увеличении микроскопа. Зарисуйте и отметьте траму, трубочки гименофора. При большом увеличении микроскопа рассмотрите участок гимения. Найдите, рассмотрите и зарисуйте траму, субгимений, гимений: базидии, стеригмы, базидиоспоры, парафизы, цистиды. Сделайте соответствующие обозначения. *Объясните, почему направление эволюции плодового тела этой группы грибов шло к расположению гименофора на нижней стороне плодового тела?*
33. Приготовьте временный препарат: препаровальной иглой осторожно отделите с нижней поверхности пораженного фитофторой листа светлоокрашенный пучок спорангиеносцев (имеют вид налета на листьях). (При отсутствии живых объектов можно воспользоваться постоянным препаратом). Изучите при большом увеличении микроскопа и зарисуйте зооспорангиеносцы (конидиеносцы) с зооспорангиями (конидиями). Отметьте на рисунках симподиальное ветвление спорангиеносцев, лимоновидные зооспорангии (конидии). *Объясните, почему одна и та же структура имеет разные названия.*
34. Рассмотрите под микроскопом препараты водорослей. Назвать вид водоросли и положение в системе. Охарактеризовать строение таллома: тип таллома, внешний вид таллома, каким образом расположены клетки в талломе. Строение клеток: соотношение диаметра к высоте клетки, строение оболочки, строение и положение хлоропластов, пиреноид; состояние клеток в талломе: в стадии вегетации, в стадии деления: только начало деления без перегородки между дочерними клетками, в конце деления, когда намечается формирование клеточной оболочки между дочерними клетками. Указать способ роста многоклеточного таллома: диффузный, верхушечный, вставочный. Указать способы бесполого (вегетативного и спорового) размножения, тип и способ полового процесса, место оплодотворения и формирования зиготы, последующее состояние зиготы. Способы переживания неблагоприятного периода. Каким образом появляется дочерний организм следующего поколения с иными генетическими признаками? Краткая

характеристика последовательных этапов в жизненном цикле вида. Наименование жизненного цикла по наиболее продолжительной ядерной стадии? Местообитание вида. Приспособления к образу жизни. Распространение. Значение в природе и использование.

РЕПОЗИТОРИЙ БГПУ

ПРИЛОЖЕНИЕ

Систематический список изучаемых таксонов водорослей, грибов и грибоподобных организмов, лишайников, слизевиков

1. Список видов в принятой классификационной системе составлен в соответствии с программой, на основе учебных пособий:

Альгология и микология: учеб. Пособие / А.С.Шуканов [и др.]. – Минск: БГУ, 2009. – 423 с.

Ботаника: Курс альгологии и микологии: Учебник / Под ред. Ю.Т. Дьякова. – М.: Изд-во МГУ, 2007. – 550 с. – (Классический университетский учебник).

Альгология и микология. Классификация. Методические указания к изучению курса «Альгология и микология» для студентов 1 курса дневного и заочного отделений специальностей 1–31 01 01 – «Биология» и 1–33 01 01 – «Биоэкология» / авт.-сост.: А.С. Шуканов, А.И. Стефанович, В.Д. Поликсенова, Н.А. Лемеза, И.С. Гирилович, А.К. Храмцов. – Минск: БГУ, 2007. – 26 с.

Разнообразие водорослей, грибов и грибоподобных оомикот, лишайников и слизевиков (миксомицетов) изучается в определенной принятой системе. **Систематика** – наука, которая изучает вопросы классификации организмов на основе их родства и филогенеза, разрабатывает определенную систему, в которой находят отражение не только взаимные сходства и различия индивидуумов, но и их родственные отношения, их эволюция. Изучение путей эволюции дает возможность проследить последовательное развитие и усовершенствование организмов от простых форм к сложным и построить стройную систему. В современной систематике принят принцип иерархии, заключающийся в последовательном объединении групп одного ранга в группы более высоких рангов. Достаточно обособленные группы организмов, связанных той или иной степенью родства, называют **таксонами**. Сами ранги иерархической классификации, «ступеньки» эволюционной лестницы – **таксономические категории** (вид, род, семейство, порядок, класс, отдел, царство).

Основная систематическая единица – вид. Видовое название состоит из двух слов. Первое – существительное, пишется с большой буквы. Это название рода, к которому относится вид. Второе слово – видовой эпитет, обычно прилагательное (например, *Fomes fomentarius* – Фомес фоментариус, или Трутовик настоящий).

Родственные виды, имеющие единое происхождение, объединяются в роды, родственные роды – в семейства, семейства – в порядки, порядки – в классы, классы – в отделы, отделы – в царства.

Для названий таксонов в систематике установлены определенные латинские окончания:

1. Для семейства – ... –aceae (напр., Erysiphaceae – Эризифацеве).
2. Для порядка – ... -ales (напр., Uredinales – Урединалес).
3. Для класса – ... -phyceae (для водорослей) и ... -mycetes (для грибов). Например, Conjugatophyceae – Конъюгатофицеве; Basidiomycetes – Базидиомицетес.
4. Для отдела – ... -phyta (для водорослей) и ... -mycota (для грибов и близких к ним организмов). Например, Chlorophyta – Хлорофита; Ascomycota – Аскомикота.

Указанный ниже перечень латинских названий систематических групп и представителей, организованный в виде таблицы, студент должен усвоить к экзамену.

Типичные виды, выделенные жирным шрифтом, изучаются подробно на лабораторных занятиях: внешнее и анатомическое строение, размножение, жизненные циклы. Остальные виды изучаются на лабораторных занятиях с целью ознакомления с разнообразием внешней формы клеток, талломов, типов спороносных структур и плодовых тел, иных приспособительных признаков к паразитическому, сапротрофному, симбиотрофному образу жизни или других аспектов.

Знаком * обозначены представители водорослей, грибов, лишайников и миксомицетов, которые необходимо знать студентам, но они не изучаются на лабораторных занятиях, а только теоретически и во время учебной практики.

Надцарство, царство, отдел, класс	Порядок	Род, вид
А Л Ь Г О Л О Г И Я		
<i>Надцарство</i> EUKARYOTA Царство EUGLENOBIONTES <i>Отдел</i> EUGLENOPHYTA Класс Euglenophyceae	Euglenales	Euglena viridis *Trachelomonas *Phacus
Царство PROTISTA Отдел CHLOROPHYTA Класс VOLVOCOPHYCEAE	Polyblepharidales	Dunaliella
	Chlamydomonadales	Chlamydomonas
	Volvocales	*Gonium *Pandorina *Eudorina Volvox
Класс PROTOCOCCOPHYCEAE	Tetrasporales (Vacuolales)	*Apicystis
	Chlorococcales	Chlorella *Chlorococcum Hydrodictyon *Pediastrum *Scenedesmus
Класс ULOTHRICHOPHYCEAE	Ulothrichales	Ulothrix
	Ulvaes	*Enteromorpha Ulva
	Chaetophorales	*Stigeoclonium *Draparnaldia *Coleochaete *Trentepohlia *Pleurococcus
	Oedogoniales	*Oedogonium
	Siphonales	*Bryopsis Caulerpa *Codium
Класс SIPHONOPHYCEAE	Dasycladales	*Acetabularia
	Siphonocladales	Cladophora
	Mesotaeniales	*Mesotaenium
Класс CONJUGATOPHYCEAE	Desmidiales	Closterium Cosmarium
	Zygnematales	*Mougeotia *Zygnema Spirogyra
<i>Отдел</i> CHAROPHYTA Класс CHAROPHYCEAE	Charales	Chara *Nitella
Царство CHROMISTA Отдел DINOPHYTA Класс Dinophyceae	Gymnodiniales Peridinales	*Gymnodinium *Peridinium и *Ceratum
Отдел CRYPTOPHYTA	Cryptomonadales	*Cryptomonas

Класс Cryptophyceae		
Отдел <i>CHRYSOPHYTA</i> Класс HETEROCHRYSPHYCEAE (Chrysophyceae)	Chrysomonadales	*Ochromonas *Mallomonas *Synura *Dinobryon
	Coccolithales	*Coccolithus
	Dictyochales	*Dictyocha
	Rhizochrisidales	*Chrysamoeba
Отдел XANTHOPHYTA Класс XANTHOSIPHONOPHYCEAE	Botrydiales	*Botrydium Vaucheria
Отдел BACILLARIOPHYTA Класс CENTROPHYCEAE	Coscinodiscales	*Cyclotella Melosira
Класс PENNATOPHYCEAE	Araphales	Synedra *Asterionella Tabellaria Fragilaria
	Raphales	*Navicula Pinnularia *Gyrosigma *Cymbella *Nitzschia
Отдел PHAEOPHYTA Класс PHAEZOOSPOROPHYCEAE	Ectocarpales	*Ectocarpus
	Laminariales	Laminaria *Macrocystis
Класс CYCLOSPOROPHYCEAE	Fucales	Fucus *Ascophyllum *Cystoseira *Sargassum
Царство PROTISTA Отдел RHODOPHYTA Класс BANGIOPHYCEAE	Porphyridiales Bangiales	*Porphyridium Porphyra
Класс Florideophyceae	Nemaliales	Batrachospermum *Nemalion
	Cryptonemiales	*Corallina
	Gigartinales	*Phyllophora *Ahnfeltia
	Ceramiales	*Callithamnion *Polysiphonia
МИКОЛОГИЯ		
Царство FUNGI (MYCOTA) Отдел CHYTRIDIOMYCOTA Класс CHYTRIDIOMYCETES	Chytridiales	Olpidium brassicae Synchytrium endobioticum *Rhizophidium *Polyphagus
	Blastocladales	*Allomyces
	Monoblepharidales	*Monoblepharis
Отдел ZYGOMYCOTA Класс ZYGOMYCETES	Mucorales	Mucor Rhizopus *Pilobolus
	Entomophthorales	*Entomophthora muscae
Отдел ASCOMYCOTA		

Класс ARCHIASCOMYCETES	Taphrinales	*Taphrina pruni
Класс HEMIASCOMYCETES	Endomycetales	*Dipodascus albidus
	Saccharomycetales	Saccharomyces cerevisiae
Класс ASCOMYCETES (EUASCOMYCETES)	Erysiphales	Sphaerotheca mors-uvae , анаморфа Oidium *Erysiphe graminis, анаморфа Oidium *Microsphaera alphitoides, анаморфа Pseudoidium *Uncinula necator, анаморфа Pseudoidium *Podosphaera, анаморфа Oidium
	Hypocreales	*Nectria cinnabarina, анаморфа Tubercularia vulgaris *N. galligena, анаморфа Cylindrocarpon mali
	Clavicipitales	*Epichloë typhina Claviceps purpurea , анаморфа Sphacelia segetum
	Дискомицеты Helotiales	Monilinia fructigena , анаморфа Monilia fructigena Sclerotinia sclerotiorum
	Rhytismales	*Rhytisma acerinum, анаморфа Melasmia acerina *Lophodermium pinastri
	Pezizales	Peziza *Aleuria *Morchella esculenta M. conica Gyromitra esculenta *Verpa bohemica
	Tuberales	*Tuber melanosporum *T. aestivum
Класс LOCULOASCOMYCETES (DOTHIDEOMYCETES)	Pleosporales	Venturia inaequalis , анаморфа Fusicladium dendriticum *V. pirina, анаморфа F. pirinum
Отдел BASIDIOMYCOTA		
Класс BASIDIOMYCETES Подкласс Homobasidiomycetidae Гименомицеты		
Афиллофороидные гименомицеты	Cantharellales	*Cantharellus cibarius *Hydnum
	Polyporales (Poriales)	*Serpula lacrymans *Sparassis crispa *Ramaria *Laetiporus sulphureus *Ganoderma *Piptoporus betulinus Fomes fomentarius *Heterobasidion annosum Fomitopsis pinicola *Daedalea quercina Phellinus igniarius *Inonotus obliquus

Агарикоидные гименомицеты	Boletales	*Boletus edulis B. satanas *Leccinum scabrum *L. aurantiacum *Xerocomus subtomentosus *Suillus luteus
	Agaricales	*Paxilus atrotomentosus *Pleurotus ostreatus *Armillariella mellea Agaricus bisporus Amanita phalloides *A. muscaria *Coprinus *Tricholoma
	Russulales	Russula *Lactarius deliciosus *L. resimus *L. torminosus
Гастеромицеты	Lycoperdales	Lycoperdon perlatum *Calvatia *Bovista
	Sclerodermatales	*Scleroderma aurantium
	Nidulariales	*Nidularia*Crucibulum
	Geastrales	*Geastrum
	Phallales	*Phallus impudicus
Подкласс Heterobasidiomycetidae	Dacrymycetales	*Calocera viscosa
	Auriculariales	*Auricularia *Septobasidium
	Tremellales	*Tremella
Класс USTILAGINOMYCETES	Ustilaginales	Tilletia caries (T. tritici) Ustilago tritici U. zeae
	Exobasidiales	*Exobasidium vaccinii
Класс UREDINIOMYCETES	Uredinales	Puccinia graminis *Cronartium ribicola *Gymnosporangium
Отдел DEUTEROMYCOTA		
Класс HYPHOMYCETES	Hyphomycetales	Penicillium Aspergillus *Fusarium *Botrytis *Alternaria
Класс COELOMYCETES	Melanconiales	*Gloeosporium ribis
	Sphaeropsidales	*Ascochyta*Septoria
Класс AGONOMYCETES	Agonomycetales	*Rhizoctonia solani
Класс BLASTOMYCETES	Blastomycetales	*Candida utilis
ЛИШАЙНИКИ, ИЛИ ЛИХЕНИЗИРОВАННЫЕ ГРИБЫ		
Класс ASCOLICHENES	Graphidales	*Graphis
	Lecanorales	*Collema *Peltigera

		Cladonia Xanthoria Hypogimnia Lepraria Lecidea *Parmelia *Cetraria *Evernia *Ramalina *Usnea *Physcia
Класс BASIDIOLICHENES	<i>Atheliales</i>	*Cora
Царство CHROMISTA		
Отдел OOMYCOTA Класс OOMYCETES	Saprolegniales	*Ectrogella *Pythiella *Thraustochytrium Saprolegnia
	Peronosporales	*Pythium debaryanum Phytophthora infestans *Plasmopara viticola *Peronospora destructor *Albugo candida (Cystopus candidus)
Царство PROTOZOA Отдел MYXOMYCOTA Класс MYXOMYCETES (MYXOGASTEROMYCETES)	Liceales	Lycogala epidendrum
	Stemonitales	Stemonitis
Отдел PLASMODIOPHOROMYCOTA Класс PLASMODIOPHOROMYCETES	Plasmodiophorales	Plasmodiophora brassicae *Spongospora solani
Отдел DICTYOSTELIOMYCOTA Класс DICTYOSTELIOMYCETES	Dictyosteliales	*Dictyostelium discoideum
Отдел ACRASIOMYCOTA Класс ACRASIOMYCETES	Acrasiales	*Acrasia