

**ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ  
УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ  
«ОРЕНБУРГСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ АГРАРНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»**

**МЕТОДИЧЕСКИЕ УКАЗАНИЯ ДЛЯ ОБУЧАЮЩИХСЯ  
ПО ОСВОЕНИЮ ДИСЦИПЛИНЫ**

Б1.В.ДВ.04.02 Альгология

**Направление подготовки 06.03.01 Биология**

**Профиль образовательной программы Микробиология**

**Форма обучения очная**

## СОДЕРЖАНИЕ

|   |     |
|---|-----|
| 1. Конспект лекций  | 3   |
| Лекция № 1. Введение в альгологию   | 3   |
| Лекция № 2. Морфология водорослей   | 6   |
| Лекция № 3. Физиология водорослей   | 10  |
| Лекция № 4. Размножение водорослей  | 18  |
| Лекция № 5-6-7. Систематика водорослей  | 21  |
| Лекция № 8. Экология и роль водорослей в биосфере   | 64  |
| Лекция № 9. Прикладная альгология   | 66  |
| Лекция № 10. Альгофлора Оренбуржья  | 69  |
| 2. Методические указания по выполнению лабораторных работ   | 71  |
| Лабораторная работа 1 (ЛР-1). Методы сбора и изучения водорослей.   | 71  |
| Лабораторная работа 2 (ЛР-2). Методы приготовления микропрепаратов и минеральных сред для культивирования и коллекционного хранения водорослей.       | 79  |
| Лабораторная работа 3 (ЛР-3). Ультраструктурная организация водорослей. Типы морфологической структуры таллома водорослей                             | 90  |
| Лабораторная работа 4 (ЛР-4). Физиология водорослей.  | 94  |
| Лабораторная работа 5 (ЛР-5). Итоговое занятие за 1 модуль.   | 101 |
| Лабораторная работа 6 (ЛР-6). Вегетативное, бесполое и половое размножение водорослей   | 102 |
| Лабораторная работа 7 (ЛР-7). Жизненные циклы водорослей  | 116 |
| Лабораторная работа 8 (ЛР-8). Общая характеристика отдела <i>Cyanophyta</i> (сине-зеленые водоросли)  | 121 |
| Лабораторная работа 9 (ЛР-9). Итоговое занятие за 2 модуль.   | 125 |
| Лабораторная работа 10 (ЛР-10). Общая характеристика отдела <i>Chlorophyta</i> (зеленые водоросли)  | 126 |
| Лабораторная работа 11 (ЛР-11). Общая характеристика отдела <i>Bacillariophyta</i> (диатомовые водоросли)   | 130 |
| Лабораторная работа 12 (ЛР-12). Общая характеристика отдела <i>Euglenophyta</i> (эвгленовые водоросли)  | 135 |
| Лабораторная работа 13 (ЛР-13). Общая характеристика отделов <i>Dinophyta</i> (динофитовые водоросли) и <i>Cryptophyta</i> (криптофитовые водоросли)  | 138 |
| Лабораторная работа 14 (ЛР-14). Итоговое занятие за 3 модуль.   | 146 |
| Лабораторная работа 15 (ЛР-15). Общая характеристика отделов <i>Xanthophyta</i> (желто-зеленые водоросли) и <i>Chrysophyta</i> (золотистые водоросли) | 147 |
| Лабораторная работа 16 (ЛР-16). Общая характеристика отделов бурые водоросли и красные водоросли  | 151 |
| Лабораторная работа 17 (ЛР-17). Образ жизни и распространение водорослей. Экологические группировки водорослей  | 160 |
| Лабораторная работа 18 (ЛР-18). Значение водорослей в природе и жизни человека  | 172 |
| Лабораторная работа 19 (ЛР-19). Итоговое занятие за 4 модуль.   | 175 |

# 1. КОНСПЕКТ ЛЕКЦИЙ

## Лекция №1

Тема: «Введение в альгологию» (2 часа).

### Вопросы лекции:

1. Вводная часть. Различия в структурной организации между низшими и высшими растительными организмами.
2. Общая характеристика водорослей
3. История возникновения и развития альгологии.

### Краткое содержание

#### 1. Вводная часть. Различия в структурной организации между низшими и высшими растительными организмами.

С давних времен все растения разделяют на *высшие*, объединяющие около 300-350 тыс. видов, и *низшие* – около 150-200 тыс. видов. В качестве основного критерия этого деления используют морфологический признак – наличие или отсутствие дифференциации вегетативного тела на многоклеточные органы, выполняющие различные функции (корень, стебель, листья).

*Различия в структурной организации между низшими и высшими растительными организмами.*

| Низшие растения   | Высшие растения                                     |
|---|---|
| К низшим относятся организмы, тело которых не расчленено на органы, а представлено недифференцированным талломом или слоевищем  | Тело расчленено на органы                           |
| Характеризуются простым анатомическим строением – нет истинных тканей таких как, например, проводящие пучки или ситовидные трубки   | Имеют тканевое строение                             |
| Авто- и гетеротрофы. Запасные питательные вещества: гликоген, валютин, хризоламинарин, парамилон и т.д., редко крахмал.   | Автотрофы. Запасное питательное вещество – крахмал. |
| Большинство микроскопических размеров. Если встречаются организмы макроскопических размеров, то они могут достигать в длину нескольких метров, тогда как в толщину быть не более 5 мм (например, бурая водоросль ламинария, достигающая в длину 50 м.). | Большинство макроскопических размеров.              |
| Размножаются делением или спорами   | Размножаются спорами и семенами                     |
| В большинстве - водные  | В большинстве - сухопутные                          |

|  |   |
|--|---|
| Представители: водоросли, грибы, лишайники | Представители: мхи, плауны, хвощи, папоротники, голосеменные и покрытосеменные растения |
|--|---|

На основании различий в строении клетки (ядерного аппарата, набора пигментов, клеточной оболочки, запасных веществ и др.) различают про- и эукариотические водоросли. У прокариот клетки не имеют четко оформленного, ограниченного мембраной ядра. К ним относятся синезеленые водоросли (Cyanophyta). У эукариот клетки содержат оформленное ядро. К эукариотам относятся все прочие отделы водорослей (зеленые, диатомовые, динофитовые, криптофитовые, желтозеленые, золотистые, эвгленовые, бурые, красные).

## 2. Общая характеристика водорослей

**Водоросли** – это древнейшие про- и эукариотические фотосинтезирующие организмы, ведущие свободный или симбиотический образ жизни.

**Водоросли** – низшие талломные хлорофиллсодержащие споровые растения, характеризующиеся способностью к кислородному фотосинтезу (фотоавтотрофному способу питания). Однако, среди них известны и бесцветные организмы, питающиеся гетеротрофно (например, некоторые представители эвгленовых и синезеленых водорослей).

Итак, от высших растений, размножающихся спорами, водоросли отличаются отсутствием дифференциации на органы и ткани, от грибов - наличием хлорофилла, от лишайников водоросли отличаются тем, что состоят только из одного компонента (тогда как лишайник представляет собой симбиотический организм, тело которого состоит из двух компонентов: грибного и водорослевого).

Ныне живущие водоросли в систематическом отношении не представляют собой единой группы организмов. В настоящее время их рассматривают как собрание ряда самостоятельных отделов, каждый из которых равноценен другим отделам низших растений, таким, как грибы (Fungi), лишайники (Lichenes), миксомицеты (Mycetozoa) и бактерии (Bacteria). На основании различия в наборе пигментов и некоторых других биохимических данных (продукты запаса, состав клеточных оболочек), а также особенностей морфологического строения выделяют следующие отделы (типы) водорослей:

1. Сине-зеленые водоросли — Cyanophycophyta
2. Зеленые водоросли — Chlorophycophyta
3. Золотистые водоросли — Chrysophycophyta
4. Желто-зеленые водоросли — Xanthophycophyta
5. Диатомовые водоросли — Bacillariophycophyta (Diatomeae)
6. Динофитовые водоросли — Dinophyta
7. Эвгленовые водоросли — Euglenophycophyta
8. Бурые водоросли — Phaeophycophyta
9. Красные водоросли (Багрянки) — Rhodophycophyta.
10. Криптофитовые - Cryptophyta

Водоросли составляют основную массу растительных организмов в водоемах, встречаясь вместе с другими водяными растениями — высшими (цветковые водяные растения, мхи, папоротникообразные) и низшими (водные лишайники, грибы и бактерии). Кроме того, значительное количество микроскопических водорослей, в массе образующих

разнообразные по окраске пленки, войлочные или ватообразные наросты, приспособились к жизни на поверхности почвы или в ее толще, на деревьях, камнях и других субстратах. Но и в этих необычных для них условиях жизнь водорослей, особенно процесс их размножения, требует, пусть даже непродолжительного, присутствия воды.

Приуроченность к водной среде выработала у водорослей особые черты физиологии. Так, поглощение необходимых питательных веществ осуществляется всей поверхностью их тела. Основные факторы внешней среды, от которых зависит существование водорослей, – свет, углекислота, химический состав воды, ее температура. Источником углекислого газа для водорослей, живущих в воде, является сама вода, где углекислота находится в свободном, растворенном состоянии или в связанном, в виде солей. Водоросли, обитающие вне воды, как и все наземные растения, используют углекислоту воздуха.

#### 4. История возникновения и развития альгологии.

*Альгология* (от лат. *альго* – морская трава, водоросль и греч. *логос* – слово, учение) – наука о водорослях, рассматривает вопросы систематики, морфологии, физиологии, экологии водорослей и их практическое значение. Альгологию считают самостоятельным разделом ботаники.

Начало альгологии как науки можно датировать только серединой **XVIII в. (1753 г.)**, когда К. Линней в своем 24 классе *Cryptogamia* выделил порядок *Algae* (водоросли). В линнеевском понимании данный порядок включал печеночные мхи, лишайники, губки и собственно водоросли. Среди последних он различал всего 4 рода: *Chara*, *Fucus*, *Ulva* и *Conferva*. На протяжении более 50 лет открываемые новые виды водорослей относились все к тем же четырем родам Линнея.

Только в начале **XIX в.** появляются описание *новых родов*. Установление большого количества новых родов вызвало необходимость группирования их в таксоны более высокого ранга. Первые попытки сгруппировать роды в семейства и порядки базировались исключительно на внешних признаках талломов без учета окраски водорослей. Лишь в 1836 г. англ. ученый Гарвей В. впервые выдвинул окраску талломов в качестве фундаментального признака для установления больших таксономических групп. Им были выделены такие крупные таксономические группы, как зеленые, бурые и красные водоросли. Середина и конец **XIX в. (40-50-е - 70-е годы)** знаменуется крупнейшими открытиями в области цитологии и онтогенеза водорослей.

Большой материал, накопленный в ходе изучения цитологии и онтогенеза водорослей, способствовал переходу альгологии в новый период ее истории, который начинается с самых первых лет **XX в.** С **1945 г.** начинается современный период в истории альгологии. Для этого периода характерно, во-первых, использование электронной микроскопии для изучения ультраструктуры водорослей, а, во-вторых, бурное и чрезвычайно продуктивное развитие методов искусственного выращивания как пресноводных, так и морских водорослей в лабораторных условиях. Именно этими факторами объясняется «взрыв» информации, относящейся к ультраструктуре, а также к вопросам размножения самых разных видов водорослей, нередко побуждающий пересматривать давно установившиеся представления. Новая информация по ультраструктуре водорослей в свою очередь тесно коррелирует с усовершенствованием методов электронной микроскопии. Первый «взрыв» информации такого рода наблюдался **в конце 40-х годов**, когда для изучения жгутиков различных водорослей был применен недавно разработанный метод напыления. Следующий «взрыв» информации **в конце 50-х**

**годов** связан с усовершенствованием микроскопической техники и внедрением ультрамикротомов для получения ультратонких срезов, позволяющих изучить детали внутреннего строения клетки. С середины 60-х годов введение техники замораживания – скалывания сделало также возможным изучение поверхностей клеток, стенок мембран и органелл. В последние годы большое развитие получила сканирующая электронная микроскопия, ставшая важным орудием исследования панцирей диатомовых водорослей, изучения поверхности клеток десмидиевых и диатомовых водорослей. Один и тот же объект нередко изучается комплексно, с привлечением всех вышеназванных методов. Если первые два десятилетия исследования тонкой ультраструктуры водорослей носили описательный характер, в последнее время данные электронной микроскопии широко используются для расшифровки функций клетки и органелл.

Альгология как наука постепенно набирает свои обороты. В настоящее время ежегодно проводятся Международные, Всероссийские и региональные конференции, на которых обсуждаются различные проблемные вопросы альгологии. Школа альгологов развиты в Санкт-Петербурге, Екатеринбурге, Тольятти, Минске (Беларусь), Харькове, Киеве (Украина).

## **Лекция №2**

### **Тема: «Морфология водорослей» (2 часа).**

#### **Вопросы лекции:**

1. Монадный (жгутиковый) тип структуры.
2. Пальмеллоидный, или капсальный тип, структуры.
3. Коккоидная структура.
4. Нитчатая структура организации (трихальная) структура организации.
5. Разноритчатая, или гетеротрихальная структура организации.
6. Пластинчатый, или паренхиматозный, или тканевой тип структуры
7. Сифональная структура
8. Сифонокладальная структура
9. Харофитный (членисто-мутовчатый) тип структуры организации
10. Сарциноидный тип структуры организации.
11. Псевдопаренхиматозный (ложнотканевый) тип структуры организации.
12. Амёбоидный (ризоподиальный) тип структуры организации

#### **Краткое содержание**

1. Выделяют несколько типов морфологической структуры водорослей, которые соответствуют основным ступеням морфологической дифференциации тела водорослей в процессе их эволюции.

Тип морфологической структуры тела водорослей – один из важнейших таксономических критериев в систематике водорослей. Его используют при выделении таксонов в ранге класса или порядка.

Описаны следующие типы морфологической структуры тела водорослей:

1. **Монадный (жгутиковый) тип структуры.** Наиболее характерным признаком, определяющим этот тип структуры, является наличие жгутиков, с помощью которых организмы активно передвигаются в водной среде.

Количество жгутиков, их относительная и абсолютная длина, наличие или отсутствие субмикроскопических чешуек, характер их размещения на поверхности жгутика, место и способ прикрепления жгутиков, характер их движения крайне разнообразны в мире водорослей, но постоянны внутри отдельных естественных групп родственных организмов. Эти признаки имеют важное систематическое значение.

Форма клетки при монадном типе структуры как правило каплевидная, радиально-или билатеральносимметричная, с более или менее суженным жгутиковым полюсом. Водорослям монадной структуры свойственно наличие сократительной вакуоли, выполняющей осморегуляторную функцию, стигмы (отдельные представители), слизистых телец, выполняющих защитную функцию. Центральное положение в клетке занимает ядро.

Монадной структурой могут обладать как одноклеточные, так и колониальные и ценобиальные формы. Отличие колоний от ценобий: колонии могут состоять из неопределенного числа клеток, тогда как ценобии – это формы, в которых число клеток определяется на ранних стадиях ра, звития и не меняется до следующей репродуктивной фазы (всегда четное – 2, 4, 8, 16, 32, 64, 128 клеток).

Примеры водорослей монадной структуры: представители родов *Clamydomonas*, *Dunaliella*, *Nematococcus*, *Euglena*, *Cryptomonas*.

#### ***Пальмеллоидный, или капсальный тип, структуры.***

Данный тип организации является производным монадной структуры. Постоянное, достаточно крупное, как правило, прикреплённое к субстрату, образование из нескольких коккоидных клеток, погружённых в общую слизистую массу. Клетки могут содержать стигму и пульсирующие (сократительные) вакуоли. Клетки непосредственно между собой не объединяются — отсутствуют плазмодесмы. Временную стадию жизненного цикла с аналогичной морфологией называют *пальмеллевым состоянием*. В такое состояние могут переходить многие монадные и коккоидные водоросли при наступлении неблагоприятных условий (недостаточном освещении, низких температурах, истощении питания и т.д.), образующиеся при этом пальмеллевидные образования, как правило, мелкие и не имеют постоянной формы.

3. ***Коккоидная структура.*** Этот тип структуры объединяет неподвижные одноклеточные, колониальные и ценобиальные формы. Характеризуются хорошо развитой клеточной стенкой и отсутствием стигмы, пульсирующих вакуолей, жгутиков. Форма клетки водорослей коккоидного типа организации благодаря наличию у них плотной клеточной стенки может быть очень разнообразна: от исходной шаровидной до эллипсовидной, веретеновидной, цилиндрической, яйцевидной, блюдцевидной, грушевидной, сердцевидной, трапециевидной, округло-квадратной, червеобразной, трех-лучевой, звездчато-лопастной и т.д., а также их многообразие увеличивается благодаря различным выростам – гранулам, шипам, шипикам, щетинкам, роговидным отросткам, что также находит свое отражение в систематике водорослей. Некоторые диатомеи и десмидиевые способны к активному передвижению путём выделения слизи.

Примеры водорослей с коккоидным типом организации: *Chlorella*, *Scenedesmus*, *Coelastrum*, *Tetraedron minimum* и *Tetraedron caudatum*, *Ankistrodesmus*.

4. ***Нитчатая структура организации*** (трихальная) представлена клетками, соединенными в нити, простые и разветвленные. Клетки нити непрерывно делятся поперечными перегородками, обуславливая этим ее нарастание в длину. Все клетки выполняют одинаковые функции. Нити могут свободно плавать в толще воды, прикрепляться к субстрату, либо объединяться в колонию. Вегетативно нитчатые водоросли размножаются обычно распадом нити на отдельные фрагменты. Рост нитей

может идти четырьмя путями: *диффузным* — делятся все клетки нити, *интеркалярным* — зона роста расположена в середине нити, *апикальным* — делением конечных клеток, и *базальным* — делением клеток у основания таллома. Клетки в нити не имеют жгутиков и могут быть связаны между собой плазмодесмами.

Примеры водорослей с нитчатым типом организации: *Oscillatoria*, *Calothrix*, *Anabaena*.

#### **5. Разнонитчатая, или гетеротрихальная, структура организации.**

Разнонитчатый тип структуры возник на базе нитчатого вследствие морфологической дифференциации различных многоклеточных его участков в связи с приспособлением их к выполнению разных функций: прикрепительной, опорной, ассимиляционной, воспроизводительной и др. Разнонитчатое слоевище состоит, как правило, из горизонтальных, стелящихся по субстрату нитей, выполняющих функцию прикрепления, и вертикальных, поднимающихся над субстратом, выполняющих ассимиляционную функцию. Последние также несут на себе органы размножения. Разнонитчатая структура наблюдается у многих зеленых, бурых, синезеленых водорослей.

#### **6. Пластинчатый, или паренхиматозный, или тканевой тип структуры**

эволюционно возник из нитчатой структуры в результате деления первичной нити не только в поперечном, но и в продольных направлениях. Подобные деления способствуют возникновению талломов в виде пластинок. Многоклеточные талломы в форме пластинок из одного, двух или нескольких слоёв клеток. Число слоёв зависит от характера образования перегородок при делении клеток. Иногда слои могут расходиться, и таллом тогда **приобретает трубчатую форму (полый внутри)**, стенки при этом становятся однослойными. Тканевая структура характерна, например, для представителей рода *Laminaria*.

**7. Сифональная структура** — отличается отсутствием поперечных клеточных перегородок, тело водоросли часто крупных размеров, но формально это одна клетка с пульсирующей вакуолью, содержащая большое количество органелл и клеточных ядер. Данный тип структуры предположительно возник из коккоидного типа.

Сифональный тип структуры представлен у некоторых зеленых и желто-зеленых водорослей. Возникновение этого типа структуры привело к формированию крупных таксонов, представители которых особенно в прошедшие геологические эпохи, получили широкое распространение в морях и океанах. Однако это направление морфологической эволюции водорослей оказалось тупиковым, не выдерживающим конкуренции.

**8. Сифонокладальная структура** отличается от сифонового типа структуры тем, что первоначально неклеточное слоевище делится на многоядерные участки, сегменты.

Сифонокладальный тип структуры известен только у зеленых водорослей, и также считается тупиковой ветвью морфологической эволюции тела водорослей.

**9. Харофитный (членисто-мутовчатый).** Свойственна только харовым водорослям. Таллом крупный, многоклеточный, состоит из *главного побега* с ветвями и отходящими от него, иногда ветвящимися, членистыми *боковыми побегами*. Боковые побеги отходят от главного в области *узлов*, часть побега между узлами состоит, как правило, из одной крупной клетки и называется *междоузлем*.

**10. Сарциноидный.** Колонии, представляющие собой группы (пачки или нитеобразные образования), которые возникают в результате деления одной исходной клетки и заключены в растягивающуюся оболочку этой клетки.

11. **Псевдопаренхиматозный (ложнотканевый).** Представлен слоевищами, которые образовались в результате срастания разветвлённых нитей, нередко сопровождаемого морфофункциональной дифференциацией получающихся ложных тканей.

12. **Амёбoidный (ризоподидальный).** Одноклеточные организмы, лишённые твёрдой клеточной оболочки и вследствие этого, не способные сохранять постоянную форму тела. Благодаря отсутствию клеточной стенки и наличию особых внутриклеточных структур клетка способна к ползающему движению посредством псевдоподий или ризоподий. Для некоторых видов характерно образование многоядерного плазмодия путём слияния нескольких амёбoidных клеток. Амёбoidное строение могут вторично приобретать некоторые монадные формы путём отбрасывания или втягивания жгутиков.

У части синезелёных, зелёных и красных водорослей в слоевиище откладываются соединения кальция, и оно становится твёрдым. Водоросли лишены корней и поглощают нужные им вещества из воды всей поверхностью. Крупные донные водоросли имеют органы прикрепления — подошву (уплощённое расширение в основании) или ризоиды (разветвлённые выросты). У некоторых водорослей побеги стелются по дну и дают новые слоевища.

Перечисленные ступени организации таллома наиболее полно представлены в отделах зелёных, золотистых, желтозелёных и дино-фитовых водорослей. В этих отделах типы организации таллома кладутся в основу деления на порядки, последовательность которых в каждом отделе отражает действительную картину его филогенетического развития.

Для эвгленовитовых водорослей, помимо монадной, пока не установлены другие ступени дифференцировки таллома. Наоборот, у бурых водорослей неизвестны примитивные одноклеточные представители, здесь преобладают высшие ступени морфологической дифференцировки таллома - гетеротрихальная и тканевая.

Удивительное на первый взгляд явление параллелизма в эволюции разных отделов водорослей объясняется довольно просто. Многократно на многочисленных примерах из разных отделов водорослей было показано, что монадная, т. е. снабжённая жгутиками, клетка довольно легко может терять их и временно переходить в одних случаях в ризоподидальное, в других - в пальмеллоидное, в третьих - в коккоидное состояние. Обычно из этих временных состояний возврат к исходной монадной форме более или менее легкий. Если же эти преходящие случайные состояния продлеваются во времени, так что на них будет приходиться большая часть жизненного цикла, а к монадному состоянию организм будет возвращаться только в момент размножения, то получатся соответственно ризоподидальный, пальмеллоидный и коккоидный типы талломов. Нитчатый таллом также без труда можно вывести из монад-ного: такой переход каждый раз можно наблюдать при прорастании зооспоры в нить, а из нити легко может возникнуть пластинчатый таллом» Таким образом, монадная организация -исходная для всех остальных типов организации талломов водорослей. Поскольку начальные ступени эволюции во многих отделах водорослей представлены довольно сходно устроенными монадами (различающимися, однако, по окраске, продуктам метаболизма и строению жгутиков), параллельный ход эволюции в разных отделах водорослей объясняется параллельным развитием из монадной остальных типов морфологической организации таллома. Усложнение строения и переход к многоклеточное сопровождались потерей подвижности в вегетативном состоянии. Исходная монадная организация сохранялась только у репродуктивных клеток, и то не всегда. При этом подвижная монадная стадия, все более сокращаясь, удержала основные черты родоначальной формы. Вот почему монадные репродуктивные клетки

водорослей из разных отделов столь полно воспроизводят признаки, присущие одноклеточным монадным представителям данного отдела.

Другой причиной, обусловившей параллельное развитие разных групп водорослей, могло быть большее однообразие водной среды по сравнению с местообитаниями суши, что и определило более однотипный ход эволюции у водорослей по сравнению с ходом эволюции у организмов, покинувших водную среду.

Таким образом, монадная организация – исходная для всех остальных типов организации талломов водорослей, т.е. эволюция структур шла от монадной.

### **Лекция №3**

**Тема: «Физиология водорослей» (2 часа).**

#### **Вопросы лекции:**

1. Общая характеристика.
2. Фотогетеротрофность
3. Хемоорганотрофность

#### **Краткое содержание**

Несмотря на удивительное многообразие жизненных форм растений, подавляющее большинство из них объединяет уникальная особенность, которая определяется способом их питания. В отличие от животных организмов и многих бактерий, использующих для своей жизнедеятельности готовые органические соединения, у растений выработалась в ходе эволюции способность использовать для питания такие полностью окисленные вещества, как углекислота и вода, и создавать на их основе органические соединения. Процесс этот осуществляется в природе за счет энергии солнечного света и сопровождается выделением кислорода. Использование световой энергии для биологических синтезов стало возможно благодаря появлению у растений комплекса поглощающих свет пигментов, главным из которых является хлорофилл. Процесс светового и углеродного питания растений получил название фотосинтеза.

Водоросли, уже простейшие из них - сине-зеленые, являются первыми организмами, у которых появилась в процессе эволюции способность осуществлять фотосинтез с использованием воды в качестве источника (донора) водорода и выделением свободного кислорода, т. е. процесс, свойственный всем другим водорослям, а за ними и высшим растениям.

Осуществляемый растениями в грандиозных масштабах процесс преобразования энергии света в химическую энергию продуктов фотосинтеза является практически единственным "руслom", через которое "вливается" в биологически приемлемой форме энергия, необходимая для поддержания жизни и круговорота веществ в биосфере нашей планеты. Именно поэтому выдающийся русский естествоиспытатель К. А. Тимирязев говорил о "космической роли зеленых растений". О размерах фотосинтетической деятельности растений в планетарном масштабе можно судить по тому, что весь кислород атмосферы Земли имеет, как сейчас доказано, фотосинтетическое происхождение. Залежи

каменного угля представляют собой своеобразный "запас" некогда преобразованной в результате фотосинтеза растений солнечной энергии, складированный в определенные геологические эпохи.

Преобразование энергии света в химическую энергию фотосинтеза у синезеленых водорослей, как и у других фотосинтезирующих организмов, осуществляющих расщепление воды и выделение кислорода, представляет собой сложный комплекс реакций. В первой реакции (фотофизической) происходит поглощение света пигментами и превращение его энергии в пигментных структурах, во второй (фотохимической) энергия электрона переносится в электрон-транспортной цепи фотосинтеза, а в третьей (биохимической) она используется для восстановления  $\text{CO}_2$ . Поскольку клетки синезеленых водорослей содержат большое число пигментов, то поглощение видимого света осуществляется в широком диапазоне (от 400 до 800 нм), большем, чем у других водорослей. Пигменты фотосинтетического аппарата организованы в две фотосистемы. Фотосистема I является главным местом превращения световой энергии в химическую, Она, как и фотосистема II, содержит хлорофилл а и каротиноиды. Однако хлорофилл а у синезеленых водорослей не является однородным пигментом. Фотосистема I представляет собой комплекс хлорофилла а и цитохрома f.

Согласно имеющимся в литературе данным, синий свет может служить индикатором относительно содержания двух фотосистем. В опытах с клетками *Chlorella vulgaris*, автотрофно выращенных на синем свете, содержание хлорофиллов и каротиноидов на 25—30 % выше, чем в водорослях, облучаемых красным светом. Величина соотношения  $X_a/X_b$  при этом составляла 2,9 и 5,0 для водорослей, выращенных на синем и красном свете соответственно. Замена белого света, при котором соотношение  $X_a/X_b$  было равным 2,9, на красный приводит к увеличению через 20 ч этого параметра до 5,0. В таких клетках накапливалось до 80 % хлорофилла, в то время как в клетках, получающих после белого синий свет — 50 % хлорофилла b. Флуоресценция водорослей, получивших в ходе роста синий свет, на 30 % больше таковых растений, выращенных на красном свете. Учитывая, что хлорофилл b функционально связан с фотосистемой II, синий свет служит у *Chlorella* существенным фактором формирования данной фотосистемы и тем самым оптимального состава фотосинтетического аппарата.

В результате светового возбуждения, наступающего у фотосистемы II, вызываются реакции фотоокисления воды и переноса образовавшегося электрона в цепь поступательных переносчиков, что приводит к их восстановлению. Возбуждение же фотосистемы I приводит к окислению этих переносчиков и переброске электрона на молекулу НАДФ с последующим ее восстановлением.

Электрон, образующийся в результате фотовозбуждения как фотосистемы I, так и фотосистемы II, по пути своего следования отдает содержащуюся в нем энергию. Фотосистема II (коротковолновая,  $\lambda=680$ ), поглощая квант света, повышает энергию электрона от уровня окислительно-восстановительного потенциала воды, являющейся внешним донором электронов, до уровня с невысоким отрицательным потенциалом. Фотоактивация фотосистемы I (длинноволновая) приводит также к образованию электрона с высокой восстанавливающей способностью, который используется для восстановления ферредоксина или железофермента дегидрогеназы. Под действием красного света пигмент окисляет цитохром f и восстанавливает ферредоксин, который, окисляясь НАДФ-редуктазой, образует восстановленный НАДФ-H — один из самых важных компонентов, образующих «восстановительную силу» за счет энергии света.

В свою очередь, цитохром f, отдавший электроны восстанавливается электронами, отданными фотосистемой II, т. е. объединяет обе системы. Между ними находится и

пластоцианин — медьсодержащий белок, участвующий в транспорте электронов. С фотосистемой II связаны пластохиноны — соединения с наименьшим окислительно-восстановительным потенциалом, участвующие в транспорте электронов. Важное место в этом транспорте отводится и цитохромам *b*, которых значительно больше, чем цитохрома. В частности, цитохромы *b*, содержащиеся в хлоропластах, располагаются после фотосистемы I.

Энергия электрона используется на образование макроэргической связи АТФ дважды. Одно из мест, где происходит фосфорилирование, связано с фотосистемой II. Находится оно, как полагают, между пластохинонами и цитохромом *f*. Второе место существует предположительно между акцептором фотосистемы I и НАДФ. Р. М. Бекина и М. В. Гусев показали, что на тилакоидных мембранах цианобактерий наряду с фотосистемой I фотосистема II способна восстанавливать  $O_2$  на уровне реакционный центр — первичный акцептор. Вместе с тем функционирование двух систем совместно или раздельно с  $O_2$  как акцептором электронов имеет неравную энергетическую эффективность. Обнаружено отклонение фотообмена  $O_2$  от нормы как при активации, так и при снижении поглощения  $O_2$ , что оказывает одинаково тормозящее действие на фотосинтез. При введении в клетки органических кислот, обладающих способностью активировать поглощение  $O_2$  в фотосистеме II (яблочной, глиоксиловой, малоновой, щавелевой) фотосинтез снижался на 50—70 %. Тормозит фотосинтез и удаление выделяемой в среду перекиси водорода.

При совместной инкубации синезеленых водорослей и хлоропластов высших растений с активным фотопоглощением  $O_2$ , обогащающим среду  $H_2O_2$ , также на 50—70 % ингибируется фотосинтез. Таким образом, из этих опытов вытекает необходимость поддержания определенного уровня восстановленных форм  $O_2$  для процесса фотосинтеза как начала общего метаболизма клетки на свету. Е. Л. Барский с соавторами нашли, что фотосинтетическое выделение  $O_2$  интактными клетками синезеленых водорослей зависит от поверхностного заряда мембран, регулирующего стыковку пластоцианина с реакционными центрами фотосистемы I. Лагфаза в выделении  $O_2$ , очевидно, обусловлена трансмембранным перераспределением катионов в ответ на образование электрохимического потенциала  $H^+$  при энергизации клеток освещением. Перераспределение катионов приводит к увеличению их концентрации в микроокружении пластоцианина и стимуляции выделения  $O_2$ .

Исследования М. Кальвина показали, что главный путь ассимиляции  $CO_2$  — циклический процесс, в который вводится  $CO_2$  и из которого выходит углерод. Э. Либберт разделяет этот процесс на три фазы: Фаза карбоксилирования  $CO_2$ , связываясь с рибулозодифосфатом, образует две молекулы фосфоглицерата при участии фермента рибулозодифосфат-карбоксилазы. В фазе восстановления фосфоглицерат при участии НАДФ-Н и АТФ восстанавливается до 3-фосфоглицеральдегида. Затем наступает фаза регенерации, когда каждая шестая молекула фосфоглицеральдегида выходит из цикла и из этого вещества образуется фруктозо-1,6-дифосфат, из него, в свою очередь, синтезируются глюкоза, сахароза, крахмал и т. п. Из остальных молекул фосфоглицеральдегида при участии новых молекул АТФ регенерируется рибулозодифосфат ( $5C_3—3C_5$ ). В качестве промежуточных продуктов образуются различные фосфаты Сахаров (например,  $C_4$ -эритрозо- $C_6$ -фруктозо- $C_7$ -седогептулозодифосфат). С окончанием этой фазы цикл замыкается. Процесс этот получил название « $C_3$ -пути», и он характерен для большинства растений. М. Хетч и С. Слэк, а еще раньше Ю. С. Карпилов нашли, что у некоторых растений, преимущественно тропических и субтропических (сахарного тростника, кукурузы и др.),

CO<sub>2</sub> присоединяется к фосфоенолпировиноградной кислоте (ФЕП) при участии фосфоенолпируваткарбоксилазы:

В результате образуется щавелево-уксусная кислота (ЩУК), в которой содержится четыре атома углерода. Такое присоединение CO<sub>2</sub> получило название «C<sub>4</sub>-пути». Эта кислота преобразуется в яблочную (в некоторых случаях в аспарагиновую), а последняя затем подвергается трансдекарбоксилированию. При этом CO<sub>2</sub> отщепляется и вступает в цикл Кальвина, присоединяясь к рибулозодифосфату. Следовательно, C<sub>4</sub>-путь включает две реакции карбоксилирования, что позволяет растениям создавать определенные запасы углерода в клетках. Растения, осуществляющие фотосинтез по C<sub>4</sub>-пути, имеют два типа хлоропластов: крупные пластиды, часто лишенные гран в клетках обкладки, окружающих сосудистые пучки, и мелкие гранальные пластиды в клетках мезофилла листа.

Карбоксилирование фосфоенолпировиноградной кислоты осуществляется в клетках с мелкими хлоропластами. Образовавшаяся щавелево-уксусная кислота передвигается в клетки обкладки, где протекает реакция транскарбоксилирования и CO<sub>2</sub> вступает в цикл Кальвина. Ю. С. Карпилов назвал этот путь кооперативным, поскольку в нем принимают участие два типа клеток и два типа хлоропластов.

Фотосинтетическая фиксация углерода у синезеленых водорослей осуществляется по C<sub>3</sub>-пути с участием рибулозо-1,5-дифосфаткарбоксилазы (РДФК). Но в отличие от растений водоросли обладают активным транспортным механизмом, позволяющим накапливать неорганический углерод внутри клетки в концентрации, которая превышает концентрацию углерода во внешней среде. У высших растений РДФК находится в растворенной форме в строме хлоропластов, а у синезеленых водорослей большая часть РДФК локализована в паракристаллических полиэдральных телах — карбоксисомах.

Опыты с использованием меченого углерода у *Anacystis nidulans* показали, что на начальных стадиях он включался в аспартат и глутамат, а затем в аланин, треонин, изолейцин и глицинсерин, что характерно для C<sub>4</sub>-пути фотосинтеза. При выдерживании культуры *A. nidulans* в условиях фотоокисления (яркий свет, низкая температура) происходят потеря фотосинтетических пигментов (хлорофилла *a*, фикоцианина, каротиноидов) и обесцвечивание клеток, а также деградация мембран тилакоидов. Инактивация фотосистемы I происходит быстрее по сравнению с фотосистемой II. Уменьшение активности фотосистемы I шло параллельно с потерей клетками пигментов, вплоть до полной их потери. После перенесения культур в оптимальные условия роста происходил ресинтез пигментов и восстановление структуры фотосинтетического аппарата. Активность фотосистем I и II нормализовалась одновременно.

Клетки *Chlamydomonas reinhardtii*, как и другие одноклеточные водоросли, обладают системой концентрирования CO<sub>2</sub>, обеспечивающей эффективную фотосинтетическую ассимиляцию этого субстрата при низких концентрациях его в среде. Эта система, будучи энергозависимой, запускается в действие на свету и включает насыщаемый компонент транспорта неорганического углерода, вероятнее всего, электрогенный транспорт гидрокарбоната с участием карбоангидразы.

Показательно, что в клетках *A. nidulans*, выращенных при высоких интенсивностях света, когда отношение хлорофилла к фикоцианину равно 1: 3, преобладающее количество углекислоты фиксируется через цикл Кальвина, а в клетках, выращенных при слабом освещении или на красном свету, когда содержание фикоцианина увеличивается, CO<sub>2</sub> фиксируется по C<sub>4</sub>-пути. Активность малатдегидрогеназы и рибулозо-1,5-дифосфаткарбоксилазы в этих условиях уменьшается, а активность фосфоенолпируваткарбоксилазы увеличивается. Основными первичными продуктами являются аспартат, глицин и серин, и содержание метки из CO<sub>2</sub> в них увеличивается при

инкубации клеток в атмосфере азота и переносах их из темноты на свет. У *Anabaena flosaquae*, *Anacystis nidulans*, *Oscillatoria* sp. активность фосфоенолкарбоксилазы в 1,5—5 раз выше, чем активность рибулозодифосфаткиназы, т. е. за счет  $C_4$ -пути эти водоросли могут фиксировать 65—70 %  $CO_2$ . У *Spirulina platensis* обнаружены как фосфоенолпируваткарбоксилазы, так и рибулозодифосфаткарбо-ксилазы, что свидетельствует о фиксации углерода по  $C_3$ - и  $C_4$ -пути. Фотосинтетическое выделение  $O_2$  интактными клетками синезеленых водорослей зависит от поверхностного заряда мембран, регулирующих стыковку пластоцианина с реакционными центрами фотосистемы I.

У облигатно-ацидофильной одноклеточной водоросли *Cyanidium caldarium* скорость фотосинтетического выделения кислорода зависит от pH среды и формы неорганического углерода. При низком содержании неорганического углерода (0,03 мМ) максимум фотосинтеза наблюдался в нейтральной области pH; при высоком (0,6 мМ) — фотосинтез не зависит от pH в области величин 3—7 и падает до 0 при повышении pH до 9. Длительная инкубация клеток при pH 7 прекращает рост, приводит к падению скорости фотосинтеза через 1 сут на 50 %.

В общей зависимости интенсивности фотосинтеза от степени освещения у разных водорослей имеются определенные отличия. У зеленых, синезеленых и одноклеточных зеленых водорослей показатель интенсивности протекания фотосинтеза, определяемый как отношение числа молей выделяемого  $O_2$  к числу молей поглощаемого  $CO_2$  зависит от количества поглощенного  $CO_2$  в темновой фазе, предшествующей световому периоду. А именно, величина интенсивности протекания фотосинтеза тем больше, чем больше количество поступившего в клетки  $CO_2$ . На постоянном свете во время светового периода скорость поглощения клетками  $CO_2$ , как правило, возрастает со временем, хотя скорость выделения  $O_2$  при этом снижается. Очевидно, поглощаемый в темноте  $CO_2$  сохраняется для использования в фотосинтезе в следующих за темновой фазой периодах освещения. Такая способность особенно важна для водорослей, обитающих в мало забуференных пресных водах, обычно содержащих низкие концентрации  $CO_2$ . Установлено, что разные виды *Chlorella* по-разному утилизируют неорганический углерод. Так, клетки *Ch. vulgaris* и *Ch. miniata* в основном используют в качестве источника углерода  $CO_2$ , в то время как *Chlorella* sp. и *Ch. ellipsoidea* кроме  $CO_2$  дополнительно поглощают  $HCO_3^-$ . Способ утилизации углерода этими клетками не зависит от концентрации в среде  $CO_2$  во время их роста. Напротив, клетки *Ch. pyrenoidosa*, выращенные в среде с 1,5 %  $CO_2$ , т. е. обогащенные  $CO_2$ , фиксировали главным образом  $CO_2$ , но при замене  $CO_2$  воздухом использовали наряду с  $CO_2$  и  $HCO_3^-$ .

Кроме того, фиксация  $CO_2$  может осуществляться путем использования восстановительного цикла карбоновых кислот. Так, у *Anacystis nidulans* при снижении концентрации  $CO_2$  до 0,03 % возрастает активность ряда ферментов цитратсинтазы, аконитатгидратазы, изоцитратдегидрогеназы и глутаматдегидрогеназы. Изучение первичных продуктов фотосинтеза с помощью изотопного метода у нитчатой цианобактерия *Anabaena cylindrica* показало, что через 5 с 90—95 %  $^{14}C$  включалось в промежуточные продукты цикла Кальвина и только 1—4 % присутствовало в  $C_4$ -дикарбоновой кислоте, аспартате. Ингибиторы ФЕП-карбоксилазы не влияли на скорость  $^{14}CO_2$ -поглощения. Это говорит о том, что в основном поглощение углекислоты идет за счет РДФ-карбоксилазы. ФЕП-карбоксилаза, хотя и присутствует в клетках, не играет такой роли, как в  $C_4$ -растениях. Скорее, она служит дополнительным источником углеродного скелета для биосинтеза аминокислот.

Есть указания и на то, что зеленение *Euglena gracilis* нельзя объяснить ни одной из фотосинтетических реакций, это растение нужно перенести в новую группу растений, фиксирующих некоторое количество  $\text{CO}_2$  в  $\text{C}_4$ -соединения, которые затем декарбоксилируются для дальнейшего использования  $\text{CO}_2$  в цикле Кальвина. Таким образом, синезеленые водоросли могут ассимилировать  $\text{CO}_2$  различными путями, в зависимости от их видовых особенностей и факторов окружающей среды.

Ассимиляция  $\text{CO}_2$  имеет разный характер при освещении и в темноте. В опытах с *Anacystis nidulans* на свету 60 % меченой  $\text{CO}_2$  обнаруживается в фосфатах Сахаров, а после короткой световой переинкубации в темноте — в 3-фосфоглицериновой кислоте, фосфоенолпирувате, аланине, аспарагине. В темноте происходит накопление предшественников низкомолекулярной РНК, окончательный синтез которой осуществляется при освещении. Кроме того, у *A. nidulans* в темноте синтезируется два новых вида РНК, дегидрирующие на свету и 12 новых белков. Таким образом, облигатно-фототрофные синезеленые водоросли обладают набором темновых энергетических процессов, т. е. период их нахождения в темноте является покаяющейся стадией. К. Я. Биль и соавторы высказали предположение, что в клетках одноклеточной зеленой водоросли *Chlamydomonas reinhardtii* с достаточно высоким уровнем темновой фиксации  $\text{CO}_2$ , достигающим при 25 °C 16 % от фотосинтеза, наряду с пентозофосфатным восстановительным циклом протекает серия биохимических реакций, которые позволяют с высокой эффективностью ассимилировать  $\text{CO}_2$  не только в темновой период, но и на свету при высоких температурах окружающей среды.

Следует отметить, что состав низкомолекулярных продуктов фотосинтеза, включающий моносахариды, дисахариды, глицерин и другие вещества, служит характерным признаком отдельных таксономических групп водорослей и может использоваться при установлении их систематического положения. Установлено, что у красных водорослей основным продуктом фотосинтеза является флоридозид (глицерин-галакто-пираноза), у харовых водорослей — сахароза, у зеленых — сахароза и глицин, у бурых — маннит, у сине-зеленых — глицерин-глюкопиранозид.

Активность фотосинтеза зависит от воздействия внешних факторов. Изучение действия озона показало, что концентрация его в 3 мМ на 50 % подавляет фотосинтез и снижает выделение кислорода у *Chlorella* sp. При более длительном воздействии (8—10 мин) происходило полное разрушение пигментной системы клеток. Высказывается предположение, что озон вызывает отток осмотически активных материалов из клетки, нарушает ее энергетический режим и разрушение протопластов, т. е. действует на органеллы не прямо, а опосредованно, вероятнее всего, на плазмалемму, а не направлено на хлоропласты.

Показательно, что для клеток морской диатомовой водоросли *Phaeodactylum tricornutum*, находящихся в равновесии с  $\text{CO}_2$ , характерна зависимость фотосинтетического выделения кислорода от содержания натрия в среде, который не может быть заменен калием, литием или аммонием и не влияет на дыхание. При постепенной концентрации  $\text{CO}_2$  ингибирующее действие отсутствия натрия на фотосинтетическое выделение кислорода менее заметно при pH = 6,5, чем при pH = 8,0, когда неорганический углерод в среде преимущественно находится в форме гидрокарбоната. Из этого следует, что натрий в данной водоросли является существенным фактором утилизации гидрокарбоната — основного соединения, в форме которого осуществляется фотосинтетическая ассимиляция неорганического углерода.

В опытах с *Chlamydomonas reinhardtii* показано, что при выращивании клеток в присутствии  $\text{CO}_2$  основной утилизируемой формой неорганического углерода является  $\text{CO}_2$ ,

а в клетках, обедненных во время роста  $\text{CO}_2$ , роль такого соединения выполняет бикарбонат  $\text{HCO}_3^-$ . Механизм утилизации бикарбоната основан на превращении  $\text{HCO}_3^-$  в  $\text{CO}_2$  благодаря действию карбоангидразы, локализованной на внешней поверхности плазмалеммы. Темновая деструкция крахмала в водорослях *Chlamidomonas*, адаптированных к анаэробизму, сопровождается образованием  $\text{H}_2$  и  $\text{CO}_2$ . Выделение  $\text{CO}_2$  на свету происходит с постоянной скоростью, а выделение  $\text{H}_2$  — с максимальной скоростью в начальный период освещения. Повышение интенсивности света в интервале от 40 до 150 Вт/м<sup>2</sup> сопровождается снижением скорости выделения  $\text{CO}_2$  и ускорением выделения  $\text{H}_2$ . Из этого следует наличие взаимосвязи процессов, лежащих в основе образования  $\text{CO}_2$  и  $\text{H}_2$  в клетках водорослей.

При азотном голодании происходит разрушение пигментов. У *Chlorella vulgaris* это разрушение идет в две стадии: в течение первых двух суток разрушается только хлорофилл *a*, а затем идет медленное разрушение хлорофилла *b* и оставшегося хлорофилла *a*. Уменьшение выживаемости клеток коррелирует с выцветанием хлорофилла *b*. При добавлении нитрата содержание хлорофилла *a* начинает увеличиваться через 4 ч, а хлорофилла *b* — через 6 ч, когда соотношение хлорофиллов *a/b* достигнет нормального значения — 3,2. Предполагается, что при восстановлении фотосинтетического аппарата клеток водорослей скорость синтеза пигментов светособирающего хлорофилла белкового комплекса, с одной стороны, и активных компонентов фотосистем I и II — с другой, регулируется величиной их отношения.

#### **Фотогетеротрофность**

Фотогетеротрофный образ жизни, как доказано в опытах с радиоактивным углеродом, характерен для многих видов водорослей, усваивающих до 30 органических соединений. Так, *Anacystis nidulans* легко поглощает мальтозу, пировиноградную, уксусную, сокетоглутаровую и молочную кислоты. Существует также определенная избирательность к органическому субстрату у различных водорослей, особенно при оптимальных условиях освещения. Среди органических субстратов есть и такие, которые оказывают ингибирующее действие на рост водорослей: пропионат, цистеин и индол ингибируют *Anacystis nidulans*, гистидин — *Synechocystis aquatilis*, а лизин, валин, серин, гистидин — *Anabaena variabilis*. *A. variabilis* может расти фотоавтотрофно, но может использовать фруктозу как основной источник углерода в темноте и на свету. Рост культуры в среде без связанного азота лимитирован  $\text{CO}_2$ , хотя высокие концентрации  $\text{CO}_2$  (>2 %) ингибируют рост водоросли. В то же время фиксация  $\text{CO}_2$  уменьшается до 75 % в присутствии 20 мМ фруктозы, а скорость выделения  $\text{C}_2\text{H}_4$  увеличивается до концентрации 10 мМ, что связывают с количеством в клетке продуктов фиксации углерода.

Рост *A. variabilis* в первые 10 суток под влиянием глюкозы, аспарагиновой, глутаминовой кислот примерно такой же, как и в контроле. К 20-м суткам, когда в контрольном варианте на минеральной среде культура лизируется, рост на среде с органическими веществами интенсивно продолжается, т. е. возраст культуры, очевидно, является определяющим фактором гетеротрофности.

В опытах с использованием ацетата, меченного по углероду, доказана его прямая фотосинтетическая ассимиляция клетками *Nostoc muscorum* и др. Для *Toxoplothea tenuis* характерен рост в темноте за счет окисления глюкозы и потребления ее на свету. Усвоение углеводов на свету сопровождается накоплением гликогена, образующегося также при автотрофном и гетеротрофном образе жизни у синезеленых водорослей. Уменьшение концентрации  $\text{CO}_2$  увеличивает долю углерода, включенного в клеточный метаболизм из ацетата и глюкозы.

Изучение превращения глюкозы, меченной в различных положениях в клетках *Anabaena cylindrica*, *Anacystis variabilis* и др., показало, что оно происходит в основном окислительным путем и  $\text{C}_0_2$  образуется из положения  $\text{C}_1$ , а не из положения  $\text{C}_5$ . Это также свидетельствует в пользу пентозофосфатного пути ассимиляции глюкозы. Перенос клеток со света в темноту ведет к быстрому исчезновению фосфатов Сахаров и накоплению 6-фосфоглюконата, что доказывает превращение эндогенных углеводов гексозомонофосфатным путем, обеспечивающим клетку большим количеством НАДФ-Н (в то время как при гликолизе и в реакциях цикла Кребса образуется в основном НАДФ). В свою очередь, НАДФ-Н необходим для восстановительных синтезов основных веществ клеток из низкомолекулярных предшественников  $d$  - и  $\text{C}_5$ -сахарами, служащими для синтеза нуклеотидов и некоторых аминокислот.

В пентозофосфатном цикле экзогенные или эндогенные углеводы могут окисляться до конца, хотя на уровне фосфоглицеринового альдегида они могут метаболизироваться по гликолитическому циклу. Показательно, что хлоропласта, выделенные из фотогетеротрофно выращенных клеток *Euglena gracilis*, отличались от аналогичных препаратов хлоропластов из шпината. Они были более устойчивы к высокой концентрации ортофосфата в среде, неспособны к выделению  $\text{O}_2$ , зависимому от оксалоацетата, и отличались низкой скоростью выделения  $\text{O}_2$  в присутствии 3-фосфоглицериновой кислоты. При хранении при  $4^\circ\text{C}$  изолированные хлоропласты *Euglena* сохраняли свою активность в 2—3 раза дольше, чем хлоропласты шпината, а через 8 ч хранения у хлоропластов эвглены скорость выделения  $\text{O}_2$  составляла 80 % от исходной величины. Несмотря на недостаточное изучение фотогетеротрофного образа жизни, совершенно ясно, что в определенных условиях, близких к естественному существованию синезеленых водорослей, такой путь усвоения веществ является единственно возможным для размножения, развития и препятствия лизису от фотоокисления.

### **Хемоорганотрофность**

Хемоорганотрофный образ жизни присущ примерно 30 видам синезеленых водорослей с нитчатым строением (*Nostoc punctiforme*, *Phormidium foveolarum*, *Oscillatoria* sp. и др.). Обнаружен целый ряд этих растений, развивающихся в темноте на среде с глюкозой или сахарозой. У одноклеточных водорослей темновое развитие встречается гораздо реже, оно характерно для некоторых представителей родов *Aphanocapsa* и *Chlorogloea*.

В гетеротрофных условиях в темноте при добавлении глюкозы хорошо растет *Chlorococcum infusionum*, причем интенсивность роста пропорциональна концентрации глюкозы, хотя при 0,1—0,2 % глюкозы ростовые процессы отсутствовали. Такой же стимулирующий эффект оказывает арабиноза. Вместе с тем *Chlorococcum* не растет в присутствии уксусной кислоты, сахарозы, желатина в качестве источников углерода и очень слабо растет при добавлении в питательные среды ацетата натрия, глицерина и галактозамина.

Источником углерода для хемоорганотрофов являются углеводы (глюкоза, сахароза, рибоза, мальтоза, манноза и др.), а источником азота — нитрат,  $\text{NH}_4$  или аминокислоты. Время их перехода к размножению в условиях темноты снижается в 3—5 раз, рост обычно происходит в аэробных условиях. У представителей *Nostoc* он может осуществляться без доступа воздуха. Все это позволяет предположить, что среди синезеленых водорослей существуют все переходные формы от облигатных фототрофов до гетеротрофов. Так, у *Nostoc linckia* при добавлении глюкозы, фруктозы, сахарозы, мальтозы и лактозы стимулируется фотогетеротрофный рост цианобактерий, увеличивается содержание хлорофилла и белка, усиливается поглощение аммиачного азота и нитрогеназная

активность. Глюкоза, фруктоза и сахароза также поддерживали слабый хемогетеротрофный рост, а ингибируют его кетоглутарат, пируват, сукцинат, ацетат, сорбоза и формат.

Рост *Nostoc muscorum* блокируется в присутствии диурана — известного ингибитора ассимиляции CO<sub>2</sub> в фотосинтезирующих организмах. Вместе с тем мутант этой водоросли устойчив к 5- 10<sup>-5</sup> М диурана при фототрофных условиях роста, может использовать данное соединение в качестве источника углерода и азота и не способен расти фотоавтотрофно, т. е. мутант лишен способности к фотосинтетической фиксации CO<sub>2</sub>. Н. Г. Тихоновской и А. Д. Володарским выявлены антигены, которые рассматриваются в качестве фенотипических маркеров клетки *Euglena gracilis* в определенных физиологических состояниях — фототрофном и гетеротрофном. Наличие таких маркеров позволяет не только тестировать определенное функциональное состояние клетки, но и контролировать изменение клеточного метаболизма при переходе клетки из автотрофного в гетеротрофное состояние и обратно.

Продукты метаболизма глюкозы могут оказывать токсическое действие на организм хемоорганотрофов при гетеротрофном росте в темноте. Это, в частности, относится к *Plectonema boryanum*, рост ее успешно продолжается при непрерывном пересеве культуры (диализе). В естественных условиях произрастания образующиеся токсические продукты постоянно удаляются и вреда не приносят. Почти все синезеленые водоросли, способные к фотогетеротрофному росту, для процессов метаболизма нуждаются в кислороде, причем энергию они получают за счет окислительного фосфорилирования. Скорость этого процесса является основным моментом, ограничивающим рост хемогетеротрофов в темноте. В условиях темнового развития происходит определенное ингибирование синтеза мембранных структур и пигментов. Так, ламеллы мембран принимают беспорядочное расположение, в то время как в автотрофных условиях они располагаются параллельно. В темноте несколько теряется содержание хлорофилла, фикоэритрина, фикоцианина и других пигментов. Таким образом, более замедленный рост в темноте при сохранении пигментной системы и ферментативной активности позволяет организмам сохранять жизнедеятельность и является, очевидно, приспособлением к неблагоприятным условиям жизни.

#### Лекция №4

#### Тема: «Размножение водорослей» (2 часа).

##### Вопросы лекции:

1. Вегетативный способ размножения
2. Бесполое размножение
3. Половое размножение
4. Закон прорастания зиготы

##### Краткое содержание

Согласно биологическому энциклопедическому словарю, **размножение** — это присуще всем живым организмам свойство воспроизведения себе подобных, обеспечивающее непрерывность и преемственность жизни.

Для водорослей характерно бесполое, вегетативное и половое размножение.

**1. Вегетативный способ размножения** является одной из форм бесполого размножения и осуществляется вегетативными частями растений. У одноклеточных водорослей вегетативное размножение происходит путем деления клеток надвое. У колониальных и многоклеточных – несколькими способами:

- распадом колоний, случайным разрывом нитей или распадом их на небольшие участки при отмирании отдельных клеток;
- механическим разрушением слоевища на части (под действием волн, льда и др.);
- специальными органами вегетативного размножения (например, у некоторых бурых водорослей на слоевище образуются т.н. почки, которые опадая прорастают в новые растения; или, например, клубеньки у харовых водорослей);
- акинетами (от греч. «а» - отрицание, «кинетос» - приводящий в движение). У ряда нитчатых водорослей отдельные вегетативные клетки округляются, накапливают запасные питательные вещества, а их оболочки утолщаются. Эти покоящиеся клетки (акинеты) способны переживать неблагоприятные условия и давать начало новым растениям (при пересыхании водоема, промерзании и др.). Подобные образования, имеющиеся у синезеленых водорослей, называются спорами.
- стелющимися побегами, от которых вырастают новые растения (у некоторых красных, бурых, зеленых и харовых водорослей).

**2. Бесполое размножение** водорослей происходит посредством **спор**. Споры образуются или в клетках по форме не отличающихся от других клеток, или в особых клетках, называемых **спорангиями**, которые имеют другие размеры и форму, чем вегетативные клетки. Главное отличие спорангиев от других клеток заключается в том, что они возникают как выросты обычных клеток и выполняют только функцию образования спор.

**Споры** – это специализированные клетки, основная функция которых прорасти, т.е. увеличиваться в размерах и принимать форму материнской особи. Споры могут быть подвижными и тогда их называют **зооспорами**, зооспоры имеют монадную структуру и бывают с одним, двумя, четырьмя или множеством жгутиков.

Образованию спор и зооспор у водорослей, как в спорангиях, так и в вегетативных клетках предшествует деление ядра. Дочерние ядра равномерно распределяются в цитоплазме, одновременно делятся хлоропласты и другие органеллы, после группировки их вокруг отдельных ядер происходит деление цитоплазмы и окончательное формирование спор и зооспор.

У водорослей можно встретить несколько типов спор:

- у многих зеленых и желто-зеленых водорослей образуются **апланоспоры** – неподвижные, лишенные жгутиков споры; в тех случаях, когда апланоспоры, будучи заключенными в оболочку материнской клетки, принимают все отличительные черты материнской клетки, их называют **автоспорами** (например, у представителей хлорококковых водорослей из зеленых);
- существуют споры, в названии которых отражается число их в спорангии: **тетраспоры** – образуются по 4 (у многих красных и бурых водорослей); **биспоры** – 2 споры в спорангии (некоторые кораллиновые из красных); **моноспоры** – одна спора в спорангии (некоторые красные).

Споры выходят в среду через отверстие в стенке спорангия или разрыв стенки вегетативной клетки.

В некоторых группах водорослей (у конъюгат, харовых, ряда зеленых, у всех диатомовых, а из бурых – у фукусовых) бесполое размножение отсутствует.

**3. Половое размножение** у водорослей тесно связано с **половым процессом**, который заключается в слиянии двух клеток (гамет) противоположного пола, в результате чего образуется зигота, вырастающая в новую особь или дающая зооспоры. Половой процесс широко распространен почти во всех отделах водорослей. Пока он не известен лишь у синезеленых. Половое и бесполое размножение может наблюдаться у одной и той же особи, такой организм называется **гаметоспорофит**. Может наблюдаться и чередование поколений: поколение, размножающееся спорами, называется **спорофит**; поколение, размножающееся гаметами – **гаметофит**.

Выделяют несколько типов полового процесса:

1. У ряда лишенных клеточной оболочки монадных водорослей сливаются (копулируют) клетки, не отличимые от вегетативных. Такая форма полового процесса называется **хологамией** (например, у зеленой водоросли дуналиеллы).

2. **Зигогамия (Конъюгация)** – половой процесс, при котором сливается содержимое двух обычных вегетативных клеток (клетки в этом случае гаплоидны), физиологически выполняющих функцию гамет.

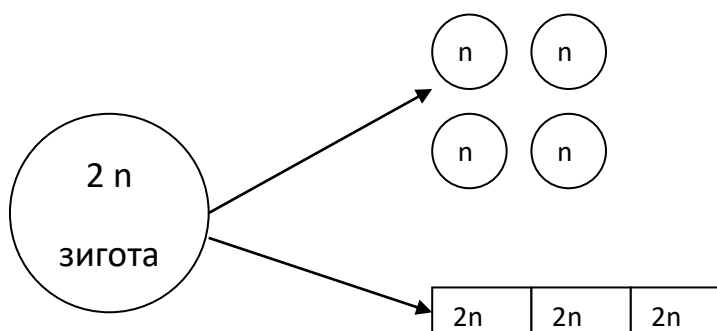
3. **Гаметогамия** – половой процесс с участием специализированных клеток – гамет, функция которых слияние. У многих водорослей гаметы, как и зооспоры, образуются внутри материнских клеток и, выйдя из них, сливаются попарно. Если обе сливающиеся монадные гаметы не различаются морфологически, половой процесс называют изогамным – **изогамией**, при слиянии монадных гамет, различающихся по размерам, имеет место **гетерогамия**, или **анизогамия**. **Оогамия** – половой процесс в форме слияния более крупной неподвижной макрогаметы, которую принято считать женской, или яйцеклеткой, с мелкой подвижной – микрогаметой (мужской), которую называют сперматозоидом или антерозоидом.

#### 4. Закон прорастания зиготы

Растения, образующие гаметы, могут быть обоеполыми – **гомоталличными** и раздельнополыми – **гетероталличными**. В первом случае к слиянию способны гаметы, происходящие из одного растения, а во втором – только от разных. Гетероталлизм может наблюдаться при любой форме полового процесса. У изогамных водорослей в этом случае одинаковые по внешнему виду гаметы оказываются физиологически различными и условно обозначаются «+» и «-».

После слияния гамет образуется зигота. Зигота всегда имеет диплоидный набор хромосом, тогда как гаметы – всегда гаплоидны. Зигота может вести себя по-разному:

Если зигота проходит период покоя, то первое деление – редукционное (мейотическое) и образуется 4 клетки с гаплоидным набором хромосом; если зигота не проходит период покоя, то она сразу прорастает в диплоидное растение.



Соотношение диплоидной и гаплоидной фаз в жизненном цикле водорослей различно. Редукционное деление может происходить непосредственно после слияния гамет (*зиготическая редукция*), в результате чего все клетки развивающегося растения оказываются гаплоидными. Например, у многих зеленых водорослей зигота – единственная диплоидная стадия в цикле развития, а вся вегетативная фаза проходит в гаплоидном состоянии.

У других водорослей, напротив, развивающаяся из зиготы вегетативная фаза диплоидна, а редукционное деление происходит только непосредственно перед образованием гамет (*гаметическая редукция*). Таковы, например, все диатомовые водоросли и некоторые бурые (представители порядка фукусовых).

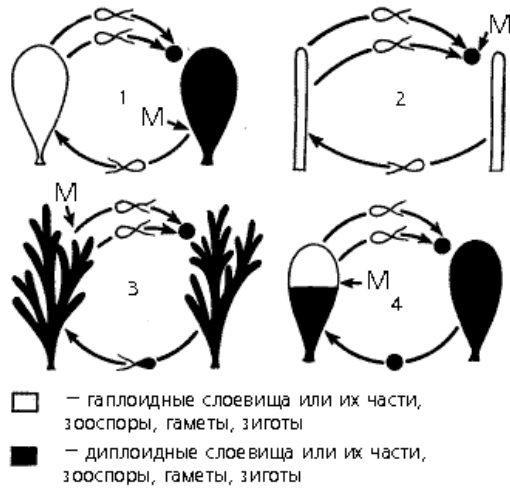
Наконец, у ряда водорослей редукционное деление ядра, проходящее после некоторого времени существования диплоидного таллома, приводит к образованию не гамет, а спор (*спорическая редукция*). Отличие состоит в том, что споры не сливаются попарно – каждая из них дает начало новому растению, клетки которого оказываются гаплоидными. В дальнейшем на таком растении – уже без редукционного деления – образуются гаметы, слияние которых вновь приводит к образованию диплоидного организма. В этом случае говорят о чередовании поколений: диплоидного – образующего споры – *спорофита* и гаплоидного – *гаметофита*. Спорофит и гаметофит могут быть практически одинаковы по внешнему виду (*изоморфная смена поколений*, характерна для ряда видов зеленых – ульва, кладофора, некоторых порядков бурых и большинства красных водорослей) или резко различаться (*гетероморфная смена поколений*, широко распространенная среди бурых водорослей, но встречающаяся и у зеленых и красных).

Соотношение диплоидной и гаплоидной фаз в жизненном цикле водорослей различно. Редукционное деление может происходить непосредственно после слияния гамет (*зиготическая редукция*), в результате чего все клетки развивающегося растения оказываются гаплоидными. Например, у многих зеленых водорослей зигота – единственная диплоидная стадия в цикле развития, а вся вегетативная фаза проходит в гаплоидном состоянии.

У других водорослей, напротив, развивающаяся из зиготы вегетативная фаза диплоидна, а редукционное деление происходит только непосредственно перед образованием гамет (*гаметическая редукция*). Таковы, например, все диатомовые водоросли и некоторые бурые (представители порядка фукусовых).

Наконец, у ряда водорослей редукционное деление ядра, проходящее после некоторого времени существования диплоидного таллома, приводит к образованию не гамет, а спор (*спорическая редукция*). Отличие состоит в том, что споры не сливаются попарно – каждая из них дает начало новому растению, клетки которого оказываются гаплоидными. В дальнейшем на таком растении – уже без редукционного деления – образуются гаметы, слияние которых вновь приводит к образованию диплоидного организма. В этом случае говорят о чередовании поколений: диплоидного – образующего споры – *спорофита* и гаплоидного – *гаметофита*. Спорофит и гаметофит могут быть практически одинаковы по внешнему виду (*изоморфная смена поколений*, характерная для ряда видов зеленых, – ульва, кладофора, некоторых порядков бурых и большинства

красных водорослей) или резко различаться (*гетероморфная смена поколений*, широко распространенная среди бурых водорослей, но встречающаяся и у зеленых и красных).



Смена ядерных фаз у водорослей:  
 1 – спорическая редукция (ульва);  
 2 – зиготическая редукция (сфероплея, лишние ядра редуцируются);  
 3 – гаметическая редукция (кладофора собранная);  
 4 – соматическая редукция (празиола стебельчатая)

## Лекция № 5-6-7

Тема: «Систематика водорослей» (6 часов).

### Вопросы лекции:

1. Систематика и классификация водорослей.
2. Отдел сине-зеленые водоросли (CYANOPHYTA)
3. Характеристика отдела CHLOROPHYTA (зеленые водоросли)
4. Отдел диатомовые водоросли (BACILLARIOPHYTA).
5. Отдел эвгленовые водоросли (EUGLENOPHYTA).
6. Отдел динофитовые водоросли (DINOPHYTA).
7. Отдел желто-зеленые водоросли (XANTHOPHYTA).
8. Отдел золотистые водоросли (CHRYSOPHYTA)
9. Отдел криптофитовые водоросли (CRYPTOPHYTA).
10. Отдел красные водоросли (БАГРЯНКИ, RHODOPHYCOPHYTA).
11. Отдел бурые водоросли (PHAEOPHYTA).

### Краткое содержание

#### 1. Систематика и классификация водорослей.

**Систематика** (от греч. Systematikos – упорядоченный) представляет собой раздел биологии, в задачи которого входят, с одной стороны описание всего многообразия как современных, так и вымерших организмов, а с другой – упорядоченное иерархическое расположение таксономических категорий по отношению друг к другу. Иногда термины «систематика», «таксономия», «классификация» считают синонимами.

Создателем научной таксономии и систематики по праву является шведский натуралист К. Линней. Он разработал правила и принципы классификации и построил иерархическую систему для известных в то время современных и ископаемых животных и растений. С его работами с середины XVIII века окончательно утвердилось применение бинарной номенклатуры.

В настоящее время существует множество самых различных классификаций. Каждая классификация представляет собой систему соподчиненных единиц, для обозначения этих единиц в 1813г. Декан্ডолем был введен термин «таксон». **Таксон** – группа организмов, связанных той или иной степенью родства и достаточно обособленная, чтобы ей можно было присвоить определенную таксономическую категорию того или иного ранга – вид, род, семейство и др.

Самой мелкой систематической единицей или таксоном является **вид**. Близкие виды формируют роды. Род может состоять из многих видов, и тогда он называется **политипным**, нескольких видов, тогда он называется **олиготипным**, или одного вида – **монотипный**. Близкие рода объединяются в семейства, порядок, класс, отдел и т.д.

Одна из современных систем выделяет два надцарства и пять царств (см. приложение). Согласно Международному кодексу ботанической номенклатуры, официальным языком систематики считается латинский язык.

**Филогенетическая классификация** Термин «филогенетический», как производный от «филогении», происходит от греческих слов (племя, колено) и (происхождение, развитие). Впервые предложенный Э. Геккелем (1834-1919), одним из наиболее ревностных приверженцев теории Дарвина (1809-1882), термин филогения был введен как вариант взамен более старого термина систематика. У различных авторов понятие «филогения» имеет неодинаковое содержание, и часто его заменяют такими терминами, как естественные родственные связи или генеалогия. Под филогенией следует понимать ход (за геологическое время), скорость и характер эволюции той или иной группы организмов. В идеале филогенетическая классификация должна выявлять предковые таксоны и указывать продолжительность их эволюционирования до новых таксонов.

Современные живые организмы представляют собой результат эволюции, и структура их информационных молекул, отражает эволюционную историю. Количество и качество различий в аминокислотных последовательностях белков и нуклеотидных последовательностях ДНК отражают их филогенез и, следовательно, позволяют выделять пары или группы видов, имеющих общего предка. Таким образом, сравниваемые организмы могут быть ранжированы в соответствии с их эволюционной историей. В настоящее время наиболее широко используемыми филогенетическими маркерами служат рРНК больших и малых субъединиц рибосом (16S-или 23S-рРНК), в первую очередь 16S-рРНК.

Согласно филогенетической классификации, водоросли не являются филогенетически родственными таксоном, отдельные представители по ряду признаков близки к высшим растениям, другие к животным и гетеротрофным простейшим и т.д.



Отдел: Chlorophyta  
Класс: Chlorophyceae  
Порядок: Chlorococcales  
Семейство:  
Scenedesmaceae  
Род: Scenedesmus  
Вид: Scenedesmus



Отдел: Euglenophyta  
 Класс: Euglenophyceae  
 Порядок: Euglenales  
 Семейство: Euglenaceae  
 Род: Trachelomonas  
 Вид:  
Trachelomonas volvocinopsis

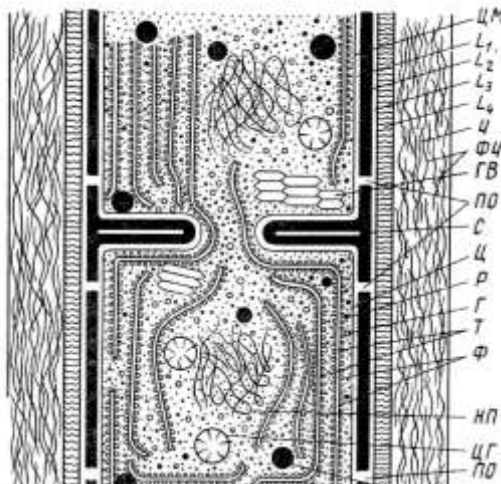
## 2. Отдел сине-зеленые водоросли (CYANOPHYTA)

### *Происхождение и морфология*

Синезеленые водоросли (цианобактерии) – это старейшая группа среди автотрофных организмов. Остатки подобных им организмов найдены среди строматолитов (известковые образования с бугорчатой поверхностью и концентрически слоистым внутренним строением из докембрийских отложений). Предположительно, синезеленые водоросли возникли на планете Земля около 3-4 млрд. лет тому назад.

Одно из доказательств древности происхождения синезеленых водорослей – это их устойчивость к ультрафиолетовой радиации.

Второе доказательство древности синезеленых водорослей – это строение их клеток. Структурная организация клетки **типична для прокариот** домена Bacteria.



Клетка окружена клеточной стенкой грамтрицательного типа. Согласно данным электронной микроскопии клеточная стенка состоит из четко разграниченных слоев, обозначаемых как L<sub>1</sub>, L<sub>2</sub>, L<sub>3</sub>, L<sub>4</sub>. Непосредственно наружи от ЦПМ расположен электронно-прозрачный слой L<sub>1</sub>, за которым следует электронно-плотный слой L<sub>2</sub>, состоящий из муреина – основного компонента клеточной стенки бактерий

У эукариотических водорослей и грибов это вещество не обнаружено. Таким образом, по химизму клеточной стенки синезеленые водоросли более близкие к бактериям, чем к эукариотическим водорослям. Именно этот муреиновый слой  $L_2$  определяет прочность стенки. Будучи изолированным этот слой клеточной стенки способен сохранять форму всей клетки. Следующие за муреиновым слоем слои – электронно-прозрачный  $L_3$  и мембраноподобный  $L_4$  – образованы углеводами и в отличие от слоя  $L_2$  гибкие и пластичные.

У многих синезеленых водорослей клеточные стенки покрыты слизистым слоем, который может быть толстым и плотным и образует чехлы или капсулы. Слизь предохраняет клетки от высыхания и, по-видимому, принимает участие в процессе скользящего движения.

Настоящее ядро отсутствует, имеется нуклеоплазма, сосредоточенная в центральной части клетки. Для ядерного материала синезеленых водорослей, как и для бактерий и фагов, характерно отсутствие белков-гистонов, чем они отличаются от эукариотических организмов.

В качестве одной из примечательных особенностей генетического материала цианобактерии отмечают значительные различия величины цианобактериальной хромосомы. Размеры геномов, изученные более чем у 100 штаммов из разных групп, располагаются в диапазоне  $1,6 — 8,6 \cdot 10^9$  Да, при этом просматривается определенная корреляция между степенью морфологической сложности и величиной генома, достигающего максимальных значений у цианобактерии со сложной организацией трихомов и циклами развития. В группе цианобактерии сформирован самый крупный геном, обнаруженный до сих пор у прокариот. В то же время некоторые цианобактерии в отношении морфологической сложности также достигли вершины в мире прокариот и не имеют равных среди других грамотрицательных эубактерий.

Протопласт клетки условно можно разделить на две части: на окрашенную периферическую часть – **хроматоплазму** и лишенную окраски центральную часть – **цетроплазму**. В цетроплазме сосредоточены нуклеоид, рибосомы, полифосфатные гранулы и запасные вещества (гликоген, волютин). В периферической части протопласта локализованы тилакоиды (Хлоропласты, свойственные эукариотическим водорослям, отсутствуют. Фотосинтетический аппарат представлен удвоенными мембранами, которые называют **тилакоидами**. Количество тилакоидов и характер их расположения в клетке различны у разных видов.). Клетки цианобактерии, за исключением принадлежащих к роду *Gloeobacter*, характеризуются развитой системой внутрицитоплазматических

мембран (тилакоидов), в которых локализованы компоненты фотосинтетического аппарата. Единственная энергопреобразующая мембрана *Gloeobacter* — цитоплазматическая, где локализованы процессы фотосинтеза и дыхания.

Пигменты синезеленых водорослей сосредоточены в **фикобилисомах** — это структуры, расположенные рядами на поверхности тилакоидов, улавливающие фотоны и передающие их реакционным центрам фотосинтетического аппарата. Состав пигментного аппарата у синезеленых водорослей очень пестрый, у них найдено около 30 различных внутриклеточных пигментов. Они относятся к четырем группам — к хлорофиллам, каротинам, ксантофиллам и фикобилипротеинам. Из хлорофиллов достоверно доказано наличие хлорофилла а; из каротиноидов —  $\alpha$ -,  $\beta$ -,  $\epsilon$ -каротинов; из ксантофиллов — эхиненон, миксоксантофилл; из фикобилипротеинов — фикоэритрин, фикоэритроцианин, фикоцианин и аллофикоцианин. Весьма характерно для синезеленых водорослей наличие последней группы пигментов и отсутствие хлорофилла b. Последнее еще раз свидетельствует о том, что синезеленые водоросли являются древней группой, отделившейся и пошедшей по самостоятельному пути развития еще до возникновения в ходе эволюции хлорофилла b, участие которого в фотохимических реакциях фотосинтеза дает наиболее высокий коэффициент полезного действия. Пестротой пигментного состава можно объяснить и разнообразие цвета клеток синезеленых водорослей. Окраска их варьирует от чисто-сине-зеленой до фиолетовой или красноватой, иногда до коричнево-красной, желтой, бледно-голубой.

На границе хромато- и центроплазмы образуются газовые вакуоли. Экспериментально установлено, что появление таких вакуолей бывает вызвано уменьшением в среде количества растворенного кислорода, и увеличением в среде продуктов сероводородного брожения. Предполагают, что такие вакуоли возникают в качестве мест отложения газов, которые выделяются при ферментативных процессах, происходящих в клетке. Газовые вакуоли придают клеткам лучшую плавучесть.

У синезеленых водорослей могут также появляться вакуоли с клеточным соком, но это происходит только у старых клеток и приводит к их гибели.

#### **Метаболизм.**

Большой интерес представляет группа цианобактерии из-за сосредоточения в ней разнообразных физиологических возможностей. В недрах этой группы, вероятно, сформировался и в целом оформился фотосинтез, основанный на функционировании двух фотосистем, характеризующийся использованием  $H_2O$  в качестве экзогенного донора электронов и сопровождающийся выделением  $O_2$ .

У цианобактерии обнаружена способность к бескислородному фотосинтезу, связанная с отключением II фотосистемы при сохранении активности I фотосистемы. В этих условиях у них возникает потребность в иных, чем  $H_2O$ , экзогенных донорах электронов. В качестве последних цианобактерии могут использовать некоторые восстановленные соединения серы ( $H_2S$ ,  $Na_2S_2O_3$ ),  $H_2$ , ряд органических соединений (сахара, кислоты). Так как поток электронов между двумя фотосистемами прерывается, синтез АТФ сопряжен только с циклическим электронным транспортом, связанным с I фотосистемой. Способность к бескислородному фотосинтезу обнаружена у многих цианобактерии из разных групп, но активность фиксации  $CO_2$  за счет этого процесса низка, составляя, как правило, несколько процентов от скорости ассимиляции  $CO_2$  в условиях функционирования обеих фотосистем. Только некоторые цианобактерии могут расти за счет бескислородного фотосинтеза, например *Oscillatoria limnetica*, выделенная из озера с высоким содержанием сероводорода. Способность цианобактерии переключаться при изменении условий с одного типа фотосинтеза на другой служит

иллюстрацией гибкости их светового метаболизма, имеющей важное экологическое значение.

Хотя подавляющее большинство цианобактерии являются облигатными фототрофами, в природе они часто находятся длительное время в условиях темноты. В темноте у цианобактерии обнаружен активный эндогенный метаболизм, энергетическим субстратом которого служит запасенный на свету гликоген, катаболизируемый по окислительному пентозофосфатному циклу, обеспечивающему полное окисление молекулы глюкозы. На двух этапах этого пути с НАДФ-Н<sub>2</sub> водород поступает в дыхательную цепь, конечным акцептором электронов в которой служит О<sub>2</sub>.

*O. limnetica*, осуществляющая активный фотосинтез бескислородного типа, оказалась также способной в темноте в анаэробных условиях при наличии в среде серы осуществлять перенос электронов на молекулярную серу, восстанавливая ее до сульфида. Таким образом, анаэробное дыхание также может поставлять цианобактериям в темноте энергию. Однако насколько широко распространена такая способность среди цианобактерий, неизвестно. Не исключено, что она свойственна культурам, осуществляющим бескислородный фотосинтез.

Другой возможный путь получения цианобактериями в темноте энергии — гликолиз. У некоторых видов найдены все ферменты, необходимые для сбраживания глюкозы до молочной кислоты, однако образование последней, а также активности гликолитических ферментов низки. Кроме того, содержание АТФ в клетке в анаэробных условиях резко падает, так что, вероятно, жизнедеятельность цианобактерии только за счет субстратного фосфорилирования поддерживаться не может.

У всех изученных цианобактерий ЦТК из-за отсутствия а-кетоглутаратдегидрогеназы "не замкнут". В таком виде он не функционирует в качестве пути, ведущего к получению энергии, а выполняет только биосинтетические функции. Способность в той или иной степени использовать органические соединения для биосинтетических целей присуща всем цианобактериям, но только некоторые сахара могут обеспечивать синтез всех клеточных компонентов, являясь единственным или дополнительным к СО<sub>2</sub> источником углерода.

Цианобактерии могут ассимилировать некоторые органические кислоты, в первую очередь ацетат и пируват, но всегда только в качестве дополнительного источника углерода. Метаболизирование их связано с функционированием "разорванного" ЦТК и приводит к включению в весьма ограниченное число клеточных компонентов. В соответствии с особенностями конструктивного метаболизма у цианобактерии отмечают способность к фотогетеротрофии или облигатную привязанность к фотоавтотрофии. В природных условиях часто цианобактерии осуществляют конструктивный метаболизм смешанного (миксотрофного) типа.



"Разорванный" ЦТК у цианобактерий. Обведены продукты метаболизирования экзогенного ацетата. Пунктирными линиями изображены реакции глиоксилатного шунта

Некоторые цианобактерии способны к хемогетеротрофному росту. Набор органических веществ, поддерживающих хемогетеротрофный рост, ограничен несколькими сахарами. Это связывают с функционированием у цианобактерий в качестве основного катаболического пути окислительного пентозофосфатного цикла, исходным субстратом которого служит глюкоза. Поэтому только последние или сахара, ферментативно легко превращаемые в глюкозу, могут метаболизироваться по этому пути.

Одна из загадок метаболизма цианобактерий — неспособность большинства из них расти в темноте с использованием органических соединений. Невозможность роста за счет субстратов, метаболизируемых в ЦТК, связана с "разорванностью" этого цикла. Но основной путь катаболизма глюкозы — окислительный пентозофосфатный цикл — функционирует у всех изученных цианобактерий. В качестве причин называют неактивность систем транспорта экзогенных сахаров в клетку, а также низкую скорость синтеза АТФ, сопряженного с дыхательным электронным транспортом, вследствие чего количество вырабатываемой в темноте энергии достаточно только для поддержания клеточной жизнедеятельности, но не роста культуры.

Цианобактерии, в группе которых, вероятно, сформировался кислородный фотосинтез, впервые столкнулись с выделением  $O_2$  внутри клетки. Помимо создания разнообразных систем защиты от токсических форм кислорода, проявляющихся в устойчивости к высоким концентрациям  $O_2$ , цианобактерии адаптировались к аэробному способу существования путем использования молекулярного кислорода для получения энергии.

В то же время для ряда цианобактерий показана способность расти на свету в строго анаэробных условиях. Это относится к видам, осуществляющим фотосинтез бескислородного типа, которых в соответствии с принятой классификацией следует отнести к факультативным анаэробам. (Фотосинтез любого типа по своей природе — анаэробный процесс. Это хорошо видно в случае фотосинтеза бескислородного типа и менее очевидно для кислородного фотосинтеза). Для некоторых цианобактерий показана принципиальная возможность протекания темновых анаэробных процессов (анаэробное дыхание, молочнокислое брожение), однако низкая активность ставит под сомнение их

роль в энергетическом метаболизме цианобактерий. Зависимые и не зависящие от  $O_2$  способы получения энергии, обнаруженные в группе цианобактерий.

Конструктивный метаболизм цианобактерий представляет собой шаг вперед по пути дальнейшей независимости от органических соединений внешней среды по сравнению с пурпурными и зелеными серобактериями. Для построения всех веществ клетки цианобактериям нужен минимум простых неорганических соединений: углекислота, самые простые формы азота (аммонийные, нитратные соли или молекулярный азот), минеральные соли (источники фосфора, серы, магния, железа, микроэлементов), вода. Цианобактерии не требуют никаких питательных компонентов в восстановленной форме. Только некоторые морские виды обнаруживают потребность в витамине  $B_{12}$ .

Азотфиксирующая активность выявлена более чем у 250 штаммов, принадлежащих к разным группам фототрофных эубактерий. Примерно половину из них составляют цианобактерии. Способность последних к фиксации  $N_2$ , определяемая по наличию нитрогеназы, зависит от условий, и в первую очередь от содержания в среде связанного азота и молекулярного кислорода. Основное место действия обоих факторов — нитрогеназа. В первом случае источники связанного азота репрессируют синтез и ингибируют активность фермента, во втором —  $O_2$  быстро инактивирует его.

Отрицательное действие  $O_2$  на азотфиксацию связано с восстановительной природой процесса. Возникшая первоначально у анаэробных прокариот, получающих энергию за счет брожения, способность к азотфиксации проявилась и в группах эубактерий с бескислородным фотосинтезом. Благоприятные условия для нее обеспечивались анаэробным типом метаболизма этих групп. И только цианобактерии столкнулись с проблемой функционирования в клетке двух процессов, один из которых имеет восстановительную природу, а другой сопровождается выделением такого сильного окислителя, как  $O_2$ . Возникла необходимость защиты или изолирования процесса азотфиксации от молекулярного кислорода.

#### Способы получения энергии в группе цианобактерий

| Способ получения энергии        | Донор электронов  | Акцептор электронов    | Распространенность и физиологический эффект   |
|---------------------------------|---|------------------------|---|
| Фотосинтез кислородного типа    | $H_2O$  | $НАДФ^+$ , ферредоксин | обеспечивает рост всех цианобактерий  |
| Фотосинтез бескислородного типа | $H_2S$ , $Na_2S_2O_3$ , $H_2$ , органические соединения | $НАДФ^+$ ферредоксин   | обеспечивает рост некоторых изученных видов; у большинства — снабжает энергией, необходимой для поддержания жизнедеятельности |
| Дыхание                         | $НАД(Ф)-H_2$  | $O_2$                  | обеспечивает рост факультативно фототрофных цианобактерий и поддержание жизнедеятельности облигатно фототрофных видов         |
|                                 | $H_2^*$   | $O_2$                  | может быть связано с получением энергии   |
| Анаэробное дыхание              | $НАД(Ф)-H_2$  | $S^0$                  | поддерживает жизнедеятельность некоторых цианобактерий, способных к бескислородному фотосинтезу                               |
| Брожение                        | эндогенные или экзогенные сахара                        | пируват                | обнаружено у некоторых факультативно анаэробных цианобактерий; активность недостаточна для поддержания                        |

|  |  |  |                     |
|--|--|--|---------------------|
|  |  |  | жизнедеятельности** |
|--|--|--|---------------------|

\* Разные представители цианобактерий оказались способными использовать в темноте молекулярный водород при наличии в качестве акцептора электронов  $O_2$ . Имеются данные в пользу того, что потребление  $Na$  связано с функционированием дыхательной цепи и может вести к получению энергии.

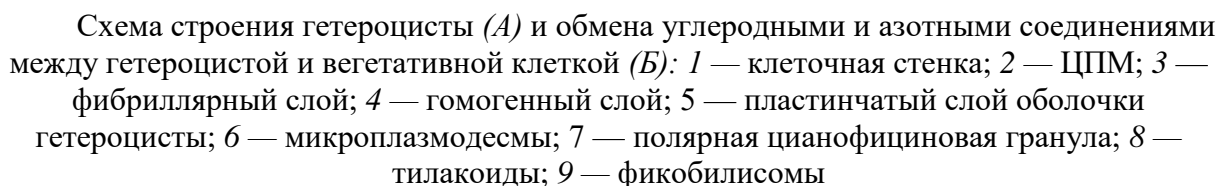
\*\* Есть только одно сообщение о способности цианобактерий рода *Nostoc* расти в темноте в анаэробных условиях, осуществляя сбраживание некоторых сахаров.

Вегетативные клетки многих изученных культур обнаруживают нитрогеназную активность в анаэробных и микроаэробных условиях. Только для единичных культур, например представителей рода *Gloeotheca*, показана способность вегетативных клеток к азотфиксации в аэробных условиях, при этом до 95% фиксированного азота приходится на темновой период, т. е. процессы фотосинтеза и азотфиксации разделены во времени. В целом же проблема фиксации  $N_2$  в аэробных условиях значительной частью цианобактерий решена путем формирования дифференцированных клеток определенного типа — гетероцист, в которых чувствительный к  $O_2$  аппарат фиксации молекулярного азота отделен от фотосинтетического аппарата с помощью определенных ультраструктурных и биохимических перестроек. Таким образом, способность подавляющего большинства цианобактерий к азотфиксации в аэробных условиях связана с гетероцистами.

При отсутствии в среде связанного азота некоторые вегетативные клетки (обычно 5–10%) нитчатых цианобактерий, принадлежащих к порядкам Nostocales и Stigonematales, превращаются в гетероцисты, образование которых происходит в течение 24 ч параллельно с развитием нитрогеназной активности и может быть разделено на два этапа. Прогетероцисты, формирующиеся на первом этапе, характеризуются неспособностью обеспечить защиту нитрогеназы от инактивирующего действия  $O_2$ , а также тем, что процесс дифференцировки на этой стадии обратим. На втором этапе процесс дифференцировки становится необратимым. Сформированные гетероцисты не способны к делению и не могут превращаться в вегетативные клетки.

Формирование гетероцист из вегетативных клеток сопровождается глубокими ультраструктурными и функциональными перестройками. Зрелые гетероцисты окружены тремя дополнительными слоями, внешними по отношению к клеточной стенке, что затрудняет проницаемость в них воды, ионов, нейтральных веществ гидрофильной природы и растворенных газов. Дополнительные слои, окружающие гетероцисту, в местах ее контакта с вегетативной клеткой прерываются. Перегородка, отделяющая гетероцисту от вегетативной клетки, пронизана множеством мелких каналов (микроплазмодесм), соединяющих цитоплазмы обеих клеток и обеспечивающих обмен клеточными метаболитами. В цитоплазме гетероцист в зонах контакта с вегетативными клетками располагаются светопреломляющие полярные гранулы цианофизина.

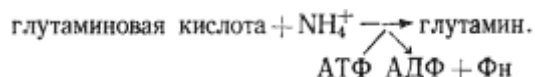
Значительную реорганизацию претерпевает в гетероцистах система фотосинтетических мембран: они укорачиваются, теряют расположение, характерное для вегетативных клеток; как правило, отмечается скопление тилакоидов вблизи полюсов гетероцисты. Морфологические изменения тилакоидов сочетаются с важными перестройками фотосинтетического аппарата на функциональном уровне. В гетероцистах не работает II фотосистема. Следовательно, внутриклеточный  $O_2$  в них не образуется. Потеря активности II фотосистемы коррелирует со следующими биохимическими особенностями гетероцист: отсутствием основных светособирающих пигментов II фотосистемы — фикобилипротеинов и содержащих их структур — фикобилисом; резко



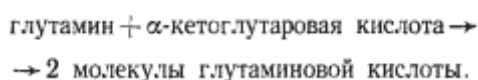
Для фиксации  $N_2$  необходим восстановитель в виде молекул восстановленного ферредоксина (иногда НАДФ- $H_2$ ) и химическая энергия в форме АТФ. Из-за отсутствия в гетероцистах нециклического транспорта электронов они не могут обеспечивать процесс азотфиксации фотохимически образованным восстановителем и зависят в этом отношении от межклеточного переноса метаболитов. Восстановитель может или непосредственно транспортироваться из соседних вегетативных клеток в готовом виде, или же генерироваться в гетероцистах в темновых ферментативных процессах из исходного транспортируемого субстрата. В последнем случае таким субстратом служит

дисахарид мальтоза — продукт восстановительного пентозофосфатного цикла. Ее катаболизирование, осуществляемое по активно функционирующему в гетероцистах окислительному пентозофосфатному пути, приводит к образованию молекул НАДФ-Н<sub>2</sub>, с которых водород может передаваться на ферредоксин в реакции, катализируемой ферредоксин: НАДФ-оксидоредуктазой. Источником АТФ в гетероцистах на свету служит зависимое от I фотосистемы циклическое фотофосфорилирование, в темноте — окислительное фосфорилирование.

Нитрогеназная система катализирует восстановление N<sub>2</sub> до аммония. Последний включается в молекулу глутаминовой кислоты в реакции, катализируемой глутаминсинтетазой:



В таком виде фиксированный азот транспортируется из гетероцист в вегетативные клетки, где с помощью глутаматсинтазы осуществляется перенос амидной группы на молекулу α-кетоглутарата:



Одна из молекул глутамата возвращается в гетероцисту для очередного акцептирования NH<sub>4</sub><sup>+</sup>, другая поступает в метаболизм вегетативной клетки.

Таким образом, все структурные и функциональные перестройки, происходящие в процессе формирования гетероцист, направлены на поддержание высокой активности нитрогеназы, что достигается, с одной стороны, путем эффективного ее снабжения восстановителем и энергией, с другой — защитой от молекулярного кислорода за счет уменьшения проникновения O<sub>2</sub> через утолщенные оболочки гетероцист, реорганизации их фотосинтетического аппарата и высокой активности дыхания.

### Морфология

Морфологически синезеленые водоросли разделяются на одноклеточные, колониальные и многоклеточные (нитчатые) формы.

- к одноклеточным формам относятся отдельно живущие клетки, как правило коккоидного типа (пример, *Synechococcus*, *Synechocystis*);

- в случае объединения нескольких или многих клеток посредством общей слизи в одно целое возникает колония. Форма колоний различна. Они могут иметь вид шара, эллипсоида, цилиндра, иногда пластинки или куба, но чаще всего формируют бесформенное образование самых неопределенных очертаний (пример, *Merismopedia*, *Microcystis*, *Gloeocapsa*);

- нитчатые формы синезеленых водорослей могут существовать либо в форме изолированных нитей, либо посредством слизи отдельные нити могут объединяться в колонии (шаровидные или полушаровидные). Нитчатые формы синезеленых водорослей обязательно имеют плазмодесмы — это тончайшие протоплазматические тяжи, проникающие через поры, находящиеся на поперечных клеточных перегородках, и соединяющих протопласты соседних клеток в единое целое. Данное нитевидное образование синезеленых водорослей, состоящее из физиологически взаимосвязанных

клеток, называется **трихом**. Трихом, как правило, окружен слизистым чехлом. Совокупность трихома и слизистого чехла есть ни что иное, как **нить** (пример, *Anabaena*, *Spirulina*, *Oscillatoria*).

### Строение трихома.

**гомоцитное** – трихомы состоят из относительно сходных вегетативных клеток, не дифференцированных по форме и функциям

**гетероцитное** – трихомы состоят из клеток дифференцированных по форме и функциям (например, имеются гетероцисты, акинеты), а иногда и по локализации

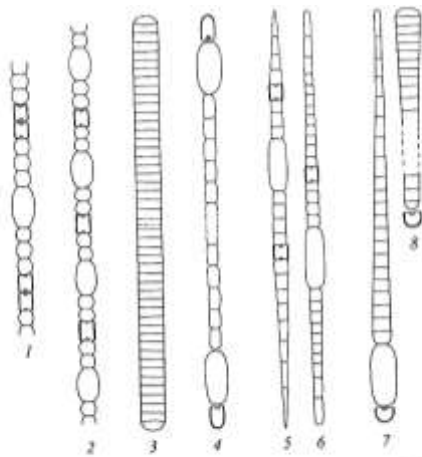


Рис. 2. Основные типы строения трихомов синезеленых водорослей: 1, 2, 4–8 — гетероцитный; 3 — гомоцитный; 1–6 — изополярный; 7, 8 — гетерополярный; 1, 2 — метамерный; 3, 4 — симметричный; 5, 6 — субсимметричный; 7, 8 — асимметричный (по: Komárek, Anagnostidis, 1989, с изменениями).

### трихом

**изополярное** – трихомы имеют относительно сходные оба конца

**гетерополярное** – оба конца трихомов заметно отличаются (один из концов сужен, или напротив расширен)

**метамерное** – у трихомов гетероцисты, развиваясь через правильные промежутки вдоль продольной оси трихома, делят его на сходные участки - метамеры

У многих нитчатых синезеленых водорослей имеются своеобразные клетки, получившие название *гетероцист*. У них хорошо выражена двухслойная оболочка, а содержимое лишено пигментов, газовых вакуолей и зерен запасных веществ (гетероцисты, как правило, бесцветные, голубоватые или желтоватые). Они образуются из вегетативных клеток в разных местах трихома, в зависимости от систематического положения водоросли: на одном или обоих концах трихома, базально или терминально; в трихоме между вегетативными клетками, т.е. интеркалярно. Гетероцисты встречаются по одиночке или по несколько в ряд. В зависимости от расположения в каждой гетероцисте возникает 1 или 2-3 пробки, которые с внутренней стороны закупоривают поры между гетероцистой и соседней вегетативной клеткой.

Гетероцисты называют ботанической загадкой. В световом микроскопе они выглядят как будто пустыми, но иногда, к большому удивлению исследователей, они прорастают давая начало новым трихомам. Во время разделения нитей трихомы чаще всего разрываются около гетероцист. Нити с базальными и терминальными гетероцистами прикрепляются к субстрату при помощи гетероцист. У некоторых видов с гетероцистами связано образование покоящихся клеток – спор: они располагаются рядом с гетероцистой по одну или по обе стороны от нее.

### Размножение

Для синезеленых водорослей характерно только вегетативное размножение:

А) размножение одноклеточных форм происходит делением клетки пополам;

Б) колониальных – распад колоний на фрагменты;

В) нитчатых – либо разрывом нити по месту расположения гетероцист, либо распадом трихома на *гормогонии* с помощью *некридий* и сокращения микрофибрилл клеточной стенки и слизи.

*Некридии* – или жертвенные клетки, отмершие клетки между гормогониями в трихомах нитчатых синезеленых водорослей, некридии образуются при неравномерном делении клетки, являются неполноценными клетками, а потому отмирают.

*Гормогоний* - короткие одно- или многоклеточные подвижные или неподвижные фрагменты трихома, служащие для вегетативного размножения синезеленых водорослей. Каждый гормогоний может дать начало новой особи.

Если в случае неблагоприятных условий водоема гормогоний покрывается плотной оболочкой, его называют *гормоспорой* (или *гормоцистой*), которая одновременно выполняет функции и размножения, и перенесения неблагоприятных условий.

Также довольно распространенными органами размножения синезеленых водорослей являются *споры*. Они одноклеточные, возникают из вегетативных клеток, но гораздо крупнее последних. Споры покрыты толстой, двухслойной оболочкой, внутренний слой которой называют эндоспорием, а наружный – экзоспорием. Благодаря толстым оболочкам и физиологическим изменениям в протопласте (накопление запасных веществ, исчезновение пигментов, иногда увеличение цианофициновых зерен) споры могут длительное время сохранять жизнеспособность в неблагоприятных условиях. В благоприятных условиях спора прорастает, ее содержимое делится на клетки – образуются *спорогормогонии*, оболочка ослизняется, разрывается, и гормогонии выходят, давая начало новым особям.

Половое размножение у синезеленых водорослей полностью отсутствует.

### Систематика

Начатая работа по классификации цианобактерий в соответствии с правилами Международного кодекса номенклатуры бактерий привела к выделению 5 основных

таксономических групп в ранге порядков, различающихся морфологическими признаками. Для характеристики выделенных родов привлечены также данные, полученные при изучении клеточной ультраструктуры, генетического материала, физиолого-биохимических свойств.

#### Основные таксономические группы цианобактерий

| Одноклеточные формы:<br>одиноклеточные клетки или колонии                  |  | Многоклеточные формы: нитчатые  |   |   |
|--|--|---|---|---|
| Пор.<br>Chroococcales  | Пор.<br>Pleurocapsales   | Пор.<br>Oscillatoriales   | Пор. Nostocales   | Пор.<br>Stigoneomatales   |
| Размножение бинарным делением в одной или более плоскостях или почкованием | Размножение множественным делением или чередованием бинарного и множественного деления | Трихомы неветвящиеся, состоят из одного ряда только вегетативных клеток. Рост трихома — делением клеток в одной плоскости | В неветвящихся однорядных трихомах помимо вегетативных образуются дифференцированные клетки: гетероцисты и иногда акинеты. Рост трихома — делением клеток в одной плоскости | Те же признаки, что и у представителей пор. Nostocales. Отличительный признак: способность вегетативных клеток трихома к делению более чем в одной плоскости, приводящему к появлению многорядных трихомов или трихомов с истинным ветвлением |

К порядку Chroococcales отнесены одноклеточные цианобактерии, существующие в виде одиночных клеток или формирующие колонии. Для большинства представителей этой группы характерно образование чехлов, окружающих каждую клетку и, кроме того, удерживающих вместе группы клеток, т. е. участвующих в формировании колоний. Цианобактерии, клетки которых не образуют чехлов, легко распадаются до одиночных клеток. Размножение осуществляется бинарным делением в одной или нескольких плоскостях, а также почкованием.

В порядке семь семейств. Наиболее широко распространены роды:

- Микроцистис (*Microcystis*) — род, относящийся к семейству *Microcystiaceae*. Объединяет виды с шаровидными, эллипсоидными или неправильной формы колониями, иногда продырявленными. Клетки у многих видов имеют газовые вакуоли. Обитают

микроцистисы в морских и пресных водоёмах, часто участвуя в «цветении» воды. Иногда встречаются на почве. Большинство видов — хорошие продуценты органического вещества. Отдельные виды содержат токсичные вещества.

- Особенно широко распространён Микроцистис синеваато-зелёный (*Microcystis aeruginosa*). Его колонии могут быть разнообразной формы, имеют чёткие очертания, а клетки содержат газовые вакуоли. Микроцистис синеваато-зелёный нередко участвует в «цветении» воды. Широко распространён ещё один вид, *Microcystis flos-aqua*. Его колонии сплошные или неясно продырявленные, с расплывчатыми очертаниями.

- Афанотеце (*Aphanothece*) также относится к семейству *Microcystiaceae*. Его представители иногда образуют микроколонии размерами с голубиное яйцо. Клетки эллипсоидные или цилиндрические.

- Наиболее часто встречается Афанотеце прудовая (*Aphanothece stagnina*), образующая в прибрежьях пресных водоёмов крупные студенистые колонии.

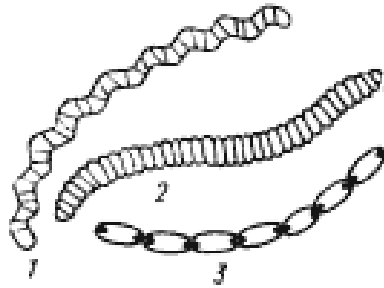
- Глеокапса (*Gloeocapsa*) относится к одноимённому семейству. Его представители формируют слизистые колонии, покрытые общим слоистым чехлом, внутри которого последовательно располагаются клетки, также покрытые чехлом. Обитает глеокапса в почве, на скалах, камнях, в воде. У водных видов слизь бесцветная. Наземные формы окрашены в красные, фиолетовые и чёрно-фиолетовые тона.

Наиболее часто встречаются Глеокапса озерная (*Gloeocapsa limnetica*), Глеокапса меньшая (*Gloeocapsa minor*), Глеокапса пухлая (*Gloeocapsa turgida*), Глеокапса осадочная (*Gloeocapsa magma*).

В порядок *Pleurocapsales* выделены одноклеточные цианобактерий, способные к размножению путем множественного деления. Они существуют в виде одиночных клеток или скоплений, удерживаемых вместе с помощью внешнего (по отношению к наружной мембране) фибриллярного слоя клеточной стенки. Скопления могут состоять всего из нескольких клеток разной формы, иметь кубическую или неправильную форму. Входящие в эту группу цианобактерий различаются способностью размножаться только множественным делением или чередованием процессов бинарного и множественного деления. Освобождающиеся в результате множественного деления бaeоциты могут быть подвижными или неподвижными. У подвижных бaeоцитов при освобождении из материнской клетки отсутствует дополнительный фибриллярный слой клеточной стенки. Подвижность их теряется, когда этот слой синтезируется. У неподвижных форм к моменту выхода из материнской клетки дополнительный слой клеточной стенки уже сформирован.

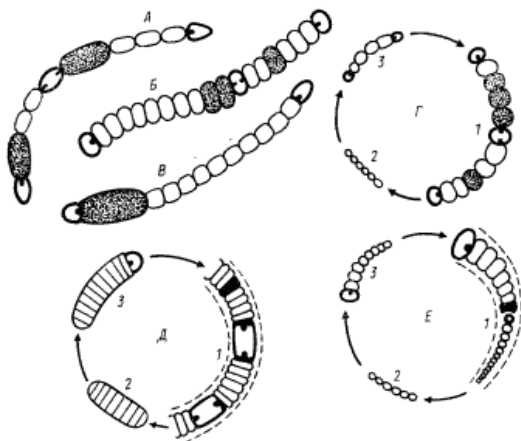
В отличие от рассмотренных выше цианобактерий в последующие порядки включены многоклеточные формы, имеющие нитчатое строение. Особенностью цианобактерий, отнесенных в порядок *Oscillatoriales*, является недифференцированность трихома (последний состоит только из вегетативных клеток) и его рост путем деления клеток в одной плоскости. Цианобактерии этой таксономической группы различаются строением трихомов и отдельных клеток, особенностями соединения клеток в трихомах, наличием или отсутствием чехла, способностью к движению и некоторыми другими морфологическими признаками. Для большинства представителей этой группы характерны прямые трихомы, клетки в которых дисковидные или цилиндрические плотно прилегают друг к другу или разделены глубокой перетяжкой. Трихомы могут быть окружены общим чехлом разной толщины. Скользящее движение свойственно

цианобактериям, не образующим чехла или со слабым развитием последнего. К этой же группе относятся цианобактерии, имеющие подвижные спиралевидные трихомы, состоящие из клеток разной формы, не окруженные чехлом.



Цианобактерии, включенные в порядок Oscillatoriales: 1 — *Spirulina*; 2 — *Oscillatoria*; 3 — *Pseudoanabaena*

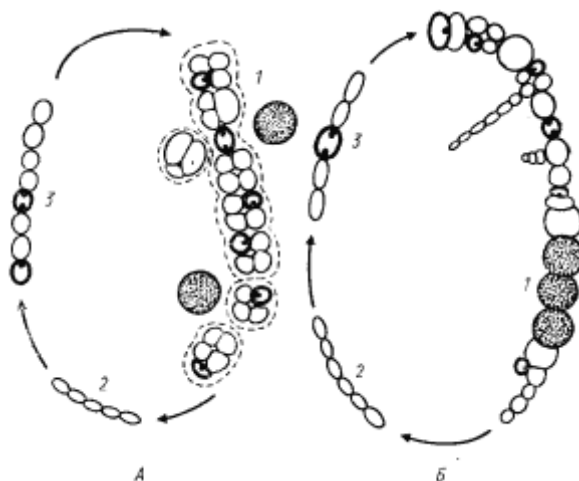
Дальнейший шаг по пути морфологического усложнения сделан цианобактериями, включенными в порядок Nostocales. Они представлены однорядными неветвящимися нитями, рост которых происходит путем деления клеток в одной плоскости (под прямым углом к длинной оси трихома). При культивировании на среде без связанного азота некоторые вегетативные клетки дифференцируются в гетероцисты — центры азотфиксации в аэробных условиях. Ряд представителей группы образует акинеты — единственный тип покоящихся форм у цианобактерий. Размножение происходит короткими обрывками трихомов, морфологически не отличающимися от зрелых длинных нитей, и в результате прорастания акинет, если последние образуются. У некоторых цианобактерий в дополнение к описанным выше способам размножения для этой цели служат гормогонии. Последние представляют собой короткие нити, отличающиеся рядом морфологических признаков от родительского трихома: они состоят из небольшого числа мелких активно движущихся вегетативных клеток, иногда иной формы, чем клетки родительского трихома; могут содержать газовые вакуоли; никогда не окружены чехлом. Основное отличие гормогониев от зрелых и молодых трихомов — отсутствие гетероцист, даже если культура находится в среде, не содержащей связанного азота. Для выделения отдельных родов использованы такие признаки, как расположение гетероцист и акинет в нити, форма вегетативных клеток. В частности, трихом цианобактерий рода *Calothrix* образован клетками разной ширины, т. е. имеет асимметричное строение.



Цианобактерии, отнесенные к порядку Nostocales: А — *Anabaena*; Б — *Nodularia*; В — *Cylandrospermum*; Г — *Nostoc*; Д, — *Scytonema*; Е — *Calothrix*: 1 — трихом в зрелом состоянии; 2 — гормогоний; 3 — молодой трихом. Гетероцисты изображены в виде клеток с толстой клеточной стенкой и полярными гранулами; акинеты — в виде темных клеток.

Прерывистой линией вдоль трихома обозначен чехол

В порядок Stigonematales объединены цианобактерий, отличающиеся от представителей предыдущего порядка способностью вегетативных клеток трихома к делению более чем в одной плоскости. К этой группе отнесено несколько родов, различающихся циклами развития, расположением гетероцист в трихомах и некоторыми другими признаками.



Цианобактерии порядка Stigonematales: А — *Chlorogloeopsis*; Б — *Fischerella*: 1 — зрелый трихом; 2 — гормогоний; 3 — молодой трихом.

#### Экология сине-зеленых водорослей

Синезеленые водоросли встречаются в разнообразных условиях, входя в состав различных экологических группировок как водных, так и вневодных. Многие являются типичными представителями **планктона**, нередко вызывая «цветение воды», окрашивающейся при массовом их развитии в сине-зеленый или грязно-зеленый цвет. Не менее типичны они и для **бентоса**.

**Планктон** — организмы, обитающие в толще воды и у поверхности.

**Бентос** – совокупность организмов, обитающих на или в грунте морских и континентальных водоемов.

Известны пресноводные формы и формы, характерные для соленых водоемов. Среди синезеленых водорослей описано наибольшее по сравнению с другими видами водорослей число видов, обитающих в горячих водах и выносящих наиболее высокую температуру. Максимальной температурой для существования живой клетки является температура +65 °С, но это не предел для синезеленых водорослей, которые были обнаружены даже в ядерных реакторах. Такую высокую температуру термофильные синезеленые водоросли переносят благодаря своеобразному коллоидному состоянию протоплазмы, которая при высокой температуре очень медленно коагулирует. Синезеленые водоросли способны выдерживать и очень низкие температуры. Некоторые виды без повреждения хранились в течение недели при температуре жидкого воздуха (-190 °С). В природе такой температуры нет, но в Антарктиде при температуре -83 °С в большом количестве были обнаружены синезеленые водоросли (представители рода *Носток*).

Обильно развивается флора синезеленых водорослей на влажных скалах, на древесных субстратах, на влажных мхах, на почве и внутри почвенного слоя.

Некоторые представители синезеленых водорослей способны образовывать симбиозы с другими организмами, например, виды из родов *Gloeocapsa*, *Nostoc*, *Rivularia*, *Calothrix* являются фикобионтами в лишайниках. У мелкого плавающего в воде папоротника *Azolla americana* на нижней стороне листьев располагаются особые полости с узкими выводными отверстиями, в этих полостях обитает *Anabaena azollae*. В рамках данного симбиоза между участниками устанавливается довольно специфическая физиологическая взаимозависимость. Вырабатываемые папоротником азотистые соединения полностью усваиваются эндосимбиотирующей водорослью, вследствие чего у водоросли отпадает свойственная свободноживущим представителям этой синезеленой водоросли функция фиксации атмосферного азота. В свою очередь, анабена дополнительно снабжает ткани хозяина кислородом и другими продуктами своей жизнедеятельности.

### Значение

«+»

1. Азотфиксирующие формы обогащают почву азотом и используются в качестве удобрений;
2. Пищевое и кормовое значение: клетки синезеленых водорослей содержат до 68% белка, витамины А, С и группы В (В<sub>1</sub>, В<sub>2</sub>, В<sub>5</sub>, В<sub>6</sub>, В<sub>12</sub>);
3. Лекарственное значение: например, спиролина способствует выведению шлаков и токсинов, включая токсины тяжелых металлов и радионуклеотидов. Фикоцианин является эффективным средством борьбы с онкозаболеваниями и иммунодефицитом, снижает уровень сахара и холестерина в крови, нормализует обмен веществ, способствует заживлению ран и т.д.
4. Парфюмерия: шампуни, крема, зубная паста.
5. Являются индикаторными организмами, которые используют при определении качества воды природных водоемов.

«-»

1. При определенных условиях может происходить массовое развитие синезеленых водорослей, или «цветение» водоема. Накапливается огромная биомасса водорослей, которые скоро отмирают и начинается их гниение. Из воды исчезает

кислород, появляются продукты гниения и среда становится непригодной для жизни водных организмов.

2. Многие синезеленые водоросли выделяют в воду ядовитые вещества как средство борьбы с конкурентами. При «цветении» ядовитые вещества могут отравлять водоем и приводить к гибели все организмы обитающие в воде или употребляющие данную воду.

3. Синезеленые водоросли вызывают также Гаффскую болезнь – эпидемическая болезнь человека и животных, питающихся рыбой, накопившей токсины, выделяющиеся при массовом отмирании синезеленых водорослей. При Гаффской болезни в организме происходит разрушение витамина В, что приводит к острым мышечным болям, неподвижности, поражению почек, печени. Распознается очень трудно, а потому часты смертельные исходы.

В случае отравления токсинами синезеленых водорослей у человека нередко развивается тошнота, рвота, диарея и прочие расстройства желудочно-кишечного тракта, у детей часты случаи дерматитов и кожных ожогов вследствие купания в водоеме с массовым развитием синезеленых водорослей.

Сообщения о случаях отравления сельскохозяйственных животных массовыми скоплениями синезеленых водорослей впервые было сделано в 1878г. Френсисом и относится к озеру Александрина, связанному с рекой Муррей в Австралии. В этом озере при высокой температуре (24 – 40 °С) наблюдалось массовое развитие синезеленых водорослей, которые при слабых ветрах сносились к берегам, где образовывали скопления толщиной 5-15 см. При водопое в этих условиях наблюдалась быстрая гибель скота. Смерть у овец наступала через 6-8 часов, у лошадей через 8-24 часа, собак 4-5 часов, свиней 3-4 часа. Эти явления повторялись в этом озере спустя 70 лет после первого описания в литературе. В 1940г. на реке Муррей была построена плотина, в результате чего вода в озере Александрина все больше и больше опреснялась. В 1945г. вновь произошел массовый падеж скота после водопоя из озера. Исследования показали, что вся поверхность озера в прибрежной части была покрыта густым слоем синезеленых водорослей. Аналогичные случаи наблюдались в Америке, Африке, Европе.

Таким образом, синезеленые водоросли должны рассматриваться как важнейший элемент биосферы. Они были связаны с биосферой уже на самых начальных этапах ее развития, оказали решающее влияние на эволюцию земной атмосферы и эволюцию живых организмов, они обнаруживаются и у того предела, где жизнь кончается. В современной биосфере цианобактерии распространены повсеместно. Развиваясь в составе наземных, пресноводных или морских сообществ, синезеленые водоросли увеличивают уровень их продуктивности. Вместе с тем, массовое развитие цианобактерий может представлять угрозу для жизни животных и человека, поскольку некоторые формы способны к образованию сильных ядов, а постоянно возрастающее антропогенное загрязнение природы способствует массовому развитию таких форм.

### **3. Характеристика отдела CHLOROPHYTA (зеленые водоросли)**

Отдел объединяет свыше 20 т видов макро- и микроскопических эукариотических водорослей, по окраске напоминающих высшие растения. Мельчайшие формы граничат по размерам с бактериальными клетками, не превышая нескольких микрометров в диаметре, наиболее крупные – харовые достигают в высоту 2 м. Представлены одноклеточные, колониальные (в том числе и ценобиальные), многоклеточные и неклеточные индивиды, активно подвижные и неподвижные, прикрепленные и

свободноживущие, а также все типы структуры вегетативного тела от монадного до паренхиматозного.

Распространены преимущественно в пресных водах, встречаются и в морях. Немногие *З. в.* приспособились к существованию на стволах деревьев, в почве и т.п. (плеврококк, трентеполия и др.). Одноклеточные и колониальные *З. в.* входят в состав планктона и, развиваясь в большом количестве, вызывают цветение воды. Ульва, или морской салат, и монострома в Восточной Азии употребляются в пищу. Во многих странах разрабатывают наиболее рентабельные методы интенсивного культивирования одноклеточных *З. в.* (хлорелла, сценедесмус и др.) в качестве источника пищи и корма, для биологической очистки сточных вод, регенерации воздуха в замкнутых экосистемах (на космических кораблях, подводных лодках) и т.п.

Строение клетки и клеточные покровы разнообразны. У некоторых клетки окружены лишь плазмалеммой, у других снабжены дополнительными образованиями в виде субмикроскопических чешуек. Но у большинства зеленых водорослей образуются клеточные оболочки, сохраняющие более или менее постоянную форму клеток. В световом микроскопе в оболочке у большинства зеленых водорослей видны два слоя – внутренний, более плотный, обычно целлюлозный и наружный, пектиновый. Клеточная оболочка *Haematococcus*, по данным электронной микроскопии, состоит из четырех слоев, *Chlamydomonas reinhardtii* Dang. – из семи, *Pleurotaenium nodosum* – из многочисленных слоев.

Клеточная оболочка может составлять до 39,2% сухой массы клетки. В составе клеточной оболочки выделены жиры, белки, углеводы, но основным компонентом клеточной стенки большинства зеленых водорослей является целлюлоза.

Оболочки водорослей могут быть инкрустированы солями железа (*Phacotaceae*) или кальция (*Charophyceae*). На поверхности оболочки нередко образуются разнообразные выросты, шипы, щетинки, гранулы, бородавки, выполняющие защитную функцию и облегчающие парение в воде.

Обмен клеток с окружающей средой происходит через поры, образующиеся вследствие неполного смыкания оболочек при цитокинезе (первичные) или под действием ферментов (вторичные). У некоторых колониальных и многоклеточных зеленых водорослей через поры посредством плазмодесм осуществляется связь между соседними клетками, у других – слизь способствует активному передвижению организма в пространстве. Иногда (*Chlamydomonas*, *Ulothrix*) при неблагоприятных условиях наблюдается временное ослизнение клеточных оболочек и переход в пальмелловидное состояние.

Клетки зеленых водорослей содержат от одного до несколько сотен ядер (*Cladophora*), размеры их колеблются от 1 до 45 мкм, форма обычно шаровидная или линзовидная. В нуклеоплазме может быть от 1 до 100 ядрышек, число, форма и размер их изменяются на протяжении клеточного цикла.

Хлоропласты разнообразны по форме, размерам, положению в клетке. Число их варьирует от одного, до нескольких десятков и сотен. По форме различают чашевидные, пластинчатые, корытовидные, лентовидные, дисковидные, сетчатые, губчатые, звездчатые хлоропласты, по положению – пристенные и осевые (центральные).

Хлоропласты обычно окрашены в различные оттенки зеленого цвета. Окраска обусловлена наличием хлорофиллов *a* и *b*,  $\alpha$ -,  $\beta$ -,  $\gamma$ -,  $\epsilon$ -каротинов и ксантофиллов. По составу фотосинтетических пигментов зеленые водоросли близки к высшим растениям. В неблагоприятных условиях (недостаток биогенных элементов, повышение концентрации хлористого натрия и др.) соотношение основных групп пигментов в вегетативных клетках

некоторых зеленых водорослей изменяется в пользу каратиноидов, водоросли приобретают оранжево-красную окраску. Подобные изменения пигментации нередко наблюдаются в покоящихся клетках – зиготах, акинетах. У некоторых зеленых водорослей наблюдается утрата фотосинтетических пигментов (апохлороз) при сохранении в клетках бесцветных лейкопластов, а иногда и утрата пластид – апопластия (*Polytomella*, *Hyalorogonium*).

Хлоропласты обычно содержат от одного до нескольких десятков погруженных пиреноидов. Их число и локализация в пластиде обычно видоспецифичны. Полагают, что пиреноид зеленых водорослей является ферментативным центром, продуцирующим энзимы, полимеризующие молекулы глюкозы в крахмал – основной продукт ассимиляции зеленых водорослей. Крахмал образует вокруг пиреноида сплошную или состоящую из отдельных зерен обкладку. Крахмал может откладываться вне связи с пиреноидом; локализация его в клетках зеленых водорослей, как и высших растений, строго приурочена к пластидам.

У монадных форм зеленых водорослей, имеется стигма являющаяся частью хлоропласта. Стигма в виде небольшого красного пятна расположена в передней части клетки. Монадные формы обычно снабжены 2-4 жгутиками.

У основания жгутиков монадных форм находится аппарат Гольджи. В неподвижных клетках он обычно располагается вокруг ядра. Аппарат Гольджи участвует в синтезе клеточных покровов и секреторной деятельности клетки.

Число митохондрий в клетке колеблется от одной (*Chlorella*, *Chlamydomonas*) до нескольких и может изменяться в онтогенезе. Митохондрии зеленых водорослей имеют пластинчатые кристы. Являются источником энергии и располагаются в активных центрах клетки.

ЭПС располагается в клетках неравномерно, может концентрироваться возле стигмы (*Volvox*) или вокруг хлоропласта и аппарата Гольджи (*Closterium*), на периферии клетки, либо вокруг ядра образуя дополнительную перинуклеарную оболочку (*Hydrodictyon*, *Kirchneriella*, *Tetraedron*).

У зеленых водорослей монадной структуры наблюдаются сократительные вакуоли, у остальных - вакуоли с клеточным соком.

Размножаются зеленые водоросли половым и бесполом путем, с помощью вегетативных и специализированных клеток.

Вегетативное размножение у одноклеточных, лишенных клеточной оболочки, водорослей происходит делением клетки надвое (например, *Dunaliella*), у колониальных – фрагментацией таллома. Ценобиальные образуют дочерние ценобии внутри клеток материнского ценобия (*Hydrodictyon*, *Volvox*, *Scenedesmus*). Многие размножаются с помощью акинет. У харовых водорослей органами вегетативного размножения являются – одно и многоклеточные корневые и стебельковые клубеньки (почки).

Бесполое размножение осуществляется с помощью специализированных клеток – спор. Споры зеленых водорослей бывают подвижные (зооспоры) и неподвижные (апланоспоры). Наблюдается также образование автоспор.

Половой процесс представлен разнообразными формами: хологамией, изогамией, гетерогамией, оогамией, конъюгацией.

3. в. делят на 2 подотдела: собственно зелёные (*Chlorophytina*) - половой процесс в виде слияния гамет, и конъюгаты (*Conjugatophytina*). Первый подотдел делят на 6 классов: протококковые, или хлорококковые (*Protococcophyceae* или *Chlorococcophyceae*), вольвоксовые (*Volvocophyceae*), улотриксковые (*Ulotrichophyceae*), сифонокладовые (*Siphonocladophyceae*), дазикладовые (*Dasycladophyceae*), сифоновые (*Siphonophyceae*).

**Требуксиофициевые** (лат. Trebouxiophyceae) — класс зелёных водорослей. В него входят в основном одноклеточные формы. Типы дифференциации таллома нитчатые, пластинчатые, коккоидные и сарцинодные. Размножение осуществляется как бесполом (с образованием автоспор и апланоспор), так и половым путём (оогамия). Зооиды имеют ризобласт и базальные тела. Ориентация жгутиков 1/7. Отличительная особенность класса: при митозе расположение центриолей метацентрическое (по бокам веретена деления).

**Улотрикс** (лат. Ulothrix) — род зелёных водорослей Chlorophyta. Обитает в морских и пресных водах, образуя на подводных предметах тину зелёного цвета. Нитчатый тип дифференциации таллома. Хлоропласт постенный в виде пояса, замкнутого или незамкнутого, с несколькими пиреноидами. Ядро одно, но без покраски не видно. Размножается преимущественно вегетативно четырехжгутиковыми зооспорами. Половой процесс — изогамия (гаметы одинаковых размеров). Некоторым видам свойственен гетероталлизм. Двужгутиковые гаметы образуются в клетках так же как и зооспоры. Они выходят наружу и сливаются. Зигота после периода покоя прорастает в кодиолум-стадию, куда переходит её ядро. Через некоторое время наступает мейоз, после чего могут быть еще митозы. В результате образуется 4—8 зооспор, прорастающих в новые нити улотрикса. Все стадии, кроме зиготы — гаплоидны. К улотриксовым относится микроскопическая водоросль — плеврококк, — обитающая на нижней части стволов деревьев или заборов. По нему можно определять стороны света: плеврококк растёт на северной стороне ствола. Наиболее широко распространён вид улотрикс опоясанный (*Ulothrix zonata*).

**Эдогониофициевые** (лат. Oedogoniophyceae) — класс зелёных водорослей, характеризующийся нитчатым строением таллома и наличием характерных «колпачков» в верхней части клеток. Эдогониевые водоросли — типичные представители перифитонных сообществ, иногда они могут отрываться от субстрата и плавать в толще воды, образуя, подобно сифонокладиевым, ватообразные скопления. Класс содержит монотипический порядок Эдогонияльные (*Oedogoniales*) с олиготипным семейством Эдогониевые (*Oedogoniaceae*), которое включает три рода Эдогоний (*Oedogonium*), Бульбохете (*Bulbochaete*) и Эдокладий (*Oedocladium*).

Зеленые водоросли — самая крупная и специфическая группа среди водорослей, отличающаяся огромным разнообразием входящих сюда видов. Их эволюция шла от примитивных жгутиковых видов до многоклеточных, хотя последние и не достигли высокого уровня дифференциации». Зеленые водоросли в процессе развития дали начало харовым водорослям — это одна ветвь их эволюции, другая ветвь привела к возникновению высших растений

#### 4. Отдел диатомовые водоросли (BACILLARIOPHYTA).

Название водорослей — диатомовые — происходит от греческого слова «диатомэ» — рассечение, разрывание — и напоминает о том, что чаще всего диатомеи размножаются вегетативным делением клетки на две половинки. Другое название — кремнеземки — указывает на наиболее характерную их особенность; все клетки этих водорослей имеют панцирь, пропитанный кремнеземом. У этой группы водорослей есть и третье название — бациллариевые. Оно дано по первому роду, описанному в 1788 году, бацилларии.

Все диатомеи делятся на две большие группы — пеннатные и центрические. Пеннатные виды имеют двустороннюю симметрию, а центрические — радиальную.

Основными структурными элементами центрических диатомей являются ареолы. Под световым микроскопом они обычно видны как наиболее крупные выпуклые точки. У пеннатных диатомей на створках панциря в определенном порядке располагаются ребра. На панцире есть и бесструктурные участки — осевые поля. Осевое поле обычно посередине рассечено продольной, слегка волнообразной, нередко двух- или трехконтурной линией— швом. Большой частью шов состоит из двух ветвей, соединяющихся на середине створки в центральной узелке и заканчивающихся на концах створки узелками. Биологическое значение шва в жизни диатомей огромно. Достоверно известны две его функции: сообщение с внешней средой и передвижение клетки по субстрату или в толще воды. В последнем случае движение осуществляется за счет того, что клетка способна вырабатывать слизь, которая через канал выдавливается наружу, и водоросль передвигается, отталкиваясь от этой слизи. Процесс этот аналогичен реактивному движению.

Самые обычные диатомеи в море - **хетоцеросы - род *Chaetoceros***, что, по-гречески, значит - щетинистые. Их можно найти в любой части Мирового океана и почти в любое время года. Это **цепочки-колонии клеток**, от каждого из углов которых отходит длинная и острая щетинка-хета. Хетоцерос изогнутый *Chaetoceros curvisetus* - самый обычный в Черном море вид этого рода, да и не только здесь - это успешный космополит.

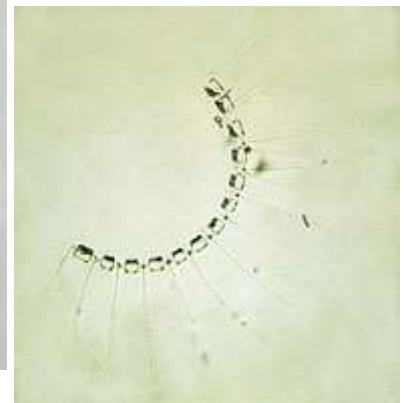
Щетинки - защита хетоцероса, они - жестокое и мощное оружие, даже против крупных животных. Известны случаи массовой гибели рыб, жабры которых были исколоты щетинками хетоцеросов. Изучая питание мидий в Черном море, мы обнаружили, что когда в планктоне много хетоцеросов, эти моллюски-фильтраторы вообще перестают есть, закрывают свои створки, чтобы не повредить нежные ткани колючками диатомей.



**Хетоцерос  
сжатый  
*Chaetoceros  
compressus***



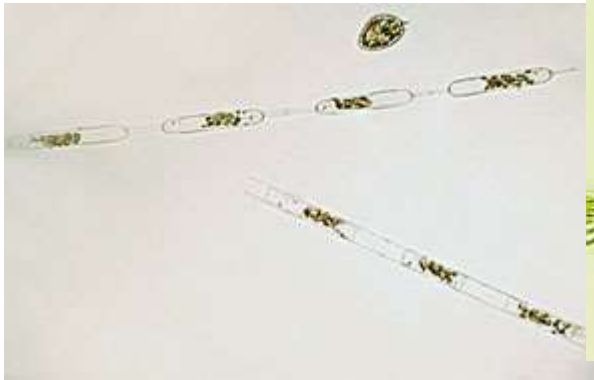
***Chaetoceros laciniosus* - его  
отличают изогнутые, как  
длинные щипцы, конечные  
пары хет колонии**



**Хетоцерос изогнутый  
*Chaetoceros curvisetus***

Диатомовым водорослям, в их тяжелых доспехах из кремния, не утонуть - трудно. Жгутиков для движения у них нет. У них есть только один способ замедлить погружение - увеличенная поверхность клетки. Для этой цели обычно служат выросты панциря - длинные колючие щетинки нужны хетоцеросам не только для защиты, они еще и помогают парить в воде. На примере хетоцероса мы видим и другой способ увеличения поверхности - образование колоний-цепочек - десятки клеток плавают, сцепленные друг с другом. Поделилась одна из них - и на одну клетку в колонии стало больше. Так же

увеличивает поверхность похожая на лестницу колония диатомеи хемиаулюса *Hemiaulus hauckii*.



колонии *Hemiaulus hauckii*



Колонии *Pseudonitzschia pseudodelicatissima*

Строит колонии и псевдоницшия *Pseudonitzschia*: клетки-иголки соединены в длинные нити. Псевдоницшия - типичный пример вида-оппортуниста - она способна произвести очень быструю и масштабную вспышку численности, в самых, казалось бы, неблагоприятных условиях - например посреди зимы, или в период летней депрессии фитопланктонного сообщества. Зато у нее нет конкурентов: используя минимум ресурсов, эта крошечная, толщиной 1-2 микрона и длиной 20 микрон, диатомея - очень быстро растет и размножается.

Ведь - чем меньше отношение объема клетки к ее поверхности - тем выше скорость поглощения питательных веществ из воды. В этом - один из секретов скорости роста самых маленьких клеток фито- и бактериопланктона.

Впервые о существовании диатомовых водорослей стало известно в начале 18 века, когда практику исследований были введены микроскопы Левенгука и сильно увеличивающая лупа.

Диатомовые водоросли – это одноклеточные микроскопические организмы, одиночно живущие или объединенные в колонии, покрытые снаружи твердой кремнеземной оболочкой, называемой панцирем. Панцирь диатомовых водорослей вырабатывается самой клеткой в процессе ее жизнедеятельности. Изнутри панцирь выстлан органическим веществом (возможно белком). Панцирь диатомовых состоит из аморфного кремнезема, напоминающего по составу опал ( $\text{Si}_2\text{xH}_2\text{O}$ ) с примесью металлов (железа, алюминия, магния). Толщина стенок панциря зависит от концентрации кремния в среде и изменяется в значительных пределах. Панцирь состоит из двух почти равных частей и по конструкции напоминает коробку, закрытую крышкой. Наружная, большая часть панциря – *эпитека*, подобно крышки находит своими краями на внутреннюю половину – *гипотеку*. Эпитека и гипотека состоят из створки и пояскового ободка.

Различают два основных типа панциря: **актиноморфные** (круглые, треугольные, многоугольные), через которые можно провести три и более плоскостей симметрии (Centrophyceae) и **зигоморфные**, продолговатые с бисимметричной (перистой) структурой, через которое можно провести не более двух плоскостей симметрии (Pennatophyceae).

В кремнистом панцире имеются мельчайшие поры, которые располагаются определенными рядами, образуя штрихи – это рисунок панциря, наблюдаемый в световой

и электронный микроскоп, рисунок панциря – это структура панциря. Она специфична для разных таксонов и ее используют как идентификационный признак.

У некоторых диатомовых водорослей на створке располагается щель, соединяющая протопласт с окружающей средой.

### МОРФОЛОГИЯ

Клетки диатомовых водорослей имеют типичное эукариотическое строение. Ядро занимает центральное положение в клетке и окружено двойной пористой мембраной. В клетке имеется одна или несколько вакуолей с клеточным соком. Целлюлозной оболочки, в отличие от остальных водорослей, у диатомовых нет. Плазмалемма плотно прилегает к панцирю. Хлоропласты диатомовых водорослей разнообразны по форме, размерам и расположению в клетке. Как правило, хлоропласты содержат один или несколько пиреноидов линзовидной формы. Окраска хлоропласта, обусловленная составом пигментов, изменяется от светло-желтой, золотистой до зеленовато-бурой и посмертно приобретает зеленый цвет вследствие растворения бурых пигментов в мертвых клетках. В хлоропластах диатомовых содержатся пигменты: хлорофиллы «а» и «с», фукоксантин,  $\beta$ - и  $\epsilon$ -каротин, диадиноксантин, диатоксантин. Пигментная система диатомовых водорослей обеспечивает фотосинтез на глубине 50 м благодаря дополнительным пигментам из группы фукоксантинов, которые передают поглощенную ими энергию хлорофиллу а.

В цитоплазме и вакуолях клетки сосредоточены запасные питательные вещества: липиды, волютин, хризоламиарин.

### РАЗМНОЖЕНИЕ

Чаще всего диатомовые водоросли размножаются вегетативном делением клетки на две половины; этот процесс обычно происходит ночью или на рассвете.

Процесс деления клеток у диатомей своеобразен из-за наличия твердого панциря. Сначала в протопласте начинают скапливаться капельки масла, а сам протопласт значительно увеличивается в объеме, вследствие этого эпитека и гипотека панциря расходятся, оставаясь соединенными лишь краями своих поясковых ободков. Протопласт делится на две равные части. После окончательного разделения клетки на две каждая из дочерних клеток, получившая лишь половину материнского панциря, сразу же достраивает недостающую половину, но обязательно внутреннюю, т.е. гипотеку. Таким образом, возникшие в результате деления две дочерние клетки оказываются по размерам несходными: одна клетка, получившая эпитеку, сохраняет размеры материнской клетки, а другая, получившая материнскую гипотеку, ставшую в новой клетке эпитекой, приобретает меньшие размеры. В результате после многократных делений происходит постепенное уменьшение размеров клеток у половины каждой данной популяции: у центрических диатомей уменьшается диаметр клеток, а у пеннатных – длина и отчасти ширина клеток.

У диатомовых водорослей отмечено наличие полового процесса, который называется ауксоспорообразование. Половое размножение происходит у диатомовых водорослей в трех случаях:

- 1 при измельчении клеток;
- 2 при старении клеток;
- 3 при изменении условий окружающей среды, например при резком понижении температуры воздуха или воды.

У диатомовых описаны три формы полового процесса. В результате полового процесса образуется зигота, которая без стадии покоя начинает расти, увеличивается в размерах и превращается в ауксоспору (так называемая, растущая спора).

При неблагоприятных условиях диатомовые водоросли переходят в состояние покоя. В ходе образования покоящихся клеток протопласт передвигается к одному из концов клетки и, вследствие потери клеточного сока, сильно сжимается. Жизнедеятельность этих клеток возобновляется при наступлении благоприятных условий.

#### МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ

При идентификации диатомовых водорослей (Bacillariophyta), систематика которых базируется на морфологических особенностях структуры клеточных покровов, используют методы прокалывания (прогревание суспензии, содержащей клетки диатомей, на электрической плитке в течение нескольких часов до полного сгорания всех органических веществ) и химического сжигания (выдерживание исследуемого материала не менее 1/2 суток в концентрированной серной кислоте с последующей обработкой кристаллами двуххромовокислого калия) (Диатомовые водоросли СССР..., 1974). Диатомовые водоросли определяли в постоянных препаратах с использованием световой иммерсионной и электронной микроскопии.

#### ЭКОЛОГИЯ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ:

Диатомей — одна из самых распространенных групп водорослей. Встречаются они всюду: в толще воды и на дне водоема, на поверхности почвы и в ее толще, проникая на глубину до нескольких десятков сантиметров. Они живут на снегу и льдах, образуя бурые налеты, а в горячих источниках могут переносить температуру до 60°C. Наиболее благоприятная для развития диатомей среда — водная; все типы современных водоемов имеют в составе своей альгофлоры различные виды диатомовых водорослей. Как правило, именно диатомей преобладают в них и в видовом и в количественном отношении.

1. в планктоне, бентосе и среди обрастаний пресных и соленых, стоячих и текущих водоемов;
2. на влажных скалах;
3. на снегу и льду;
4. в почве.

#### РОЛЬ В ПРИРОДЕ И ЖИЗНИ ЧЕЛОВЕКА:

Трудно переоценить роль диатомей в природе и хозяйственной деятельности человека. Прежде всего — это источник органического вещества, составляющего кормовую базу для животных организмов — беспозвоночных, рыб, млекопитающих. По содержанию белков и жиров диатомей не уступают хлебным злакам. В результате фотосинтеза диатомей выделяют в воду огромное количество кислорода, сопоставимое разве с таковым, выделяемым всей массой высших растений на земле. Многие виды диатомей участвуют в процессах естественного очищения воды в сточных водоемах. Благодаря хорошей сохранности панцирей, образующих на дне водоемов отложения — диатомиты, ученые получили возможность определять возраст тех или иных пород, а также решать вопросы эволюции этой своеобразной группы. Диатомиты также применяются в различных отраслях народного хозяйства, в частности незаменимы при изготовлении различных фильтров.

□ Диатомовые водоросли — основное звено трофических цепей водных экосистем (это источник питания беспозвоночных животных и рыб, а после отмирания водорослей — бактерий и простейших);

□ Создают 50% всей органической массы океана, ежегодно поглощают из Мирового океана около 10 млрд. т. углерода;

□ Играют основную роль в круговороте кремния;

- ☐ Особое значение имеют в экологическом мониторинге, являясь индикаторами загрязнения водной среды (в настоящее время известно около 100 таксонов – индикаторов загрязненности воды);
- ☐ Играют важную роль в осадконакоплении (диатомовые и сапропелевые илы, диатомиты);
- ☐ Диатомовый анализ (применен в палеонтологических исследованиях и юридической практике);
- ☐ «Цветение» водоемов (вода приобретает травянисто-тинистый, рыбный запах)

### ПРОИСХОЖДЕНИЕ

Диатомей сравнительно молоды. Ученые находят остатки их панцирей в меловых отложениях, возраст которых около 100 млн. лет. Но, вероятно, это еще более древняя группа организмов, так как уже в меловой флоре их видовой состав весьма разнообразен, а строение панциря почти такое же, как у современных видов. Можно предположить, что более древние виды не дошли до нас.

Хорошая сохранность панциря диатомовых водорослей в ископаемом состоянии позволяет проследить их эволюцию на основе палеонтологических данных.

Существует две точки зрения на древность диатомовых. Согласно первой гипотезе, основанной на возрасте ископаемых остатков, диатомовые считают относительно молодой группой водорослей, появившейся в мезозое, около 200 млн лет назад. Согласно второй гипотезе, основанной на богатстве и разнообразии меловой флоры – это древняя группа, существовавшая в палеозое, прошедшая длительное эволюционное развитие до мелового периода.

По общности пигментного состава и продуктов ассимиляции, наличию кремния в оболочке и покоящихся спор прослеживается отдаленное родство диатомовых водорослей с желто-зелеными, золотистыми и бурыми водорослями.

## 5. Отдел эвгленовые водоросли (EUGLENOPHYTA).

Отдел объединяет свыше 900 видов микроскопических, одноклеточных, преимущественно жгутиковых, эукариотических водорослей зеленого, редко красного цвета. Среди эвгленовых водорослей наряду с окрашенными фотосинтезирующими формами существуют бесцветные организмы. Представители этого отдела характеризуются следующими признаками:

1. Одноклеточные организмы с монадным типом структуры, имеющие один или несколько жгутиков, за исключением небольшой группы безжгутиковых эвгленовых, ведущих неподвижный образ жизни;

2. Клетки лишены целлюлозных оболочек. Под плазмалеммой расположен плотный, эластичный, белковой природы слой протопласта, который называется **пелликула**, от плотности которого зависит постоянство формы клеток. Виды с тонкой и гибкой пелликулой не имеют постоянной формы, им свойственна метабolia, т.е. изменчивость формы тела. Под пелликулой в наружных слоях протоплазмы имеются слизеносные тельца (мелкие, наполненные слизью вакуоли, открывающиеся наружу порами). У представителей родов *Trachelomonas*, *Strombomonas* кроме пелликулы, вокруг клетки образуется твердый минеральный домик, состоящий из солей железа и марганца.

3. На переднем конце тела имеется мешковидное углубление, называемое **глоткой**. Это орган выделительной системы. Глотка состоит из мешковидного резервуара

и узкого глоточного канала. К резервуару примыкает сократительная вакуоль, которая сокращаясь изливает свое содержимое в резервуар. Через глотку проходит жгутик, он крепится к резервуару при помощи базального тела.

На переднем конце клетки вблизи жгутикового аппарата расположена стигма, или глазок. Стигма образуется вне хлоропласта и состоит из разных по величине глобул. В стигме обнаружены липиды, каратиноиды, бета-каротин, криптоксантин.

4. Эвгленовые водоросли имеют разнообразную форму тела: шаровидную, эллипсоидную, веретеновидную, игловидную, яйцевидную, ланцетовидную, цилиндрическую, ромбическую, спирально изогнутую и т.д., но наиболее распространенной считается веретеновидная форма, или, как ее часто называют, эвгленообразная.

5. Основным запасным питательным веществом является особый тип полисахарида – **парамилон**, который концентрируется вокруг пиреноида или образуется непосредственно в протоплазме. Он состоит из остатков глюкозы, соединенных  $\beta$ -1,3 связью. При гидролизе парамилона образуется глюкоза.

6. Хлоропласт эвгленовых водорослей имеет трехслойную мембрану, ламеллярная система группируется в пачки, по 3 плотно прилегающих диска к каждой. По форме хлоропласты эвгленовых водорослей довольно разнообразны: дисковидные, пластинчатые, лентообразные, звездчатые, лопастно-рассеченные. Зеленая окраска хлоропластов обусловлена наличием хлорофиллов  $\alpha$  и  $\beta$ , из пигментов также описаны каротин и ксантофилл. В хлоропластах большинства эвгленовых обнаружены пиреноиды.

7. Ядро крупное, окружено двойной мембраной с порами. Нуклеоплазма содержит хроматин и одно или несколько ядрышек.

8. По типу питания среди эвгленовых отмечают фотосинтезирующих, сапрофитных и миксотрофных представителей. Бесцветные формы питаются **сапротрофно**, т.е. либо осмотически поглощают растворенные в среде органические вещества, либо фаготрофно (голозойно), захватывая и переваривая оформленные частицы. **Миксотрофное питание** – это способность как фото-, так и сапрофитному питанию.

9. Процесс размножения эвгленовых водорослей начинается обычно вечером или рано утром. Заключается он в продольном делении особи надвое. Происходит деление ядра, жгутикового аппарата, стигмы и хлоропластов. На переднем конце клетки появляется разделительная щель, которая постепенно увеличивается. К концу деления особи связаны лишь своими задними концами. Затем и эта связь прерывается, клетки полностью освобождаются друг от друга, вырабатывают жгуты и начинают свое активное движение.

Половой процесс не доказан, хотя указания на него имеются (*Phacus pigum*).

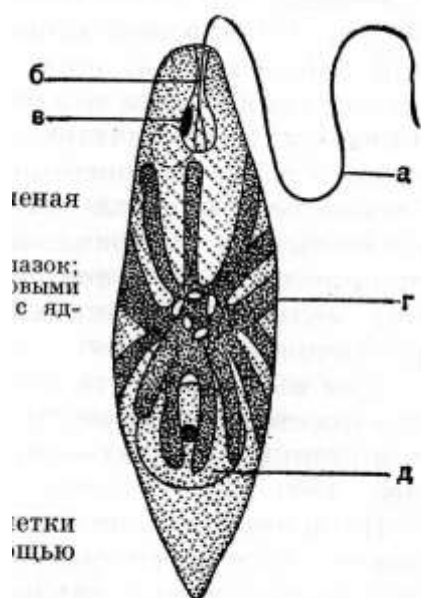
У эвгленовых водорослей известна и покоящаяся стадия. При неблагоприятных условиях клетка сбрасывает жгуты, утрачивает подвижность, оболочка клетки сильно утолщается. После наступления благоприятных условий оболочка лопается и из нее выходит одна клетка.

## ЭКОЛОГИЯ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ

Эвгленовые водоросли широко распространены по всей территории земного шара. Излюбленными местообитаниями эвгленовых являются пресные, стоячие, мелководные, хорошо прогреваемые, заросшие водными растениями и богатые органическими веществами водоемы лесной и лесостепной зоны. В подобных водоемах эвгленовые водоросли играют большую роль, нередко выступая в качестве доминирующих форм и вызывая «цветение» этих водоемов. В морях и океанах находки их единичны и случайны. Небогат состав этой группы в водоемах Арктики и пустынных областей.

## ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

1. Способность большинства видов эвгленовых водорослей к миксотрофному или полностью сапрофитному питанию определяет их участие в самоочищении природных водоемов, загрязненных органическими веществами, а также доочистке сточных вод.
2. Являются биоиндикаторами загрязнения водоемов.
3. Являются звеном трофической цепи водоема.
4. Неприхотливость эвгленовых, способность интенсивно размножаться в условиях культуры позволили использовать их в качестве эталона для выяснения действий на живой организм физиологических, химических и других факторов: различной температуры, антибиотиков, гербицидов, ростовых веществ, витаминов. Т.е. являются удобной моделью при разработке вопросов физиологии, биохимии, генетики и цитологии клетки.



- а — жгутик;  
б — глотка;  
в — стигма, или глазок;  
г — хлоропласт с парами зерен в центре;  
д — ядро с ядрышком

Эвгленовые водоросли представлены в водоемах достаточно широко. У нас встречаются: эвглена зеленая, эвглена рыбоподобная, эвглена игольчатая, эвглена острицевидная, лепоциклис яйцевидный, мономорфина грушевидная, факус камбаловидный, факус трехкилевой, факус крылатый, факус длиннохвостый, факус крошечный, трахеломонас вольвоксовый, трахеломонас темно-зеленый, трахеломонас мелкощетинистый, трахеломонас хвостатый, трахеломонас вооруженный, колациум мелкопузырчатый и многие другие.

Эвгленовые водоросли имеют родственные связи с зелеными водорослями. Они произошли от фотосинтезирующих жгутиковых ядерных (эукариотических) организмов, но дальше одноклеточных видов их эволюция не пошла.

## 6. Отдел динофитовые водоросли (DINOPHYTA).

### Особенности строения клетки

Организмы одноклеточные преимущественно монадной организации, хотя есть небольшое количество амебоидов, коккоидов, нитчаток.

Клетки покрыты **текой** (панцирь динофитовых водорослей в основном целлюлозной природы, с 2 бороздами – продольной и поперечной. Тека состоит из верхней части, которая называется **эпивальва**, нижней части – **гиповальва**, а также пояса, соединяющего обе части. Эпивальва и гиповальва состоят из пластинок и щитков, соединенных в определенном порядке швами. **Шов** – это зона роста панциря. Молодые клетки имеют узкие швы, старые клетки – широкие. Для клеток характерно наличие гетероморфных, гетеродинамических жгутиков, один из которых (поперечный) (лентовидный, с мастигонемами) лежит в поперечной борозде, обеспечивая вращательное движение клетки, другой (продольный) (гладкий) лежит в продольной борозде, выходя за ее пределы, и обеспечивая движение вперед. Жгутики часто отличаются от жгутиков других водорослей тем, что в них или появляется дополнительный круг периферических микротрубочек (9+9+2), или увеличивается число центральных микротрубочек (9+3), или вдоль аксономы жгутика образуется новая стержнеподобная структура (тяж) с поперечной исчерченностью.

В цитоплазме клетки содержится очень крупное ядро (динокарион), в котором различимы хромосомы. Хлоропласты у динофитовых обычно многочисленные, мелкие, дисковидные, реже эллипсоидные или лентовидные, окрашенные в темно- или светло-бурый, золотистый, желтый, реже зеленоватый и синезеленый цвет. Хроматофоры одеты трёхслойной оболочкой. Тилакоиды в хроматофоре упакованы по 2 и по 3 штуки. У многих имеется стигма, или глазок, который располагается на переднем конце клетки, вне хроматофора, вблизи от жгутиков. Он содержит два ряда глобул и пластинчатое тело или линзовидное тело и ретиноид. Для некоторых характерны трихоцисты. В каждой трихоцисте имеется головка и рукоятка. Трихоцисты способны скручиваться и раскручиваться, выстреливая через пору длинную поперечно-исчерченную нить.

Клетка может содержать пищеварительные, сократительные вакуоли, а также **пузулы** (несокращающаяся вакуоль, связанная со жгутиковыми порами, имеющая форму мешочка, вероятно, участвующая в осморегуляции; пузулы характерны для морских представителей).

Основной пигмент – хлорофилл А, вспомогательные пигменты – хлорофилл С, каротиноиды (β-каротин), ксантофиллы (перидинин, неоперидинин, фукоксантин, диноксантин, диадиноксантин, неодиноксантин). Хлоропласты обычно многочисленные, различной формы, желто-коричневые или коричневые. Запасные вещества – крахмал или масло.

#### Размножение:

- вегетативное размножение – путем деления клеток на двое;
- бесполое – при помощи зооспор и апланоспор;
- половое размножение известно у 30 видов, г.о. в форме изо- и анизогамии.

При вегетативном размножении клетки делятся пополам в продольном или наклонном направлении, при этом оболочка материнской клетки по-разному участвует в создании оболочек дочерних клеток. Например, клетки у беспанцирных флагеллат делятся пополам перетяжкой, и каждая дочерняя особь получает оболочку от материнской. У *Seratium* панцирь материнской клетки раскалывается косой бороздой на две неравные части, таким образом, каждая из дочерних клеток получает часть оболочки материнской, а недостающие половинки достраиваются заново. У *Peridinium* тека материнской клетки сбрасывается, и дочерние клетки образуют новый панцирь. Иногда в результате деления

дочерние клетки могут не расходиться, и тогда формируются колонии в виде цепочек. В зависимости от вида и условий среды вегетативное размножение может происходить каждые 1-15 дней.

При дефиците азота и изменении температуры воды у динофитовых наблюдается половое размножение. У них известны три типа полового процесса: изогамный, гетерогамный, хологамный. Гаметы мельче вегетативных клеток, а у панцирных видов могут быть голыми. При слиянии гамет у большинства представителей образуется планозигота, которая может существовать достаточно долго. Чаще всего, в отличие от гаплоидных клеток, она имеет более крупные размеры; у неё сохраняются 2 задних жгутика. После длительного роста развитие планозиготы может идти в двух направлениях. Она либо превращается в покоящуюся клетку, период покоя которой длится от нескольких часов до нескольких месяцев, либо, претерпевая мейоз, в подвижном состоянии продуцирует нормальные гаплоидные вегетативные клетки.

У гамет, чьи хлоропласты произошли от диатомей и гаптофит, сначала сливаются ядра самих клеток, затем сливаются эндосимбионты и их ядра.

При наступлении во внешней среде кратковременных неблагоприятных условий клетки динофитов могут сбрасывать жгутики и превращаться в неподвижные временные споры. Продолжительность существования спор ограничена днями, реже месяцами, в отличие от покоящихся спор, которые могут сохраняться годами.

Для большинства динофлагеллат, у которых были изучены жизненные циклы, показано, что за исключением *Noctiluca* они гаплобионтные. Диплоидная стадия у них - только зигота. У *Noctiluca* жизненный цикл диплобионтный. При гаметогенезе ядро делится мейотически, а затем митотически с образованием более 2000 гамет. Одинаковые гаметы сливаются, а зигота после периода покоя развивается в вегетативную клетку.

По типу питания известны фототрофы, гетеротрофы и миксотрофы.

**Экологические особенности, распространение и значение.** Значительную роль в распространении динофитовых водорослей играют температурный и световой факторы, содержание хлора, кальция, органического вещества и pH среды. Максимальное развитие большинства видов связано с летним периодом, однако есть и холодолюбивые представители. Большинство видов не выносят загрязненных вод.

Динофитовые водоросли обитают преимущественно в чистых пресных или соленых водах, встречаются обычно в холодную пору года; известны криофилы, обитающие в снегу и придающие ему органогенную окраску. Развиваясь в массовых количествах, некоторые виды вызывают «цветение» воды. Морские и пресноводные формы, планктон и бентос, иногда встречаются как симбионты растений, иногда — паразиты ракообразных и червей. Важная группа динофитовых — «зооксантеллы» — эндосимбионты многих беспозвоночных. Среди динофитовых есть группа паразитических форм, которые поражают копепод, рыб, водорослей.

Динофиты - важная группа фитопланктона в морских и пресных водах. Их значение прежде всего определяется тем, что они занимают второе место после диатомей как продуценты первичной продукции в прибрежных морских водах, являются пищей для различных простейших, коловраток, рыб. Большинство динофитов (около 90% видов) обитают в морских водах. Наибольшее их разнообразие и обилие наблюдаются в неритической части океанов, где более обильны биогены за счёт смылов с берегов и апвеллинга. Обитают динофиты и в пелагиали (открытая вода) в тропических и субтропических зонах.

Плавающие клетки динофитов способны к вертикальной миграции (миграция в столбе воды в течение суток). Они не двигаются беспорядочно в толще воды, а скапливаются на

определённой глубине, которая может меняться в течение дня. Обычно скорость этих вертикальных миграций равна 1 м в час. Такое поведение даёт динофлагеллатам преимущество перед другими неподвижными фитопланктонными организмами, позволяя быстрее реагировать на изменение освещённости и наличие источников питания в окружающей среде.

#### **Происхождение.**

Ископаемые остатки динофитовых известны из юрского и мелового период л. мезозойской эры.

К динофитовым относят 550 родов и 4000 видов водорослей, из которых более 2000 современных и столько же ископаемых видов. Система динофитовых разработана недостаточно, что связано с неравномерностью изученности отдельных групп. Нет единой точки зрения даже на объем отдела, а также на количество классов и порядков в нем. Наиболее распространены системы или с единственным классом Dinophyceae, или с четырьмя классами (Dinophyceae, Noctiluciphyceae, Blastodiniophyceae, Syndiniophyceae). Последние два класса включают паразитических представителей различных беспозвоночных и водорослей.

Возможны родственные связи с амёбоидными организмами. Динофитовые и криптофитовые водоросли, которых до недавнего времени объединяли в единый отдел пиропитовых водорослей,— древние организмы. Вероятно, они произошли от примитивных амёбоидных видов, что роднит их с золотистыми водорослями, а особенности пигментного состава указывают на их родство с бурыми водорослями. Достоверны находки панцирей динофитовых водорослей в отложениях, возраст - которых около 250—280 млн

#### **Значение**

Динофитовые водоросли играют большую роль в круговороте кислорода, углерода, фосфора, азота, в синтезе органических веществ, в питании личинок у мальков рыб.

Чувствительность динофитовых к значениям pH и степени минерализации среды позволяет использовать их как биоиндикаторы при типологии водоемов. Например, *Gymnodinium fuscum* обитает исключительно в кислых водах с низким значением pH; многие другие представители показывают такую же приуроченность к водам определенного состава и свойств. Они, как, впрочем, и криптофитовые, очень чувствительны к изменениям внешней среды, особенно к органическому загрязнению. Это позволяет применять некоторые виды отдела в качестве тест-объектов при санитарно-биологическом анализе воды.

Некоторые из этих водорослей имеют отрицательное значение. Развиваясь в массе, они вызывают токсичные «красные приливы». Около 60 видов динофлагеллят образуют водо- или жирорастворимые токсины: цитолитические, гепатотоксичные или нейротоксичные.

Многие виды активно участвуют в процессах самоочищений загрязненных промышленными и бытовыми стоками вод. Развитие их в большом количестве может служить надежным показателем чистоты воды. Кроме того, динофитовые водоросли используют в геологии для определения возраста осадочных пород (их панцири хорошо сохраняются в ископаемом состоянии).

Идентификация основана на строении панциря.

Перейдем к знакомству с некоторыми представителями пресноводных динофитовых.

Ранней весной, после таяния снега, повышается уровень воды в многочисленных небольших и незаметных летом стоячих водоемах, в канавах, пойменных озерах и

сфагновых болотах. Вода в них еще мутная от взвесей и кажется совсем лишенной жизни. Но это не так.

Если рассмотреть под микроскопом капельку воды, взятой из сфагнового болотца и пропущенной через центрифугу, то окажется, что она далеко не безжизненна. В этой сгущенной капельке фитопланктона вы увидите окрашенных представителей холодолюбивых форм водорослей. Здесь будут и представители золотистых, как светлячки, отражающие лучи света, и быстро проносящиеся оливковые, синие или голубые клетки криптофитовых, и темнокоричневые клетки суеящихся динофитовых водорослей. Когда препарат постепенно прогреется и подсохнет, кипучая жизнь в нем замедляется. Теперь можно подробнее познакомиться с обитателями капельки. Привлекают внимание желто-коричневые клеточки, у которых верхняя половинка панциря — эпивальва — широко округлая, а нижняя половинка — гиповальва — обратно-остро-коническая.

Это **гимнодиниум темный** (*Gymnodinium fuscum*). При вращении его клетки вокруг продольной оси тела заметны поперечная и продольная бороздки, а в месте их пересечения — выход двух жгутиков. Один из них тянется вдоль продольной бороздки и, качаясь из стороны в сторону, как мышинный хвостик, продвигает клетку вперед. Второй жгутик расположен в поперечной бороздке и, спирально извиваясь, сообщает клетке вращательное движение вокруг продольной оси. Благодаря усилиям этих двух жгутиков клетка гимнодиниума очень быстро передвигается в толще воды.

В спокойно лежащей клетке хорошо видны многочисленные мелкие, коричневатые хлоропласты, расположенные обычно сплошным слоем по периферии протопласта (рис. 64, 1). Вращая микрометрический винт, можно увидеть в центре клетки ядро и капельки масла.

В пробе фитопланктона встречаются и другие представители этого большого рода, например **гимнодиниум парадоксальный** (*G. paradoxum*) с хорошо заметным крупным красным глазком. Нередко встречаются также представители других родов — амфидиниум и катодиниум.

Из крупных панцирных форм в зимних и ранневесенних пробах фитопланктона нередко попадает **перидиниум опоясанный** (*Peridinium cinctum*). Его аккуратный, шаровидный коричневый панцирь состоит из постоянного числа пластинок, определенным образом соединенных широкими поперечнополосатыми швами (рис. 64, 5—6). Перед жарким летом или сильными морозами, когда начинается цистообразование, перидиниум опоясанный сбрасывает жгутики, его протопласт внутри панциря сжимается, покрывается несколькими толстыми слоистыми оболочками, и он опускается на дно водоема. После периода покоя его содержимое делится и дает молодые подвижные клеточки. Вначале они бледно-желтые, почти голые, с тонким и прозрачным панцирем, но вскоре их протопласт увеличивается в объеме, гавы панциря разрастаются, пластинки становятся скульптурированными, окрашиваются солями железа в коричневый цвет — и панцирь взрослой особи готов.

Теплолюбивых панцирных форм динофитовых водорослей сравнительно мало. Типичным представителем их является **цератиум ласточковый** (*Ceratium hirundinella*). Панцирь его характеризуется наличием выростов, или рогов: одного длинного переднего, или апикального (на эпивальве), и двух-трех коротких задних, антапикальных (на гиповальве). При движении клетки панцирь ее с вытянутым вперед апикальным и более или менее раздвинутыми антапикальными рогами очень напоминает тело летящей ласточки, что и послужило поводом для видового названия водоросли.

Часто развиваясь в массовом количестве, этот вид вызывает «цветение» воды, придавая ей буровато-белесую окраску. Это явление можно наблюдать летом в заводях и пойменных озерах рек Украины. Цветущие там в это время белые кувшинки на фоне буровато-белесой водной глади выглядят необычайно эффектно.

Особенно большого морфологического разнообразия достигают панцири морских видов динофитовых водорослей монадной структуры.

Пальмеллоидную структуру тела имеет **глеодиниум горный** (*Gloeodinium montanum*), встречающийся в озерах и сфагновых болотах. Клетки его неподвижны и находятся внутри слизистой слоистой оболочки. Размножаясь простым делением, они могут давать значительные слизистые скопления.

В коккоидной группе динофитовых наиболее богато представлен **род цистодиниум** (*Cystodinium*). В весенней пробе фитопланктона из сфагнового болота мы можем найти одиночные коричневатые клетки полулунной формы — это **цистодиниум Штейна** (*Cystodinium steinii*). В отличие от мечущихся в препарате монадных форм динофитовых это неподвижно лежащие клетки.

Когда наступает время размножения, содержимое каждой клетки делится; в результате образуются две крохотные, аккуратные зооспоры. Они покидают материнскую оболочку, некоторое время плавают, а затем сбрасывают жгутики и, разрастаясь в длину, снова развиваются в полулунную клетку. Перед наступлением зимы последние в серии летних поколений клетки формируют толстую, многослойную оболочку и опускаются на дно. После зимнего покоя, навстречу весенним солнечным лучам выплывают развившиеся внутри цист зооспоры — родоначальницы новых летних поколений. И все повторяется сначала.

Сходный цикл развития имеют и прикрепленные формы коккоидной структуры из **родов стилодиниум** (*Stylodinium*) и тетрадиниум.

Наконец, интересен **динотрикс парадоксальный** (*Dinotrix paradoxa*) с нитчатой структурой тела. Это типичный представитель многоклеточных динофитовых, таллом которых разрастается, как и у нитчатых форм других отделов, в результате деления клеток. При бесполом размножении этой водоросли возникают зооспоры, напоминающие подвижные вегетативные клетки представителей рода гимнодиниум.

## 7. Отдел желто-зеленые водоросли (ХАНТНОРНУТА).

Отдел объединяет около **600 видов** преимущественно микро-, реже макроскопических эукариотических водорослей желто-зеленого, светлого- или темно-желто-зеленого, реже зеленого цвета, иногда бесцветных. Известны одноклеточные, многоклеточные, неклеточные, колониальные и ценобиальные формы, активно подвижные и неподвижные, прикрепленные и свободноживущие.

Наблюдаются почти все типы структуры вегетативного тела от монадного до сифонального, включая сифонокладальный. Преобладающее большинство желтозеленых водорослей имеют коккоидный тип структуры, реже наблюдается монадный и все остальные типы.

У ряда представителей желтозеленых водорослей клетка окружена только тонким перипластом, позволяющим ей производить выпячивания в виде псевдо- и ризоподий. Но у большинства видов клетка покрыта настоящей плотной оболочкой, обуславливающей постоянство формы тела. Эта оболочка может быть цельной или двустворчатой, с равными или неравными по величине створками. У многих представителей оболочка

имеет различные скульптурные украшения, может быть инкрустирована известью, кремнеземом или солями железа.

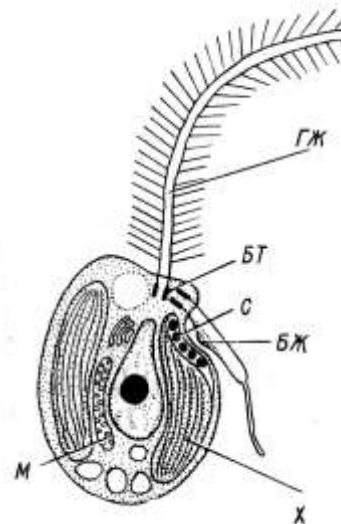
Независимо от внешней структуры, внутренне строение клетки желтозеленых водорослей довольно однотипно. В протопласте наблюдается обычно несколько желтовато-зеленых хлоропластов, имеющих дисковидную, пластинчатую, реже звездчатую, лентовидную или чашевидную форму с цельными или лопастными краями. Хлоропласты окружены каналом ЭПС, которая вместе с оболочкой хлоропласта образует четырех мембранную систему. В строении хлоропластов продольно располагаются ламеллы, состоящие из трех параллельных дисков каждая. У подвижных форм на переднем конце хлоропласта обычно расположена стигма – красного, коричневого или оранжево-красного цвета, предположительно выполняющая функцию фоторецептора. У немногих видов имеется пиреноид. Ядро в клетке одно, обычно небольших размеров. В передней части клетки имеются одна или две сократительные вакуоли. Отличительной особенностью желтозеленых водорослей является наличие у вегетативных клеток монадной структуры и зооспор двух неравных жгутиков. Именно этот признак в свое время послужил основанием для того, чтобы назвать эту группу водорослей разножгутиковыми, или гетероконтами. Помимо различий в длине, жгутики различаются морфологически: более длинный жгут несет мастигонемы, короткий – гладкий.

Комплекс фотосинтетических пигментов своеобразен. Он включает хлорофиллы а и с, хлорофилл b отсутствует. Из каротиноидов отмечены β- и ξ-каротины. Из ксантофиллов присутствуют антерксантин, лютеин, зеаксантин, виолоксантин, вошериаксантин, гетероксантин, диадиноксантин, диатоксантин, в качестве основного ксантофилл выступает вошериаксантин.

Запасные вещества – внепластидные масла, жиры, хризоламинарин, белок в виде кристаллов, крахмал не образуется.

#### **Схема строения монадных клеток желтозеленых водорослей**

ГЖ – главный длинный жгут с мастигонемами;  
БЖ – короткий боковой жгут со вздутием у основания;  
БТ – базальные тела;  
Х – хлоропласт;  
С – стигма;  
М – митохондрия.



**РАЗМНОЖЕНИЕ** желтозеленых водорослей осуществляется преимущественно бесполым путем: **вегетативное размножение** одноклеточных форм происходит делением клетки на двое, колониальных и многоклеточных – фрагментацией таллома или отчленением отдельных конечных клеток таллома. Вегетативное размножение *Vaucheria* осуществляется благодаря хорошо выраженной регенерационной способности. При

отмирании части таллома оставшаяся жизнеспособными участки отделяются перегородками от отмерших или поврежденных участков, а затем регенерируют в целое растение. Кроме того, у вошерии наблюдается образование выводковых почек. У нитчатых желтозеленых водорослей известны акинеты.

Наиболее широко у желтозеленых водорослей представлено **бесполое размножение** с помощью специализированных клеток: зооспор (зооспоры желтозеленых водорослей имеют дорсивентральную форму, одно ядро, два гетероконтных, гетероморфных и гетеродинамичных жгутика, стигму, сократительные вакуоли, один хлоропласт) и синзооспор (многоядерные зооспоры *Vaucheria*, со многими парами гладких жгутиков почти равной длины и многочисленными хлоропластами), автоспор, апланоспор (свойственно многолеточным – нитчатым, разноразветвленным и псевдопаренхиматозным водорослям) и синапланоспор (спора, с плотной оболочкой и множеством ядер). У ряда видов образуются покоящиеся споры, или гипноспоры, с толстой, нередко слоистой, насыщенной кремнеземом, иногда шиповатой, двусторонней и окрашенной в темный цвет оболочкой с богатым запасом питательных веществ в протопласте.

**Половой процесс (оогамного типа)** с достоверностью известен лишь у видов рода *Vaucheria*. Половые органы – антеридии и оогонии – образуются либо на одном растении (однодомны) либо на разных (двудомные). Образующиеся в антеридии двужгутиковые антерозоиды, проникая в оогоний, оплодотворяют яйцеклетку. Зигота покрывается толстой многослойной оболочкой и после периода покоя прорастает в новое растение.

#### **ЭКОЛОГИЯ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ.**

Желтозеленые водоросли распространены в воде, почве и наземных местообитаниях (включая толщу воздуха), на разных географических широтах, на всех континентах земного шара. Большинство видов пресноводные организмы, и лишь немногие принадлежат к солоноводным и морским. Они встречаются при различных условиях, но предпочитают чистые воды стоячих водоемов с кислой реакцией среды.

Желтозеленые водоросли преимущественно предпочитают теплые сезоны года, но есть виды, развивающиеся при низких температурах, с также типичные криофилы (*Chloridella gracialis*). Термофилы среди желтозеленых не выявлены.

В водных биотопах желтозеленые обитают преимущественно в толще воды, или входят в состав перифитона. Бентосных форм известно немного.

Разнообразны формы взаимоотношений желтозеленых с другими организмами. *Эпифиты* поселяются на других водорослях, высших водных растениях, сфагновых мхах; *эпизоиты* – на корненожках, ракообразных и коловратках. *Эндифиты* произрастают в водоносных клетках сфагновых мхов. Известны случаи внутриклеточного симбиоза («зооксантеллы» в клетках Protozoa).

#### **РОЛЬ В ПРИРОДЕ И ЖИЗНИ ЧЕЛОВЕКА**

- продуценты кислорода и органического вещества;
- агенты самоочищения загрязненных вод и почв;
- первичное звено трофических цепей;
- участвуют в почвообразовательных процессах и создании почвенного плодородия;
- используются в качестве показательных организмов в системе экологического мониторинга;
- используются в составе комплекса микроорганизмов, осуществляющих очистку сточных вод.

#### **Жёлто-зелёные водоросли**

##### *Xanthophyta*

##### **Классы**

В соответствии с новейшими данными отдел желто-зеленых водорослей (Xanthophyta) можно разделить на шесть классов:

- Ксантоподовые (Xanthopodophyceae)
- Ксантококковые (Xanthococcophyceae)
- Ксантокапсовые (Xanthocapsophyceae)
- Ксантомонадовые (Xanthomonadophyceae)
- Ксантосифоновые (Xanthosiphonophyceae)
- Ксантотриховые (Xanthotrichophyceae)

## 8. Отдел золотистые водоросли (CHRYSOPHYTA)

Золотистые, или хризифитовые, водоросли представлены одноклеточными, колониальными или многоклеточными организмами золотисто-желтого, буровато-зеленого, реже зеленовато-желтого цвета. Имеются бесцветные формы. В пределах отдела насчитывается около 800 видов.

Большинство видов имеет монадный тип структуры, только незначительная часть золотистых водорослей амебoidную, нитчатую, коккоидную или пластинчатую организацию. Различия в морфологической организации таллома положены в основу деления хризифит на классы: амебoidные формы объединены в класс хризоподовых; коккоидные - хризосферовых; пальмеллоидные - хризокапсовых; монадные - хризомонадовых; нитчатые, разнонитчатые и пластинчатые - в класс хризотриховых. Известно около 800 видов.

Монадные формы имеют от 1 до 4 гетероморфных, гетероконтных жгутиков.

Форма клетки различна: яйцевидная, эллипсоидная, веретеновидная, цилиндрическая, шаровидная, грушевидная и т.д.

Клетки золотистых водорослей либо покрыты только плазмалеммой, либо панцирем, либо домиком. *Домик* состоит из клетчатки, пропитанной углекислой известью и солями железа или кремния, которые окрашивают стенки домика в коричневый цвет. У некоторых видов домики окружены слизью или зернистыми образованиями (защитная функция). Домики характерны для представителей родов *Chrysococcus*, *Dinobryon*. *Панцирь* образован мелкими, срастающимися кремнеземными или известковыми чешуйками, может нести выросты и характерен для представителей рода *Mallomonas*.

### МОРФОЛОГИЯ

Ядро обычно одно, шаровидное или слегка эллипсоидное, расположено в передней части клетки или в центре. Размеры его незначительны, имеется ядрышко.

Хлоропласты обычно пластинчатые, корытообразные, дисковидные, сетчатые, звездчатые. Обычно в клетке находится 1-2, реже 4, 8 и более хлоропластов. Пигменты представлены хлорофиллами а и с, β-каротином и ксантофиллами (антераксантин, лютеин, зеаксантин, неоксантин, виолоксантин, фукоксантин, диатиноксантин, диатоксантин, криптоксантин). В хлоропластах находятся пиреноиды. Подвижные формы имеют стигму, которая является частью хлоропласта и расположена на его переднем конце, непосредственно под боковым жгутом.

Вакуолярный аппарат состоит из сократительных вакуолей, которых бывает 2-7 в клетке или пузыль. Сложный аппарат вакуолей расположен в передней части клетки.

Запасное вещество – внепластидные масла и хризоламинарин. Имеются сведения о наличии у некоторых золотистых водорослей волютина и гликогена.

## РАЗМНОЖЕНИЕ

- вегетативное – у одноклеточных форм происходит простым делением клетки пополам, у колониальных и многоклеточных форм – за счет фрагментации таллома;
  - бесполое – при помощи зооспор и апланоспор;
  - половое – половой процесс редок и происходит по типу холо-, изо- и автогамии.
- Образующаяся в результате полового процесса зигота покрывается целлюлозной оболочкой, пропитывается кремнием и имеет различные шипы и выросты.

Предполагается, что золотистые водоросли имеют родственные связи с желтозелеными и диатомовыми водорослями.

## ЭКОЛОГИЯ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ.

Золотистые водоросли встречаются в основном в чистых пресных водоёмах умеренных широт, достигая наибольшего видового многообразия в кислых водах сфагновых болот, меньшее количество видов обитает в морях и солёных озёрах, единичные обнаружены в почве. В водоёмах хризofиты преимущественно входят в состав планктона и нейстона.

Золотистые водоросли обычно обитают в чистой воде, немногие из них встречаются в водоёмах, загрязнённых различными органическими веществами.

Преимущественно это холодолюбивые организмы, встречающиеся в холодное время года, ранней весной, поздней осенью, а также зимой, подо льдом.

## РОЛЬ В ПРИРОДЕ И ЖИЗНИ ЧЕЛОВЕКА

- золотистые водоросли принимают активное участие в накоплении органических веществ, ила (сапропеля);
- служат источником питания рыб;
- ряд видов являются индикаторами органического загрязнения и могут быть использованы при санитарно-биологическом анализе воды;
- некоторые виды вызывают «цветение» воды и замор рыбы, виды родов *Mallomonas*, *Chromulina*, *Synura*, *Dinobryon*

## 9. Отдел криптофитовые водоросли (CRYPTOPHYTA).

Организмы одноклеточные преимущественно монадной, иногда пальмеллоидной или коккоидной организации. Клетки ассиметричные, различной формы. У клеток всегда можно выделить спинную (дорсальную) – выпуклую сторону и брюшную (вентральную) – плоскую. Передний конец клетки косо срезан и имеет углубление, которое называется **воронка**. Воронка переходит в глотку, по краям которой находятся **эджектосомы** – стрекательные образования. Вдоль тела от воронки до заднего конца проходит продольная борозда. Жгутиков два, они отходят от переднего конца тела или сбоку и несут мастигонемы (гликопротеиновые волоски сложной структуры), при чем один жгутик оперен с двух сторон, а другой только с одной.

Характеризуются своеобразием пигментного состава. У криптофитовых водорослей обнаружены хлорофиллы а и с, фикобилины, каротиноиды  $\alpha\epsilon$  и ксантофиллы, что создает разнообразную окраску – красную, сине-зеленую, желтую, коричневую, встречаются также бесцветные формы. Хлоропласты обычно пристенные, 1 – 2, редко несколько. Основное запасное вещество – крахмал, иногда липиды и лейкозин. Имеются ядро, сократительные вакуоли, «тельца Мопы» (пузырьки в передней части клетки, по-видимому, играющие роль лизосом).

Размножаются только вегетативно, делением клетки в продольном направлении.

По типу питания известны фототрофы, гетеротрофы и миксотрофы.

Криптофитовые водоросли обитают в пресных и солоноватоводных водоемах, встречаются и типично морские виды. Подавляющее большинство планктонные организмы, но встречаются и бентосные формы. В небольших пресных водоемах – прудах, болотах, лужах и канавах – иногда вызывают «цветение» воды.

Криптофитовые водоросли часто можно обнаружить в оранжереях ботанических садов, где они вегетируют в течение круглого года. И даже поверхность снега может быть местом обитания криптофитовых водорослей. К настоящему времени описано более 200 видов криптофитовых водорослей и приблизительно 100 пресноводных и 100 морских, относящихся к одному классу (Cryptophyceae) и двум порядкам.

Наиболее широко распространен и богат видами род криптомонас, имеющий два хлоропласта с пиреноидами, преимущественно бурого или оливкового цвета. Широко распространен в пресном и морском фитопланктоне.

Родственные связи криптофитовых водорослей пока не вполне ясны. Их положение в системе растительного мира до настоящего времени остается спорным. К сожалению, в ископаемом состоянии они не найдены, что затрудняет выяснение их связей с другими группами водорослей. Высказывалось предположение, что криптофитовые водоросли происходят от золотистых, являются их боковой ветвью и, в свою очередь, дают начало динофитовым водорослям — перидиниям. С последними их связывают некоторые сходные черты в строении клетки (строение жгутика, брюшная бороздка, целлюлозная оболочка, запасное питательное вещество крахмал), но есть и существенные различия. Вероятно, криптофитовые и динофитовые водоросли, так же как и эвгленовые, происходят от низших зеленых водорослей.

Происхождение криптомонад среди водорослей и их объем до сих пор дискутируются. А. Пашер полагал, что они произошли от хризомонад, и от криптомонад выводил перидинии. Он объединил криптомонады и перидинии в отдел пиррофита. Большинство современных альгологов исключают криптофитовых из пиррофитов, рассматривая их как самостоятельную группу на основании того, что криптофитовые отличаются от динофитовых строением ядра, жгутикового аппарата, наличием нуклеоморфы, составом пигментов, биохимическими особенностями.

## 10. Отдел красные водоросли (БАГРЯНКИ, RHODOPHYCOPHYTA).

**Красные водоросли** (лат. *Rhodophyta*) — отдел водорослей. Это обитатели прежде всего морских водоемов, пресноводных представителей известно немного. По разным источникам, на сегодняшний день существует от 5000 до 10000 описанных видов красных водорослей. Практически все они относятся к морским водорослям. Описано около 200 пресноводных видов, среди них: *Atractophora hypnoides*, *Gelidiella calcicola*, *Lemanea*, *Palmaria palmata*, *Schmitzia hiscockiana*, *Chondrus crispus*, *Mastocarpus stellatus*

Обычно это довольно крупные растения, но встречаются и микроскопические. Среди красных водорослей имеются одноклеточные (крайне редко), нитчатые и псевдопаренхимные формы, истинно паренхимные формы отсутствуют. Талломы имеют самую разнообразную **форму**: корковидную, нитевидную, шнуровидную, пластинчатую. Ископаемые остатки свидетельствуют, что это очень древняя группа растений.

*Цитология. Красные водоросли имеют эукариотические клетки. Клетки имеют пластиды, митохондрии, ядро, ядрышко, гранулы крахмала. У большинства красных водорослей имеется протоплазматическая связь между дочерними клетками через особые структуры — поры, позднее пора закрывается специальной поровой пробкой. Только красные водоросли имеют поры и поровые пробки.*

Красные водоросли — весьма своеобразный, отличающийся от других водорослей таксон. Однако прослеживается тесная связь между красными и сине-зелёными водорослями, которая проявляется в сходстве пигментов, структуре тилакоидов, запасном веществе. В клетках красных водорослей присутствует хлорофилл «а», но у некоторых багрянок найден также хлорофилл «d», характерный для синезелёных водорослей. У красных водорослей зелёный цвет хлорофилла маскируется добавочными пигментами: красным — фикоэритрином и синими — фикоцианином и аллофикоцианином; также отмечаются каротиноиды и ксантофиллы. Цвет водорослей этой группы обычно красный или красно-фиолетовый. Пигменты находятся в телах, называемых фикобилисомами, расположенными на поверхности тилакоидов. В хлоропласте тилакоиды не собраны в стопочки, как почти у всех других эукариотных растений, а лежат одиночно или по два по периферии, параллельно оболочке хлоропласта.

Наиболее важным запасным продуктом является полисахарид — багрянквый крахмал, который близок к амилопектину и гликогену. Гранулы этого вещества формируются в цитоплазме, близко к оболочке хлоропласта, в отличие от зеленых растений, у которых крахмал образуется внутри хлоропласта.

*Особенности жизненного цикла. Для красных водорослей характерен сложный цикл развития, не встречающийся у других водорослей. Репродуктивные клетки красных водорослей никогда не имеют жгутиков. Половой процесс всегда оогамный. Жизненный цикл красных водорослей изоморфный или гетероморфный дипло-гаплобионтный.*

*Использование. Некоторые виды красных водорослей употребляются в пищу. Наиболее известны среди них Dulce (Palmaria palmata)<sup>[4]</sup> и Порфира<sup>[5]</sup>. В Белом море ведется добыча анфельции для получения агара. В некоторых странах собирают Chondrus crispus, из него получают полисахарид — каррагинан.*

Наиболее распространенные виды, встречающиеся в России, относятся к родам Порфира — Porphyra, Немалион — Nemalion, Полиидес — Polyides, Литотамний — Lithothamnion, Кораллина — Corallina, Хондрис — Chondrus, Филлофора — Phyllophora, Анфельция — Ahnfeltia, Родимения — Rhodymenia, Церамиум — Ceramium, Птилота — Ptilota, Полисифония — Polysiphonia, Одонталия — Odonthalia, Каллитамнион — Callithamnion, Гетеросифония — Heterosiphonia, Делессерия — Delesseria и Фикодрис — Phycodrys.

## 11. Отдел Бурые водоросли (РНАЕОРНУТА).

**Бурые водоросли** (лат. Phaeophyta). В жизненном цикле всех представителей присутствуют многоклеточные стадии. Преимущественно морские формы, лишь восемь видов перешли к существованию в пресных водоёмах.

Бурые водоросли включают 1500 видов, которые объединены в 265 родов, из которых достаточно известны Ламинария (Laminaria), Саргасс (Sargassum), Цистозейра (Cystoseira).

Бурые водоросли в хроматофорах содержат бурый пигмент фукоксантин (C<sub>40</sub>H<sub>56</sub>O<sub>6</sub>). Этот пигмент маскирует остальные пигменты. В отличие от других водорослей, для бурых

водорослей характерны многоклеточные волоски с базальной зоной роста. Некоторые бурые водоросли употребляются в пищу.

### **Строение.**

Среди бурых водорослей отсутствуют одноклеточные и колониальные формы, все особи многоклеточные. Встречаются как однолетние, так и многолетние виды, возраст которых может достигать 15-18 лет.

У бурых водорослей талломы могут быть микроскопическими или достигать нескольких десятков метров (например, у *Macrocystis*, *Nereocystis*). Форма талломов самая разнообразная: стелющиеся или вертикально стоящие нити, корочки, пластинки (простые или рассечённые), мешки, ветвящиеся кустики. Прикрепление талломов осуществляется с помощью ризоидов или подошвы. Для удержания в вертикальном положении у ряда бурых водорослей образуются воздушные пузыри, заполненные газом.

Наиболее сложно устроены талломы ламинариевых и фукусовых. Их слоевища имеют признаки тканевой дифференцировки со специализацией клеток. В их талломе можно различить: кору, состоящую из нескольких слоёв интенсивно окрашенных клеток; сердцевину, состоящую из бесцветных клеток, часто собранных в нити. У ламинариевых в сердцевине образуются ситовидные трубки и трубчатые нити. Сердцевина выполняет не только транспортную функцию, но и механическую, так как в ней находятся нити с толстыми продольными стенками. Между корой и сердцевиной у многих бурых водорослей может находиться промежуточный слой из крупных бесцветных клеток.

### **Жгутики**

Жгутиковые стадии в жизненном цикле бурых водорослей представлены только гаметами и зооспорами. Два неравных жгутика прикреплены сбоку (сперматозоиды *Dictyota* имеют только один жгутик). Обычно длинный перистый жгутик направлен у бурых водорослей вперёд, а гладкий - вбок и назад, но у сперматозоидов ламинариевых, спорохналиевых и десмарестиевых, наоборот, длинный перистый жгутик направлен назад, а короткий гладкий - вперёд.

### **Покровы**

Клеточная стенка бурых водорослей толстая, двух- или трёхслойная. Внутренний слой содержит преимущественно волокна из целлюлозы, внешний пектиновый слой содержит альгиновую кислоту, её натриевую соль, фукоидан и другие сульфатированные полисахариды. У бурых водорослей целлюлоза составляет от 1-10% от сухого веса таллома. Она встречается в виде микрофибрилл, синтезируемых терминальными комплексами, расположенными в плазмалемме. Растворимые альгинаты входят в состав матрикса клеточной стенки, иногда на их долю приходится до 35% сухого веса таллома. Фуканы (фукоиданы или аскофилланы) - полимеры L-фукозы и сульфатированных сахаров. Их функция до конца не выяснена. Считается, что они играют важную роль в прикреплении зиготы и её прорастании у фукусовых водорослей. У некоторых диктиотовых, например у *Padina*, в клеточных стенках откладывается известь в форме арагонита.

**Клеточные структуры.** В клетках бурых водорослей встречается от одной до многих пластид. Чаще хлоропласты мелкие, дисковидные, парietальные. Их форма может быть звёздчатой, лентовидной или пластинчатой; форма хлоропластов может меняться с возрастом клетки. Оболочка хлоропласта состоит из четырёх мембран; там, где хлоропласт расположен рядом с ядром, наружная мембрана хлоропластной эндоплазматической сети переходит в наружную мембрану ядра. Перипластидное пространство хорошо развито. Ламеллы трёхтилакоидные; имеется опоясывающая ламелла; хлоропластная ДНК собрана в кольцо. В хлоропластах содержатся хлорофиллы

а, с<sub>1</sub>, с<sub>2</sub>. Помимо фукоксантина у бурых водорослей присутствуют другие каротиноиды: β-каротин, виолаксантин, зеаксантин, антераксантин, неоксантин, диадиноксантин и диатоксантин.

Глазок состоит из 40-80 липидных глобул, собранных в один слой; расположен в хлоропласте и ориентирован на базальное вздутие. У бурых водорослей он выполняет функцию линзы, фокусирующей свет на жгутиковое вздутие, которое и является собственно фоторецептором. Для фототаксиса бурых водорослей более эффективным является свет с длиной волны 420 и 460 нм, что, возможно, связано с флавиноподобными субстанциями в базальном вздутии заднего жгутика.

Основной запасной продукт - хризоламинарин (β-1,3-связанный глюкан). Он расположен в специальных вакуолях в цитоплазме около пиреноида. Встречаются маннит и липиды (в виде капель масла). Маннит - шестиатомный спирт, который помимо резервной функции выполняет осморегуляторную. Его концентрация внутри клетки зависит от изменения солёности воды.

В молодых клетках бурых водорослей содержатся мелкие и многочисленные вакуоли, которые с возрастом становятся крупнее за счёт слияния. Сократительные вакуоли отсутствуют. В цитоплазме расположены физоиды - везикулы, содержащие феофициновые танины (флоротаннины). Флоротаннины - полимеры флороглюцина, известны только у бурых водорослей. Функция их, возможно, связана с защитой талломов от выедания животными, например такими, как гастроподы. Они, возможно, ингибируют поселение на поверхности таллома эпифитных водорослей и животных. Предполагают также, что они принимают участие в защите от радиационного повреждения и в аккумуляции тяжёлых металлов. Бесцветные флоротаннины на воздухе окисляются с образованием бурого или тёмного пигмента фикофеина, придающего высушенным бурым водорослям их характерную тёмную окраску.

Ядро чаще всего одно, но у некоторых представителей и с возрастом клетки изредка бывают многоядерными. Например, в клетках *Durvillea* содержится от 2 до 5 ядер. Ядрышко одно.

Плазмодесмы встречаются, вероятно, в поперечных перегородках всех бурых водорослей, даже у тех, у которых перегородка образуется за счёт впячивания мембраны. Через плазмодесмы осуществляется связь цитоплазмы соседних клеток.

**Размножение** Вегетативное размножение у ряда бурых водорослей может осуществляться участками таллома, у видов *Sphacelaria* - выводковыми веточками; у *Fucus* на подошве имеется группа клеток, способных к дифференцировке в новый таллом.

Бесполое размножение происходит с помощью зооспор, у некоторых - неподвижными тетра- и моноспорами. Споры бесполого размножения формируются в результате мейоза и последующих митозов в многогнездных спорангиях.

Половой процесс изо-, гетеро- и оогамный. Гаметы образуются в многогнездных гаметангиях. В каждом гнезде (клетке) такого гаметангия формируется по одной гамете.

Для бурых водорослей известны половые феромоны, исследование которых активно проводится с 80-х годов прошлого века. Половые феромоны - это растворимые вещества, которые координируют активность клеток при половом размножении. Они активны на расстоянии до 0,5-1 мм. Феромоны бурых водорослей могут или стимулировать раскрытие антеридиев, или привлекать мужские гаметы к женским. Они также принимают участие в изоляции видов. Известно по крайней мере десять феромонов у бурых водорослей, первым из которых был открыт эктокарпен.

Полагают, что феромоны продуцирует большинство (если не все), бурых водорослей, имеющих половое размножение.

### **Жизненный цикл**

У бурых водорослей, имеющих половое размножение, можно выделить два основных типа жизненных циклов. Один - гапло-диплобионтный жизненный цикл со спорической редукцией с изо- или гетероморфной сменой форм развития. Споры бесполого размножения формируются на диплоидных спорофитах, в одногнёздных спорангиях при их формировании происходит мейоз. Гаплоидные зооспоры и тетраспоры прорастают в гаплоидный гаметофит, на котором в многогнёздных гаметангиях формируются гаметы. После слияния гамет диплоидная зигота прорастает в диплоидный спорофит.

Другой тип жизненного цикла - диплобионтный с гаметической редукцией; редукционное деление происходит при образовании гамет. У бурых водорослей место мейоза доказано цитологически по наличию в пахитене синаптонемального комплекса.

### **Экология и значение**

Бурые водоросли широко распространены во всех морях нашей планеты, наибольшего развития достигая в морях умеренных и приполярных широт. В тропиках массовое развитие бурых водорослей приурочено к зимним месяцам, когда понижается температура воды. В морях умеренных и приполярных широт бурный рост их талломов начинается весной, и наибольшего развития они достигают в летние месяцы. Наиболее густые заросли бурых водорослей формируются в верхней сублиторали до глубины 15 м, хотя встречаются от литоральной зоны и до глубины 40-120-200 м. На такую глубину, например в западной части Средиземного моря, проходит только 0,6% света по отношению к поверхности воды. Ламинариевые могут формировать гигантские подводные леса, такие, например, как вдоль тихоокеанского побережья Северной Америки. Прикрепляются бурые водоросли к различным субстратам - скалам, камням, гравию, раковинам моллюсков, другим водорослям. Некоторые небольшие бурые водоросли живут внутри тканей других водорослей как эндофиты.

В пресных водах встречаются только 8 видов, относящихся к родам *Heribaudiella*, *Ectocarpus*, *Sphacelaria*, *Pseudobodanella*, *Lithoderma*, *Pleurocladia* и *Porterinema*. Возможно, *H. fluvialis* - обычный компонент речной флоры, но из-за незнания этой группы часто остаётся в пробах незамеченным.

Роль бурых водорослей в природе чрезвычайно велика. Это один из основных источников органического вещества в прибрежной зоне, особенно в морях умеренных и приполярных широт; их заросли служат местом питания, укрытия и размножения многих животных.

Бурые водоросли используют в пищу, на корм скоту, как удобрения, для производства альгинатов и маннита. Ежегодный сбор *Laminaria* и близких к ней водорослей достигает 2 млн т. сырой массы, более миллиона тонн даёт производство её марикультуры в Китае.

Альгинаты - нетоксичные соединения, обладающие коллоидными свойствами, поэтому они широко используются в пищевой и фармацевтической промышленности. Альгиновая кислота и её соли способны к 200-300-кратному поглощению воды, образуя гели, для которых характерна высокая кислотнотстойчивость. В пищевой промышленности они используются в качестве эмульгаторов, стабилизаторов, желеобразующих и влагоудерживающих компонентов. Например, сухой порошковый альгинат натрия используют в производстве порошкообразных и брикетированных растворимых продуктов (кофе, чай, сухое молоко, кисели и др.) для их быстрого растворения. Водные растворы альгинатов используют для замораживания мясных и рыбных продуктов. В мире в пищевую промышленность идёт порядка 30% получаемых

альгинатов. В текстильной и целлюлозно-бумажной промышленности альгинаты используют для загущения красок и усиления прочности их связи с основой. Пропитка тканей некоторыми солями альгиновой кислоты придаёт им водонепроницаемость, кислотоустойчивость и увеличивает механическую прочность. Ряд солей альгиновых кислот используют для получения искусственного шёлка. Во время Второй мировой войны в США и Англии из альгиновой кислоты и её солей производилось большое количество маскировочной ткани и сетей для жилых и промышленных зданий. Альгинаты применяются в металлургии как компонент формовочной земли, в радиоэлектронике - как связующий агент при изготовлении высококачественных ферритов, а также в горнодобывающей, химической и других отраслях промышленности. В фармацевтической промышленности альгинаты используются для покрытия таблеток, пилюль, в качестве компонентных основ для различных мазей и паст, как гели-носители лекарственных препаратов. В медицине альгинат кальция используют как кровоостанавливающее средство, как сорбент, способствующий выведению радионуклидов (в том числе стронция).

В Северной Америке для получения альгинатов собирают *Macrocystis* и *Nereocystis*, на европейском побережье используют виды *Laminaria* и *Ascophyllum*. К концу двадцатого столетия ежегодное производство альгинатов в мире достигло 21 500 т: 12 800 т в Европе, 6 700 - в Северной Америке, 1 900 - в Японии и Корее, 100 - в Латинской Америке. В России в 1990 г. было получено всего 32 т пищевого альгината натрия.

Фукоиданы - эффективные антикоагулянты, даже более активные, чем гепарин. Перспективным считается их использование для получения противоопухолевых препаратов и противовирусных соединений. Даже в очень низких концентрациях они могут ингибировать прикрепление вирусов к поверхности клеток. Фукоиданы способны образовывать исключительно прочные и вязкие слизи, что находит применение в получении стабильных эмульсий и суспензий.

Маннит используют как заменитель сахара для больных диабетом. Кроме того, он может быть использован в качестве плазмозаменителя при консервации крови.

Клетки многих бурых водорослей накапливают йод. Его содержание может достигать 0,03%-0,3% от свежей массы водорослей, в то время как его содержание в морской воде достигает только 0,000005% (0,05 мг на литр воды). До 40-х гг. XX в. бурые водоросли использовали для добычи йода.

Энергетический кризис, который охватил в последние годы многие страны мира, привёл к необходимости поиска новых нетрадиционных источников энергии. Так, в США с этой целью изучается возможность разведения водоросли *Macrocystis pyrifera* с последующей переработкой в метан. Подсчитано, что с площади 400 квадратных километров, занятых этой водорослью, можно получить 620 млн кубических метров метана.

В последние годы бурые водоросли привлекают внимание в связи со способностью выделять в атмосферу органические бромиды (бромформ, дибромохлорметан и дибромометан). Ежегодный выброс водорослями органических бромидов достигает 10 000 тонн, что сравнимо с образованием этих веществ промышленностью. Существует мнение о связи выделения органических бромидов с разрушением озона в атмосфере Арктики.

### **Филогения**

Ископаемые находки, которые могут иметь отношение к бурым водорослям, датируются поздним ордовиком (около 450 млн лет) и известны как *Winnipegia* и *Tallocystis* из среднего силура (425 млн лет). Но эти находки нельзя точно привязать только к бурым водорослям, так как они схожи и с некоторыми современными зелёными

и красными водорослями. Ископаемые находки, которые точно можно связать с современными бурыми водорослями, относятся к миоцену (5-25 млн лет). Это *Zonarites* и *Limnophycus*, напоминающие современную *Dictyota* и др. Молекулярные методы определяют возраст бурых водорослей как 155-200 млн лет.

Бурые - монофилетичная группа, но связи внутри неё до конца не понятны. К настоящему времени данные по анализу нуклеотидных последовательностей ряда генов из-за своей малочисленности пока не отражают полную картину в филогении бурых водорослей. Традиционно к наиболее примитивным бурым водорослям относили эктокарпусовые, но анализ последовательностей генов *rbcL*, *psaA*, *psaB* и их комбинации показывает, что они таковыми не являются. В деревьях, полученных в этих исследованиях, эктокарпусовые располагаются на вершине, а в основании - представители порядка *Ishigeales*, которые рано отделились от общего дерева бурых водорослей.

Не вызывает сомнений отнесение бурых водорослей к охрофитовым. В рамках этого отдела по ряду особенностей их долгое время считали наиболее близкими к золотистым водорослям. В настоящее время эта точка зрения оспаривается. По ультраструктурным, биохимическим особенностям и по сравнению нуклеотидных последовательностей гена 16S рРНК бурые водоросли ближе всего стоят к трибофициевым. После описания нового класса *Schizocladophyceae* в ряде исследований показано, что он является сестринской группой для бурых водорослей.

**Разнообразие и классификация.** Класс содержит около 265 родов и 1500 - 2000 видов. Тип организации таллома, наличие или отсутствие пиреноида, способ роста, тип полового размножения (изогамия, гетерогамия, оогамия) и жизненного цикла используют для выделения порядков бурых водорослей. В последние годы в связи с использованием данных по сравнению нуклеотидных последовательностей ряда генов активно пересматривается система бурых водорослей. В разных системах выделяют от 7 и более порядков, по-разному понимая объём порядков *Ectocarpales* и *Fucales*. В 1999 г. F.Rousseau и B.Reviers была предложена широкая концепция порядка *Ectocarpales* s.l., включившая в него порядки *Chordariales*, *Dictyosiphonales*, *Punctariales*, *Scytosiphonales*. В то же время из него исключили *Ralfsiales* и 2004 г. *Ischigeales* (этот порядок был описан для рода *Ischige*, ранее относимого к семейству хордариевые). В один порядок *Fucales* s.l. предложено объединить порядки *Fucales* и *Durvillaeales*. В 1998 г. был описан новый порядок бурых водорослей - *Scytothamnales* - на основании особенностей пластид (расположенные в центре клетки звёздчатые, с пиреноидом) и данных по SSU rDNA. Этот новый порядок включает три рода: *Scytothamnus*, *Splachnidium* (выведен из диктиосифоновых) и *Stereocladon* (выведен из хордариевых).

## Лекция №8

**Тема: «Экология и роль водорослей в биосфере» (2 часа).**

### Вопросы лекции:

1. Распространение водорослей в природе.
2. Роль водорослей в биосфере.

### Краткое содержание

#### 1. Распространение водорослей в природе.

Водоросли встречаются повсеместно. Преимущественно это обитатели водной среды (реках, озерах, морях, океанах), но многие (по-видимому, вторично) приспособились к жизни во вневодных местообитаниях - внутри известнякового субстрата, в воздухе, в горячих источниках, льдах, почве, на скалах, стволах деревьев, стенах домов и др. Водоросли населяют все континенты от Северного полюса до Антарктиды. По данным ученых в настоящее время насчитывается 35 – 40 тыс. видов водорослей.

Отделы водорослей сильно различаются по числу описанных видов и по их распространенности. При этом большинство видов водорослей — микроскопические формы (из них на одни только диатомовые приходится около 15 тысяч видов). Подавляющее большинство макрофитов принадлежит к морским бурым и красным водорослям.

В морях России отмечено всего около 800 видов макрофитов, причем преобладают из них не более 200.

Приспосабливаясь к разнообразным внешним условиям, водоросли обеспечили себе повсеместное распространение. Они встречаются повсюду: в морях, океанах, пресноводных водоемах, в снегу и в горячих источниках, в почве, на коре деревьев, на скалах и т. д. Некоторые водоросли существуют в симбиозе с беспозвоночными животными, а также с грибами, образуя лишайники.

Расселяясь по земному шару водоросли образуют различные экологические группировки — сообщества, или ценозы, которые можно объединить в две группы: сообщества водорослей, живущих в воде, и сообщества водорослей, живущих вне воды.

Независимо от характера водоема (река, пруд, море) в его пределах обычно можно выделить микроскопические водоросли, плавающие в толще воды (фитопланктон), а также макро- и микроскопические водоросли, растущие (хотя бы в начале жизни) на дне или на погруженных в воду предметах (камнях, других растениях или животных). Водоросли второй группы образуют фитобентос.

Фитопланктон, а также все водоросли, живущие вне воды: воздушные, наземные, почвенные, сверлящие (поселяющиеся на известковом субстрате и разрушающие его), термофильные (в горячих источниках) и криофильные (на снегу и льдах) — представлены микроскопическими формами из отделов сине-зеленых (Cyanophycophyta), зеленых (Chlorophycophyta), золотистых (Chrysophycophyta) и диатомовых (Bacillariophycophyta) водорослей.

Общая масса фитопланктона пресных водоемов и морей огромна, хотя в его состав никогда не входят крупные водоросли. Что же касается фитобентоса, то он часто состоит из макроскопических растений, образующих целые подводные «луга» (хара, нителла — в пресных водоемах), «поля» или «леса» (филлофора, ламинария — в морях).

Морской и пресноводный фитобентос различны по составу водорослей.

В пресноводном фитобентосе преобладают зеленые, диатомовые и сине-зеленые водоросли. В подавляющем большинстве это микроскопические формы. Повсеместно распространенные пресноводные макрофиты — кладофора сборная (*Cladophora glomerata*), водяная сеточка (*Hydrodictyon reticulatum*), энтероморфа кишечница (*Enteromorpha intestinalis*), а также самые крупные из них — харовые водоросли, или лучицы. Водяная сеточка обычно предпочитает воды с достаточно высоким содержанием азота. Харовые образуют плотные заросли в прудах и озерах с известковой водой. Наиболее распространенные виды среди последних — хара зловонная (*Chara foetida*) и нителла заостренная (*Nitella mncronata*). Из часто встречающихся сине-зеленых

водорослей, образующих крупные колонии, следует назвать носток сливовидный (*Nostoc pruniforme*) и глеотрихию плавающую (*Gloeotrichia natans*).

Морской фитобентос состоит в основном из бурых и красных водорослей, зеленые и особенно сине-зеленые значительно уступают им по видовому разнообразию.

Распространенные по всему Земному шару водоросли играют колоссальную роль в жизни природы и человека.

## **2. Роль водорослей в биосфере.**

**1.** Водоросли — главные производители органических веществ в водной среде. Около 80 % всех органических веществ, ежегодно создающихся на земле, приходится на долю водорослей и других водных растений. Водоросли прямо или косвенно служат источником пищи для всех водных животных. Поэтому водоросли являются — первым звеном пищевых цепей. В водоеме водоросли являются основными создателями органического вещества, поэтому все живое население водоема обязано своим существованием;

**2.** Водоросли в процессе фотосинтеза выделяют свободный кислород, необходимый для дыхания водных организмов. Следовательно, в водной среде водоросли определяют уровень биологической продуктивности водоемов.

**3.** Известны горные породы (диатомиты, горючие сланцы, часть известняков), возникшие в результате жизнедеятельности водорослей в прошлые геологические эпохи. Водоросли участвуют в образовании лечебных грязей

**4.** Наземные водоросли важны как пионеры растительности на бесплодных каменистых участках суши, как накопители первичного гумуса, подготавливающие возможность для поселения других растений. Повышая содержание кислорода, улучшая структуру и накапливая в почвах связанный азот, водоросли способствуют повышению их плодородия.

**5.** Отрицательное значение водорослей связано с «цветением» воды в водохранилищах и каналах, засорением агрегатов электростанций, фильтров водопроводных систем, замором рыб. Встречаются токсические формы водорослей (как правило, токсины продуцируют синезеленые водоросли и некоторые виды динофитовых). Несколько слов о «*цветении*» водоема — это явление, возникающее при нарушении экологического баланса и массового развития одного или нескольких видов водорослей, обитающих в водной толще или на дне (визуально вода ярко зеленого или бирюзового цвета). Причиной «цветения» является эвтрофирование водоема. При «цветении» водоема ухудшается качество воды, отмечается замор гидробионтов из-за накопления в воде токсинов и прочих соединений. Весь кислород, образующийся при фотосинтезе, потребляется самими микроводорослями, при чем потребление кислорода превышает его производство. Некоторые виды водорослей (из отделов Cyanophycophyta, Rynophycophyta, Chlorophycophyta, Chrysophycophyta) известны своей токсичностью. В период интенсивного размножения они являются причиной появления в воде ядовитых веществ, вызывающих иногда гибель скота, приходящего на водопой. Сильное развитие водорослей способствует загрязнению насосных станций и водопроводов. «Цветение» водоема также представляет угрозу для здоровья и жизни человека (например, в результате купания в «цветущих» водоемах отмечены частые случаи дерматитов у людей, особенно явные у детей).

## **Лекция №9**

**Тема: «Прикладная альгология» (2 часа).**

### **Вопросы лекции:**

1. Направления использования водорослей человеком.
2. Применение бурых водорослей.

### Краткое содержание

#### 1. Направления использования водорослей человеком

Повсеместное распространение водорослей в природе и массовое развитие в разных местообитаниях определяет большую их роль в практической деятельности человека. Крупные, главным образом морские, водоросли были известны человеку с древнейших времен, и в приморских странах, особенно в Китае и Японии, они издавна были включены в пищевой рацион человека. Водоросли являются источником углеводов, белков, биологически активных веществ, в результате чего в настоящее время их используют в пищевой, фармацевтической, косметологической, микробиологической промышленности, в медицине. Можно привести следующие конкретные примеры использования водорослей человеком:

- **пищевая промышленность** Некоторые, в основном морские, употребляются в пищу (морская капуста, порфира, ульва). Это хорошо всем известный продукт «морская капуста» - не что иное, как консервированная морская бурая водоросль ламинария (ламинария - источник витаминов (провитамин А, витамины В<sub>1</sub>, В<sub>12</sub>, С, D<sub>3</sub>, К, РР, пантотеновая и фолиевая кислоты), минеральных элементов (йод, магний, сера, бром, калий, натрий, кальций, хром, свинец, золото), углеводов, полисахаридов); Одно из самых популярных блюд в восточноазиатских кухнях с водорослями — суши.
- **косметология** — серия кремов фирмы «Фаберлик» на основе диатомовых водорослей;
- **фармацевтическая промышленность и медицина** — биологические добавки к пище: «Биоастин» на основе экстракта водоросли *Haematococcus pluvialis*; «Spirulina Tablets», «Сплат» на основе синезеленой водоросли *S. platensis*; «Грин Стар» - биологически активная добавка, содержащая в своем составе водоросли хлореллу, спирулину и ламинарию). Данные препараты направлены на выведение из организма шлаков, солей тяжелых металлов, радионуклидов, окислителей, образующихся под воздействием токсических соединений. Отмечается эффективность этих препаратов в комплексной терапии при болезнях органов пищеварения, заболеваниях поджелудочной железы, в том числе и при сахарном диабете, болезнях печени и функциональных расстройствах желчевыводящих путей, паразитарных заболеваниях (лямблиоз, описторхоз), при болезни суставов, органов зрения, кожи, вирусных и бактериальных инфекциях и т. п. Некоторые морские макрофиты (например, ламинария) обладают целебными свойствами и употребляются в медицине при болезнях желудочно-кишечного тракта, ревматизме, микседеме, зобе и других заболеваниях, связанных с нарушением функций щитовидной железы. Хондрус используется в народной медицине при легочных заболеваниях, в Англии его применяют при лечении язвы желудка. Кораллина, церамиум, энтероморфа обладают глистогонным действием.
- промышленное применение находят главным образом красные и бурые водоросли, а из зеленых — только кладофора и близкий к ней ризоклонимум,

служащие для изготовления бумаги. Из морских макрофитов получают закрепители для красок, студне- и слизиобразующие вещества (агар, альгинат, карраген, агароид). Эти соединения широко используются в пищевой промышленности как заменители желатина, в медицине, при изготовлении красителей, в текстильной промышленности и т. д. В нашей стране налажено получение агара из анфельции, образующей большие скопления в северных и дальневосточных морях, и агароида из филлофоры, добываемой в Черном море. Источником каррагена служит хондрус. Альгинаты, применяемые в целом ряде производств, связанных с химической промышленностью, извлекают из ламинариевых и фукусовых водорослей.

- **сельское хозяйство** - В приморских районах водоросли используются как ценные удобрения, так как содержат большое количество калийных солей. В ряде стран водоросли культивируют для получения большого количества биомассы, идущей на корм скоту и используемой в пищевой промышленности.
- **в научной сфере** водоросли являются удобным модельным объектом для проведения разноплановых научных исследований при решении физиологических, биохимических, биофизических, экологических и общебиологических проблем.
- **водоочистка** Многие водоросли— важный компонент процесса биологической очистки сточных вод. Они могут служить также показателем качества питьевой воды, степени ее загрязнения и пригодности для питья.
- **биотопливо.** Из-за высокой скорости размножения водоросли нашли применение для получения биомассы на топливо.
- **экодом.** Предпринимаются попытки использовать некоторые быстро размножающиеся и неприхотливые водоросли (например, хлореллу, которая быстро и в большом количестве синтезирует белки, жиры, углеводы» витамины и достаточно полно поглощает вещества, выделяемые человеком и животными) для создания круговорота веществ в обитаемых отсеках космического корабля.

## 2. Применение бурых водорослей.

Бурые водоросли используют в пищу, на корм скоту, как удобрения, для производства альгинатов и маннита. Ежегодный сбор *Laminaria* и близких к ней водорослей достигает 2 млн т. сырой массы, более миллиона тонн даёт производство её марикультуры в Китае.

Альгинаты - нетоксичные соединения, обладающие коллоидными свойствами, поэтому они широко используются в пищевой и фармацевтической промышленности. Альгиновая кислота и её соли способны к 200-300-кратному поглощению воды, образуя гели, для которых характерна высокая кислотнoустойчивость. В пищевой промышленности они используются в качестве эмульгаторов, стабилизаторов, желирующих и влагоудерживающих компонентов. Например, сухой порошковый альгинат натрия используют в производстве порошкообразных и брикетированных растворимых продуктов (кофе, чай, сухое молоко, кисели и др.) для их быстрого растворения. Водные растворы альгинатов используют для замораживания мясных и рыбных продуктов. В мире в пищевую промышленность идёт порядка 30% получаемых альгинатов. В текстильной и целлюлозно-бумажной промышленности альгинаты используют для загущения красок и усиления прочности их связи с основой. Пропитка тканей некоторыми солями альгиновой кислоты придаёт им водонепроницаемость,

кислотоустойчивость и увеличивает механическую прочность. Ряд солей альгиновых кислот используют для получения искусственного шёлка. Во время Второй мировой войны в США и Англии из альгиновой кислоты и её солей производилось большое количество маскировочной ткани и сетей для жилых и промышленных зданий. Альгинаты применяются в металлургии как компонент формовочной земли, в радиоэлектронике - как связующий агент при изготовлении высококачественных ферритов, а также в горнодобывающей, химической и других отраслях промышленности. В фармацевтической промышленности альгинаты используются для покрытия таблеток, пилюль, в качестве компонентных основ для различных мазей и паст, как гели-носители лекарственных препаратов. В медицине альгинат кальция используют как кровоостанавливающее средство, как сорбент, способствующий выведению радионуклидов (в том числе стронция).

В Северной Америке для получения альгинатов собирают *Macrocystis* и *Nereocystis*, на европейском побережье используют виды *Laminaria* и *Ascophyllum*. К концу двадцатого столетия ежегодное производство альгинатов в мире достигло 21 500 т: 12 800 т в Европе, 6 700 - в Северной Америке, 1 900 - в Японии и Корее, 100 - в Латинской Америке. В России в 1990 г. было получено всего 32 т пищевого альгината натрия.

Фукоиданы - эффективные антикоагулянты, даже более активные, чем гепарин. Перспективным считается их использование для получения противоопухолевых препаратов и противовирусных соединений. Даже в очень низких концентрациях они могут ингибировать прикрепление вирусов к поверхности клеток. Фукоиданы способны образовывать исключительно прочные и вязкие слизи, что находит применение в получении стабильных эмульсий и суспензий.

Маннит используют как заменитель сахара для больных диабетом. Кроме того, он может быть использован в качестве плазмозаменителя при консервации крови.

Клетки многих бурых водорослей накапливают йод. Его содержание может достигать 0,03%-0,3% от свежей массы водорослей, в то время как его содержание в морской воде достигает только 0,000005% (0,05 мг на литр воды). До 40-х гг. XX в. бурые водоросли использовали для добычи йода.

Энергетический кризис, который охватил в последние годы многие страны мира, привёл к необходимости поиска новых нетрадиционных источников энергии. Так, в США с этой целью изучается возможность разведения водоросли *Macrocystis pyrifera* с последующей переработкой в метан. Подсчитано, что с площади 400 квадратных километров, занятых этой водорослью, можно получить 620 млн кубических метров метана.

В последние годы бурые водоросли привлекают внимание в связи со способностью выделять в атмосферу органические бромиды (бромформ, дибромохлорметан и дибромометан). Ежегодный выброс водорослями органических бромидов достигает 10 000 тонн, что сравнимо с образованием этих веществ промышленностью. Существует мнение о связи выделения органических бромидов с разрушением озона в атмосфере Арктики.

## **Лекция №10**

### **Тема: «Альгофлора Оренбуржья» (2 часа).**

#### **Вопросы лекции:**

1. Видовое разнообразие водорослей Оренбуржья

## 2. Основные исследователи альгофлоры Оренбургской области.

### Краткое содержание

#### 1. Видовое разнообразие водорослей Оренбуржья

Одной из важнейших задач, стоящих перед альгологией, является продолжение флористических исследований, завершение инвентаризации видового состава водорослей, выявление закономерностей их географического распространения, создание фундаментальных сводок. Многолетние наблюдения позволят выявить тенденции развития альгофлоры, прогнозировать ее изменения под влиянием антропогенной нагрузки, определить естественные запасы полученных видов, выявить редкие и исчезающие формы, нуждающиеся в охране.

Изучение флоры водорослей Оренбуржья началось в первой половине XIX века, систематические и планомерные исследования - со второй половины XX века (с 1959 г.). Были изучены водоемы разных типов: реки, притоки, водохранилища, пойменные озера. Исследовательская работа еще далека до завершения, поскольку Оренбургская область занимает значительную территорию, но на сегодняшний день уже можно утверждать, что флора водорослей водоемов весьма богата и очень разнообразна: 1027 видов и внутривидовых таксонов.

Почвы Оренбуржья также считаются одними из самых богатых по видовому разнообразию (Андреева, Чаплыгина, 1987): 149 видов, разновидностей и форм. В распределении почвенных водорослей можно выделить ряд особенностей. Во-первых, альгофлора отличается преобладанием видов из отдела зеленых, а не сине-зеленых - обстоятельство, необычное для почв степной зоны. Кроме того, не наблюдалось развития на почвах поверхностных разрастаний водорослей, характерных для засушливых районов: ностоко-сцитонемовых и диатомово-ностоко-сцитонемовых ценозов, образование которых связано с наличием открытых растительных группировок и особенностями водного режима - чередованием обильного увлажнения и сильного иссушения.

Сводный список флоры водорослей включает в себя 1137 видов, разновидностей и форм водорослей, относящихся к 9 отделам.

#### 2. Основные исследователи альгофлоры (флора водорослей) Оренбургской области

| Водоемы  | Число обнаруженных водорослей | Исследователь и период исследования |
|--|-------------------------------|-------------------------------------|
| Водоемы восточных районов Оренбургской и Уфимской губерний | 194                           | Шелль Ю.К., 1883                    |

|  |                                   |   |
|--|-----------------------------------|---|
| р. Урал и водоемы ее поймы в пределах Оренбуржья                           | 79                                | Бенинг А.А., 1938                                       |
| р. Урал, пойменные озера р. Урал, 2 водохранилища к западу от г. Оренбурга | 123                               | Киселев И.А., 1954                                      |
| Соленые озера Соль-Илецка  | около 21                          | Блюмина Л.С., 1957                                      |
| р. Урал на участке Орск – Оренбург, р. Сакмара                             | 201                               | Блюмина Л.С., 1971                                      |
| р. Урал и ее притоки   | 364                               | Порядина С.Н., Эргашев А.Э., 1975<br>(1970-1980-е годы) |
| Ириклинское водохранилище, а также рек и озер 24 районов области           | 205 (в Ириклинском водохранилище) | Батурина В.Н., 1983                                     |
| Ириклинское водохранилище  | 139                               | Соловых Г.Н. и др., 2003                                |

*Яценко-Степанова Татьяна Николаевна* исследовала альгофлору пойменных озер в среднем течении р. Урал. (это озера представляющие собой древнее русло р.Урал. За историю своего существования Урал несколько раз изменял свое течение, в результате в пойме реки образовались небольшие озера, сообщающиеся с рекой в период весеннего половодья, разлива), а также разнотипные водоемы 35 районов области. Ею обнаружено 1025 видов, разновидностей и форм водорослей.

*Шабанов Сергей Владимирович* исследовал альгофлору р. Урал, Сакмара, Каргалка, Черная, а также водоросли пресных и соленых озер (1995 – до настоящего времени).

*Селиванова Елена Александровна* исследовала альгофлору соленых Соль-Илецких озер (с 2000 г.- до настоящего времени).

## 2. МЕТОДИЧЕСКИЕ УКАЗАНИЯ ПО ВЫПОЛНЕНИЮ

### ЛАБОРАТОРНЫХ РАБОТ

#### Лабораторная работа №1 (2 часа).

## **Тема: Методы сбора и изучения водорослей.**

**Цель занятия** – ознакомиться с основными методами сбора и изучения водорослей.

### **Задачи работы:**

1. Изучить особенности сбора фитопланктона, фитобентоса и перифитона.
2. Освоить правила этикетирования и фиксации проб, ведения полевого дневника.

**Перечень приборов, материалов, используемых в лабораторной работе:** мультимедиа проектор, экран, компьютер, учебная доска, микроскопы световые, спиртовые горелки, предметные и покровные стёкла, красители, иглы, пипетки.

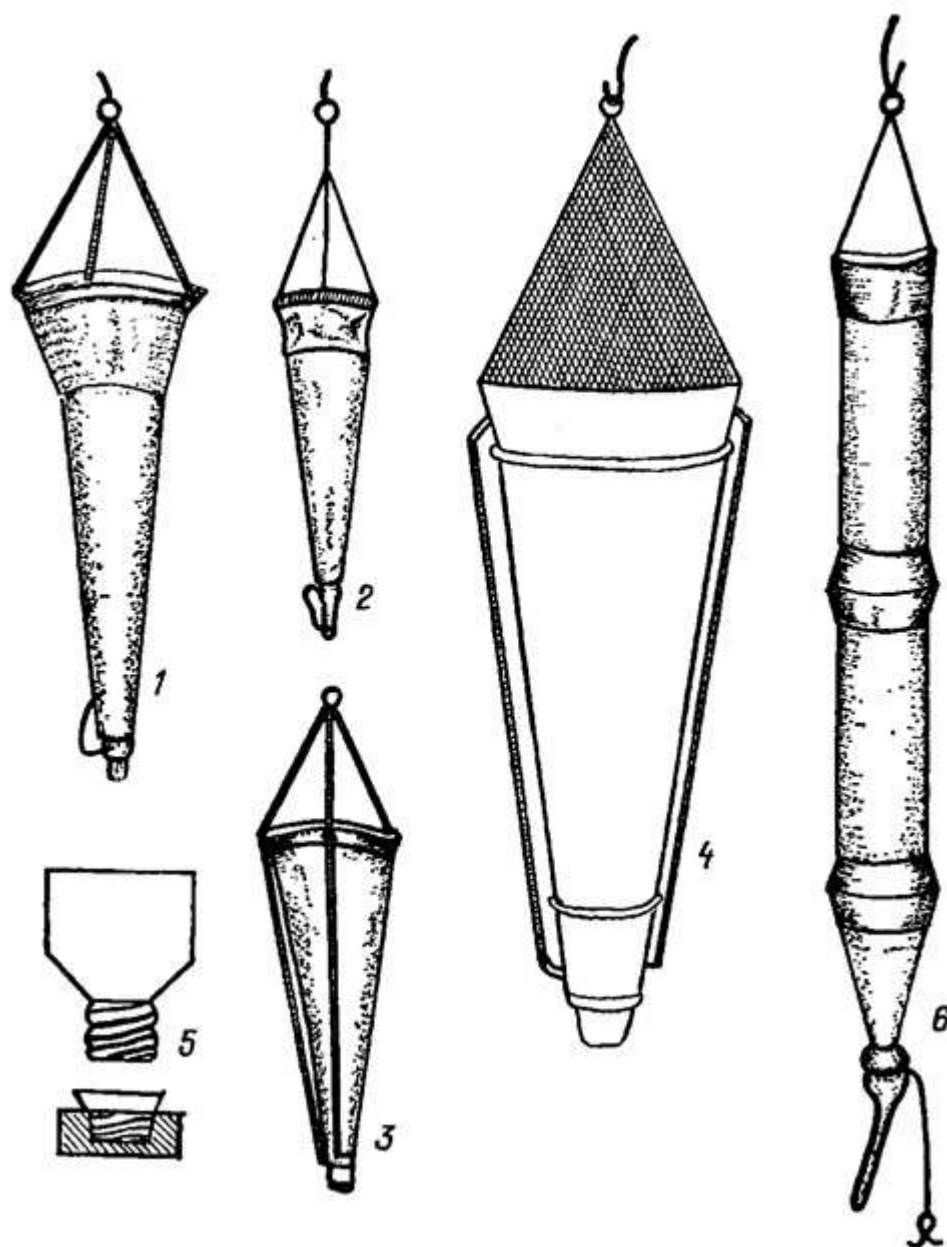
### **Описание (ход) работы:**

Существующие методы сбора и изучения водорослей многообразны. Это определяется как эколого-морфологическим своеобразием представителей различных отделов и экологических группировок, так и разнообразием целей и подходов к их изучению. Здесь не представляется возможным дать полное исчерпывающее представление о всех методах изучения водорослей, особенно тех, которые направлены на достижение специальных целей. Поэтому в данном разделе ограничимся рассмотрением лишь методов сбора и изучения водорослей континентальных водоемов для целей флористикосистематических и гидробиологических исследований.

В связи с тем, что большинство водорослей имеет микроскопические размеры, обнаружить их невооруженным глазом в естественных местообитаниях, как правило, возможно лишь при условии массового развития, вызывающего изменение окраски среды обитания: воды, почвы или другого субстрата ("цветение" воды, "цветение" почвы и др.). Обычно количество водорослей не столь значительно; однако сбор материала следует проводить даже в том случае, когда самое внимательное исследование субстрата не позволяет заметить их невооруженным глазом.

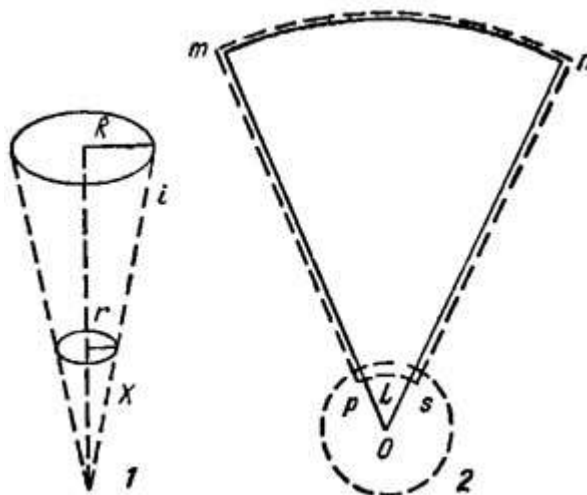
#### **Методы сбора проб фитопланктона**

Выбор метода отбора проб фитопланктона зависит от типа водоема, степени развития водорослей, задач исследования, имеющихся в наличии приборов, оборудования и т. п. С целью изучения видового состава фитопланктона при интенсивном развитии последнего достаточно зачерпнуть воды из водоема, а затем рассмотреть ее под микроскопом. Однако в большинстве случаев применяют различные методы предварительного концентрирования микроорганизмов. Одним из таких методов является фильтрование воды через планктонные сети различной конструкции.



*Планктонные сети: 1-3 - сети Апштейна; 4 - сеть Берджа; 5 - стаканчик к ней; 6 - цилиндрическая сеть 'цеппелин'*

Планктонная сеть состоит из латунного кольца и пришитого к нему конического мешка из мельничного шелкового или капронового сита № 77, имеющего 5929 ячеек в 1 см<sup>2</sup>. Узкое выходное отверстие конусовидного мешка плотно прикрепляется к стаканчику, имеющему выводную трубку, закрытую краном или зажимом Мора. При сборе планктона поверхностных слоев воды планктонную сеть опускают в воду так, чтобы верхнее отверстие сети находилось на расстоянии 5-10 см над ее поверхностью. Литровой кружкой черпают воду из поверхностного слоя (до 15-20 см глубины) и выливают ее в сеть, отфильтровывая таким образом 50-100 л воды. На крупных водоемах планктонные пробы отбирают с лодки. При этом рекомендуют тянуть планктонную сеть на тонкой веревке за движущейся лодкой в течение 5-10 мин.

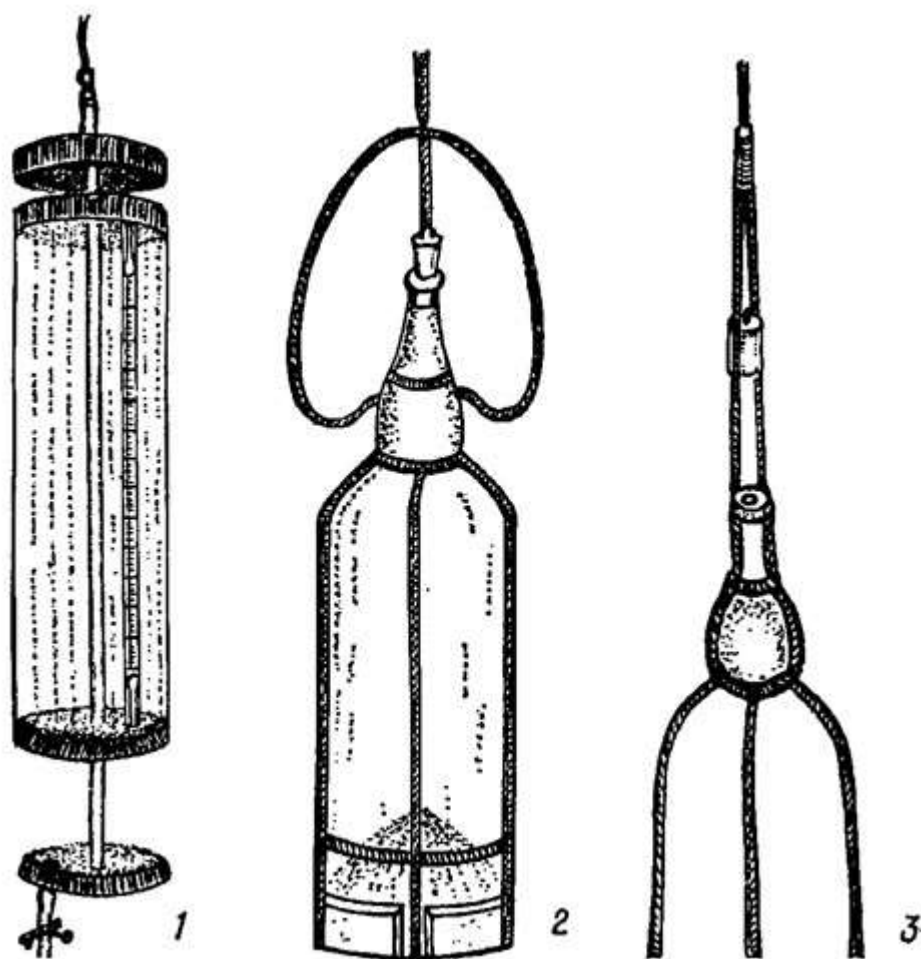


Выкройки сетяного конуса для планктонной сети в свернутом (1) и развернутом (2) виде:

$R$  - радиус латунного кольца у входного отверстия сети;  $r$  - радиус стаканчика;  $ops$  - отрезаемая часть выкройки;  $i$  - длина бока усеченного конуса (равна длине бока сети);  $X$  - длина продолжения бока сети усеченного конуса до пересечения его с продолжением другого бока конуса;  $mnp$  - поверхность усеченного конуса, развернутого на плоскости;  $O$  - центр дуги большой окружности, соответствующий входному отверстию сетки;  $L$  - угол между боками развернутого конуса; пунктирная линия вокруг развернутого усеченного конуса - добавочная полоска на швы (около 1 см)

Для вертикальных сборов планктона применяют сети особой конструкции [135]. На небольших водоемах планктонные пробы можно собирать с берега, постепенно заходя в воду, осторожно черпая воду кружкой впереди себя и фильтруя ее через сеть или забрасывая сеть на тонкой веревке в воду и осторожно вытягивая ее. Закончив сбор планктона, планктонную сеть прополаскивают, опуская ее несколько раз в воду до верхнего кольца, чтобы отмыть водоросли, задержавшиеся на внутренней поверхности сети. Сконцентрированную таким образом пробу планктона, находящуюся в стаканчике планктонной сети, сливают через выводную трубку в заранее приготовленную чистую баночку или бутылку. Перед началом и после окончания сбора пробы сеть необходимо хорошо прополоскать, а закончив работу, высушить и положить в специальный чехол. Сетяные пробы планктона можно изучать в живом и фиксированном состоянии.

Для количественного учета фитопланктона производят отбор проб определенного объема. Для этих целей могут быть использованы и сетяные сборы при условии обязательного учета количества отфильтрованной через сеть воды и объема собранной пробы. Однако обычно отбор проб для количественного учета фитопланктона производят специальными приборами - батометрами разнообразной конструкции (рис. 7.3). Широкое применение в практике получил батометр системы Рутнера (см. рис. 7.3, 1). Основная часть его - цилиндр, изготовленный из металла или плексигласа, емкостью 1-5 л. Прибор снабжен верхней и нижней крышками, плотно закрывающими цилиндр. Под воду батометр опускают с открытыми крышками. При достижении требуемой глубины в результате сильного встряхивания веревки крышки закрывают отверстия цилиндра, который в закрытом виде извлекают на поверхность. Заключенную в цилиндре воду через боковой патрубков, снабженный краном, сливают в приготовленный сосуд.



*Приборы для сбора количественных проб фитопланктона: 1 - батометр Рутнера; 2, 3 - сосуд Мейера (опускается в воду в закрытом виде - 2; при достижении определенной глубины открывается рывком за трос, прикрепленный к пробке, и после заполнения его водой поднимается в открытом состоянии - 3)*

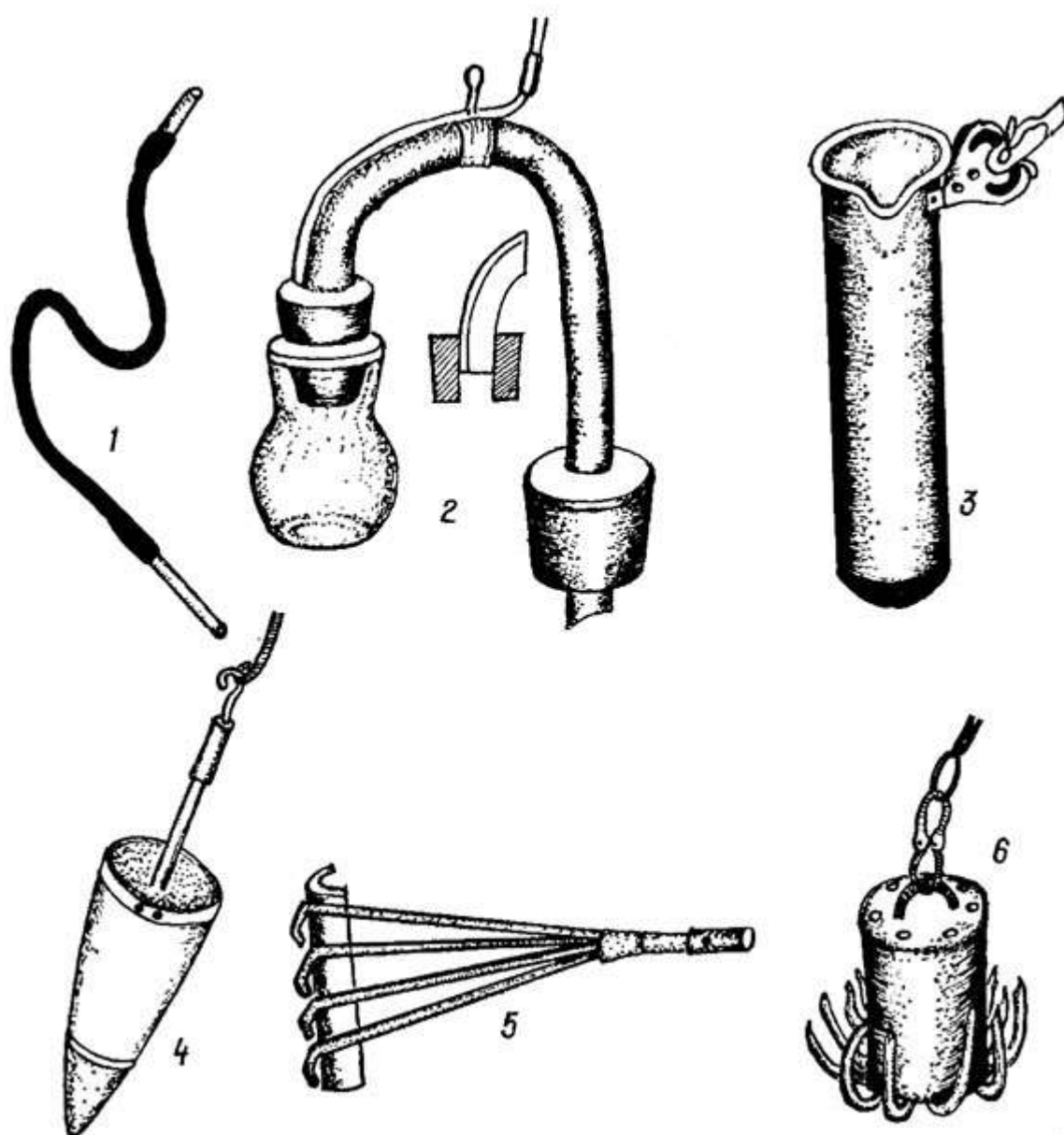
При изучении фитопланктона поверхностных слоев воды пробы отбирают, зачерпывая воду в сосуд определенного объема. В водоемах с бедным фитопланктоном желательно отбирать пробы объемом не менее 1 л параллельно с сетевыми сборами, позволяющими улавливать малочисленные, сравнительно крупные объекты. В водоемах с богатым фитопланктоном объем количественной пробы можно уменьшить до 0,5 л и даже до 0,25 л (например, при "цветении" воды).

Сгущение количественных проб фитопланктона можно осуществлять двумя методами, дающими примерно одинаковые результаты - осадочным и фильтрационным. Сгущение проб осадочным методом проводят после их предварительной фиксации и отстаивания в темном месте в течение 15-20 дней путем отсасывания среднего слоя воды с помощью стеклянной трубки, один конец которой затянут мельничным ситом № 77 в несколько слоев, а второй соединен с резиновым шлангом. Отсасывание проводят очень медленно и осторожно, чтобы не допустить нарушения осадка и засасывания поверхностного слоя пробы. Сгущенную таким способом пробу взбалтывают и, замерив ее объем, переносят в сосуд меньшего размера.

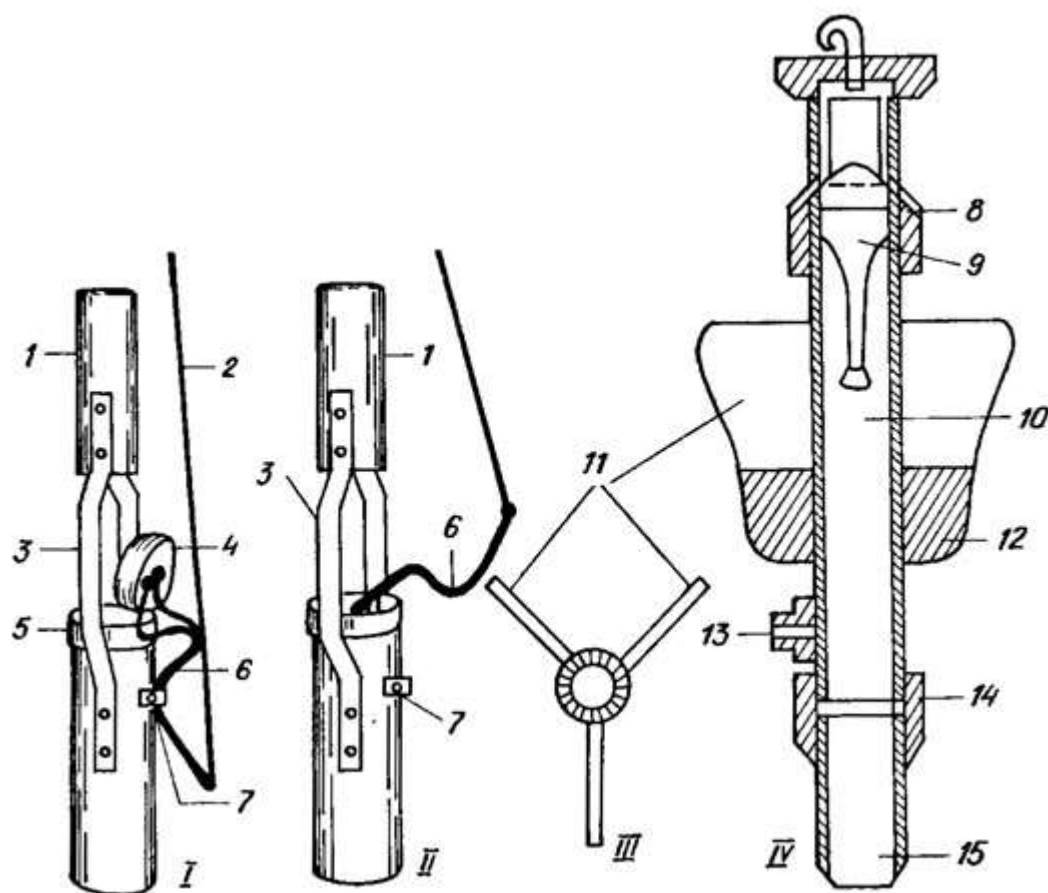
При сгущении проб фильтрационным методом используют "предварительные", а при необходимости (если размеры планктонных организмов очень малы) и бактериальные фильтры. При этом пробы воды предварительно не фиксируют, и фитопланктон изучают в живом состоянии. Для длительного хранения фильтр с осадком фиксируют в определенном объеме жидкости.

#### **Методы сбора проб фитобентоса**

Существующие методы отбора проб фитобентоса предусматривают сбор водорослей, обитающих на поверхности донных грунтов и отложений, в их толще (глубиной до 1 см) и в специфическом придонном слое воды толщиной 2-3 см. Для изучения видового состава фитобентоса достаточно извлечь на поверхность некоторое количество донного грунта с отложениями. На мелководье (до 0,5-1,0 м глубины) это достигается с помощью опущенной на дно пробирки или сифона - резинового шланга со стеклянными трубками на концах, в который засасывают наилок. На больших глубинах качественные пробы отбирают с помощью ведерка или стакана, прикрепленного к палке, а также различными грабелями, "кошками", драгами, дночерпателями, илососами, из которых наиболее прост в изготовлении и удобен в работе илосос Перфильева (рис. 7.4, 2). Основная часть этого прибора - U-образная трубка с неравными концами. К короткому концу трубки подведена тонкая металлическая трубочка, к которой присоединен длинный резиновый шланг с зажимом на свободном конце. На этом же конце U-образной трубки с помощью резиновой пробки закреплена широкогорлая склянка. На длинном открытом конце трубки прикреплен груз. Прибор с помощью веревки опускают на дно водоема, где под действием груза длинный конец U-образной трубки врезается в толщу донных отложений; после этого конец резинового шланга, оставшийся на поверхности, освобождают от зажима, давая выход воздуху, и ил с силой засасывается в банку через длинный конец трубки. Затем прибор извлекают на поверхность, и содержимое банки переносят в приготовленную для пробы посуду. Для отбора количественных проб фитобентоса используют микробентометр Владимировой. Основная часть его - латунная трубка длиной 25- 30 см с внутренним диаметром 4-5 см, на основании которого рассчитывают площадь внутреннего сечения трубки. На верхнем конце этой трубки находится втулка с конусообразной воронкой, в которую на рычаге герметически входит притертая крышка-клапан (рис. 7.5). Трубку с открытой крышкой на разборной деревянной штанге опускают на дно и врезают заточенным нижним концом в толщу донного грунта на несколько сантиметров. Потянув за веревку, закрепленную на свободном конце рычага, закрывают верхнюю втулку трубки крышкой, после чего прибор осторожно извлекают на поверхность. При выходе трубки из воды нижнее отверстие трубки закрывают ладонью, чтобы не допустить выпадения грунта. Открыв крышку, осторожно сливают верхние слои воды в стеклянную посуду до появления мути. Эту первую порцию воды, содержащую планктонные организмы, выливают за борт. Оставшиеся в трубке воду, или грунт легко встряхивают и переносят в приготовленную для пробы посуду, предварительно замерив ее объем. Микробентометр Владимировой удобен в работе на глубинах 2,0-2,5 м.



Приборы для сбора проб фитобентоса: 1 - сифон; 2 - илосос Перфильева; 3 - стакан для ила; 4 - ведро для ила; 5 - грабельки; 6 - 'кошка'



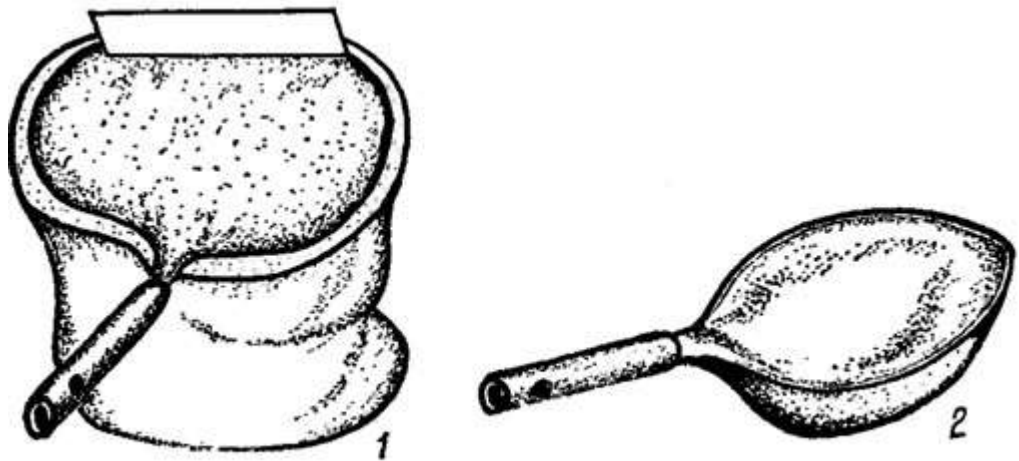
*Микробентометры Владимировой в открытом (I) и закрытом (II) виде и Травянка и Евдокимовой в поперечном (III) и продольном (IV) сечении: 1 - железная трубка, соединяющаяся с разборной штангой; 2 - шнур; 3 - кронштейн; 4 - крышка-клапан; 5 - втулка с конусом; 6 - рычаг; 7 - зажим-пружина; 8 - клапанная коробка; 9 - клапан; 10 - основное тело микробентометра; 11 - лопасти стабилизатора; 12 - свинцовый груз; 13 - штуцер для слива придонного слоя воды; 14 - переходная муфта; 15 - трубчатый нож*

Более совершенная модель микробентометра, позволяющая отбирать пробы с любых глубин, предложена В. С. Травянко и Л. В. Евдокимовой. Микробентометр Травянко и Евдокимовой состоит из трубки длиной 30-35 см с внутренним диаметром 5-6 см, снабженной в верхней части автоматически работающим клапаном стабилизатора. На мерной веревке трубку с открытым клапаном в вертикальном положении опускают за борт лодки. Под действием закрепленного на приборе груза трубка врезается в толщу дна, при этом клапан герметически запирает верхнее отверстие. С помощью веревки прибор извлекают на поверхность; при выходе его из воды нижнее отверстие трубки закрывают ладонью. Затем верхний слой воды сливают за борт через боковой патрубок, а трубку, содержащую монолит грунта и остаток воды, отвинчивают от стабилизатора с клапанной коробкой, встряхивают, и замерив объем, переносят пробу в приготовленную для нее посуду.

#### **Методы сбора проб перифитона**

Для изучения видового состава перифитона налет на поверхности разнообразных подводных предметов (гальки, щебня, камней, стеблей и листьев высших водных растений, раковин моллюсков, деревянных и бетонированных частей гидротехнических

сооружений и др.) снимают с помощью обычного ножа или специальных скребков и ложек. Однако при этом гибнет много интересных организмов. Часть их уносится токами воды, органы (органеллы) прикрепления водорослей к субстрату разрушаются, нарушается картина взаимного размещения компонентов биоценоза. Поэтому лучше собирать водоросли вместе с субстратом, который полностью или частично осторожно извлекают на поверхность воды так, чтобы течение не смыло с него водоросли. Извлеченный субстрат (или его фрагмент) вместе с водорослями помещают в приготовленный для пробы сосуд и заливают либо небольшим количеством воды из этого же водоема с целью дальнейшего изучения собранного материала в живом состоянии, либо 4%-м раствором формальдегида.



*Приспособления для отбора проб перифитона: 1 - сачок со скребком; 2 - ложка*

Для количественного учета перифитона водоросли тщательно смывают с поверхности извлеченного субстрата с помощью воды и щетки над широким сосудом (кюветой, тазом), и, замерив объем смыва, переносят его в приготовленную для пробы посуду. Кроме объема смыва для количественного учета перифитона необходимо знать также площадь субстрата, с которой смыты водоросли. Для этого указанную поверхность накрывают влажной тканью и обрисовывают ее контуры чернильным карандашом. Расчет площади производят методом средневзвешенных площадей: полученный контур поверхности субстрата переводят на кальку и вырезают; из этой же бумаги вырезают квадрат со стороной 1 см (площадью 1 см<sup>2</sup>) и взвешивают. Зная массу бумажного квадрата и массу вырезанного из той же бумаги контура, рассчитывают искомую площадь.

При изучении эпифитных водорослей, смытых со стеблей листьев высших водных растений, количественный учет ведется в расчете не только на единицу площади, но и на единицу массы (сырой и воздушно-сухой) растения-субстрата. Для этого участок растения, с поверхности которого смыты эпифиты, взвешивают, затем высушивают до воздушно-сухого состояния и снова взвешивают.

#### **Методы сбора наземных и почвенных водорослей**

Наземные водоросли, образующие различно окрашенные налеты и пленки на деревьях, скалах, камнях, сырой земле, крышах и стенах домов и т. п., собирают по возможности вместе с субстратом в стерильные бумажные пакеты или в стеклянные

сосуды с 4%-м раствором формальдегида. Методы сбора и изучения почвенных водорослей описаны в специальной литературе.

#### **Эtiquetирование и фиксация проб, ведение полевого дневника**

Весь собранный материал делят на две части с целью дальнейшего изучения водорослей в живом и фиксированном состоянии. Живой материал помещают в стерильные стеклянные сосуды, пробирки, колбы, баночки, закрытые ватными пробками, не заполняя их доверху, или в стерильные бумажные пакеты. Для сохранения водорослей в живом состоянии в экспедиционных условиях водные пробы упаковывают во влажную оберточную бумагу и помещают в ящики. Периодически пробы распаковывают и выставляют на рассеянный дневной свет для поддержания фотосинтетических процессов и обогащения кислородом. Несмотря на все предосторожности, не весь собранный материал удастся сохранить, поэтому для работы с живым материалом краткие экскурсионные выезды более благоприятны, чем продолжительные экспедиции.

Материал, подлежащий фиксации, помещают в чисто вымытую и высушенную нестерильную стеклянную посуду (пробирки, бутылки, баночки), плотно закрытую резиновыми или корковыми пробками. Водные пробы фиксируют 40%-м формальдегидом, который добавляют к пробе в соотношении 1:10. Водоросли, находящиеся на твердом субстрате (на бумажных фильтрах, гальке, пустых раковинах моллюсков и т. п.), заливают 4%-м раствором формальдегида. Хорошую сохранность водорослей и их окраски обеспечивает также раствор формальдегида и хромовых квасцов (5 мл 4%-го формальдегида и 10 г  $K_2SO_4 \cdot Cr_2(SO_4)_3 \cdot 24H_2O$  в 500 мл воды). В полевых условиях можно также использовать раствор иода с иодидом калия (10 г KI растворяют в 100 мл воды, добавляют 3 г кристаллического иода и еще 100 мл воды, встряхивают до полного растворения кристаллов, хранят в темной склянке в течение нескольких месяцев), который добавляют к пробе в соотношении 1:5. Герметически закупоренные фиксированные пробы можно хранить в темном месте в течение длительного времени.

Все собранные пробы тщательно этикетируют. На этикетках, заполняемых простым карандашом или пастой, несмываемой водой, указывают номер пробы, время и место сбора и фамилию сборщика. Эти же данные параллельно фиксируют в полевом дневнике, в который, кроме того, заносят результаты измерений pH, температуры воды и воздуха, схематический рисунок и подробное описание исследуемого водоема, развивающейся в нем высшей водной растительности и другие наблюдения.

#### **Контрольные вопросы:**

1. Как и с помощью каких приспособлений проводят сбор фитопланктона?
2. Как и с помощью каких приспособлений проводят сбор фитобентоса?
3. Как и с помощью каких приспособлений проводят сбор перифитона?
4. Как фиксируют пробы водорослей?

#### **Лабораторная работа №2 (2 часа).**

## **Тема: Методы приготовления микропрепаратов и минеральных сред для культивирования и коллекционного хранения водорослей.**

**Цель занятия** — ознакомиться с основными методами приготовления микропрепаратов и минеральных сред для культивирования и коллекционного хранения водорослей.

### **Задачи работы:**

1. Освоить методы изучения клеточных структур водорослей
2. Изучить методы изготовления постоянных препаратов
3. Ознакомиться с прописями питательных сред и правилами культивирования водорослей

### **Перечень приборов, материалов, используемых в лабораторной работе:**

мультимедиа проектор, экран, компьютер, учебная доска, микроскопы световые, спиртовые горелки, предметные и покровные стёкла, красители, иглы, пипетки.

### **Описание (ход) работы:**

Собранный материал предварительно просматривают под микроскопом в живом состоянии в день сбора, чтобы отметить качественное состояние водорослей до наступления изменений, вызванных хранением живого материала или фиксацией проб (образование репродуктивных клеток, переход в пальмеллевидное состояние, разрушение клеток, колоний, потеря жгутиков и подвижности и т. д.). В дальнейшем собранный материал продолжают изучать параллельно в живом и фиксированном состоянии. Работа с живым материалом является необходимым условием успешного изучения водорослей, изменяющих при фиксации форму тела, форму и окраску хлоропластов, теряющих жгутики, подвижность или даже полностью разрушающихся в результате воздействия фиксаторов. Чтобы сохранить собранный материал живым, следует всячески оберегать его от перегрева, загрязнения фиксаторами, а к изучению приступать как можно скорее.

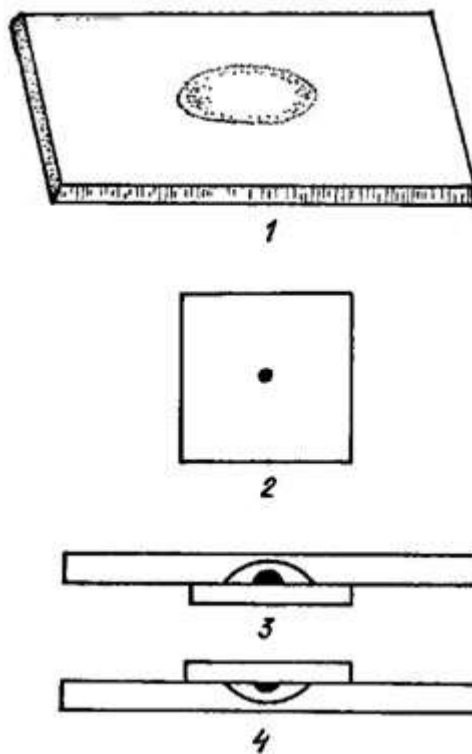
Водоросли в живом состоянии в зависимости от их размеров и других особенностей изучают с помощью бинокулярной стереоскопической лупы (МБС-1) или чаще с помощью световых микроскопов различных марок с использованием разных систем окуляров и объективов, в проходящем свете или методом фазового контраста, с соблюдением обычных правил микроскопирования.

Для микроскопического изучения водорослей готовят препараты: на предметное стекло наносят каплю исследуемой жидкости и накрывают ее покровным стеклом. Если водоросли обитают вне воды, их помещают в каплю водопроводной воды или оводненного глицерина. При длительном изучении препарата жидкость под покровным стеклом постепенно подсыхает, и ее следует добавлять. Для уменьшения испарения по краям покровного стекла наносят тонкий слой парафина.

При необходимости длительных наблюдений над одним и тем же объектом хороший результат дает метод висячей капли. На чистое покровное стекло наносят маленькую каплю исследуемой жидкости, после чего покровное стекло, края которого покрыты парафином, парафиновым маслом или вазелином, накладывают каплей вниз на специальное предметное стекло с лункой посередине так, чтобы капля не касалась дна

лунки. Такой препарат можно изучать в течение нескольких месяцев, сохраняя его в перерывах между работой во влажной камере.

При изучении водорослей, имеющих монадную структуру, серьезной помехой служит их подвижность. Однако при подсыхании препарата движение постепенно замедляется и приостанавливается. Замедлению движения способствует также осторожное нагревание препарата или добавление вишневого клея. Подвижные водоросли рекомендуется фиксировать парами оксида осмия (IV) (при этом хорошо сохраняются жгутики), кристаллического иода (фиксация парами иода позволяет не только сохранить жгутики, но и окрасить крахмал, если он есть, в синий цвет, что имеет диагностическое значение), 40%-го формальдегида, слабым раствором хлоралгидрата или хлороформом. Длительность экспозиции над парами фиксаторов устанавливают экспериментально, в зависимости от специфики объекта. Наиболее удобны для изучения слабо фиксированные препараты, в которых часть водорослей потеряла подвижность, а другие продолжают медленно двигаться. Препараты следует изучать немедленно после фиксации, так как в течении короткого периода времени водоросли (особенно лишенные клеточных оболочек) деформируются.



*Приготовление препарата методом висячей капли: 1 - предметное стекло с лункой; 2 - покровное стекло с нанесенной на него каплей исследуемой жидкости; 3 - покровное стекло с каплей, накрытое предметным стеклом; 4 - готовый препарат*

Во многих случаях кроме сравнительно-морфологического анализа признаков прибегают к цитологическим методам изучения материала. При изучении внутриклеточных структур, особенно у мелких жгутиковых, применяют прижизненное окрашивание с помощью слабых (0,005-0,0001%-х) растворов нейтрального красного, метиленового голубого, нейтрального голубого, трипанового красного,

бриллианткрезильного синего, конго красного, зелени Януса, позволяющих более четко выявить клеточную оболочку, папиллы, слизь, вакуоли, митохондрии, аппарат Гольджи и другие органеллы.

Многие красители дают хороший результат лишь после применения специальных методов фиксации (при изучении фиксированных формальдегидом проб успешное применение красителей возможно только после тщательного отмывания исследуемого материала дистиллированной водой). Самый лучший фиксатор для цитологического исследования водорослей, в том числе изучения их ультраструктуры - 1-2%-й раствор оксида осмия (IV) (раствор не подлежит длительному хранению). Водоросли, не имеющие клеточных оболочек, хорошо и быстро фиксируются метанолом. Раствор Люголя (1 г иодида калия и 1 г кристаллического иода в 100 мл воды) не только хорошо фиксирует водоросли, но и одновременно окрашивает крахмал в синий цвет.

**Окраска ядер.** Для изучения ядер успешно используют спиртово-уксусный фиксатор Кларка (3 части 96%-го этилового спирта и 1 часть ледяной уксусной кислоты) или жидкость Карнуа (6 частей 96%-го этилового спирта, 3 части хлороформа и 1 часть ледяной уксусной кислоты). Водоросли выдерживают в свежеприготовленном растворе фиксатора в течение 1-3 ч, затем промывают 96%-м этиловым спиртом (2 мин) и водой (10 мин). Следует подчеркнуть, что при цитологическом изучении водорослей в большинстве случаев в зависимости от специфики объектов экспериментальным путем подбирают наиболее эффективные фиксаторы, красители и время экспозиции.

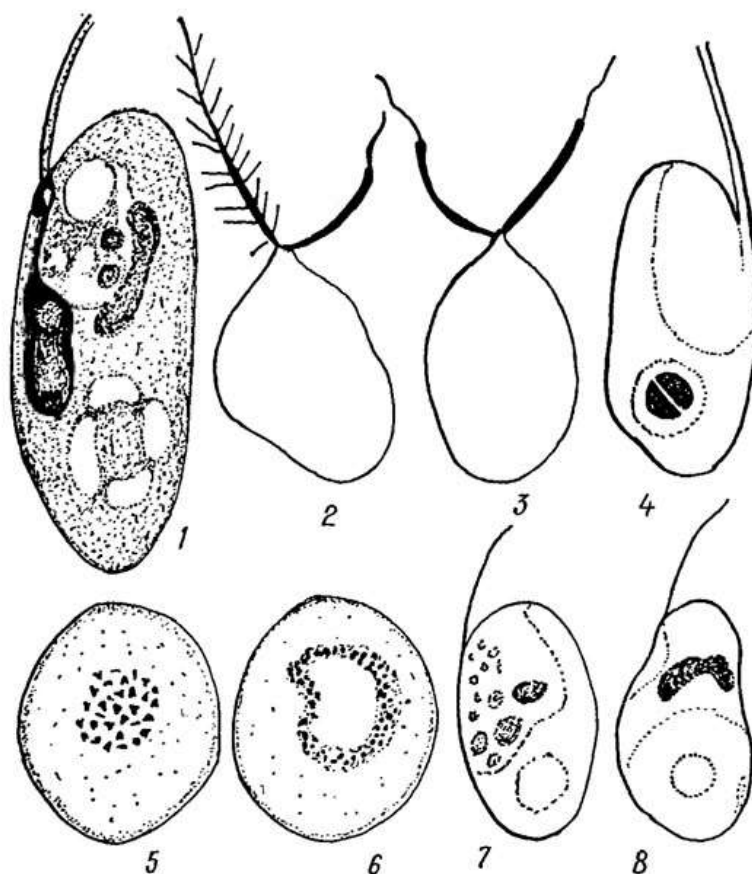
При окраске ядер ацетокарминовым методом предварительной фиксации спиртово-уксусным фиксатором подвергаются лишь водоросли, обладающие толстыми клеточными оболочками. Для подготовки красителя 2 г кармина кипятят в 400 мл 45%-й ледяной уксусной кислоты в течение 4 ч, пользуясь обратным холодильником. При отсутствии последнего можно использовать обычную стеклянную воронку. Полученный темно-красный раствор охлаждают, фильтруют и хранят неограниченно долго в сосуде из темного стекла. В каплю воды с водорослями на предметном стекле добавляют немного красителя, накрывают покровным стеклом и наблюдают окрашивание под микроскопом. Иногда для лучшего окрашивания препарат осторожно нагревают над пламенем газовой горелки, не допуская кипения жидкости под покровным стеклом. Кроме ядер окрашиваются базальные тела жгутиков, вакуоли и пиреноиды.

Для изучения митоза и цитохимического выявления ДНК незаменима реакция Фельгена, вызывающая красное окрашивание ядерного хроматина; при этом остальная часть цитоплазмы остается бесцветной. Для проведения реакции Фельгена готовят три раствора. Раствор А: 82,5 мл концентрированной соляной кислоты смешивают с 1000 мл дистиллированной воды. Раствор Б (реактив Шиффа): 1 г основного фуксина растворяют в 200 мл кипящей воды, охлаждают до 50°C, фильтруют, добавляют 20 мл раствора А и после охлаждения до 25°C растворяют 1 г безводного  $\text{Na}_2\text{SO}_4$ , а затем вносят 300 мг активированного угля; через 24 ч этот раствор должен полностью обесцветиться, если он сохраняет желтую окраску, следует приготовить новый раствор. Раствор В: 200 мл воды смешивают с 10 мл 10%-го  $\text{Na}_2\text{SO}_4$  и 10 мл раствора А.

После обработки спиртово-уксусным фиксатором материал погружают на 6-8 мин (время экспозиции подбирают экспериментально) в раствор А, нагретый до 60°C, затем на мгновение - в холодный раствор А, ополаскивают водой и погружают на 1 ч в раствор Б; затем после трехкратного промывания раствором В прополаскивают водой и готовят постоянный препарат. Следует заметить, что у некоторых водорослей, например видов родов *Spirogyra* Link, *Oscillatoria* Vauch., ДНК в присутствии реактива Шиффа дает очень слабую реакцию Фельгена.

Довольно часто для окрашивания ядер водорослей применяют гематоксилин. Свежеприготовленные растворы гематоксилина не обладают красящей способностью. Она проявляется спустя некоторое время после "созревания" раствора, при котором происходит окисление гематоксилина. Наиболее часто для водорослей используют гематоксилин Гейденгайна и гематоксилин Делафиляда. Первый краситель созревает достаточно быстро, приготовление второго занимает несколько месяцев. Для окраски гематоксилином Гейденгайна готовят два раствора. Раствор А содержит 2,5 г железоаммиачных квасцов в 100 мл воды, раствор Б - 10 мл 10%-го спиртового раствора гематоксилина (на абсолютном этиловом спирте) в 90 мл воды. Раствор Б должен иметь интенсивную винно-красную окраску. Промытый после фиксации материал протравливают в течение 6-12 ч (в зависимости от специфики объекта) в растворе А, а затем быстро прополаскивают дистиллированной водой и окрашивают в растворе Б в течение 12-24 ч (также в зависимости от объекта). После окраски материал дифференцируют при постоянном контроле в растворе А, затем опять быстро ополаскивают дистиллированной водой и промывают в воде в течение 10-30 мин. Хроматиновые структуры ядер, базальные тела жгутиков и митохондрии окрашиваются в черный цвет.

Метод Гимза позволяет дифференцированно окрашивать ядра и другие клеточные органеллы. Водоросли, лишенные клеточной оболочки, фиксируют метанолом или оксидом осмия (IV); остальные окрашивают после гидролиза оксидом хлороводорода. Перед окрашиванием рекомендуется в течение нескольких минут подвергать материал воздействию 1 н. HCl при 60°C. Затем кислоту тщательно отмывают дистиллированной водой. Для окраски используют разбавленный краситель: 1-2 капли основного красителя в 1 мл воды; время окрашивания 20-60 мин. Окрашенные препараты быстро ополаскивают дистиллированной водой, проводят через безводный ацетон, смесь ацетона и ксилола в соотношении 2:1, ацетона и ксилола в соотношении 1:2, ксилол и заключают в кедровое масло. Ядерный хроматин и хромосомы окрашиваются в красный - красно-фиолетовый цвет, ядрышки - в синий, хлоропласты - в светло-синий (пиреноиды остаются бесцветными), а жгутики и их базальные тела - в светло-красный цвет.



*Цитохимические реакции: 1 - окраска ядра, базального тела жгутика, разопласта и митохондрии гематоксилином Гейденгайна в клетке *Pedinomonas minor* Korsch.; 2 - структура жгутиков у зооспоры желтозеленой водоросли после окраски по Лефлеру; 3 - структура жгутиков у зооспоры зеленой водоросли после окраски тем же методом; 4 - окраска пиреноида уксусным азокармином в клетке *Pedinomonas minor* Korsch.; 5, 6 - окраска крахмальных зерен хлоралом иода у *Actinochloris sphaerica* Korsch. (вид сверху в оптическом разрезе); 7 - окраска капель масла суданом III в клетке *Pedinomonas minor* Korsch.; 8 - окраска митохондрии зеленью Януса в клетке *Pedinomonas minor* Korsch*

**Окраска клеточной оболочки.** Для изучения химической природы клеточной оболочки используют 0,01%-й раствор рутина красного (реактив на пектиновые вещества) и хлор-цинк-иод (20 г хлорида цинка, 6,5 г иодида калия, 1,3 г кристаллического иода в 10,5 мл воды), окрашивающий целлюлозу в синий цвет. Для выявления структуры поверхности клеточной оболочки и папилл пользуются 0,1%-м водным раствором генцианвиолета, хорошо окрашивающим также слизь. Для обнаружения слизи, кроме того, применяют тушь, которая, не проникая внутрь слизи, делает ее хорошо заметной. Детали структуры поверхности клеточных покровов хорошо видны в 5%-м водном растворе нигрозина. Для изучения строения клеточных оболочек нитчатых водорослей их обрабатывают раствором КОН, а затем окрашивают конго красным.

**Окраска жгутиков.** Жгутики изучают в световом микроскопе с помощью окраски по Лефлеру. Для этого материал фиксируют оксидом осмия (IV), на короткое время погружают в абсолютный спирт и оставляют высохнуть. Затем добавляют несколько капель красителя (смесь 100 мл 20%-го водного раствора танина, 50 мл насыщенного водного раствора  $\text{FeSO}_4$  и 10 мл насыщенного спиртового раствора основного фуксина) и нагревают над пламенем горелки, не доводя до кипения, до появления пара. После ополаскивания дистиллированной водой препарат в течение 10 мин докрашивают карболфуксином (100 мл 5%-го водного раствора свежеперегнанного фенола и 10 мл насыщенного спиртового раствора фуксина основного; смесь отстаивают в течение 48 ч, фильтруют и хранят в течение длительного времени), затем снова ополаскивают дистиллированной водой, дают высохнуть и заключают в канадский бальзам. Этим методом можно установить наличие или отсутствие на жгутиках волосков (рис. 7.8, 2, 3). Наблюдения над длиной жгутиков, характером их движения, местом прикрепления проводят на живом материале методом фазового контраста.

**Изучение хлоропластов, стигмы; окраска пиреноидов.** Хлоропласты следует изучать на живом материале, так как при фиксации они деформируются. Также трудно сохранить стигму. Белковое тело пиреноида после предварительной фиксации хорошо окрашивается по Альтману. Краситель состоит из 1 части насыщенного раствора пикриновой кислоты в абсолютном этиловом спирте, 7 частей 50%-го этилового спирта и 1 части насыщенного водного раствора фуксина. Окрашивание длится не менее 2 ч. Окраску белковых тел пиреноидов можно осуществить и без предварительной фиксации

материала с помощью уксусного азокармина С. К 4 мл ледяной уксусной кислоты добавляют 55 мл воды и 5 г азокармина С. Полученную смесь кипятят около часа, пользуясь обратным холодильником, охлаждают, фильтруют и хранят в сосуде из темного стекла. Раствор красителя добавляют в каплю воды с водорослями на предметном стекле, накрывают покровным стеклом и наблюдают под микроскопом. Белковое тело пиреноида окрашивается в интенсивный красный цвет, остальная часть клетки - в светло-розовый.

**Выявление ассимилятов.** Крахмал окрашивается в синий цвет под воздействием любых реактивов, содержащих иод. Наиболее чувствительный из них - хлорал иода (мелкие кристаллики иода в растворе хлоралгидрата) - позволяет обнаружить наиболее мелкие зернышки крахмала и отличить крахмал вокруг пиреноида от строматического. Присутствие парамиллона можно обнаружить, растворяя его 4%-м КОН. Наличие хризоламинина выявляется лишь с помощью очень сложных микрохимических реакций. Масло и жиры окрашиваются суданом III (0,1 г Судана III в 20 мл абсолютного этилового спирта) в красный цвет или оксидом осмия (IV) - в черный.

**Изучение вакуолей.** Вакуоли с клеточным соком становятся более заметными благодаря прижизненной окраске слабым раствором нейтрального красного. Пульсирующие вакуоли можно наблюдать на живом материале в световом микроскопе благодаря их периодическому наполнению и опорожнению. Применение фазово-контрастного устройства, добавление 1%-го водного раствора танина, а также фиксация материала оксидом осмия (IV) облегчают выявление этих органелл.

**Окраска митохондрий.** Митохондрии хорошо окрашиваются при свободном доступе кислорода 0,1%-м раствором зелени Януса (рис. 7,8, 8). Поэтому каплю воды с водорослями на предметном стекле накрывают покровным стеклом лишь спустя некоторое время после добавления красителя.

**Окраска аппарата Гольджи.** Аппарат Гольджи при фиксации материала оксидом осмия (IV) темнеет. Его можно окрасить также 0,5%-м водным раствором трипанового голубого; 0,01%-й водный раствор метиленового голубого окрашивает содержимое клетки в синий цвет, в то время как аппарат Гольджи остается бесцветным.

#### **Методы изготовления постоянных препаратов**

Для изготовления постоянных препаратов используют глицерин-желатину. Одну весовую часть желатины настаивают в 6 весовых частях дистиллированной воды на протяжении нескольких часов, затем добавляют 7 весовых частей чистого глицерина и кристаллик антисептика, например, тимола или карболовой кислоты. Смесь нагревают на водяной бане, помешивая стеклянной палочкой, до полного растворения желатины. Для осаждения мути прибавляют сырой яичный белок и фильтруют через бумажный фильтр, пользуясь воронкой для горячего фильтрования и часто меняя бумагу. Остывшая глицерин-желатина должна быть прозрачной. При употреблении ее расплавляют нагреванием на водяной бане. Эта среда хорошо смешивается с водой, поэтому при ее применении отпадает необходимость в продолжительной сушке материала.

Препараты готовят следующим образом: водоросли из воды переносят в каплю глицерина и на некоторое время оставляют подсохнуть; затем каплю расплавленной глицерин-желатины наносят на нагретое предметное стекло, переносят в нее водоросли и накрывают покровным стеклом; после полного застывания глицерин-желатины края покровного стекла покрывают лаком. Такие препараты можно хранить в горизонтальном положении в течение нескольких лет.

Еще дольше сохраняются препараты, заключенные в канадский бальзам или в синтетические смолы на метилметакрилатной основе. Последние быстро твердеют, прозрачны, химически нейтральны и обладают подходящим индексом преломления. Перед заключением в канадский бальзам или синтетические смолы материал должен быть полностью обезвожен проводкой через спирты возрастающей крепости до абсолютного и гвоздичное масло или ксилол, которые способствуют его просветлению. Материал, окрашенный методом Гимза, помещают в кедровое масло, со временем застывающее, в котором краски сохраняются неограниченно долго.

Особые методы изготовления препаратов применяют при изучении Bacillariophyta, Dinophyta и Desmidiaceae, систематика которых базируется на структуре клеточных покровов (см. [42, 106]). Подготовка диатомовых к микроскопированию заключается в уничтожении всех органических веществ, затемняющих структуру панциря. Это достигается либо прокаливанием материала, либо обработкой его концентрированными минеральными кислотами, в частности серной кислотой. При использовании первого метода каплю суспензии, освобожденную от примесей и содержащую клетки диатомовых, наносят на чистое обезжиренное покровное стекло, подсушивают и, поместив на слюдяную пластинку, прокаливают над пламенем горелки или на электрической плитке до полного сгорания всех органических веществ (в течение получаса и более). При изучении бентосных диатомей, обладающих мощными панцирями, прокалывание проводят в электропечи при температуре 450°C. Если покровные стекла при продолжительном нагревании плавятся, материал прокаливают на слюдяных пластинках, а затем переносят на покровные стекла. Метод прокалывания позволяет сохранить наиболее мелкие и нежные панцири планктонных видов, не нарушает естественное расположение клеток в колонии, требует небольшого количества исследуемого материала. Однако образцы, загрязненные большим количеством органических веществ, лучше обрабатывать химическим способом.

При холодной обработке кислотами пробы предварительно очищают от грубых органических и минеральных примесей на часовых стеклах, отмывают от формалина и солей дистиллированной водой путем отстаивания или центрифугирования. Полученный осадок на несколько суток заливают концентрированной серной кислотой, затем добавляют несколько кристаллов дихромата или нитрата калия и несколько раз промывают дистиллированной водой с последующим центрифугированием до полного отмывания от кислоты.

Наряду с холодным методом применяют горячую обработку кислотами. При этом водоросли предварительно кипятят в течение 10-15 с в разбавленной соляной кислоте, а затем отмывают от нее. Полученный осадок с минимальным количеством воды переносят в колбу, добавляют четырех-пятикратное по объему количество концентрированной серной или азотной кислоты, заполняя колбу не более чем наполовину, и кипятят на водяной или песчаной бане под вытяжкой в течение 15 мин - 1 ч. Побуревшую массу осветляют добавлением кристаллов KNO<sub>3</sub>. После ее охлаждения осадок пипеткой переносят в пробирку с водой, осторожно добавляя кислоту с диатомовыми в воду, чтобы избежать вскипания и разбрызгивания кислоты, и отмывают осадок до нейтральной реакции.

Полученный после прокалывания или обработки кислотами материал консервируют 2-3%-м формальдегидом для последующего хранения или непосредственно используют для изготовления постоянных препаратов. С этой целью на тонкие, чистые, обезжиренные покровные стекла наносят суспензию с клетками диатомей и высушивают. На предметное стекло помещают небольшое количество

синтетической смолы (плевракс, гиракс и др.) с индексом светопреломления выше 1,6, растапливают ее над пламенем горелки и накрывают покровным стеклом с исследуемым материалом, осторожно надавливая на него и разравнивая среду тонким равномерным слоем. Излишки среды снимают с помощью ксилола.

Диатомовые, обладающие очень тонкими и нежными панцирями, изучают на сухих препаратах с воздушной средой. Для их изготовления суспензию с клетками диатомовых наносят на покровное стекло, высушивают, кладут на предметное стекло и заклеивают по краям лаком.

При изучении Desmidiaceae и панцирных Dinophyta материал обрабатывают жавелевой водой, способствующей его осветлению. Для приготовления жавелевой воды в 100 частях воды растирают 20 частей хлорной извести, доливают 100 частей 15%-го раствора карбоната калия и отстаивают в течение нескольких часов, после чего смесь многократно взбалтывают. К фильтрату постепенно добавляют раствор карбоната калия до прекращения появления осадка. После повторной фильтрации жидкость сливают в плотно закрывающийся сосуд из темного стекла и хранят в темноте. Исследуемый материал осаждают центрифугированием, осадок заливают на 1-2 суток жавелевой водой, плотно закрывая сосуд пробкой. Обработанный таким образом материал 2-3 раза отмывают дистиллированной водой. Панцири динофитовых для выявления их структуры рекомендуют после просветления жавелевой водой подкрашивать трипановым голубым или спиртовым раствором иода.

Для декальцинирования водорослей, инкрустированных известью (например, Charophyceae), или живущих в известковых породах (сверлящие водоросли), применяют молочную кислоту, способствующую также просветлению препарата, а при отсутствии ее используют соляную кислоту.

### Питательные среды

Среды, рекомендуемые для искусственного культивирования водорослей, чрезвычайно разнообразны. Выбор среды зависит от специфики культивируемого объекта и целей выращивания. Бывают жидкие среды (питательные растворы) и твердые (агаризованные). Первые используют для получения биомассы водорослей, необходимой для морфологических, цитологических, физиолого-биохимических и других исследований; вторые - для хранения коллекционных (музейных) культур.

Большинство водорослей хорошо развивается на минеральных средах, некоторые нуждаются в добавках органических веществ, которые служат источником элементов питания, витаминов и других физиологически активных веществ. Питательные среды содержат основные биогенные элементы (N, P, S, Mg, K, Ca) и микроэлементы (Fe, Mn, Cu, Mo, Br, Zn и др.). Источником углерода служит растворенный в воде углекислый газ, запасы которого постоянно пополняются из воздуха, а также за счет его выделения водорослями в процессе дыхания или внесения в среду карбонатов и бикарбонатов. Чтобы железо и другие микроэлементы не выпадали в осадок, в среды добавляют хелатирующие соединения - органические вещества, образующие с ионами металлов устойчивые комплексные соединения в форме, доступной для питания растений, например, этилендиаминтетрауксусную кислоту (ЭДТА) или ее соли.

В качестве источника органических веществ иногда добавляют почвенную вытяжку. Существует много разных методов приготовления почвенной вытяжки. Например, Ф. Гиндак [639] рекомендует 1 часть почвы и 1 часть воды кипятить в течение 1 ч, настоять сутки, снова кипятить 1 ч, охладить, отфильтровать и фильтрат простерилизовать в автоклаве. Согласно рекомендации Э. А. Штиной [85], 1 весовую часть воздушно-сухой просеянной почвы в течение 5 мин взбалтывают с 4 частями воды,

фильтруют и стерилизуют в автоклаве. Кроме почвенной вытяжки в качестве источников органических веществ добавляют пептон, глюкозу, сахарозу, аминокислоты, витамины и другие соединения.

Для приготовления питательных растворов используют дистиллированную воду, полученную из стеклянного перегонного аппарата, или простерилизованную водопроводную воду, а также химические реактивы с достаточно высокой степенью очистки (чда).

Чтобы избежать образования осадка в питательной среде, ее компоненты лучше готовить отдельно в небольших объемах воды. Полученные растворы после стерилизации и охлаждения постепенно смешивают в необходимом объеме воды, добавляя их в той последовательности, в которой они записаны во взятом рецепте, соблюдая при этом условия стерильности. В первую очередь это касается растворов микроэлементов, фосфатов, бикарбонатов, квасцов.

Посуду и инструменты, предварительно тщательно вымытые, высушенные и завернутые в бумагу, стерилизуют и сушат в сушильном шкафу при 165-180°C в течение 2 ч. Стерилизацию раствора проводят в автоклаве сухим паром в течение 45-60 мин при давлении  $9,8 \cdot 10^2$  ГПа. Среда, содержащие легко разрушающиеся органические вещества (сахара, витамины), стерилизуют при  $4,9 \cdot 10^2$  ГПа 15-30 мин. Иногда применяют дробную стерилизацию текучим паром в 3-4 приема (через 2-3 суток) в аппарате Коха или в автоклаве.

Разнообразные прописи питательных сред, рекомендуемых для тех или иных групп водорослей, можно найти в многочисленных статьях и сводках. Ниже приведены лишь некоторые из них.

**Среда Киопа** (г/л, применяется в разведениях 1/2, 1/4, 1/10, для зеленых водорослей):

|                                       |                |
|---------------------------------------|----------------|
| Ca (NO <sub>3</sub> ) <sub>2</sub>    | — 0,25         |
| MgSO <sub>4</sub> · 7H <sub>2</sub> O | — 0,06         |
| KH <sub>2</sub> PO <sub>4</sub>       | — 0,06         |
| KCl                                   | — 0,08         |
| Fe <sub>2</sub> Cl <sub>6</sub>       | — одна капля 1 |

**Среда Прата** (г/л, для хранения коллекции культур):

|                                       |         |
|---------------------------------------|---------|
| KNO <sub>3</sub>                      | — 0,10  |
| K <sub>2</sub> HPO <sub>4</sub>       | — 0,01  |
| MgSO <sub>4</sub> · 7H <sub>2</sub> O | — 0,01  |
| Агар-агар                             | — 1,2 % |
| FeCl <sub>3</sub> · 6H <sub>2</sub> O | — 0,001 |

**Среда Тамия** (г/л, применяется в различных разведениях для зеленых водорослей):

|                                       |                      |
|---------------------------------------|----------------------|
| KNO <sub>3</sub>                      | — 5,0                |
| MgSO <sub>4</sub> · 7H <sub>2</sub> O | — 2,50               |
| KH <sub>2</sub> PO <sub>4</sub>       | — 1,25               |
| FeSO <sub>4</sub> · 7H <sub>2</sub> O | — 0,003              |
| Раствор микроэлементов*               | — 1 мл, ЭДТА — 0,037 |

\* (Раствор микроэлементов: H<sub>3</sub>BO<sub>3</sub> - 2,86 г/л; MnCl<sub>2</sub> · 4H<sub>2</sub>O - 1,81 г/л; ZnSO<sub>4</sub> · 7H<sub>2</sub>O - 0,222 г/л; MoO<sub>3</sub> - 176,4 мг/10 л; NH<sub>4</sub>VO<sub>3</sub> - 229,6 мг/10 л.)

**Среда Чу-10** (г/л, для синезеленых, зеленых и диатомовых водорослей):

|   |          |
|---|----------|
| $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$                          | — 0,04   |
| $\text{K}_2\text{HPO}_4$                            | — 0,01   |
| $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$           | — 0,025  |
| $\text{Na}_2\text{CO}_3$                            | — 0,02   |
| $\text{Na}_2\text{SiO}_3 \cdot 9\text{H}_2\text{O}$ | — 0,025  |
| $\text{FeCl}_3 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$           | — 0,0008 |

**Среда Громова** (мг/л; универсальная среда, применяемая в разных разведениях):

|  |         |  |        |
|--|---------|--|--------|
| $\text{KNO}_3$                                     | — 100   | $(\text{NH}_4)_6 \cdot \text{Mo}_7\text{O}_{24} \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ | — 1    |
| $\text{K}_2\text{HPO}_4$                           | — 66,7  | $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$                                  | — 9,3  |
| $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$          | — 33,3  | $\text{CaCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$                                  | — 1,2  |
| $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$          | — 0,022 | $\text{Co}(\text{NO}_3)_2 \cdot \text{H}_2\text{O}$                        | — 0,02 |
| $\text{MnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$          | — 1,81  | ЭДТА   | — 10   |
| $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$          | — 0,079 | Агар-агар  | — 1,5% |
| $\text{Na}_3\text{BO}_3 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ | — 2,63  |  |        |

**Среда Гиндака** (г/л, применяется в разведениях 1/4 и 1/8 для интенсивного культивирования водорослей):

|   |        |   |         |
|---|--------|---|---------|
| $(\text{NH}_4)_2\text{CO}_3$              | — 3,0  | $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$           | — 0,025 |
| $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$              | — 0,3  | $\text{MnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$           | — 0,006 |
| $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ | — 5,0  | $\text{Na}_2\text{MoO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ | — 0,005 |
| $\text{KH}_2\text{PO}_4$                  | — 2,5  | $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$           | — 0,008 |
| $\text{H}_3\text{BO}_3$                   | — 0,06 | $\text{CoCl}_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$           | — 0,002 |
| $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ | — 0,04 | ЭДТА  | — 0,35  |
| $\text{CaCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ | — 0,04 |   |         |

**Среда Шенборна** (г/л, для *Euglena viridis*):

|   |          |
|---|----------|
| $\text{NH}_4\text{NO}_3$                          | — 1,0    |
| $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$         | — 0,2    |
| $\text{KH}_2\text{PO}_4$                          | — 0,2    |
| $\text{CaCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$         | — 0,1    |
| $\text{MnCl}_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$         | — 0,0001 |
| $\text{Fe}_2\text{Cl}_6 \cdot \text{H}_2\text{O}$ | — 0,0025 |

**Среда Бристоль** в модификации Голлербаха (г/л, для почвенных водорослей):

|   |                                   |
|---|-----------------------------------|
| $\text{NaNO}_3$                           | — 0,25                            |
| $\text{KH}_2\text{PO}_4$                  | — 0,25                            |
| $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ | — 0,15                            |
| $\text{CaCl}_2$                           | — 0,05                            |
| $\text{NaCl}$                             | — 0,05                            |
| $\text{Fe}_2\text{Cl}_6$                  | — следы (3 капли 1 %-го раствора) |

**Среда Артари** (г/л, для гипергалобных водорослей):

|   |         |
|---|---------|
| $\text{NaCl}$                             | — 116,0 |
| $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ | — 50,0  |
| $\text{KNO}_3$                            | — 2,5   |
| $\text{K}_2\text{HPO}_4$                  | — 0,2   |
| $\text{NaHCO}_3$                          | — 1,0   |

Железо-аммиачные квасцы - следы

Относительная плотность

среды — 1,1  
рН 6—7

Эту же среду, разбавленную до относительной плотности 1,02, можно использовать для выращивания солоноватоводных и морских водорослей.

**Среда Дрю** (г/100 мл, для азотфиксирующих синезеленых водорослей):

$K_2HPO_4$  — 0,02  
 $MgSO_4$  — 0,02  
 $CaCl_2$  — следы  
 $FeCl_3$  — следы

Вода дистиллированная - 100 мл

### **Выращивание водорослей**

Все работы с чистыми культурами водорослей следует проводить с соблюдением условий стерильности, общепринятых в микробиологической практике [261]. Пересевы культур осуществляют в специальных боксах, которые перед работой стерилизуют не менее 20-30 мин с помощью бактерицидных ламп БУВ-40. Посев производят над пламенем газовой горелки или спиртовки. При отсутствии бокса посев альгологически чистых культур можно проводить в лабораторном помещении над пламенем горелки или спиртовки, следя за тем, чтобы в комнате не было движения воздуха.

Водоросли выращивают в стерильных пробирках или колбах, закрытых ватными пробками. После посева культуры выставляют на свет (окно с северной стороны или осветительные установки, например, "этажерки", снабженные люминесцентными лампами ДС-40 или ДС-80). Для изучения используют молодые, интенсивно растущие культуры водорослей на жидкой среде, которые находятся в хорошем физиологическом состоянии и не образуют уродливых форм.

### **Контрольные вопросы:**

1. С помощью каких методов окраски проводят изучение ядер и клеточных оболочек водорослей?
2. С помощью каких методов окраски проводят изучение жгутиков, хлоропластов, стигмы, пиреноидов водорослей?
3. С помощью каких методов окраски проводят изучение вакуолей, митохондрий и аппарата Гольджи водорослей?
4. Как проводят приготовление постоянных препаратов водорослей?
5. Какие питательные среды используют для культивирования водорослей?

### **Лабораторная работа №3 (2 часа).**

**Тема: Ультраструктурная организация водорослей. Типы морфологической структуры таллома водорослей**

**Цель занятия** – изучить типы морфологической структуры различных видов водорослей с использованием альгологически чистых и накопительных культур.

### Задачи работы:

1. Приготовить микропрепараты водорослей методом раздавленной капли. Рассмотреть под увеличением \*8, \*40.
2. Сделать цветные рисунки с микропрепарата в рабочих тетрадях с указанием видового названия водоросли и типа ее морфологии.

### Перечень приборов, материалов, используемых в лабораторной работе:

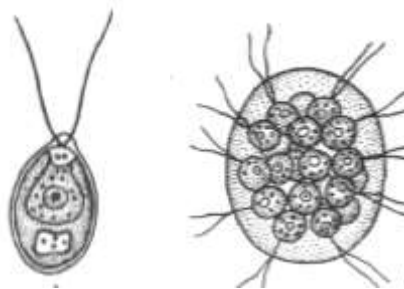
мультимедиа проектор, экран, компьютер, учебная доска, микроскопы световые, спиртовые горелки, предметные и покровные стёкла, красители, иглы, пипетки., чистые и накопительные культуры водорослей.

### Описание (ход) работы:

Тип морфологической структуры тела водорослей – один из важнейших таксономических критериев в систематике водорослей. Описаны следующие типы морфологической структуры тела водорослей:

**Монадный (жгутиковый) тип структуры.** Характерно наличие жгутиков, с помощью которых организмы активно передвигаются в воде <sup>1</sup> среде. Форма <sup>2</sup> тки каплевидная, радиально- или билатерально-симметричная. Монадной структурой могут обладать как одноклеточные, так и колониальные и ценобиальные формы.

Примеры водорослей монадной структуры: представители родов *Chlamydomonas*, *Dunaliella*, *Nematococcus*, *Euglena*, *Cryptomonas*.



Монадная форма. 1 - *Chlamydomonas*;  
2 - *Eudorina*.

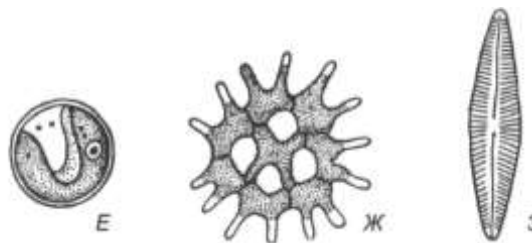
**Пальмеллоидный, или капсальный тип, структуры.** Постоянное, достаточно крупное, как правило, прикреплённое к субстрату, образование из нескольких коккоидных клеток, погружённых в общую слизистую массу. Производный монадной структуры.

Временную стадию жизненного цикла с аналогичной морфологией называют *пальмеллевидным состоянием*, в которое могут переходить многие монадные и коккоидные водоросли при наступлении неблагоприятных условий.



Пальмеллоидная форма.  
*Hydrurus*

**Коккоидная структура.** Неподвижные одноклеточные, колониальные и ценобиальные формы. Форма разнообразна: от исходной шаровидной до эллипсовидной, веретеновидной, цилиндрической, яйцевидной, блюдцевидной, грушевидной, сердцевидной, трапециевидной, округло-квадратной, червеобразной, трех-лучевой, звездчато-лопастной и т.д., а также их многообразие увеличивается благодаря различным выростам – гранулам, шипам, шипикам, щетинкам, роговидным отросткам, что также находит свое отражение в систематике водорослей. Примеры водорослей с коккоидным типом организации: *Chlorella*, *Scenedesmus*, *Coelastrum*, *Tetraedron minimum* и *Tetraedron caudatum*, *Ankistrodesmus*.

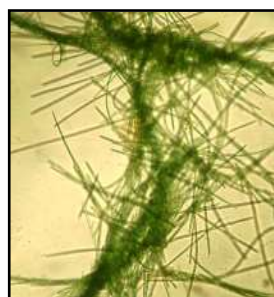


Коккоидные формы. 1 - *Chlorella*, 2 –  
*Pediastrum*, 3 – *Navicula*.

#### 4. **Нитчатая органи-зации**

представлена клетками, соединенными в нити, простые и разветвленные. Все клетки выполняют одинаковые функции. Примеры водорослей с нитчатым типом организации: *Oscillatoria*, *Calothrix*, *Anabaena*.

#### **структура (трихальная)**



2

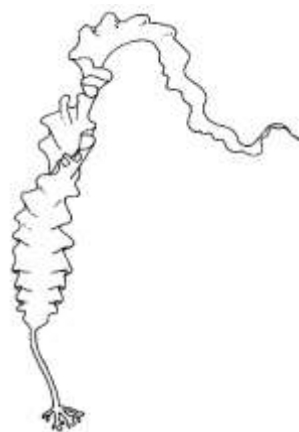
Нитчатые формы. 1 - *Oscillatoria*, 2- *Anabaena*.

**5. Разнонитчатая, или гетеротрихальная, структура организации.** Разнонитчатое слоевище состоит из горизонтальных, стелящихся по субстрату нитей, выполняющих функцию прикрепления, и вертикальных, поднимающихся над субстратом, выполняющих ассимиляционную функцию. Последние также несут на себе органы размножения. Разнонитчатая структура наблюдается у многих зеленых, бурых, синезеленых водорослей.

**6. Пластинчатый, или паренхиматозный, или тканевой тип структуры** эволюционно возник из нитчатой структуры в результате деления первичной нити не только в поперечном, но и в продольных направлениях. Подобные деления способствуют возникновению талломов в виде пластинок. Тканевая структура характерна, например, для представителей рода *Laminaria*.



Гетеротрихальная форма

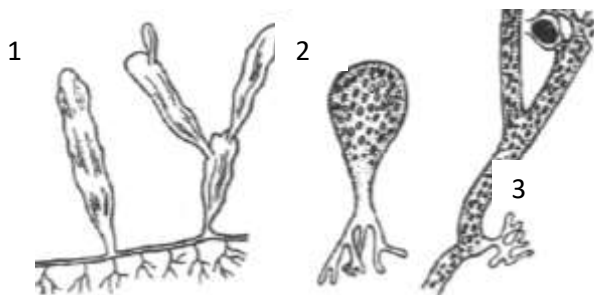


Пластинчатый тип.

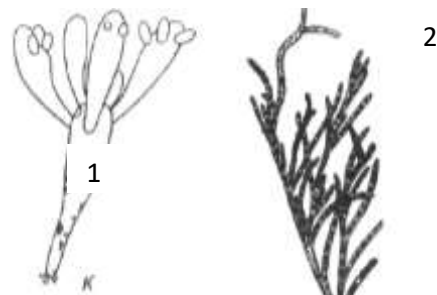
*Laminaria*

**7. Сифональная структура** — отличается наличием поперечных клеточных перегородок, тело водоросли часто крупных размеров, но формально это одна клетка с пульсирующей вакуолью, содержащая большое количество органелл и клеточных ядер. Данный тип структуры предположительно возник из коккоидного типа. Сифональный тип структуры представлен у некоторых зеленых и желто-зеленых водорослей.

**8. Сифонокладальная структура** отличается от сифонового типа структуры тем, что первоначально неклеточное слоевище делится на многоядерные участки, сегменты. Сифонокладальный тип структуры известен только у зеленых водорослей, и считается тупиковой ветвью морфологической эволюции тела водорослей.



**Сифоновые формы.** 1 - Caulerpa, 2 - Botrydium,  
3 – Vaucheria.



**Сифонокладальные формы.** 1 - Valonia, 2 -  
Cladophora

**10. Харофитная структура.** Свойственна только харовым водорослям. Таллом крупный, многоклеточный, состоит из главного побега с ветвями и отходящими от него, иногда ветвящимися, членистыми боковыми побегами. Боковые побеги отходят от главного в области узлов, часть побега между узлами состоит, как правило, из одной крупной клетки и называется междоузлием.



**Харофитный тип.**



Монадная организация – исходная для всех остальных типов организации талломов водорослей, т.е. эволюция структур шла от монадной.

#### **Контрольные вопросы:**

1. Что такое ценобий?
2. Какой тип структуры характеризуется образованием из нескольких коккоидных клеток, погружённых в общую слизистую массу?
3. Назовите примеры водорослей с коккоидным типом организации.
4. Какой тип структуры представлен клетками, соединёнными в простые и разветвленные нити?
5. Чем отличается сифонокладальная структура от сифональной?

6. Назовите примеры водорослей с монадным типом организации.

### **Лабораторная работа №4 (2 часа).**

#### **Тема: Физиология водорослей.**

**Цель занятия** – ознакомиться с физиологией клетки водоросли.

**Задачи работы:**

1. Изучить строение клеточных оболочек водорослей и их функционирование.
2. Изучить физиологию протопласта водорослей.
3. Изучить строение пластид водорослей и фотосинтез.
4. Изучить особенности передвижения водорослей.

**Перечень приборов, материалов, используемых в лабораторной работе:** мультимедиа проектор, экран, компьютер, учебная доска, микроскопы световые, спиртовые горелки, предметные и покровные стёкла, красители, иглы, пипетки.

#### **Описание (ход) работы:**

Клетка – основная структурная единица тела водорослей.

Мелкая, не видимая простым глазом одноклеточная водоросль выполняет роль своеобразной фабрики, которая добывает сырьё (т.е. поглощает из окружающей среды растворы минеральных солей и углекислоты), его перерабатывает и производит такие ценные соединения, как белки, углеводы и жиры. Кроме того, важным продуктом её деятельности считается кислород. Таким образом, она активно участвует в круговороте веществ в природе.

Одноклеточные водоросли иногда образуют временные либо постоянные скопления в виде ценобиев и колоний.

Многоклеточные формы возникли после того, как клетка проделала длительный и сложный путь развития в качестве самостоятельного организма. Переход от одноклеточного состояния к многоклеточному сопровождался потерей индивидуальности и связанными с этим изменениями в структуре и функциях клетки. Внутри таллом многоклеточных водорослей складываются качественно другие отношения, чем между клетками одноклеточных водорослей. С возникновением многоклеточности связаны дифференцировка и специализация клеток в талломе, что следует рассматривать как первый шаг на пути становления тканей и органов.

Ранее уже отмечалось, что среди водорослей имеются как прокариотические, так и эукариотические формы.

Клетки многих примитивных, имеющих монадную организацию, эукариотных водорослей (например, *Dunaliella* из зеленых водорослей, *Ochromonas* из охрофитовых водорослей), а также зооспоры и гаметы большинства водорослей «голые», т.е. ограничены снаружи только цитоплазматической мембраной (плазмалеммой, или клеточной мембраной). У большинства водорослей, как и у высших растений, снаружи от плазмалеммы находится клеточная стенка. У водорослей существуют еще и другие типы

клеточных покровов, рассмотрение которых более уместно при описании соответствующих групп.

**1. Клеточные оболочки и их функционирование.** *Клеточная стенка (оболочка)* состоит из аморфного, образованного гемицеллюлозами и пектиновыми веществами матрикса, в который погружены чаще всего целлюлозные микрофибриллы, определенным образом ориентированные. Нередко в толще клеточной стенки присутствуют добавочные компоненты: кремний (*Pediastrum*), спорополленин (*Chlorella*, *Scenedesmus* и др.), карбонат кальция (*Acetabularia*, харовые водоросли, *Padina*, многие красные водоросли), альгиновая кислота, фукоидин и фуцин (у бурых водорослей). У некоторых водорослей (*Cladophora*, *Oedogonium*) в стенке имеется хитин. У диатомовых водорослей матрикс клеточной стенки также пектиновый, содержит в качестве скелетного вещества не целлюлозу, а кремнезем. Клеточная стенка бывает цельной или состоит из двух и более частей, пронизана порами, может нести различные выросты.

*Клеточные покровы* (оболочки клеток) эукариотических водорослей, обеспечивающие резистентность содержимого клеток (протопластов) к внешним воздействиям и придающие клеткам определенную форму. У большинства эукариотических водорослей клетки окружены полисахаридной оболочкой, проницаемой для воды и растворенных в ней низкомолекулярных веществ и легко пропускающей солнечный свет. Кроме *полисахаридов* в состав оболочки входят *белки, гликопротеиды, минеральные соли, пигменты, липиды, вода*. Повышение содержания воды в клеточной оболочке увеличивает ее проницаемость. В отличие от высших растений клеточные оболочки водорослей не содержат лигнина.

Нитчатые молекулы целлюлозы собраны в оболочках в структурные единицы, которые получили название *микрофибрилл*, составляющих каркас оболочки. Микрофибриллы погружены в не имеющий кристаллической структуры матрикс – сложную смесь полимеров, среди которых преобладают полисахариды с различной молекулярной массой: глюкоза, галактоза, арабиноза, ксилоза, рамноза, манноза, фукоза, а также глюкуроновая и галактуриновая кислоты. Макромолекулы матрикса образуют гликозидные, ковалентные, водородные связи друг с другом и с микрофибриллами, что значительно повышает прочность оболочки.

Основную роль в образовании оболочки играют аппарат Гольджи и плазмалемма, которые содержат ферментные комплексы, участвующие в биосинтезе полисахаридов.

**Мембранная система.** Выделяют наружную (плазмалемму, или цитоплазматическую мембрану) и внутреннюю мембраны, которые имеют общие структурные особенности: это тончайшие довольно плотные пленки, состоящие в основном из молекул липидов (фосфолипидов) и белков, удерживаемых вместе с помощью нековалентных взаимодействий. Мембранные фосфолипиды представляют молекулы, имеющие гидрофильный полярный и гидрофобный неполярный концы и образующие липидный бислой. Молекулы белков расположены на внутренней и внешней поверхностях бислоя, а также погружены в этот слой. Проходя через бислой насквозь, они образуют в мембране гидрофильные поры.

Характерной особенностью всех мембран является их *замкнутость, непрерывность*. Концы мембран никогда не бывают открытыми. Большинство мембранных липидов и белков способны перемещаться в плоскости мембраны, что обуславливает ее подвижность и текучесть.

Одно из основных свойств биологических мембран – их *избирательная проницаемость (полупроницаемость)*. Плазмалемма, обладая избирательной проницаемостью, регулирует обмен веществ клетки с окружающей средой, выполняет

синтетические функции, воспринимает раздражения. У одноклеточных водорослей плазмалемма часто образует многочисленные складки, что увеличивает ее поверхность и может быть связано с усиленным транспортом веществ.

Внутренние мембраны разделяют клетку на изолированные отсеки - органеллы – клеточные структуры, клеточные органы, с уникальным набором ферментов, выполняющие специализированные функции в жизнедеятельности клетки. Это позволяет клетке осуществлять одновременно много несовместимых друг с другом реакций.

У водорослей (особенно с монадной организацией), помимо цитоплазматической мембраны и клеточных стенок, наблюдается большое разнообразие клеточных покровов. Эти покровы можно разделить на две группы: формирующиеся под цитоплазматической мембраной и находящиеся снаружи от нее. К первым относятся: перипласт криптофитовых водорослей, пелликула эвгленовых и тека динофитовых; ко вторым – различного рода чешуйки, образующие покров снаружи от цитоплазматической мембраны, особенно характерные для золотистых водорослей. Особые покровы – панцири диатомовых водорослей, неполные оболочки – домики золотистых, эвгленовых водорослей.

*Цитоплазма* у большинства водорослей расположена тонким постенным слоем, окружающим большую центральную вакуоль с клеточным соком. Вакуоль отсутствует в клетках синезеленых водорослей и в монадных клетках (у пресноводных монадных форм имеются пульсирующие вакуоли). В цитоплазме эукариотных водорослей хорошо различимы элементы эндоплазматической сети, рибосомы, митохондрии, аппарат Гольджи, клеточные ядра, хлоропласты.

## **2. Физиология протопласта водорослей.**

Клетки эукариотических водорослей, как и высших растений, содержат следующие основные органеллы – ядро, эндоплазматический ретикулум (или ЭПС), аппарат Гольджи, митохондрии, хлоропласты, вакуоли, пероксисомы. В тоже время в отличие от высших растений, в клетках различных форм водорослей присутствуют центриоли и пиреноиды, а у одноклеточных – стигма, сократительные (пульсирующие) вакуоли и некоторые другие специфические образования. У молодых водорослей протопласт занимает всю полость клетки, у старых – центральное положение в клетке занимает вакуоль с клеточным соком, а цитоплазма и органоиды – периферическое (пристанное) положение.

*Митохондрии* обычного строения, с наружной гладкой мембраной, окружающей сильноскладчатую (*с кристами*) внутреннюю мембрану, которая заключает центральное пространство с матриксом. Форма крист митохондрий может быть разной, причем определенный ее тип характерен для тех или иных таксонов водорослей. Так, у охрофитовых водорослей они трубчатые, у зеленых — пластинчатые, у эвгленовых — дисковидные. В митохондриях наблюдаются электронно-прозрачные участки, содержащие фибриллы ДНК (растворяющейся под действием дезоксирибонуклеазы). Описаны митохондриальные рибосомы, более мелкие, чем цитоплазматические, расположенные как свободно в матриксе, так и прикрепленные к кристам.

*Аппарат Гольджи (диктиосомы)* образован рядом уплотненных, блюдцевидных структур, покрытых мембраной. На их концах нередко имеются вздутия, которые отшнуровываются в виде мелких пузырьков. В цистернах аппарата Гольджи формируются чешуйки, кокколиты, мастигонемы, которые затем с помощью пузырьков выносятся на поверхность клетки. Располагаются преимущественно в районе ядра, в подвижных клетках – часто у основания жгутиков, во время деления клетки – в местах образования перегородки. Аппарат Гольджи полифункционален. Он является центром концентрации, преобразования, сортировки, упаковки, транспорта и секреции полисахаридов и белков

для роста оболочки и других клеточных покровов, а также участвует совместно с другими органеллами в сборке и специализации мембран, образовании вакуолей и лизосом, секретирует материал для сократительной вакуоли. Не вызывает сомнения и связь аппарата Гольджи с секреторной деятельностью клетки. Одна из функций аппарата Гольджи – регуляция содержания воды в клетке.

**Эндоплазматический ретикулум (эндоплазматическая сеть)** представляет собой ограниченную мембраной систему субмикроскопических каналов, пронизывающих клетку. По ЭПС происходит передвижение и распределение веществ внутри клетки. Эндоплазматический ретикулум играет центральную роль в процессе биосинтеза и транспорта ферментов, белков, липидов и углеводов, необходимых для сборки других клеточных органелл. Через ЭПС происходит взаимодействие органелл, он выполняет также производительную функцию, давая начало вакуолям. У многих видов водорослей каналы эндоплазматического ретикулума образуют обкладку вокруг хлоропластов.

Описаны два функционально различных типа ЭПС: гранулярная (шероховатая) – к внешней стороне мембраны прикрепляются рибосомы, и агранулярная (гладкая), лишенная рибосом.

**Вакуоли.** Вакуоли являются производными эндоплазматического ретикулума. Они образуются путем локального расширения гранулярных цистерн, ограничены одинарной избирательно проницаемой мембраной – *тонопластом* - и выполняют в растительной клетке различные функции: поддержание тургора, накопление запасных веществ и жизнедеятельности клетки, осуществление локального автолиза. Для подвижных и некоторых неподвижных водорослей характерно наличие сократительных вакуолей, располагающихся обычно у жгутиковых форм в основании жгутиков и выполняющих роль осморегулятора.

Вакуолярная система водорослей может быть представлена вакуолями различных размеров.

**Другие органеллы.** В клетках водорослей описаны пероксисомы. Это мелкие органеллы, окружены мембраной и образуются путем отпочкования от цистерн эндоплазматического ретикулума, но часто остаются соединенными с ними. Пероксисомы, подобно митохондриям, утилизируют кислород в клетке путем осуществления окислительных реакций. Образующаяся при этом перекись водорода или используется, или разрушается с помощью содержащейся в этих органеллах каталазы.

Все внутреннее содержимое клетки пронизано густой сетью *белковых филаментов*, составляющих клеточный скелет и обеспечивающих организацию клетки и движение цитоплазмы. Два их наиболее важных компонента – *тубулиновые микротрубочки* и *актиновые филаменты*.

**Включения.** Включения представляют собой соединения, временно выведенные из клеточного метаболизма, или конечные продукты обмена. Для многих видов водорослей характерно наличие в цитоплазме электронно-плотных сферических структур, содержащих полифосфаты. Ирисовые тела, состоящие в основном из белков, описаны в клетках бурых, красных и некоторых зеленых водорослей. Запасные липиды обнаруживаются в клетках водорослей в виде капель различных размеров, количество которых связано с функциональным состоянием и возрастом клетки.

**Ядерный аппарат.** Клетки большинства водорослей одноядерны, но в различных таксонах имеются виды, клетки которых содержат 2-3 ядра и более, вплоть до нескольких десятков и сотен.

Общий план строения ядра во всех отделах водорослей (за исключением динофитовых) не отличаются от таковых других эукариотических организмов.

Ядро – органелла клетки, в которой осуществляются важнейшие процессы, обуславливающие ее жизнедеятельность. В ядре содержится и воспроизводится наследственная информация, определяющая признаки данной клетки и всего организма в целом, осуществляются основные процессы, связанные с реализацией наследственной информации. Ядро является также центром управления обменом веществ клетки, контролирующим деятельность всех других органелл. У динофитовых водорослей – уникальных эукариот, в хромосомах отсутствуют гистоновые белки, характерные для хромосом всех других эукариот.

### 3. Пластиды водорослей и фотосинтез.

Совокупность пластид всех типов в клетке носит название пластидом.

Хлоропластом называют зеленую пластиду, в которой происходит фотосинтез. Как и другие пластиды, хлоропласт окружен оболочкой, состоящей из наружной и внутренней мембран. У зеленых и красных водорослей оболочка хлоропласта образована только двумя параллельными мембранами, у динофитовых и эвгленовых водорослей – тремя, а у золотистых, желтозеленых, диатомовых, криптофитовых и бурых водорослей, вокруг одетых четырехмембранной оболочкой хлоропластов, имеется сложная система мембран, находящаяся в прямой связи с мембраной ядра, – хлоропластная эндоплазматическая сеть.

Хлоропласт содержит сложно организованную внутреннюю мембранную систему, в которую входят мембранные «мешки» – **тилакоиды**, уложенные в стопки, называемые **гранами**. Тилакоиды гран соединены межгранными мембранными каналами – **ламеллами стромы**. В тилакоидах происходят световые реакции фотосинтеза: улавливание квантов света зелеными пигментом хлорофиллом, фотоокисление воды, передача электронов по электрон-транспортной цепи с образованием восстановленной формы никотинамидадениндинуклеотидфосфата (НАДФ\*Н) и макроэргического соединения АТФ. Образованные в световых реакциях фотосинтеза АТФ и НАДФ\*Н далее используются в ходе построения органических соединений из углекислого газа и воды. Эти реакции называют темновыми реакциями фотосинтеза, потому что в них непосредственно кванты света не участвуют. Они протекают в строме хлоропласта. В ней находятся ферменты, осуществляющие усвоение углекислоты, а также генетический и белоксинтезирующий аппараты.

Хлоропласт имеет собственную ДНК, то есть собственный геном. В отличие от линейных молекул ДНК в хромосомах ядра хлоропластная ДНК представляет собой замкнутую двуспиральную кольцевую молекулу. Ее размеры варьируют у разных видов преимущественно в интервале от 130 до 160 тыс. пар оснований. Имея собственный генетический аппарат, хлоропласт обладает собственной белоксинтезирующей системой, собственным аппаратом синтеза РНК. Хлоропластные рибосомы мельче цитоплазматических и относятся к типу, характерному для прокариот.

Хлоропласты размножаются в клетках растений путем деления. Делению хлоропластов предшествует удвоение ДНК, однако хлоропласты размножаются в клетке не неограниченно. Для каждого вида характерно определенное число хлоропластов в клетке, варьирующее у разных видов от нескольких единиц до сотни. Число хлоропластов в клетке, а, следовательно, их деление контролируется ядром.

Таким образом, хлоропласт, обладающий собственной ДНК, собственным аппаратом синтеза РНК и белка, тем не менее «полуавтономен» в растительной клетке, так как его рост, деление, развитие тилакоидной системы и формирование ферментативных комплексов темновых реакций фотосинтеза находится под контролем двух геномов: хлоропласта и ядра.

Дополнительное своеобразие в структурную организацию хлоропластов водорослей вносит наличие **пиреноида** - это вырост хлоропласта куда заходят тиллакоиды и там же находятся ДНК и РНК. Функция пиреноида не известна, но если он есть, то крахмал всегда откладывается вокруг него. У подвижных форм на хлоропласте располагается **стигма** - светочувствительный глазок — представлен рядами осмиофильных гранул, содержащих пигмент астаксантин (гематохром).

В клетках водорослей (за исключением синезеленых) из органелл особенно заметны *хлоропласты (хроматофоры)* — структуры, в которых осуществляется фотосинтез. В отличие от хлоропластов высших растений, хлоропласты водорослей чрезвычайно разнообразны по форме. В большинстве случаев они занимают в клетке постенное положение (париетальные хлоропласты) и могут быть чашевидными (большинство видов *Chlamydomonas*), в виде кольца, опоясывающего клетку (*Ulothrix*), в виде полого цилиндра, продырявленного многочисленными отверстиями (*Oedogonium*), одной или многих идущих по спирали лент (*Spirogyra*), одной-двух крупных париетальных пластинок (пеннатные диатомеи). У многих водорослей хлоропласты многочисленны и имеют вид зерен или дисков, расположенных в постенной цитоплазме (зеленые водоросли, имеющие сифоновую организацию, харовые, центрические диатомовые, динофитовые, бурые, красные водоросли). Реже хлоропласт занимает в клетке центральное положение, тогда чаще всего он состоит из массивной центральной части, от которой к периферии клетки отходят лопасти или гребни (звездчатый хлоропласт *Zygnema* и большинства *Desmidiaceae*).

Субмикроскопическое строение хлоропластов водорослей в основных чертах сходно. У эукариотных водорослей хлоропласты ограничены оболочкой, под которой находится тонкозернистый материал **матрикса (стромы)**, заключающий уплотненные, одетые мембраной мешочки, или пузырьки — *тилакоиды*, или диски, содержащие хлорофилл и каротиноиды. У синезеленых и красных водорослей на поверхности тилакоидов располагаются *фикобилиновые пигменты*, собранные в особые гранулы — *фикобилисомы*. Фикобилины имеются и у криптофитов, но расположены они внутри тилакоидов. Кроме того, в матриксе хлоропласта находятся рассеянные хлоропластные рибосомы, фибриллы ДНК, липидные гранулы и особые включения — **пиреноиды** (кроме водорослей пиреноиды встречаются и в клетках антоцеротовых мхов).

В деталях тонкого строения, касающихся оболочки, расположения тилакоидов и фибрилл ДНК, формы пиреноидов, места образования и отложения зерен запасных полисахаридов, хлоропласты водорослей обнаруживают весьма постоянные различия, что и позволяет использовать их наряду с набором пигментов, продуктами запаса и строением жгутикового аппарата в качестве таксономических признаков, характеризующих большие группы — отделы водорослей.

*Оболочка хлоропласта* у зеленых и красных водорослей образована только двумя параллельными мембранами. У эвгленовых и динофитовых имеется еще дополнительная мембрана, т.е. их оболочка образована *тремя* мембранами. У охрофитовых водорослей вокруг двух мембран хлоропластов имеется также сложная система мембран, находящаяся в прямой связи с мембраной ядра, — **хлоропластная эндоплазматическая сеть**, в результате хлоропласты оказываются окруженными четырьмя мембранами. Две дополнительные мембраны хлоропластной эндоплазматической сети имеются также у *Cryptophyta*.

Наиболее простое расположение тилакоидов наблюдается у красных водорослей: тилакоиды лежат в матриксе поодиночке. У остальных эукариотных водорослей тилакоиды группируются, образуя *ламеллы*, причем число тилакоидов входящих в состав одной ламеллы, постоянно в пределах больших групп, объединяющих родственные

водоросли. Есть водоросли (Cryptophyta), у которых тилакоиды соединяются по два (рис. 4, В). У Ochrophyta, Dinophyta и Euglenophyta тилакоиды располагаются преимущественно по три

У одних видов красных водорослей опоясывающие тилакоиды имеются, у других — отсутствуют. В хлоропластах зеленых и эвгленовых водорослей опоясывающие тилакоиды отсутствуют. У зеленых водорослей крахмал откладывается в *матриксе хлоропласта* между ламеллами и вокруг пиреноида, у всех остальных водорослей запасные вещества (хризоламинарин, ламинарии, крахмал динофитовых водорослей, парамилон, багрянковый крахмал) откладываются *вне хлоропласта* — в *цитоплазме*. У криптофитов крахмал откладывается между двумя парами мембран оболочки хлоропласта.

В хлоропластах содержатся различные пигменты, обычно определяющие ту или иную их окраску (*Хлорофиллы, Каротиноиды, Билипротеины (фикоэритрины и)*).

Происхождение хлоропласта. Общепринятым в настоящее время является представление об эндосимбиотическом происхождении хлоропластов в клетках растений. Хорошо известно, что лишайники представляют собой форму сожительства (симбиоза) гриба и водоросли, при котором зеленые одноклеточные водоросли живут внутри клеток гриба. Предполагают, что таким же путем несколько миллиардов лет назад фотосинтезирующие цианобактерии (синезеленые водоросли) проникли в эукариотические клетки и затем в ходе эволюции потеряли свою автономность, передав большое число важнейших генов в ядерный геном. В результате независимая клетка превратилась в полуавтономную органеллу, сохранившую главную исходную функцию — способность к фотосинтезу.

Неоспоримые доказательства прокариотического происхождения хлоропластов получены при анализе нуклеотидных последовательностей их ДНК. ДНК имеет высокую степень родства (гомологию) у хлоропластов и бактерий.

#### 4. Передвижение водорослей.

**Ресничками** называют многочисленные (от нескольких десятков до нескольких сотен) короткие (порядка 5—10 мкм) образования, совершающие энергичные колебательные движения. **Псевдоцилии, или ложные реснички**, имеют вид длинных, очень тонких, неподвижных волосков, которые обнаруживаются чаще всего только после подкраски. Под **жгутиками** понимают длинные (в несколько десятков микрометров) малочисленные образования с меньшей, чем у ресничек, частотой биений и с волнообразным характером движения, почему их иногда еще называют ундулиподиями (лат. «унда» — волна, «подиум» — возвышение).

Тонкие цилиндрические выросты цитоплазмы. Размер 150 мкм, толщина 0,2 мкм. От основания до верхушки покрыты плазматической мембраной. Внутри расположена **аксонема**, состоящая из микротрубочек. Нижняя часть жгутика погружена в цитоплазму. Диаметр аксонемы базального тельца 1,5 нм. Базальное тельце состоит из 9 триплетов микротрубочек, имеет ручку, втулку и спицы расположенные в нижней части.

Среди водорослей чаще всего встречаются формы дву- или одножгутиковые, реже четырех-, восьмижгутиковые и совсем единичны с большим числом жгутиков, как у дербездии (рис. 12). У некоторых золотистых водорослей между двумя подвижными жгутиками располагается третий — неподвижный жгутик с расширением на конце, или **гаптонема**. С ее помощью клетка прикрепляется к субстрату.

По соотношению длины жгутиков у клетки различаются водоросли **равножгутиковые** и **разножгутиковые, или гетероконты**. Иногда, например у эвглен, второй жгутик настолько редуцируется, что удастся обнаружить лишь его короткий пенек. Жгутики могут быть направлены вперед по ходу движения клетки) что свойственно

большинству равножгутиковых форм. У разножгутиковых нередко наблюдается разница в частоте биений (гетеродинамизм) и в положении по отношению к клетке: обычно длинный (двигательный) жгутик направлен вперед и работает энергичнее, чем короткий (рулевой), который обращен в сторону или назад по ходу движения организма. Считается, что двигательный жгутик обеспечивает поступательное движение клетки, а рулевой — корректирует его направление.

Как правило, вся жизнь жгутиконосцев проходит в непрерывном движении. Некоторые из них развивают скорость до 500 мкм/сек и преодолевают по 5—10 м в сутки — расстояния для столь крошечных существ поистине марафонские.

#### **Контрольные вопросы:**

1. Что входит в состав клеточных оболочек водорослей?
2. Как функционирует протопласт водорослей?
3. Каково строение пластид водорослей и как в них протекает фотосинтез?.
4. Как передвигаются гетероконтные водоросли?

### **Лабораторная работа №5 (2 часа).**

**Тема:** Итоговое занятие за 1 модуль.

**Цель занятия** — контроль знаний полученных в первом модуле.

**Задачи работы:** повторить пройденный материал и ответить на контрольные вопросы.

Вопросы к итоговому занятию №1.

1. Как и с помощью каких приспособлений проводят сбор фитопланктона?
2. Как и с помощью каких приспособлений проводят сбор фитобентоса?
3. Как и с помощью каких приспособлений проводят сбор перифитона?
4. Как фиксируют пробы водорослей?
5. С помощью каких методов окраски проводят изучение ядер и клеточных оболочек водорослей?
6. С помощью каких методов окраски проводят изучение жгутиков, хлоропластов, стигмы, пиреноидов водорослей?
7. С помощью каких методов окраски проводят изучение вакуолей, митохондрий и аппарата Гольджи водорослей?
8. Как проводят приготовление постоянных препаратов водорослей?
9. Какие питательные среды используют для культивирования водорослей?
10. Что такое ценобий?
11. Какой тип структуры характеризуется образованием из нескольких коккоидных клеток, погруженных в общую слизистую массу?
12. Назовите примеры водорослей с коккоидным типом организации.
13. Какой тип структуры представлен клетками, соединенными в простые и разветвленные нити?
14. Чем отличается сифонокладальная структура от сифональной?
15. Назовите примеры водорослей с монадным типом организации.

16. Что входит в состав клеточных оболочек водорослей?
17. Как функционирует протопласт водорослей?
18. Каково строение пластид водорослей и как в них протекает фотосинтез?
19. Как передвигаются гетероконтные водоросли?

### **Лабораторная работа №6 (2 часа).**

#### **Тема: Вегетативное, бесполое и половое размножение водорослей**

**Цель занятия** – ознакомиться с разными способами размножения водорослей.

**Задачи работы:**

1. Изучить особенности вегетативного размножения водорослей.
2. Изучить особенности бесполого размножения водорослей.
3. Изучить особенности полового размножения водорослей.

**Перечень приборов, материалов, используемых в лабораторной работе:**  
мультимедиа проектор, экран, компьютер, учебная доска, микроскопы световые, спиртовые горелки, предметные и покровные стёкла, красители, иглы, пипетки.

#### **Описание (ход) работы:**

Размножение является основным свойством живых существ. Его сущность заключается в воспроизведении себе подобных, вследствие омоложения органоидов производящей клетки в процессе размножения.



## Вегетативное размножение

Вегетативное размножение у водорослей осуществляется несколькими путями: простым делением надвое, повторным и множественным делением, почкованием, ростом многоклеточного слоевища (включая колонии), фрагментацией слоевища, а также побегами, stolонами, выводковыми почками, параспорами, клубеньками, акинетами.

### *Простое деление надвое*

Этот способ размножения присущ только одноклеточным подвижным и неподвижным водорослям и осуществляется различными способами. Наиболее просто происходит деление у клеток с амeboидным типом структуры (*Rhizochrysis* Pasch., *Rhizochloris* Pasch.).

**Деление амeboидных форм.** Деление тела амeboидов возможно в любом направлении. Оно начинается с того, что тело амeboы вытягивается и на экваторе намечается поперечная перегородка, постепенно углубляющаяся и делящая организм на две более или менее равные части. Деление цитоплазмы сопровождается делением ядра. В результате возникают две новые молодые амeboы, совершенно аналогичные родительской клетке. Иногда в начале деления амeboа переходит в неподвижное состояние, втягивая ложноножки и приобретая шарообразную форму. Одновременно ее протоплазма теряет прозрачность и раздражимость, сократительная вакуоль исчезает, - т. е. происходит дедифференциация клетки. К концу деления, во время телофазы, происходит вытягивание клетки, ее перешнуровка, после чего у вновь образовавшихся клеток появляются типичные для амeboы ложноножки, возникает сократительная вакуоль и клетки приобретают обычную амeboидную форму. Отличительной чертой такого деления амebo является кратковременность пребывания в дедифференцированном состоянии и незначительные изменения, происходящие в клетке при делении. В тех случаях, когда при делении амeboидных форм не происходит полного разъединения цитоплазмы разделившихся клеток, возникает колония простейшей формы, - плазмодий. Такой плазмодий отличается от плазмодия миксомицетов. У миксомицетов - это своеобразная стадия спорообразования или половая стадия, а у водорослей - не доведенное до конца размножение.

**Деление жгутиковых форм.** У жгутиковых форм, представляющих высшую степень одноклеточной организации, встречаются наиболее сложные типы вегетативного размножения, которые определяются уровнем организации и степенью полярности клеток: 1) размножение в подвижном состоянии, которому не предшествует дедифференциация клетки; 2) размножение в подвижном состоянии с частичной дедифференциацией клетки (сюда же относится размножение в дедифференцированном состоянии подвижной цисты); 3) размножение в неподвижном частично дедифференцированном (пальмеллеvidном) состоянии (см. раздел 1.3.2); 4) размножение в неподвижном, полностью дедифференцированном инцистированном состоянии.

У некоторых криптофитовых, золотистых, эвгленовых и зеленых (*Volvocales*) водорослей размножение простым делением надвое в подвижном дифференцированном состоянии происходит закономерно только в одной плоскости, по продольной оси, и начинается с переднего полюса клетки (незначительное отклонение наблюдается у ряда золотистых, для которых характерно косое деление протопласта, и некоторых эвгленовых (*Colasium*), у которых деление начинается с заднего полюса клетки).

Размножение в подвижном состоянии с частичной дедифференциацией клетки у *Volvocales* характеризуется определенными закономерностями. В частности, простейшие голые формы делятся так, что каждая из клеток получает половину имевшихся до начала размножения жгутиков, а другую - достраивает. Если жгутик один, то он остается у одной из вновь образующихся клеток, а другая клетка образует новый жгутик. При этом часто наблюдается неравномерное деление клетки (одножгутиковые золотистые (*Chrysomonadophyceae*) некоторые эвгленовые и зеленые (*Chlamydomonadales*). У одноклеточных форм *Volvocales* с оболочкой и жгутиками, прикрепленными в одном месте, все жгутики достаются одной из клеток, так как плоскость деления протопласта проходит мимо места прикрепления жгутиков. Если жгутиков два и они прикреплены на большом отдалении друг от друга, то образовавшиеся клетки получают по одному жгутику.

Оболочка у большинства *Volvocales* во время размножения ослизняется и разрывается под давлением разделившегося протопласта и активного движения образовавшихся клеток внутри материнской оболочки. У некоторых видов (*Chlamydomonas aulata* Pasch., *Ch. gelatinosa* Korsch.) оболочка настолько ослизняется и расширяется, что ее можно наблюдать только в растворе туши. Такое деление в неподвижном состоянии под покровом материнской оболочки, особенно если ему предшествует частичная дедифференциация, рассматривается как переходная ступень к размножению в пальмеллевидном состоянии.

Одновременно с делением хлоропласта делится и пиреноид, а если пиреноидов много, то они распределяются между молодыми клетками. Наблюдается также исчезновение пиреноидов в момент деления и образование их заново в образовавшихся клетках.

У голых форм стигма, как правило, делится одновременно с хлоропластом, а у покрытых плотной оболочкой клеток, стигма обычно переходит во время деления протопласта в одну из клеток или исчезает совершенно и образуется снова в новых клетках.

Сократительные вакуоли, если их две, распределяются по одной в каждую из клеток (материнскую и дочернюю), а вторая вакуоль достраивается. Если сократительных вакуолей много, то они распределяются между образующимися клетками, в которых, возможно, образуются и новые вакуоли.

Описанные закономерности размножения характерны для всех одноклеточных водорослей с монадным типом структуры, независимо от их таксономической принадлежности. Некоторые отклонения наблюдаются у эвгленовых и заключаются в растягивании процесса деления клеток, что приводит к существованию некоторое время как бы двойного экземпляра.

У эвгленовых водорослей подвижные формы перед делением, обычно становятся неподвижными, сбрасывают внешнюю часть жгутика и часто окутываются слизистым чехлом. Сначала у них делится ядро (период деления которого составляет 1,5-2 ч), затем образуется новый жгутиковый аппарат, происходит деление хлоропластов, пиреноидов и стигмы.

Размножение в дедифференцированном состоянии подвижной цисты наблюдается у некоторых зеленых водорослей (*Chlamydomonadales*). Деление в этом случае охватывает только протопласт, который сжимаясь, обособляется от оболочки и жгутика и делится, как амебы. При этом основная масса протопласта переходит в дедифференцированное состояние, возвращаясь перед делением к первичному амебоидному состоянию, а оболочка, жгутик и часть протопласта сохраняются в дифференцированном состоянии,

обуславливая подвижность цисты. Вся дифференцированная часть клетки в дальнейшем отмирает.

У всех жгутиковых форм, имеющих панцирь, клетки делятся на две равные или неравные части. После разделения происходит сбрасывание старого панциря и образование нового.

Таким образом, размножение жгутиковых форм в подвижном дифференцированном или частично дедифференцированном состоянии сопровождается распределением органелл делящейся клетки между двумя образующимися клетками и развитием в них недостающих структур. Следовательно, набор плазматических образований каждой особи оказывается двойственным по своему происхождению, представляя собой сочетание материнских органелл с вновь возникшими, собственными.

При размножении в неподвижном частично дедифференцированном пальмеллеидном состоянии наблюдается частичная дедифференциация подвижной клетки, которая теряет жгутики, одевается слизистым покровом. После этого клетка делится.

Размножению в неподвижном дедифференцированном инцистированном состоянии предшествует образование защитной оболочки - цисты, потеря подвижности и возврат протопласта клетки к амeboидному состоянию. Причем полная дедифференциация подвижной монадной клетки и возврат к простейшему типу вегетативного размножения - амeboидному - происходит только под защитой специальных покровов.

**Деление коккоидных форм.** У водорослей с коккоидным типом структуры клеток вегетативное размножение приобретает типичные черты деления неподвижной растительной клетки с хорошо выраженной клеточной оболочкой. По своей простоте оно приближается к амeboидному типу вегетативного размножения и осуществляется простым делением клетки надвое по всевозможным направлениям в зависимости от случайных воздействий среды. В результате образуется две равные (но не равноценные!) части, дающие начало двум новым организмам.

У многих современных водорослей деление клетки надвое является закономерным. Оно происходит в одной или нескольких плоскостях. В последнем случае чаще всего образуются колонии.

**Деление многоклеточных форм.** При продольном делении в одной плоскости возникают нитчатые формы, в двух плоскостях - пластинчатые, в трех - кубические. Эта закономерность очень хорошо выражена у синезеленых водорослей\*.

### ***Повторное и множественное деление***

Одним из способов вегетативного размножения водорослей является повторное и множественное деление. Повторное деление представляет собой видоизмененную форму простого деления клетки надвое и характеризуется целой серией следующих одно за другим простых делений. При этом материнская клетка последовательно дробится, образуя ряд новых одноклеточных особей, соответственно уменьшающихся в объеме. Рост слоевища при повторном делении не прекращается. Этот способ вегетативного размножения встречается у синезеленых водорослей.

В результате повторного деления образуются как вегетативные клетки, тождественные материнской, так и споры. В образовании вегетативных клеток обычно участвует оболочка материнской клетки. При образовании спор происходит повторное деление только протопласта клетки, а оболочка материнской клетки выполняет защитную

функцию и не участвует в делении. Таким образом, возникают клетки, не прошедшие полного цикла развития.

Такой процесс спорообразования наблюдается у зеленой водоросли *Hydrodictyon utriculatum* Roth (подробнее о спорообразовании см. в разделе 2.1.2).

Множественное деление клетки происходит в том случае, если деление клетки и ее ядра несогласованно. В результате усиленного деления ядра клетка становится многоядерной, затем происходит изоляция участков протоплазмы вокруг ядер и образуется множество изолированных эмбриональных клеток.

Основными факторами, приводящими к повторному или множественному делению клетки является избыточное питание, вызывающее ее гипертрофированный рост, а также изменение физико-химических условий существования. Гипертрофированный рост клетки вызывает задержку ее созревания. Вследствие этого и происходит повторное деление клетки. Естественное прекращение повторного деления наступает тогда, когда размеры образующихся в результате деления клеток начинают соответствовать размерам клеток, образующихся при нормальном размножении.

Повторное деление наблюдается главным образом у одноклеточных паразитических форм или у одноклеточных эвтрофных форм при избыточном питании. У многоклеточных же форм гипертрофированный рост отдельных клеток приводит к образованию из них спорангиев. Повторное и множественное деление клетки наблюдается также у водорослей в пальмеллеидном состоянии, которое является защитной реакцией организма на поражение паразитическими грибами, действие высоких концентраций минеральных веществ и быстрое высыхание. В этих условиях созревание клеток ускоряется и тем самым стимулируется процесс размножения. Обычно в пальмеллеидном состоянии сначала происходит ускоренное деление клеток, а потом они переходят в состояние покоя.

### ***Почкование***

Клеткам нитчатых разветвленных водорослей свойственны два пути вегетативного размножения: простым делением надвое и почкованием. Сочетание этих способов размножения обуславливает боковое ветвление нитчатых водорослей. Рост нити в длину связан с делением клетки в одной плоскости. Он обычно бывает апикальным, но иногда сочетается с интеркалярным. Боковые ветви возникают в результате почкования одной или ряда клеток главной нити.

Образовав боковой вырост, материнская клетка обычно прекращает дальнейшее размножение. Рост боковой отпочковавшейся клетки происходит уже в результате размножения этой клетки с соблюдением закономерностей, характерных для роста клеток основной нити (если она развита). Например, у многих представителей рода *Draparnaldia* Borg из зеленых водорослей хорошо различимы основная нить, состоящая из крупных клеток со слабо пигментированными хлоропластами, и боковые, более молодые ветки, состоящие из мелких клеток с хлоропластами, богатыми пигментами (ассимиляторы). Боковое ветвление свойственно *Chaetophoraceae*, *Cladophoraceae* из зеленых водорослей и всем видам красных и бурых водорослей с простой разветвленной нитью слоевища.

### ***Рост многоклеточного слоевища***

Параллельно с усложнениями организации водорослей от одноклеточных к многоклеточным и тканевым формам наблюдается и эволюция вегетативного размножения. У высших форм водорослей деление клеток обуславливает рост слоевища, а

вегетативное размножение происходит многоклеточными агрегатами или другими специальными образованиями.

Размножение колоний происходит путем их распада, отрыва периферических клеток или групп клеток. Причиной размножения колоний может быть усиленный рост колонии или влияние внешней среды. Любая отделившаяся часть колонии жизнеспособна, так как каждая клетка колонии способна размножаться простым делением надвое. Размножение колоний может происходить и путем ее разделения на две дочерней колонии. Например, колонии золотистых водорослей (*Synura* Ehr.) с монадным типом структуры образующих ее особей, достигнув определенной величины обычно вытягиваются и затем делятся посередине на две колонии.

У многоклеточных водорослей с нитчатой и паренхиматозной структурой в зависимости от положения зоны роста выделяют несколько форм роста слоевища: диффузный, интеркалярный, апикальный (верхушечный) и базальный (см. раздел 1.3.6). Если клетки способны к делению в любой части слоевища, то происходит диффузный рост. Последний можно наблюдать у *Siphonophyceae*. Наиболее простой формой роста нитчатых водорослей является интеркалярный. Причем зона интеркалярного роста вследствие гелиотропизма водорослей часто сливается с зоной апикального роста, Апикальный рост становится господствующим у тканевых водорослей, как наиболее высокоорганизованных.

В зонах роста нитчатых водорослей происходит дифференциация клеток в нити на молодые, способные размножаться, и стареющие, теряющие эту способность. При апикальном росте нити в процессе деления верхушечной клетки образуются две неравноценные клетки: верхняя, которая не теряет способность размножаться, и нижняя, стареющая и теряющая эту способность.

### ***Фрагментация слоевища***

Одним из путей вегетативного размножения водорослей является фрагментация (распад) их слоевищ, присущая всем группам водорослей и проявляющаяся в разных формах: в образовании гормогониев, гонидиев, кокков и плазмokokков, в распаде нити на отдельные фрагменты, в регенерации оторвавшихся частей слоевища, в спонтанном отпадании ветвей, в отрастании ризоидов и образовании отростков. Причиной фрагментации могут быть механические факторы (волны, течение, погрызы животных), отмирание части клеток или нарушение существующих между ними тесных связей. Примером последнего способа фрагментации может быть образование у синезеленых водорослей гормогониев. Этот способ размножения столь характерен для части синезеленых водорослей, что послужил названием классу *Normogoniophyceae*. Фрагментация при образовании гормогониев происходит благодаря отмиранию некоторых клеток трихома - некроидов. Каждый гормогоний состоит из 2-3 или большего числа клеток, которые с помощью выделяемой ими слизи выскальзывают из слизистого влагалища (если оно имеется) и, совершая колебательные движения, перемещаются в воде или по субстрату. Каждый гормогоний может дать начало новой особи. Если группа клеток, похожая на гормогоний, одета толстой оболочкой, ее называют гормоспорой, или гормоцистой. Последняя выполняет функции размножения и перенесения неблагоприятных условий.

У некоторых видов синезеленых водорослей от слоевища отделяются одноклеточные фрагменты, которые называют гонидиями, кокками или планоккокками.

Гонидии сохраняют слизистую оболочку, кокки лишены ярко выраженных оболочек, планококки тоже голые, но, подобно гормогониям, способны к активному движению.

Размножение фрагментацией путем распада нитей на фрагменты встречается во всех группах водорослей, но особенно хорошо выражено у нитчатых зеленых водорослей порядка *Zygnematales*, клетки которых имеют складчатые поперечные перегородки, способствующие фрагментации нити. При отмирании одной из смежных клеток или ослаблении тургора складчатая оболочка вдавливается в нее и расправляется под давлением со стороны неповрежденной клетки. Это создает неравномерное напряжение в наружной оболочке, в частности в сплошной более или менее кутинизированной части ее, одевающей всю нить под слизистым чехлом. В результате оболочка разрывается кольцевой трещиной и нить в этом месте распадается. Распад нити обычно происходит на определенном ее участке разной длины, но в некоторых случаях вся нить распадается на отдельные клетки.

Складчатые образования, подобные поперечным перегородкам зеленых водорослей, наблюдаются и у других групп водорослей, что дает основание рассматривать возникновение складок на поперечных оболочках как приспособления к размножению фрагментацией, тем более, что представителям порядка *Zygnematales* свойственна только эта форма вегетативного размножения.

У нитчатых форм, клеточная оболочка которых состоит из двух створок (например, *Tribonemataceae* из *Heterotrichophyceae*) слабая связь между створками способствует распаду нити; аналогичное явление наблюдается и у некоторых *Ulotrichales*.

Другие формы фрагментации - регенерация отпавшей части слоевища, групп клеток или отдельных клеток слоевища, спонтанное отпадение ветвей, отрастание ризоидов, образование отростков - свойственны низшим представителям бурых и красных водорослей, а также зеленым водорослям порядка *Ulotrichales*. Причем отрастание ризоидов, отпадение ветвей и образование отростков рассматривают как наиболее специализированные формы вегетативного размножения.

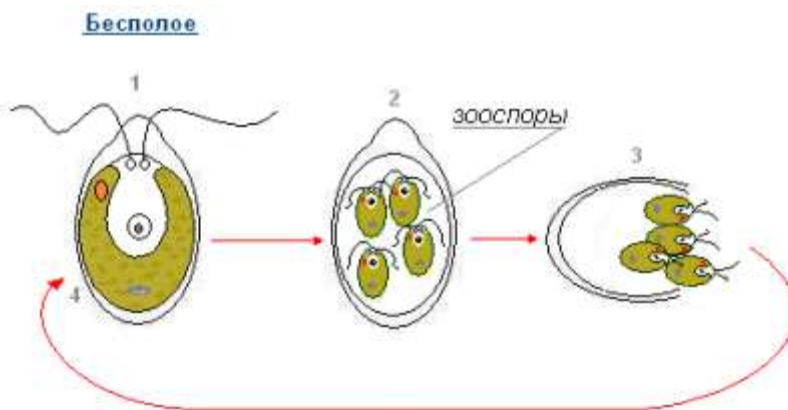
Размножение частями слоевищ не всегда приводит к возобновлению нормальных растений. Морские водоросли, растущие на камнях и скалах, нередко частично или полностью разрушаются под действием волн. Их оторвавшиеся фрагменты или целые слоевища не способны снова закрепиться на твердых грунтах из-за постоянного движения воды. Кроме того, органы прикрепления вновь не образуются. Если такие слоевища попадают в спокойные места с илистым или песчаным дном, они продолжают расти, лежа на грунте. Со временем более старые части отмирают и отходящие от них ветви превращаются в самостоятельные слоевища. В подобных случаях говорят о неприкрепленных, или свободноживущих, формах соответствующих видов. Иногда они образуют крупные скопления (например, неприкрепленные формы красных водорослей рода *Phyllophora* Grev.). Такие водоросли сильно видоизменяются: ветви их становятся тоньше, уже и слабее разветвляются. Неприкрепленные формы донных водорослей не образуют органов полового и бесполого размножения. Органы размножения можно наблюдать у них крайне редко - на тех слоевищах, которые были оторваны после закладки указанных органов. В этих случаях их развитие и созревание завершается нормально, но новые органы размножения не закладываются.

***Размножение побегами, столонами, выводковыми почками, параспорами, клубеньками, акинетами***

У тканевых форм зеленых, бурых и красных водорослей вегетативное размножение приобретает свою законченную форму, которая мало чем отличается от вегетативного размножения высших растений. Сохраняя способность к регенерации частей слоевища, тканевые формы приобретают специализированные образования, выполняющие функцию вегетативного размножения. У многих видов бурых водорослей с расчлененным слоевищем, - основание слоевища, имеющее у одних форму корки, а у других подобие корневища, стелющегося по дну, способно производить новые вертикальные побеги. Например, у *Laminaria longipes* Bory и *Ecklonia stolonifera* образуются столоны - побеги, увеличивающие число особей. На слоевищах бурых водорослей из рода *Sphacelaria* Lyngb. развиваются выводковые почки, которые отпадают и прорастают в новые слоевища. Размножение выводковыми почками наблюдается и у красных водорослей (*Florideophyceae*). Предполагают, что параспоры красных водорослей представляют собой переход к чисто вегетативным органам.

С помощью одноклеточных или многоклеточных зимующих клубеньков происходит сезонное возобновление харовых водорослей. Некоторые нитчатые водоросли (например, зеленые водоросли порядка *Ulotrichales*) размножаются акинетами - специальными клетками с утолщенной оболочкой и большим количеством запасных питательных веществ. Они способны переживать неблагоприятные условия, когда обычные вегетативные клетки погибают. Клетки, подобные акинетам, есть у нитчатых синезеленых водорослей, но их иногда неправильно называют спорами (в отличие от этих "спор", споры эукариотических водорослей, а также эндо- и экзоспоры синезеленых формируются как часть материнской клетки, оболочка которой не участвует в их образовании). Некоторые красные, бурые, зеленые и харовые водоросли имеют стелющиеся побеги, на которых вырастают новые слоевища.

## Бесполое размножение



Бесполое размножение водорослей осуществляется с помощью специализированных клеток - спор. Спорообразование обычно сопровождается делением протопласта на части и выходом продуктов деления из оболочки материнской клетки. При этом

перед делением протопласта в нем происходят какие-то не вполне изученные физиологические процессы, ведущие к его омоложению. Важно подчеркнуть, что не само по себе спорообразование, а реорганизация протопласта, происходящая при делении клетки, обуславливает омоложение клетки, образующей спору. Выход продуктов деления из оболочки материнской клетки является наиболее существенным отличием настоящего бесполого размножения от вегетативного. Иногда в клетке образуется только одна спора, но и тогда она покидает материнскую оболочку.

Споры или зооспоры (споры со жгутиками) обычно образуются в особых клетках, называемых спорангиями, отличающихся от обычных вегетативных клеток размерами и

формой, а также происхождением. Они возникают как выросты обычных клеток и выполняют только функцию образования спор. Но иногда споры образуются и в клетках, не отличающихся формой и размерами от обычных вегетативных клеток. Споры и зооспоры также отличаются от обычных клеток формой и более мелкими размерами. Они бывают шаровидными, эллипсоидными или яйцевидными, тетраэдрическими, покрытыми оболочкой или без нее. Количество спор, образующихся в спорангии, колеблется от одной (*Oedogonium* Link, *Vaucheria* D. C.) до нескольких сотен (*Cladophora* Kütz.). Споры представляют собой в основном расселительную стадию в жизненном цикле водорослей.

В зависимости от способа образования, стадии развития, на которой споры выходят из оболочки материнской клетки и строения различают экзо- и эндоспоры - неподвижные споры синезеленых водорослей, апланоспоры (автоспоры, гипноспоры), гемизооспоры - неподвижные споры зеленых водорослей, зооспоры - подвижные споры зеленых и бурых водорослей, параспоры - неподвижные споры красных водорослей, моно- и тетраспоры - неподвижные споры бурых и красных водорослей, биспоры и полиспоры - неподвижные споры красных водорослей.

Развитие спорообразования происходило несколькими путями. В основе экзоспорообразования лежит линейное почкование клетки, а эндоспорообразования - повторное и множественное деление клетки (см. раздел 2.1.1). Экзоспорообразование родственно фрагментации слоевища, но в данном случае отчленяется не часть слоевища, а специализированная клетка - спора. Экзоспоры синезеленых водорослей, в частности представителей класса *Chamaesiphonophyceae* (*Chamaesiphon curvatus* Nordst., *Ch. gracilis* Rabenh.) возникают как выросты протопласта на вершине клетки. Так же образуются параспоры у красной водоросли *Seirospora griffitschiana*. Экзо-, эндо- и параспоры являются диплоидными.

Гаплоидные апланоспоры и зооспоры встречаются у прокариотических и эукариотических водорослей. Некоторые из них (например, зооспоры *Volvocales* или автоспоры *Chlorococcales*) бывают полностью идентичны взрослым материнским клеткам. Подвижные, с монадной структурой, зооспоры и неподвижные апланоспоры образуются в результате повторного деления протопласта клетки. Зооспоры могут иметь 1, 2, 4 или много жгутиков; в последнем случае жгутики располагаются венчиком у переднего конца споры (*Oedogonium* Link) или парами по всей ее поверхности (*Vaucheria* D. C.). Апланоспоры одеваются оболочкой внутри материнской клетки. Если они приобретают и форму материнской клетки, находясь внутри нее, то их называют автоспорами. Апланоспоры с утолщенной оболочкой, способные длительное время находиться в состоянии покоя, получили название гипноспор. Зооспоры, утратившие жгутики, но сохранившие сократительные вакуоли и стигму называют гемизооспорами.

Различными формами бесполого размножения отличаются красные водоросли, что наряду с особенностями строения их половой системы и многообразием циклов развития придает особое своеобразие этому отделу. У низкоорганизованных красных водорослей бесполое размножение осуществляется моноспорами, которые образуются по одной в клетке в результате превращения всего протопласта. Моноспоры не имеют жгутика и оболочки. После выхода из материнской клетки, они способны к амебоидному движению. От вегетативных клеток моноспоры отличаются яйцевидной или шаровидной формой, богатым содержанием питательных веществ и интенсивной окраской. Моноспоры характерны для всех представителей класса *Bangiophyceae* и для некоторых *Florideophyceae* (*Nemaliales*). Для некоторых красных водорослей класса *Florideophyceae* характерны тетраспоры. Они образуются по 4 в клетке, которую называют тетраспорангием (детальное описание развития тетраспор см. в разделе 17.8). Как

исключение, содержимое спорангия делится на две части и тогда образуются биспоры; известны случаи деления одного спорангия на много частей с образованием полиспор. Они соответствуют тетраспорам и ничем, кроме количества, от них не отличаются. Биспоры встречаются у представителей семейства Corallinaceae. Некоторые красные водоросли имеют специальные образования - нематеции, в которых развиваются тетраспорангии. Они представляют собой небольшие подушечки на поверхности слоевища, состоящие из вертикальных нитей, начинающихся от коровых клеток. У представителей семейства Corallinaceae тетраспорангии образуются в специальных вместилищах - концептакулах.

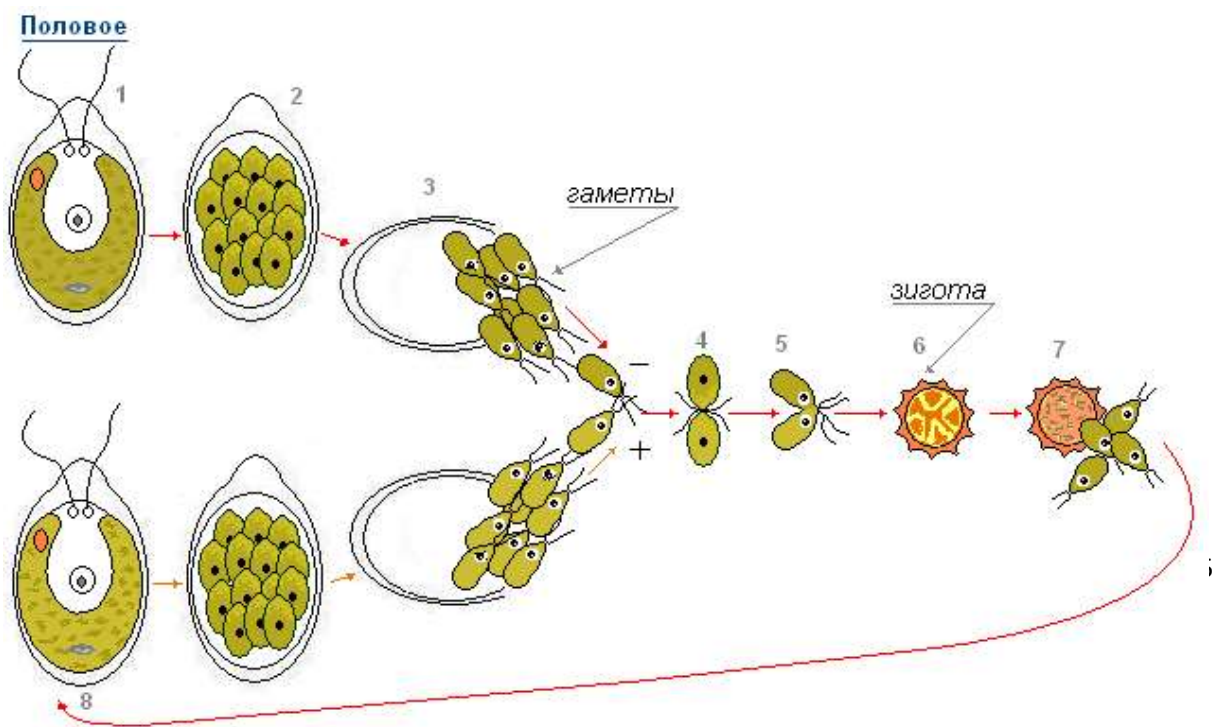
Все описанные типы спор красных водорослей лишены оболочек и не способны к активному движению. У некоторых отмечена способность к амeboидному движению. После выхода из спорангия они через некоторое время одеваются оболочкой, оседают и прорастают как правило в гаметофиты, которые несут органы полового размножения.

Строение спор и типы спороношений имеют большое значение для систематики водорослей, так как отражают различия в организации предковых форм разных групп водорослей.

### Половое размножение и половой процесс

Половое размножение у водорослей связано с половым процессом, который заключается в слиянии двух клеток, в результате чего образуется зигота, вырастающая в новую особь или дающая зооспоры. Возникновение полового процесса как новообразования, обуславливающего смену поколений и появление организмов с двойственной наследственностью, имело большое значение в процессе эволюции. Смена поколения и двойственная наследственность обеспечивают большую жизнеспособность и большую приспособленность организмов к изменяющимся условиям среды.

Половое размножение у водорослей бывает нескольких типов. У многих современных водорослей половой процесс сохранился в наиболее примитивных формах. Этому способствовала водная среда, которая мало изменилась в течение веков.



## **Половой процесс, осуществляемый без образования специализированных клеток**

В простейшем случае половой процесс происходит путем гологамии - слияния двух целых подвижных, лишенных клеточных оболочек вегетативных клеток. У одноклеточных жгутиковых водорослей (некоторые *Volvocales* из зеленых) половой процесс осуществляется путем слияния двух особей. Типичная гологамия встречается, например, у *Dunaliella Salina Teod.*, клетки которой не имеют настоящей оболочки и покрыты только тонким и нежным перипластом. На переднем конце клетка *D. salina* несет два разных жгутика. При половом процессе две клетки *D. salina* соединяются жгутиками, затем сливаются. В результате слияния образуется зигота, которая превращается в зигоспору, дающую начало вегетативным клеткам.

При слиянии содержимого двух безжгутиковых вегетативных клеток половой процесс называют конъюгацией. Это единственная форма полового размножения, присущая целому классу *Conjugatorhysae* из зеленых водорослей. Во время конъюгации происходит слияние двух клеток, которые выполняют функцию половых клеток - гамет. В результате такого слияния, происходящего через специально образующийся конъюгационный канал, получается одноклеточная зигота, которая впоследствии покрывается толстой оболочкой и превращается в зигоспору. Внешне две сливающиеся (конъюгирующие) клетки совершенно неразличимы; физиологическая дифференциация на мужскую и женскую клетки хотя и существует, но определить ее можно лишь косвенно, после слияния, по положению зиготы.

Если скорость перетекания содержимого клеток одинакова, зигота образуется в конъюгационном канале, иногда разрастаясь до стенок конъюгирующих клеток. В этом случае разделение клеток на мужскую и женскую крайне условно, а сам процесс слияния равноценных по морфологии и скорости перетекания гамет называется изогамией. У более высокоразвитых конъюгат (*Zygnematales*) наряду с изогамией существует и физиологическая анизогамия, или гетерогамия. И здесь обе конъюгирующие клетки одинаковы по размерам, но одна из них (мужская) активно перетекает через конъюгационный канал в сравнительно неподвижную женскую. В этом случае зигоспоры формируются в женской клетке. После периода покоя зигоспора прорастает, давая начало одному (*Zygnematales*, *Gonatozygales*), двум (*Desmidiiales*) или четырем (*Mesotaeniales*) проросткам - новым организмам.

## **Половой процесс, осуществляемый с помощью специализированных клеток - гамет**

Половое размножение у водорослей, в том числе и у одноклеточных жгутиковых, гораздо чаще происходит путем деления содержимого клеток и образования в них специализированных половых клеток - гамет. У всех водорослей, кроме *Conjugatorhysae* из зеленых и красных водорослей, мужские гаметы обычно имеют жгутики, а женские гаметы имеют их не всегда. Образуются гаметы так же, как споры и зооспоры. У примитивных водорослей гаметы формируются в вегетативных клетках. У более высокоорганизованных они часто находятся в особых клетках - гаметангиях. В клетке или гаметангии может быть от одной до нескольких сотен гамет.

Размеры гамет, участвующих в слиянии, бывают разными. В зависимости от этого различают несколько типов полового процесса. Если сливающиеся гаметы имеют одинаковые размеры и форму, то такой половой процесс называют изогамным, или

изогамией. Типичная изогамия встречается у одноклеточных (*Pyrobotris gracilis* Korsch., *Stephanosphaera pluvialis* Cohn) и колониальных (*Gonium pectorale* O. Müll.) представителей порядка Volvocales, а также у Chlamydomonadales. При половом размножении в клетках некоторых видов Chlamydomonadales образуется 32 или 64 изогаметы, похожие на зооспоры. Интересны изогаметы у *Chlamydomonas proboscigera* Korsch. Они имеют популяционные хоботки, выступающие через оболочку между основаниями жгутиков, которыми соприкасаются при слиянии.

Если сливающиеся гаметы имеют одинаковую форму, но разные размеры (женская гамета, крупнее мужской), то говорят о гетерогамном половом процессе, или гетерогамии (например, *Chlamydomonas braunii* Gorosch. и *Pandorina morum* Bory из зеленых). Половой процесс, при котором женская гамета, именуемая яйцеклеткой, лишена жгутиков, неподвижна и значительно крупнее мужской - сперматозоида или антерозоида, - называют оогамией (например, *Chlamydomonas coccifera* Gorosch. из зеленых). Гаметангии с яйцеклетками называют оогониями, а со сперматозоидами - сперматангиями, или чаще антеридиями.

У одноклеточных водорослей (например *Ch. coccifera*) оогамия протекает следующим образом: крупная женская гамета, превращаясь в яйцеклетку, становится неподвижной и оплодотворяется маленькой подвижной мужской гаметой. Образовавшаяся в результате слияния гамет зигота превращается в зигоспору с запасами питательных веществ и одевается многослойной целлюлозной оболочкой, в которой содержатся красный пигмент гематокром. При прорастании, сопровождаемом редукционным делением, образуется 4 зооспоры, развивающиеся в новые особи.

У колониальных видов (например, *Volvox globator* (L.) Ehr.) при оогамии яйцеклетки и сперматозоиды развиваются в оогониях и антеридиях. В грушевидных с темно-зеленым содержимым оогониях возникает только одна яйцеклетка. В антеридиях образуется по 64 желтоватых антерозоида, сложенных в виде пакетика. После оплодотворения яйцеклетка превращается в ооспору с многослойной шиповатой снаружи оболочкой и большими запасами питательных веществ. После периода покоя ооспора дает начало новой колонии *V. globator*.

Мужские и женские гаметы могут развиваться на одной особи или колонии (однодомные, или обоеполые виды) или на разных (двудомные, или раздельнополые виды). У водорослей с изогамным половым процессом существуют гомоталлические и гетероталлические виды. В первом случае сливаются гаметы из одного слоевища или колонии, во втором - из разных. При этом гаметы не различаются морфологически. Их обозначают знаками "плюс" и "минус" и соответственно называют плюс-гаметы (+ гаметы) и минус-гаметы (-гаметы).

Образуемая в результате слияния гамет зигота после некоторых изменений превращается в зигоспору. Последняя обычно одета плотной одно- или многослойной оболочкой. В ней происходит слияние ядер гамет. У одних водорослей зигоспоры могут находиться в покое длительное время (до нескольких месяцев), у других - прорастают без периода покоя. Зигоспоры могут непосредственно давать начало новым слоевищам, либо в них происходит образование гаплоидных зооспор, которому предшествует мейотическое деление. Такие зооспоры предварительно растут, и из них, в зависимости от размеров, выходят 4 или 32 зооспоры.

У водорослей наблюдаются случаи партеногенетического развития (без оплодотворения) женских гамет. Последние морфологически напоминают зигоспоры. Обычно их называют азиготами, или партеноспорами.

Существует еще особый тип редуцированного полового процесса - автогамия. Он заключается в том, что ядро клетки предварительно претерпевает мейотическое деление, в результате которого образуются 4 ядра, 2 из которых разрушаются, а оставшиеся 2 ядра сливаются в диплоидное ядро, образуя зиготу, которая без периода покоя резко увеличивается в размерах и превращается в ауксоспору. Некоторое время ауксоспора связана с материнской клеткой. В зависимости от положения, которое занимает ауксоспора по отношению к последней различают свободную ауксоспору, конечную, боковую, интеркалярную и полуинтеркалярную. После созревания ауксоспоры в ней развивается новая клетка, которую называют инициальной. По размерам она значительно превосходит материнскую.

Таким образом, автогамия не сопровождается попарным слиянием двух клеток и увеличением числа особей, происходит лишь их омоложение; ауксоспора образуется из одной клетки. Ауксоспорообразование присуще только диатомовым водорослям (*Centrophyceae*).

У некоторых красных водорослей наблюдаются специфическая оогамия, не встречающаяся у других групп водорослей. Мужские и женские гаметы у них лишены жгутиков. При оплодотворении женские гаметы не покидают материнское растение-гаметофит, мужские же гаметы - сперматозоиды - выходят из гаметангия, называемого сперматангием, в воду и пассивно переносятся ее течением. Оогоний имеет очень сложное строение. Он представляет собой особую заполненную протоплазмой клетку - карпогон, лишенную хлоропласта. У некоторых примитивных красных водорослей карпогон снабжен окрашенными пластидами. Карпогон у представителей *Florideophyceae* имеет специфическую форму. Нижняя часть клетки, в которой находится ядро, имеет вид конуса, а верхняя - вытянута в длинный трубчатый вырост - трихогину, который служит для улавливания сперматозоидов. Трихогина имеет длинную узкую спиралевидную или коротко-кеглевидную форму. У некоторых представителей *Bangiophyceae* трихогина еще не развита, а имеет вид коротких сосочковидных выростов - зачатков трихогины. У многих представителей *Florideophyceae* карпогон развивается как конечная клетка специальной карпогонной ветви, которая представляет собой короткую нить, состоящую из бесцветных клеток, заполненных гомогенной протоплазмой. Клетку, от которой отходит карпогонная ветвь, называют несущей, или базальной.

Карпогонная ветвь может образоваться как специальная боковая веточка во внутренней части корового слоя (*Florideophyceae*), либо как обычная боковая веточка слоевища (низкоорганизованные *Nemaliales*). У красных водорослей с плотным слоевищем карпогон погружен в слоевище, и только трихогина достигает его поверхности и выступает над ним, у нитчатых красных водорослей карпогон занимает открытое положение.

Карпогонные ветви играют важную роль в процессе размножения, так как принимают участие в развитии карпогона после оплодотворения. Число клеток в карпогонных ветвях у разных таксономических групп красных водорослей отражает степень их эволюционного развития. Строение карпогонной ветви и характер ее образования сильно варьирует у красных водорослей и является одним из основных систематических признаков.

Сперматозоиды представляют собой шаровидные или яйцевидные одноядерные клетки. У представителей *Bangiophyceae* - это голые клетки, а у *Florideophyceae* к моменту оседания на карпогон они покрываются тонкой оболочкой. У большинства красных водорослей сперматозоиды способны к амeboидному движению, чему способствует отсутствие оболочки.

Интересно отметить постепенную редукцию хлоропласта в спермациях у разных представителей красных водорослей. У просто организованных таксонов (*Bangiophyceae*), имеющих половой процесс, в спермациях развивается отчетливо видимый хлоропласт, но у высокоорганизованных представителей этого класса (например, у видов рода *Porphyra* Ag.), он уже сильно редуцирован. У низших представителей класса *Florideophyceae* остатки хлоропласта в мужских гаметах еще присутствуют, хотя не играют никакой роли в оплодотворении, спермации высокоорганизованных представителей этого класса хлоропластов, как правило, не имеют - они бесцветны.

Очень своеобразным половым процессом и специфическим строением половых органов характеризуются харовые водоросли. Женский половой орган - оогоний и мужской - антеридий многоклеточны и развиваются у большинства видов на одном растении, но известны и двудомные виды. Оогоний овальные, длиной до 1 мм, состоят из яйцеклетки и наружного ее покрова, стенки которого образованы пятью узкими клетками. Снизу оогоний снабжен одноклеточной ножкой, а сверху коронкой из 5 или 10 коротких клеток. Антеридии шаровидные, диаметром до 0,5 мм, образованные 8 плоскими, смыкающимися зазубренными краями клетками с отходящими внутрь отростками, на которых возникает множество мужских половых клеток - антерозоидов.

Антеридии и оогоний образуются из особых клеток, отчленяемых некоторыми периферическими клетками листовых узлов. Образование оогониев и антеридиев хорошо изучено. Формирование антеридия легко проследить у видов рода *Nitella* Ag. Начальная клетка, отчлененная от узловой, делится на 2, из которых наружная служит для образования собственно антеридия и быстро делится в трех взаимно перпендикулярных плоскостях на 8 клеток, слагающихся в шар, а из прилегающей к листовому узлу исходной клетки формируется основание антеридия. При дальнейшем делении клеток в верхней шаровидной части происходит обособление 8 наружных клеток, которые далее уже не делятся, и 8 внутренних, разделяющихся еще раз продольными перегородками. В итоге будущий антеридий оказывается состоящим из 8 внутренних клеток, плотно соприкасающихся друг с другом. Одновременно исходная клетка основания делится горизонтальной перегородкой на наружную базальную клетку, остающуюся без изменений, и внутреннюю базальную бутылковидную клетку, сильно разрастающуюся впоследствии и вдающуюся внутрь антеридия, образуя его ножку. Далее формируются 8 плоских покровных клеток треугольной и четырехугольной формы с характерными лучистыми утолщениями оболочки - щитками, смыкающимися зазубренными краями. Примыкающие к ним изнутри клетки среднего ряда постепенно вытягиваются и превращаются в рукоятки, несущие на конце 8 округлых головок, образованных 8 внутренними клетками. При созревании антеридия эти основные головки образуют по 6 вторичных головок каждая, и на них развиваются длинные антеридиальные нити, по 4 на головке, состоящие из 200 расположенных в один ряд клеток. В каждой клетке образуется по 1 длинному спирально изогнутому антерозоиду, с 2 жгутиками на переднем конце. Каждый антеридий дает до 40000 антерозоидов.

Зрелые антеридии у всех харовых имеют вид шарика на короткой ножке, диаметром в среднем около 0,5 мм, характерно пересеченного крест-накрест зигзагообразной линией смыкания щитков, в каждом из которых хорошо заметны по краям радиальные утолщения оболочки и в центре округлое основание внутренней рукоятки. Антеридии сначала

окрашены в зеленый цвет от содержащихся в щитках хлоропластов, затем они становятся кирпично-красными.

Формирование оогониев происходит проще. Одна из клеток листового узла, которая потом становится ножкой оогония, отчленяет 1 центральную клетку и в стороны вокруг себя - 5 будущих обволакивающих клеток (рис. 2.2). Центральная клетка делится один или два раза, в результате возникает крупная клетка, развивающаяся далее в яйцеклетку, и 1-3 мелкие стерильные клетки, получившие название поворотных, так как они, возникнув сбоку или сверху от яйцеклетки, постепенно перемещаются к ее основанию. Их считают сильно редуцированным остатком стенки собственно гаметангия. Одновременно с этим 5 боковых клеток разрастаются вокруг яйцеклетки вверх по спирали справа налево и полностью обволакивают ее. На самой вершине каждая из них отчленяет 1 или 2 небольшие клеточки, слагающие коронку. Зрелые оогонии имеют вид эллипсоидных или яйцевидных образований длиной до 1 мм, спирально исчерченных обволакивающими клетками и увенчанных небольшой или довольно крупной коронкой. Коронка из 10 мелких клеток, расположенных в два яруса характерна для Nitellaceae, одноярусная коронка из 5 крупных клеток - для Characeae.

Ооспоры развиваются внутри оогониев в результате оплодотворения яйцеклетки. Они имеют у разных видов разную форму и размеры - от почти шаровидных до узкоэллипсоидных, от очень мелких (около 0,3 мм) до крупных (почти 1 мм). По мере созревания наружная стенка ооспор затвердевает, пропитывается суберином и кремнеземом и окрашивается. Зрелые ооспоры бывают коричневатожелтыми, коричневыми или темно-коричневыми до черных, снаружи они всегда блестящие. У многих видов ооспоры покрываются еще слоем извести, а внутри заполняются питательными веществами (зернами крахмала и каплями жира).

После периода покоя ооспоры прорастают. Прорастание начинается с того, что в верхней части ооспоры грубые крахмальные зерна и капли жира постепенно исчезают, а диплоидное ядро делится дважды (первое деление сопровождается мейозом), в результате чего образуется 4 гаплоидных ядра. Далее верхний участок протоплазмы с одним ядром отделяется поперечной перегородкой, образуя линзообразную центральную клетку, от которой берет начало новое растение. Остальная часть ооспоры выполняет функцию склада запасного питательного материала. Первое деление центральной клетки происходит поперек и приводит к образованию двух функционально различных клеток. Из более крупной образуется стеблевой побег - предросток, из меньшей - первый ризоид. Предросток растет вверх и быстро зеленеет, заполняясь хлоропластами, а ризоид растет вниз и остается бесцветным.

### **Контрольные вопросы.**

1. Охарактеризуйте вегетативное размножение водорослей.
2. Как происходит деление амебоидных форм
3. Как происходит деление жгутиковых форм.
4. Что такое почкование
5. Как происходит рост многоклеточного слоевища
6. Что такое фрагментация слоевища
7. Как происходит бесполое размножение
8. Как происходит половое размножение и половой процесс

9. Как происходит половой процесс, осуществляемый без образования специализированных клеток
10. Как происходит половой процесс, осуществляемый с помощью специализированных клеток - гамет

### **Лабораторная работа №7 (2 часа).**

#### **Тема: Жизненные циклы водорослей**

**Цель занятия** – ознакомиться с разными жизненными циклами водорослей

**Задачи работы:**

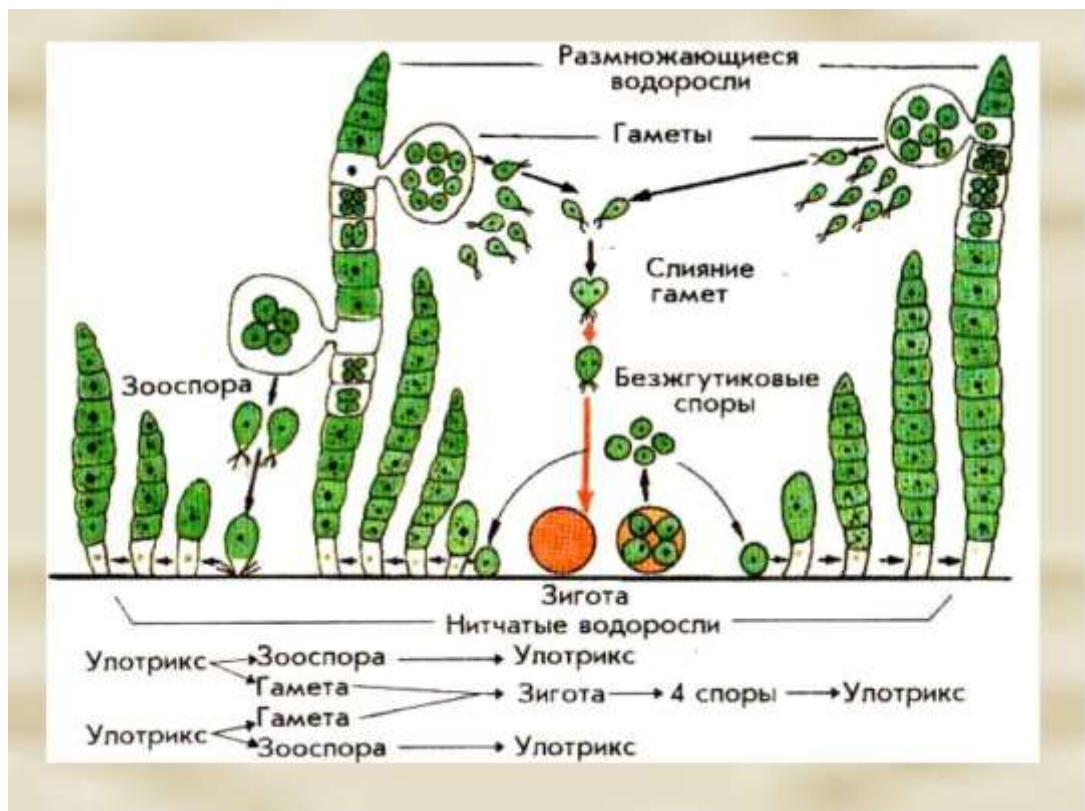
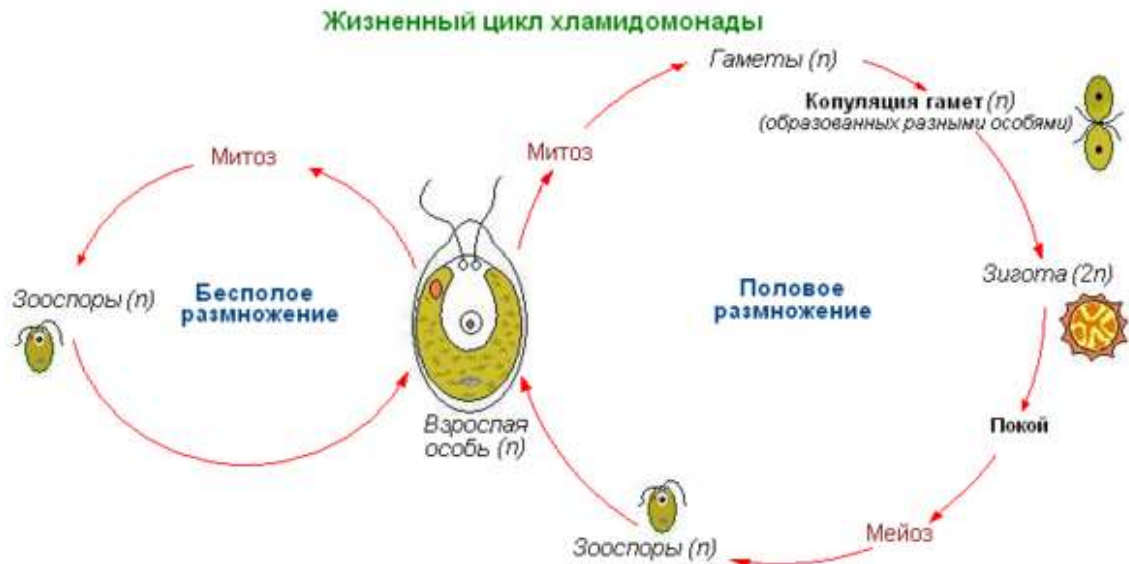
**Перечень приборов, материалов, используемых в лабораторной работе:**  
мультимедиа проектор, экран, компьютер, учебная доска, микроскопы световые, спиртовые горелки, предметные и покровные стёкла, красители, иглы, пипетки.

#### **Описание (ход) работы:**

Рассматривать циклы развития водорослей следует с позиций уровневого подхода. Можно, например, говорить о циклах развития клеток (т. н. клеточные циклы), циклах развития индивидов (индивидуальное развитие, или онтогенез), циклах развития популяций в течение года (вегетационные циклы). В отношении индивидов и их поколений\* различают еще т. н. жизненные циклы.

Понятия "жизненный цикл" и "онтогенез" не тождественны. Под онтогенезом обычно понимают развитие организма от рождения до смерти. Жизненный цикл включает совокупность всех этапов (фаз, стадий) развития индивидов, в результате прохождения которых из определенных особей или их зачатков (например, акинет или гормогониев) возникают новые, сходные с ними особи и зачатки, дающие начало новому жизненному циклу. Жизненные циклы обычно охватывают только определенный (пусковой основной) отрезок индивидуального развития особи (от зачатка к сходному зачатку) или основные этапы индивидуального развития особей нескольких последовательных поколений. Этап старения, ведущий к отмиранию особи, и периоды покоя выходят за пределы жизненного цикла.

Для удобства обозрения жизненные циклы водорослей можно разделить на две основные группы: те, при которых наблюдается типичный половой процесс, и жизненные циклы без полового процесса\*.



### **Жизненные циклы водорослей, не имеющих полового процесса**

Отсутствие типичного полового процесса наблюдается у водорослей разных отделов, в частности у Cyanophyta, у которых половое размножение не обнаружено. Индивиды синезеленых водорослей в процессе развития проходят ряд последовательных фаз (этапов стадий), которые морфологически часто отличаются друг от друга сильнее, чем фазы зрелости близких видов. Нередко на определенных этапах развития они по общему габитусу сходны со зрелыми особями представителей других родов. Например, в процессе развития у индивидов рода *Nostoc* наблюдаются осцилляторнеподобное, цилиндроспермоподобное и другие состояния (status).

При возрастных изменениях у синезеленых водорослей нередко происходит также смена уровня их индивидуальности. Первоначально "простые" индивиды (т. е. одноклеточные или одотрихомальные особи) со временем могут сменяться колониальными.

Индивиды многих представителей синезеленых водорослей при определенных условиях существования способны задерживать свое развитие, размножаться и переходить в покоящееся состояние на промежуточных этапах развития, в связи с чем их онтогенез ограничивается только частью полного варианта индивидуального развития, свойственного представителям данного вида. И только в период всего жизненного цикла, на протяжении которого сменяется ряд поколений, воссоздается весь путь морфологических преобразований, ведущих к проявлению полного комплекса признаков, свойственных морфологически наиболее сложным особям определенного вида.

Жизненные циклы синезеленых водорослей могут быть классифицированы по разным признакам: полноте прохождения этапов, сложности и др. Различают, например, полные (большие) жизненные циклы и малые жизненные циклы развития. Под полным жизненным циклом синезеленых водорослей следует понимать все последовательно возникающие преобразования, которые претерпевает представитель конкретного вида на пути развития из зачатков (гормогониев, акинет и др.), образовавшихся на морфологически наиболее сложных особях, до появления новых индивидов, похожих на исходные.

Примером полного жизненного цикла может служить цикл развития видоспецифичных колоний у *Nostoc linckia* (Roth) Born, et Flah. f. *muscorum* Elenk. Наряду с полными жизненными циклами у того же вида нередко наблюдаются также малые жизненные циклы, т. е. циклы, которые соответствуют определенным ответвлениям большого жизненного цикла и приводят к повторному образованию промежуточных возрастных состояний индивидов. Например, осцилляторнеподобные проростки вторичных гормогониев у *Nostoc* вместо перехода к образованию гетероцист могут фрагментироваться, повторно образуя осцилляторнеподобное состояние (status *oscillatorioideus*).

В тех случаях, когда жизненные циклы включают этапы развития только одной особи, говорят о "простых" жизненных циклах. Если же они состоят как бы из нескольких "простых" циклов, когда на протяжении развития водоросли сменяются от нескольких до многих пространственно обособленных поколений, говорят о сложных жизненных циклах. Однако в связи со свойственной синезеленым водорослям сменой в процессе онтогенеза уровней индивидуальности особей (а также нередким развитием потомков в теле материнских колоний), четко размежевать разные поколения особей у них часто нельзя. Поэтому отграничить "простые" циклы от сложных у Cyanophyta нередко трудно или даже невозможно. Тогда говорят о переходных (смешанных) жизненных циклах.

Морфологические отличия между особями одного и того же вида на разных этапах их развития ведет к значительному внутривидовому разнообразию. Это (возрастное) разнообразие индивидов усиливается в связи с определенной экологической изменчивостью особей на всех этапах их развития. Под влиянием того или иного экологического фактора может не только измениться проявление конкретного признака (например, ширина клеток), но и произойти определенный сдвиг в направлении пути индивидуального развития водоросли, в связи с чем у синезеленых водорослей (как, впрочем, и у высших растений), наблюдается явление многовариантности (поливариантности) путей развития.

Один и тот же порядок смены морфологических состояний особей (status) у синезеленых водорослей легко наблюдать в случае сохранения определенных условий окружающей среды, особенно при действии синхронизирующих факторов (регулярной смены темного и светового периодов и др.). В других случаях порядок смены состояний может настолько маскироваться значительными отклонениями, связанными со сдвигом пути индивидуального развития, задержкой развития на промежуточных этапах и т. п., что использование термина "жизненный цикл" к этим организмам становится затруднительным. Также нелегко бывает установить начальные и конечные этапы жизненных циклов синезеленых водорослей. По отношению к ним, по крайней мере пока, понятие "чередование поколений" неприменимо, тем более такое, которое характеризуется закономерной сменой ядерных фаз.

Таким образом, термин "жизненный цикл" по отношению к синезеленым водорослям пока приходится использовать лишь условно - для обозначения определенных отрезков развития одного или ряда последовательных поколений конкретной систематической формы (от зачатка особи до возникновения новых зачатков такого же типа)\*.

### **Жизненные циклы водорослей, имеющих половой процесс**

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). Изменения, претерпеваемые индивидом между одноименными фазами развития, составляют его жизненный цикл, или цикл развития.

### **Смена форм развития и ядерных фаз**

**Смена форм развития.** Органы полового и бесполого размножения могут развиваться на одном и том же растении. Растения, способные производить и споры (зооспоры), и гаметы называют чаще всего гаметофитами, однако правильнее их называть гаметоспорофитами. У многих видов водорослей органы бесполого и полового размножения развиваются на разных особях. Растения, образующие споры, называют спорофитами, а образующие гаметы - гаметофитами.

Развитие органов размножения того или иного типа у гаметоспорофитов определяется температурой. Например, на пластинчатых слоевищах красной водоросли *Porphyra tenera* при температуре ниже 15-17°C образуются органы полового размножения, а при более высокой температуре - органы бесполого размножения. В общем, у многих водорослей гаметы развиваются при более низкой температуре, чем споры. Кроме температуры, на развитие тех или иных органов размножения на гаметоспорофитах

влияют и другие факторы: интенсивность света, продолжительность дня, химический состав воды, в том числе ее соленость. Гаметоспорофиты характерны для многих групп водорослей, в частности для зеленых (*Ulvaceae*, *Cladophoraceae*), бурых (*Estocarpales*, *Chordariales*, *Sphacelariales*, *Punctariaceae*), красных (*Bangiophyceae*, некоторые *Nemaliales*).

Гаметофиты, гаметоспорофиты и спорофиты могут внешне не отличаться, но могут иметь хорошо выраженные морфологические отличия. В связи с этим различают изоморфную (сходную) и гетероморфную (разную) смену форм развития, которую отождествляют с чередованием поколений. У большинства гаметоспорофитов чередования поколений в сущности не происходит. Иногда гаметофиты и спорофиты, не различаясь морфологически, существуют в разных экологических условиях; в некоторых случаях они отличаются и морфологически (например, *P. tenera*). Спорофиты этой водоросли имеют вид ветвящихся нитей из одного ряда клеток, которые внедряются в известковый субстрат (раковины моллюсков, скалы). Они растут предпочтительно при слабом освещении и проникают в субстрат на большую глубину. Гаметофиты *P. tenera* имеют вид пластинок, растут при хорошем освещении вблизи уреза воды и в приливно-отливной зоне.

При гетероморфном чередовании поколений строение спорофитов и гаметофитов различается в некоторых случаях довольно значительно. Так, у зеленых водорослей из рода *Acrosiphonia* Ag. гаметофит многоклеточный, высотой несколько сантиметров, а спорофит одноклеточный, микроскопический. Возможны и другие соотношения размеров гаметофита и спорофита. У бурой водоросли *Laminaria japonica* Aresch. гаметофит микроскопический, одноклеточный, а спорофит достигает в длину 12 м.

У подавляющего большинства водорослей гаметофиты и спорофиты представляют собой самостоятельные растения. У некоторых красных водорослей спорофиты растут на гаметофитах (*Phyllophora brodiaei* (Turn.) Ag.), а у некоторых бурых гаметофиты развиваются внутри слоевища спорофитов (*Cyclosporophyceae*).

**Смена ядерных фаз.** При половом процессе в результате слияния гамет и их ядер происходит удвоение числа хромосом в ядре. На определенном этапе цикла развития, при мейозе, происходит редукция числа хромосом, в результате которой образующиеся ядра получают одинарный набор хромосом. Спорофиты многих водорослей диплоидные, и мейоз в цикле их развития совпадает с моментом образования спор, из которых развиваются гаплоидные гаметоспорофиты или гаметофиты. Такой мейоз называют споржеской редукцией. Спорофиты более примитивных водорослей (виды родов *Cladophora* Kütz., *Ectocarpus* и многие другие) наряду с гаплоидными спорами образуют диплоидные, которые снова развиваются в спорофиты. Споры, появляющиеся на гаметоспорофитах, служат для самовозобновления (воспроизведения материнских растений). Спорофиты и гаметофиты водорослей, стоящих на высших ступенях эволюции, строго чередуются без самовозобновления (*Laminarinae*, многие *Florideophyceae*).

У ряда водорослей мейоз происходит в зиготе. Такой мейоз называют зиготической редукцией (она характерна для *Conjugatophyceae*). Но у некоторых пресноводных зеленых водорослей (*Volvocales*, *Ulotrichales* и др.), спорофит которых представлен одноклеточной зиготой, производящей до 32 зооспор, по массе во много раз превышающих родительские гаметы, по существу наблюдается спорическая редукция.

Некоторые группы водорослей имеют гаметиическую редукцию, которая характерна для царства животных. Мейоз происходит при образовании гамет, остальные клетки слоевища остаются диплоидными. Такая смена ядерных фаз присуща диатомовым и некоторым бурым (*Cyclosporophyceae*) водорослям, а из зеленых одному виду рода *Cladophora* Kütz. - *C. glomerata* (L.) Kütz. Следует подчеркнуть, что диатомовые

преобладают по количеству видов над другими водорослями и встречаются во всех местообитаниях, где только способны расти водоросли, а циклоспоровые относятся к наиболее массовым морским водорослям. Предполагают, что развитие с гаметиической редукцией ядра дает указанным водорослям определенные преимущества по сравнению с другими.

У зеленой водоросли *Prasiola stipitata* Suhr. обнаружена соматическая редукция. Мейоз у этой водоросли совершается в вегетативных клетках верхней части диплоидного гаметофита. При этом появляются участки гаплоидных клеток, в которых впоследствии образуются гаплоидные гаметы.

#### **Контрольные вопросы:**

1. Охарактеризуйте жизненные циклы водорослей, не имеющих полового процесса. Приведите примеры.
2. Охарактеризуйте жизненные циклы водорослей, имеющих половой процесс. Приведите примеры.
3. Что такое смена форм развития и ядерных фаз у водорослей?

#### **Лабораторная работа №8 (2 часа).**

##### **Тема: Общая характеристика отдела *Cyanophyta* (сине-зеленые водоросли)**

**Цель занятия** – ознакомиться с характеристикой отдела *Cyanophyta* (сине-зеленые водоросли)

#### **Задачи:**

1. изучить морфологию и разнообразие сине-зеленых водорослей.
2. сделать цветные рисунки с микропрепарата в рабочих тетрадах с указанием систематического положения водоросли и типа ее морфологии.

#### **Перечень приборов, материалов, используемых в лабораторной работе:**

мультимедиа проектор, экран, компьютер, учебная доска, микроскопы световые, спиртовые горелки, предметные и покровные стёкла, красители, иглы, пипетки.

#### **Описание (ход) работы:**

За редким исключением, сине-зеленые водоросли — микроскопические растения: одноклеточные, колониальные и многоклеточные (нитчатые). Окраска талломов может быть различной (сине-зеленой, оливково-зеленой, желто-зеленой, розовой или фиолетовой), но никогда не бывает чисто-зеленой. В состав пигментов входят: зеленый хлорофилл, синий фикоциан, красный фикоэритрин и желтый каротин.

Для этих водорослей характерно отсутствие в клетке оформленного ядра, нет также настоящих хроматофоров. Протоплазма, заполняющая клетку, разделена на два слоя: наружный, прилегающий к оболочке, в котором растворены пигменты, и внутренний, в котором локализовано ядерное вещество. Клеточные оболочки часто ослизняются. У многих нитчатых сине-зеленых водорослей кроме вегетативных клеток имеются также гетероцисты и споры.

Гетероцисты отличаются от вегетативных клеток водянистым, часто блестящим содержимым и толстой, своеобразно устроенной оболочкой.

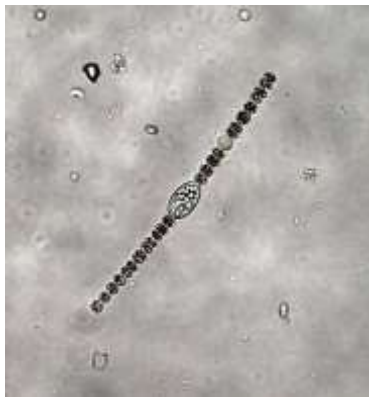
Продукт запаса в клетке — главным образом гликоген.

Полового процесса нет.

Размножение у нитчатых форм происходит путем распада нити на отдельные фрагменты (гормогонии), у одноклеточных — делением клетки пополам.

Наиболее распространенные виды, встречающиеся в России, относятся к родам **Носток** — *Nostoc* и **Глеотрихия** — *Gloeotrichia*.

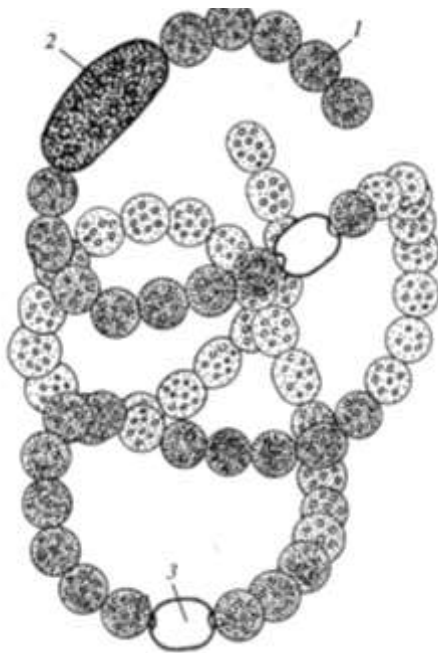
Представители обоих этих родов образуют сравнительно крупные колонии и довольно часто встречаются в пресных водоемах.



*Anabaena scheremetievi*



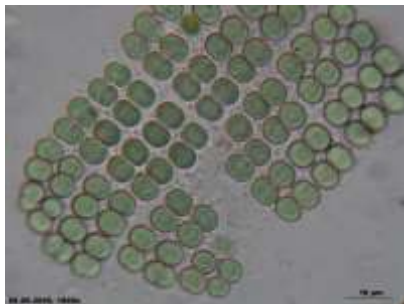
*Anabaena hassalii*



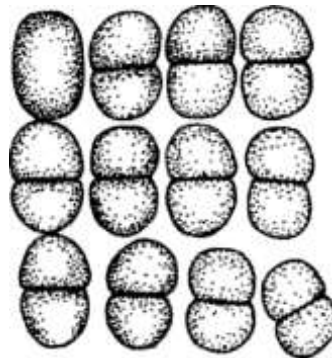
*Anabaena*. Общий вид нити.  
1 — вегетативная клетка; 2 — спора;  
3 — гетероциста.



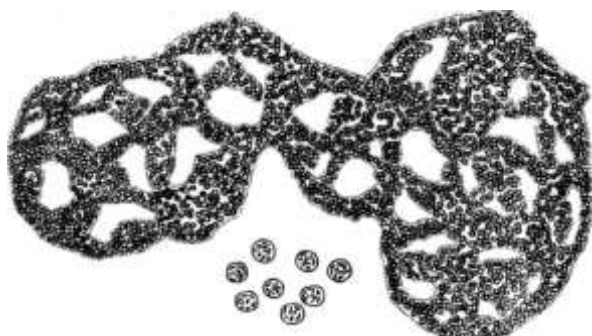
*Aphanizomenon flos-aquae*



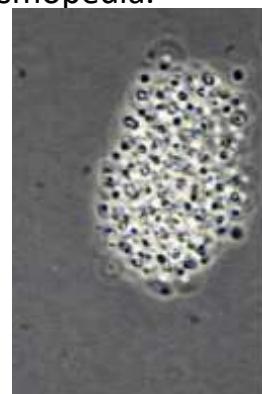
**Merismopedia elegans**



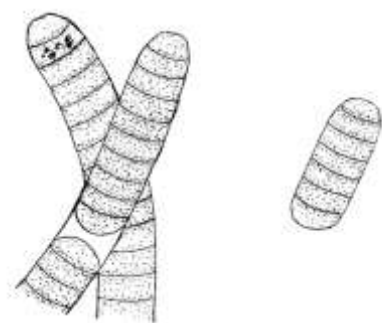
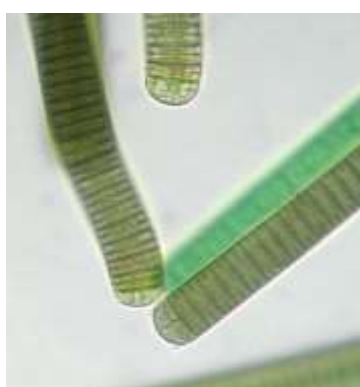
**Merismopedia.**



**Microcystis. Общий вид колонии и**



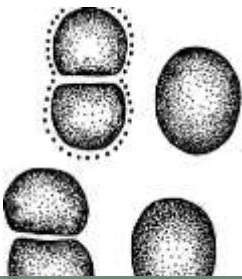
**Microcystis pulverea**



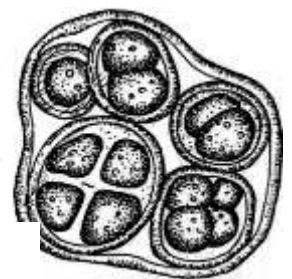
**Oscillatoria sp. Участок нити**



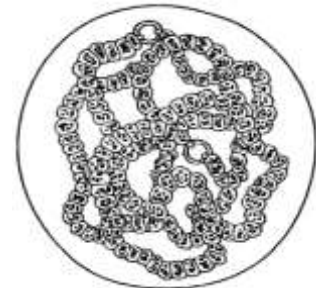
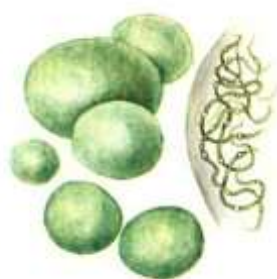
Synechocystis



Gloeotrichia



Spirulina. Участок нити



Nostoc. Внешний вид (слева) и часть таллома (справа).

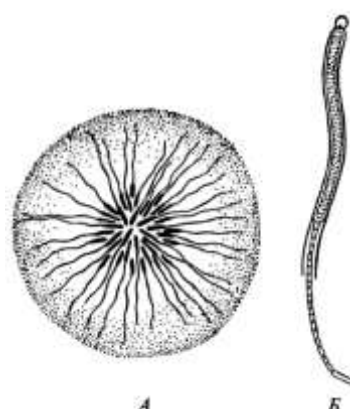
**Внешний вид.** Колонии сферические, 1-5 см в диам., ярко-сине-зеленые, оливковые, реже черно-коричневые, гладкие, внутри мягкие, иногда с полостью.

В центре колонии в слизи располагаются многочисленные извитые многоклеточные нити из бочонкообразных клеток, среди которых встречаются «пограничные клетки» (гетероцисты), несколько более крупные и блестящие.

**Местообитания.** Растет в прудах и озерах, часто образует массовые скопления.

**Распространение.** Европейская часть, Сибирь, Средняя Азия, Дальний Восток.

**Хозяйственное значение.** Съедобен.



**Глеотрихия плавающая — *Gloeotrichia natans*. Внешний вид.** Колонии более или менее шаровидные, иногда бесформенные, слизистые, мягкие, от сине-зеленых, грязно-оливковых до буроватых, в молодом состоянии сплошные, потом полые, иногда слабо инкрустированные известью. Нити внутри слизи располагаются рыхло. **Местообитания.** Встречается в стоячих пресных водоемах, сначала прикрепляется к водяным растениям, потом плавает свободно. **Распространение.** Широко распространен.

#### **Контрольные вопросы.**

1. Охарактеризуйте характерные черты строения клетки сине-зеленых водорослей.
2. Охарактеризуйте строение таллома, пигменты, запасные вещества сине-зеленых водорослей.
3. Охарактеризуйте размножение, распространение и экология сине-зеленых водорослей
4. Охарактеризуйте порядок Хроококковые (Chroococcales).
5. Охарактеризуйте порядок Осцилляториевые (Oscillatoriales).
6. Охарактеризуйте порядок Ностоковые (Nostocales).

#### **Лабораторная работа №9 (2 часа).**

**Тема:** Итоговое занятие за 2 модуль.

**Цель занятия** – контроль знаний полученных во втором модуле.

**Задачи работы:** повторить пройденный материал и ответить на контрольные вопросы.

Вопросы к итоговому занятию №2.

1. Охарактеризуйте вегетативное размножение водорослей.
2. Как происходит деление амебоидных форм
3. Как происходит деление жгутиковых форм.

4. Что такое почкование
5. Как происходит рост многоклеточного слоевища
6. Что такое фрагментация слоевища
7. Как происходит бесполое размножение
8. Как происходит половое размножение и половой процесс
9. Как происходит половой процесс, осуществляемый без образования специализированных клеток
10. Как происходит половой процесс, осуществляемый с помощью специализированных клеток - гамет
11. Охарактеризуйте жизненные циклы водорослей, не имеющих полового процесса. Приведите примеры.
12. Охарактеризуйте жизненные циклы водорослей, имеющих половой процесс. Приведите примеры.
13. Что такое смена форм развития и ядерных фаз у водорослей?
14. Охарактеризуйте характерные черты строения клетки сине-зеленых водорослей.
15. Охарактеризуйте строение таллома, пигменты, запасные вещества сине-зеленых водорослей.
16. Охарактеризуйте размножение, распространение и экология сине-зеленых водорослей
17. Охарактеризуйте порядок Хроококковые (Chroococcales).
18. Охарактеризуйте порядок Осцилляториевые (Oscillatoriales).
19. Охарактеризуйте порядок Ностоковые (Nostocales).

### **Лабораторная работа №10 (2 часа).**

#### **Тема: Общая характеристика отдела *Chlorophyta* (зеленые водоросли)**

**Цель занятия** – ознакомиться с характеристикой отдела *Chlorophyta* (зеленые водоросли)

#### **Задачи:**

1. изучить морфологию и разнообразие зеленых водорослей.
2. сделать цветные рисунки с микропрепарата в рабочих тетрадях с указанием систематического положения водоросли и типа ее морфологии.

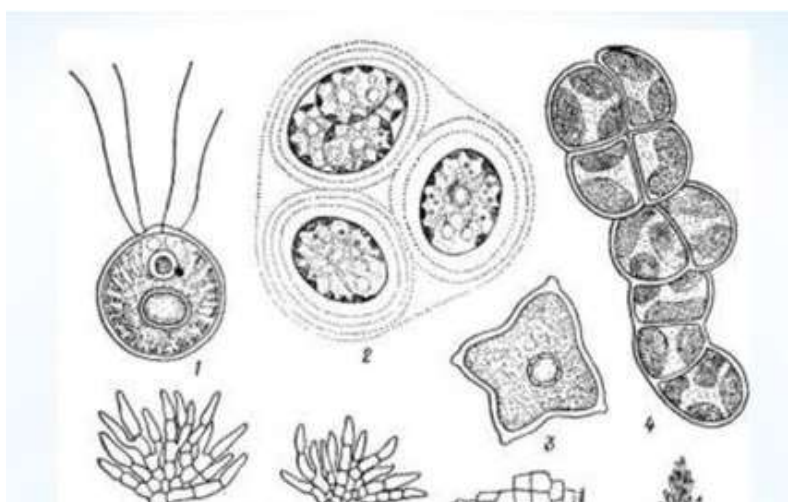
**Перечень приборов, материалов, используемых в лабораторной работе:** мультимедиа проектор, экран, компьютер, учебная доска, микроскопы световые, спиртовые горелки, предметные и покровные стёкла, красители, иглы, пипетки.

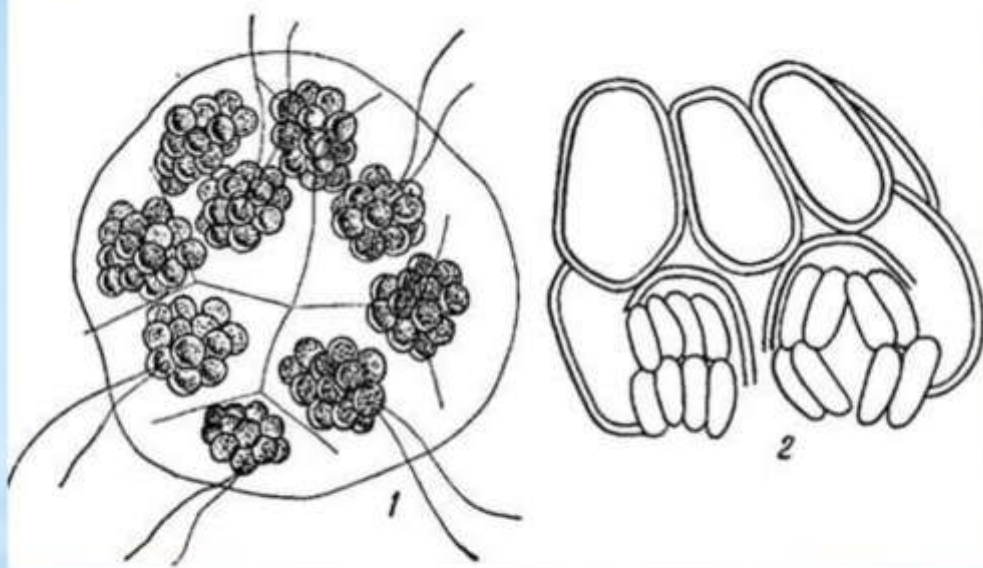
#### **Описание (ход) работы:**

##### **Отдел *Chlorophyta* (зеленые водоросли)**

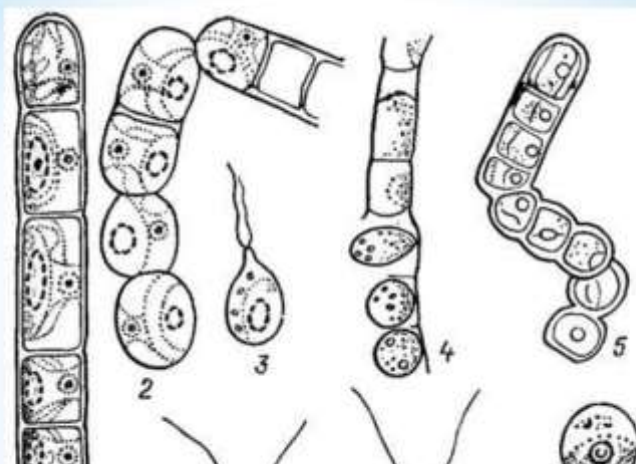
- Класс 1. Собственно зеленые водоросли (*Chlorophyceae*)

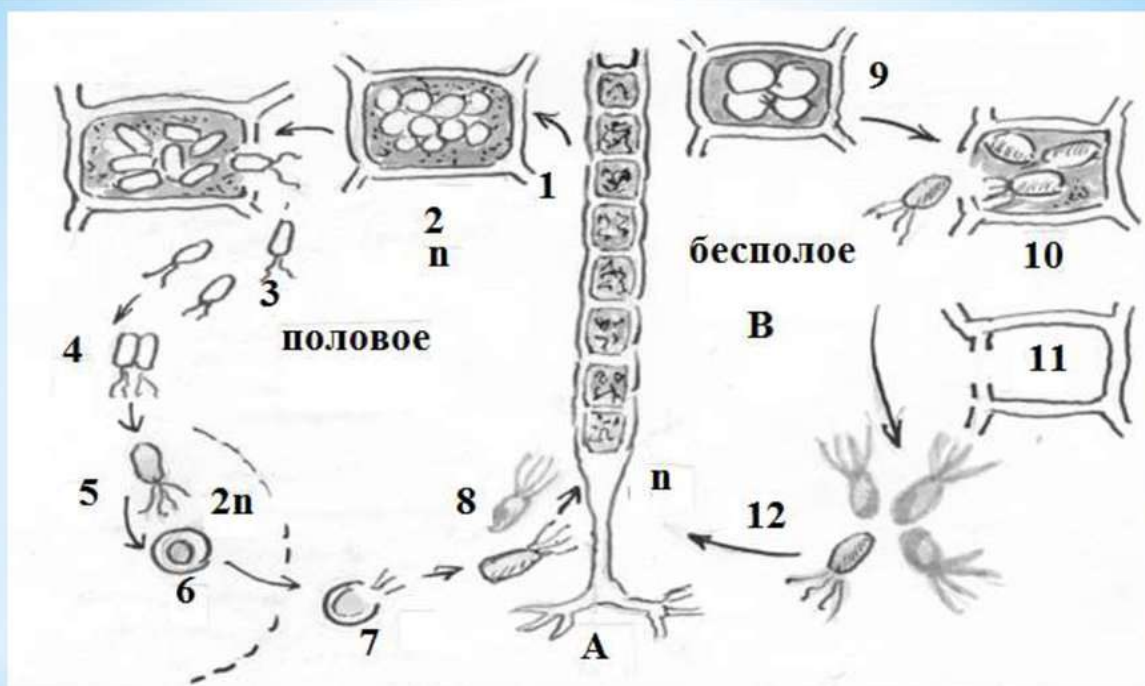
Порядок Вольвовковые (Volvocales)  
 Порядок Тетераспоровые (Tetrasporales)  
 Порядок Хлорококковые (Chlorococcales)  
 Порядок Хлоросарциновые (Chlorosarcinales)  
 Порядок Улотриковые (Ulotrichales)  
 Порядок Кладофоровые (Cladophorales)  
 Порядок Эдогониевые (Oedogoniales)  
     • Класс 2. Сифоновые водоросли (Siphonophyceae)  
 Порядок Бриопсидовые (Bryopsidales)  
 Порядок Дазикладовые (Dasycladales)  
 Порядок Сифонокладовые (Siphonocladales)  
     • Класс 3. Конъюгаты (Conjugatophyceae)  
 Порядок Мезотениевые (Mesotaeniales)  
 Порядок Гонатозиговые (Gonatozygales)  
 Порядок Зигнемовые (Zygnematales)  
 Порядок Десмидиевые (Desmidales)





Бесполое размножение ценобиальных **зелёных водорослей**:  
 1 - *Voivulina steinii* Playf.; 2 - *Scenedesmus obfusus* Meyen f. *alternans* (Reinsch)  
 Comp



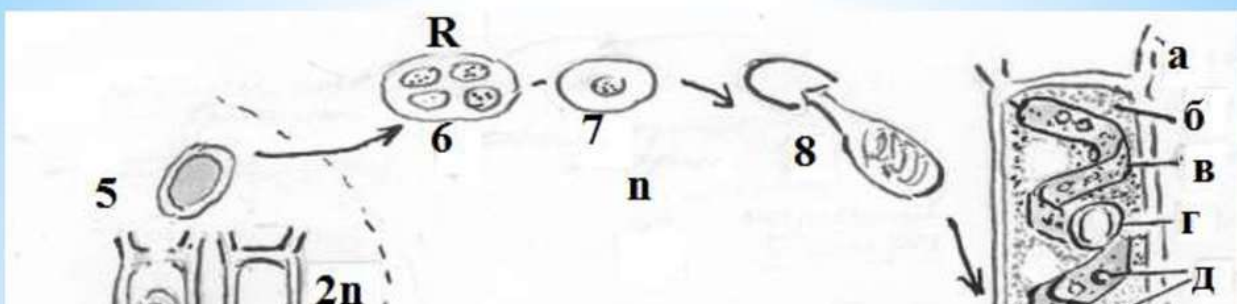


Жизненный цикл зелёной водоросли **улотрикс** (*Ulothrix*)

А-строение водоросли: 1-отдельная нить с ризоидами.

Б-половое размножение: 2-образование гамет, 3-гаметы (зооспоры), 4-слияние гамет – изогамия, 5-образование диплоидной зиготы, 6-покоящаяся зигота и последующее редукционное деление, 7-прорастание зиготы, образование гаплоидных зооспор, 8-прорастание зооспоры в растение

В-бесполое размножение: 9-образование тетрады гаплоидных зооспор, 10-выход зооспор, 11-пустая клетка, 12-образование из зооспор растения



**Контрольные вопросы:**

1. Дайте общую характеристику отдела *Chlorophyta* (зеленые водоросли)
2. Охарактеризуйте морфологию и размножение представителей класса собственно зеленые водоросли (*Chlorophyceae*).
3. Охарактеризуйте морфологию и размножение представителей класса Сифоновые водоросли (*Siphonophyceae*).
4. Охарактеризуйте морфологию и размножение представителей класса конъюгаты (*Conjugatorphyceae*).

**Лабораторная работа №11 (2 часа).**

**Тема: Общая характеристика отдела *Bacillariophyta* (диатомовые водоросли)**

**Цель занятия** – ознакомиться с характеристикой отдела *Bacillariophyta* (диатомовые водоросли)

**Задачи:**

1. изучить морфологию и разнообразие диатомовых водорослей.
2. сделать рисунки в рабочих тетрадях с указанием систематического положения водоросли и типа ее морфологии.

**Перечень приборов, материалов, используемых в лабораторной работе:** мультимедиа проектор, экран, компьютер, учебная доска, микроскопы световые, спиртовые горелки, предметные и покровные стёкла, красители, иглы, пипетки.

### Описание (ход) работы:

**Диатомовые водоросли**, или **диатомеи**, или **бацилларнофициевые водоросли** — группа водорослей, отличающаяся наличием у клеток своеобразного «панциря», состоящего из диоксида кремния. Всегда одноклеточны, но встречаются колониальные формы. Обычно планктонные или перифитонные организмы, морские и пресноводные.

Являясь важнейшей составляющей морского планктона, диатомовые создают до четверти всего органического вещества планеты.

Особенности строения. Только коккоиды, форма разнообразна. В основном одиночные, реже — колониальные. Оболочка клетки не гомогенна. Снаружи панциря, как и внутри него, располагается тонкий слой органического вещества. Традиционно, диатомовые водоросли делят на две группы — пеннатные, обладающие билатеральной симметрией, и центрические, с радиальной симметрией.

Покровы. Для диатомовых характерно наличие особого состоящего из кремнезёма покрова — «панциря». Кроме кремнезёма, в состав панциря входит небольшое количество железа, алюминия, магния и органических веществ. У морских планктонных диатомей вещество панциря содержит 95,6 %  $\text{SiO}_2$  и 1,5 %  $\text{Al}_2\text{O}_3$  или  $\text{Fe}_2\text{O}_3$ . В редких случаях (например, у *Phaeodactylum tricornutum*) кремнезём отсутствует. Поверхность панциря покрыта тонким пектиновым слоем.

Панцирь состоит из двух половинок, большей и меньшей, входящих друг в друга как части чашки Петри. При делении половинки панциря расходятся, и новые половинки формируются в борозде деления. У обеих дочерних клеток старая половинка панциря становится большей (эпитекой, см. ниже), а меньшая достраивается заново. При этом размеры клеток в ряду делений постепенно уменьшаются. Восстановление размера происходит при половом размножении<sup>[7]</sup> или через стадию образования спор.

По типу симметрии клетка диатомовой водоросли, если рассматривать её со створки, может быть:

- радиальной (актиноморфной), такой тип симметрии характерен для центрических диатомей,
- билатеральной (зигоморфной), у пеннатных диатомей. Чаще концы створок одинаковые (изопольные створки), иногда концы створок различаются по форме (гетеропольные створки).

При описания панциря используется следующая терминология:

Эпитека — бо́льшая половинка панциря, его «крышечка», гипотека — меньшая его половинка. Поверхность створки эпитеки называют эпивальва, гипотеки — гиповальва. Поясковый ободок эпитеки — эпицингулом, гипотеки — гипоцингулом. Оба поясковых ободка, вложенные друг в друга, образуют пояс. На изображении различают вид панциря со створки и вид панциря с пояса.

Створка обычно плоская, её край называют загибом створки. Между поясковым ободком и загибом створки могут развиваться дополнительные один или несколько вставочных ободков. Количество вставочных ободков может увеличиваться при росте клетки, самый молодой из них располагается возле загиба створки. Вставочные ободки могут быть кольцевыми, воротничковыми или состоять из нескольких частей — полукольцевые, ромбовидные, чешуйчатые. На вставочных ободках могут развиваться направленные внутрь клетки неполные перегородки — септы. Септы всегда имеют одно или несколько отверстий<sup>[1]</sup>.

Многие пеннатные диатомеи имеют шов — центральную щель, проходящую вдоль створки. Шов может быть S-образным. В области шва могут иметься утолщения панциря: центральный узелок и полярные узелки. Некоторые пеннатные диатомеи на месте шва имеют участок, лишённый орнамента — осевое поле. Здесь может формироваться ложный шов — продольное ребро панциря. Диатомеи, лишённые шва, называют бесшовными.

**Хлоропласты.** У диатомовых хлоропласты разнообразной формы, обычно пристенные. У центрических диатомей они обычно многочисленные, мелкие, у пеннатных крупные, часто лопастные. Хлоропласты имеют типичное для охрофитов строение. Пиреноидов может быть несколько, они выступают за пределы хлоропласта и иногда пронизаны тилакоидами.

Окраска хлоропластов бурая, желтоватая или золотистая. Она обусловлена тем, что зелёные хлорофиллы маскируются добавочными каротиноидами (бурый пигмент диатомин;  $\beta$ ,  $\epsilon$  — каротины; ксантофиллы: фукоксантин, неофукоксантин, диадиноксантин, диатоксантин). У большинства диатомей содержатся две формы хлорофилла с:  $s_1$  и  $s_2$ . У ряда форм хлорофилл  $s_1$  может замещаться хлорофиллом  $s_3$  (найден также у примнезиофитовых и пелагофициевых). У некоторых видов могут присутствовать все три формы хлорофилла с, в то время как у других форма только одна.

**Вегетативное размножение.** Вегетативное размножение диатомей происходит путём простого митотического деления. Цитокинез имеет ряд особенностей, связанных с наличием панциря (см. формирование панциря). Поскольку получаемая от родительской клетки половинка панциря у дочерней становится эпитекой, а гипотека достраивается заново, размеры одной из клеток остаются равными родительской, а второй становятся меньше. В ряде последовательных делений размеры клеток в популяции уменьшаются, а исходные максимальные размеры восстанавливаются в процессе полового воспроизведения, связанного с формированием ауксоспор. Ауксоспоры могут возникать автогамно за счёт слияния двух гаплоидных ядер одной клетки или апогамно (из вегетативных клеток). В редких случаях возможен выход цитоплазмы из панциря и формирование его заново — вегетативное укрупнение<sup>1</sup>.

**Споры и покоящиеся клетки.** При наступлении неблагоприятных условий некоторые диатомовые могут формировать споры и покоящиеся клетки. Эти структуры богаты запасными веществами, которые потребуются при прорастании. Покоящиеся клетки морфологически близки к вегетативным клеткам, в то время как панцирь спор становится более толстым, округляется, изменяется его орнаментация. Покоящиеся клетки могут возникать в условиях с низким содержанием растворённого кремния, а споры, наоборот, требуют наличия достаточного количества кремния для построения собственной толстой оболочки. Покоящиеся клетки формируются чаще пресноводными центрическими и пеннатными диатомеями, в то время как споры — центрическими морскими диатомовыми. И покоящиеся клетки, и споры могут выживать десятилетиями. При их прорастании для формирования нормального панциря требуется два митоза с дегенерацией ядер. Споры морских диатомей играют важную роль в транспорте органического углерода и кремния в осадочные отложения.

При образовании спор клетка теряет вакуоли, и размер споры оказывается меньше исходной клетки.

Половым путем размножаются крайне редко.

Многие шовные пеннатные и некоторые центрические диатомеи способны ползать по субстрату.

Диатомеи широко распространены во всевозможных биотопах. Они живут в океанах, морях, солоноватых и различных пресных водоёмах: стоячих (озёрах, 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.

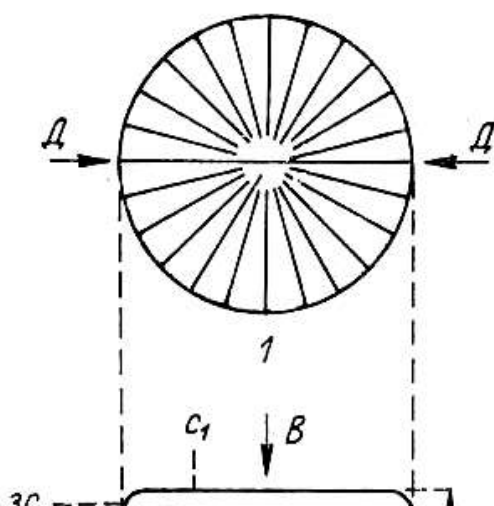
Диатомовые в водных экосистемах доминируют над другими микроскопическими водорослями круглый год. Они обильны как в планктоне, так и в перифитоне и бентосе. В планктоне морей и океанов преобладают центрические диатомеи, хотя к ним примешиваются и некоторые пеннатные. В планктоне пресных водоёмов, наоборот, 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. Диатомеи занимают господствующее положение среди обрастаний высших растений и макроскопических водорослей в пресных водоёмах 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.

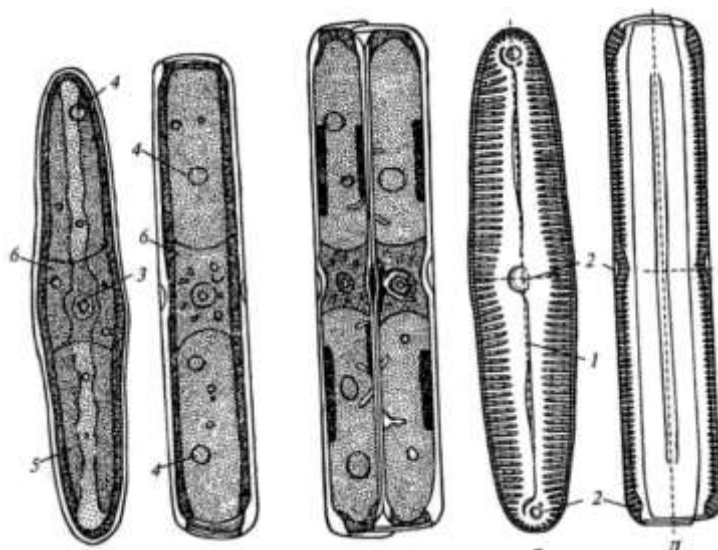
Видовой состав диатомей в водоёмах определяется комплексом абиотических факторов, из которых большое значение в первую очередь имеет солёность воды. Не менее важным фактором для развития диатомей являются температура, степень освещённости и качество света. Диатомовые вегетируют в диапазоне 0—70°C, но 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.

### Схема строения панциря диатомовых водорослей

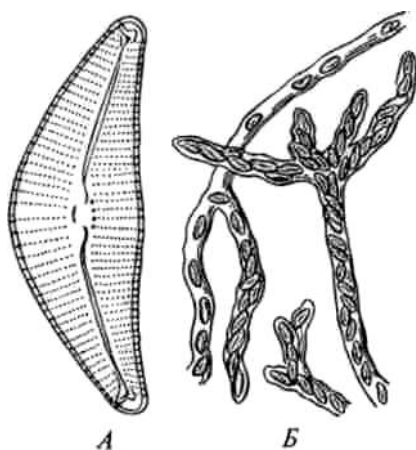


- 1 – вид со стороны эпитеки;
- 2 – вид со стороны пояса;
- ДД – диаметр панциря;
- ВВ – центральная ось панциря;
- с1 – створка эпитеки;
- э – эпитека;
- г – гипотека;

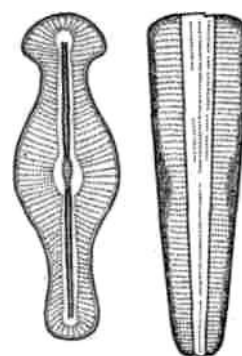


### **Pinnularia:**

*A, B* — вид клетки со створки и с пояска; *B* — деление пиннуларии: две дочерние клетки с пояска; *Г, Д* — вид панциря со створки и с пояска; *1* — шов; *2* — узелок; *3* — ядро; *4* — капли масла; *5* — хлоропласт; *6* — цитоплазматический мостик



**Cymbella.** Панцирь (*A*) — вид со створки. *Encyonema.* Колонии в слизистых трубках (*Б*)



### **Gomphonema:**

*A* — вид со створки;  
*Б* — вид с пояска.

### **Контрольные вопросы.**

1. Охарактеризуйте характерные черты строения клетки диатомовых водорослей
2. Чем отличаются эпитека и гипотека? И что это такое?
3. Охарактеризуйте строение панциря, пигменты, запасные вещества диатомовых водорослей.
4. Охарактеризуйте размножение, распространение и экология диатомовых водорослей.

### **Лабораторная работа №12 (2 часа).**

**Тема:** Общая характеристика отдела *Euglenophyta* (эвгленовые водоросли)

**Цель занятия** – ознакомиться с характеристикой отдела *Euglenophyta* (эвгленовые водоросли).

**Задачи:**

1. изучить морфологию и разнообразие эвгленовых водорослей.
2. сделать цветные рисунки с микропрепарата в рабочих тетрадах с указанием систематического положения водоросли и типа ее морфологии.

**Перечень приборов, материалов, используемых в лабораторной работе:** мультимедиа проектор, экран, компьютер, учебная доска, микроскопы световые, спиртовые горелки, предметные и покровные стёкла, красители, иглы, пипетки.

### **Описание (ход) работы:**

**Эвгленовые** - класс протистов, объединяющий около 1000 одноклеточных, реже колониальных видов. Эвгленовые обитают в пресных водоёмах по всему миру. Небольшое число представителей приурочены исключительно к солоноватым и морским водам — роды *Eutreptia*, *Eutreptiella*, *Klebsina*, отдельные виды других родов, где они встречаются в планктоне, зарослях прибрежных водорослей и интерстициали песчаных пляжей. Эвгленовые — микроскопические одноклеточные организмы, размеры которых измеряются десятками микрон. Клеточная стенка отсутствует, гликокаликс обычно присутствует и бывает хорошо развит. Форму клетки поддерживают специализированные структуры кортикальной (поверхностной) цитоплазмы, образующие характерный для этой группы тип покровов — эвгленоидную пелликулу, или кутикулу. Пелликула состоит из параллельных эластичных белковых лент, имеющих связи между собой и с подстилающими их микротрубочками. Белковые ленты характеризуются S-образным сечением и огибают клетку по спирали, придавая её поверхности характерную форму. Элементы пелликулы многих эвгленовых сохраняют взаимную подвижность, благодаря чему обеспечивают одну из форм движения — метаболию, в ходе которой по телу распространяются крупные перистальтические волны. Эвгленовые используют метаболию для движения по субстрату, фаготрофные формы (например, *Peranema*) могут прибегать к ней при заглатывании особенно крупных жертв. Представители с очень плотной пелликулой к метаболитам не способны.

С плазмалеммой соединены слизистые тела, содержимое которых используется для смазки поверхности тела при движении и образовании пальмеллоидных форм. Свободноплавающие трахеломонады и стромбомонады выделяют вокруг клетки слизистый домик углеводной или белковой природы, часто инкрустированный солями железа или марганца. У некоторых эвгленовых присутствуют мукоцисты.

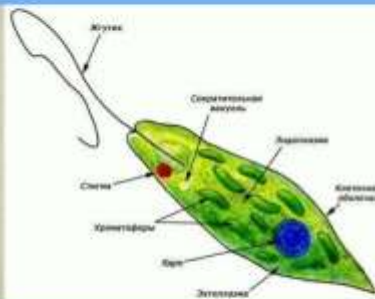
На переднем конце клетки расположено крупное впячивание состоящее из узкого канала и обширного резервуара. Резервуар — единственный участок клетки эвгленовых, где нет пелликулы. С ним ассоциирован комплекс сократительной вакуоли и цитостом. У фотосинтетических представителей к дорсальной стенке резервуара прилегает стигма, состоящая из нескольких (реже из одной-двух) покрытых мембраной глобул каротиноидов (обычно бета-каротина).

Жгутики отходят от дна резервуара и выходят наружу через канал. Как правило, эвгленовые обладают двумя неравными жгутиками (реже жгутик один либо их нет вовсе). Мастигонемы присутствуют и расположены в три ряда, которые образуют спираль. Параллельно аксонеме расположен белковый парафлагеллярный тяж, гомологичный парафлагеллярному тяжу кинетопластид. У фотосинтетических представителей вблизи основания длинного жгутика, напротив стигмы, присутствует фоторецептор — кристаллоподобное парафлагеллярное тельце.

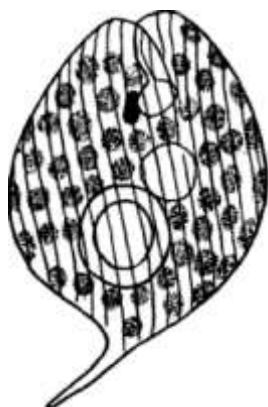
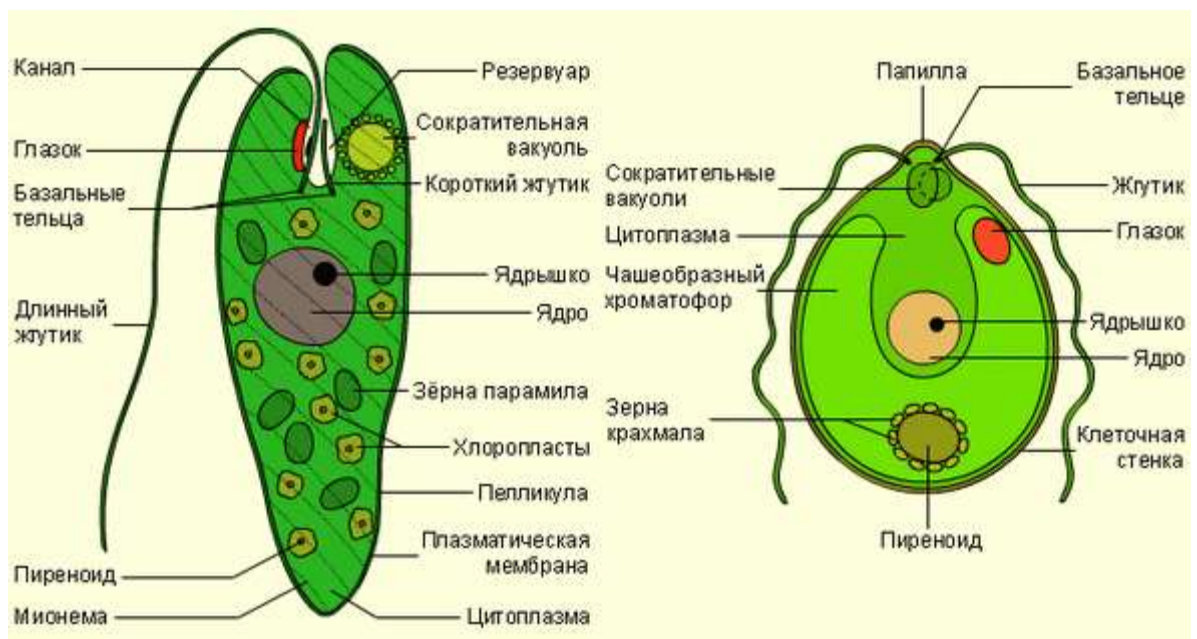
Согласно современным представлениям для многих современных бесцветных эвгленовых гететрофное (осмотрофное или фаготрофное) питание первично. Хлоропласты, при их наличии, одеты тремя мембранами. Наружную называют эндоплазматическим ретикулумом хлоропласта, причём он не соединён с ядерным эндоплазматическим ретикулумом. Согласно теории симбиогенеза, мембрана эндоплазматического ретикулума — это плазмалемма прازیновой зелёной водоросли, поглощенной предком фотосинтетических эвгленовых, либо мембрана фагосомы хозяина. При длительном пребывании в темноте эвгленовые утрачивают хлоропласты.

Основным запасным веществом служит полисахарид парамилон, у ряда представителей также описаны гликоген, хризоламинарин и липидные капли.

## Отдел Эвгленовые водоросли



- Могут быть как фотоавтотрофами и сами создавать органические вещества, так и гетеротрофами (питаться готовыми органическими веществами)
- Хроматофоры аналогичны хлоропластам высших растений
- Есть оболочка, пелликула



*Phacus.*



*Trachelomonas.*



*Euglena*

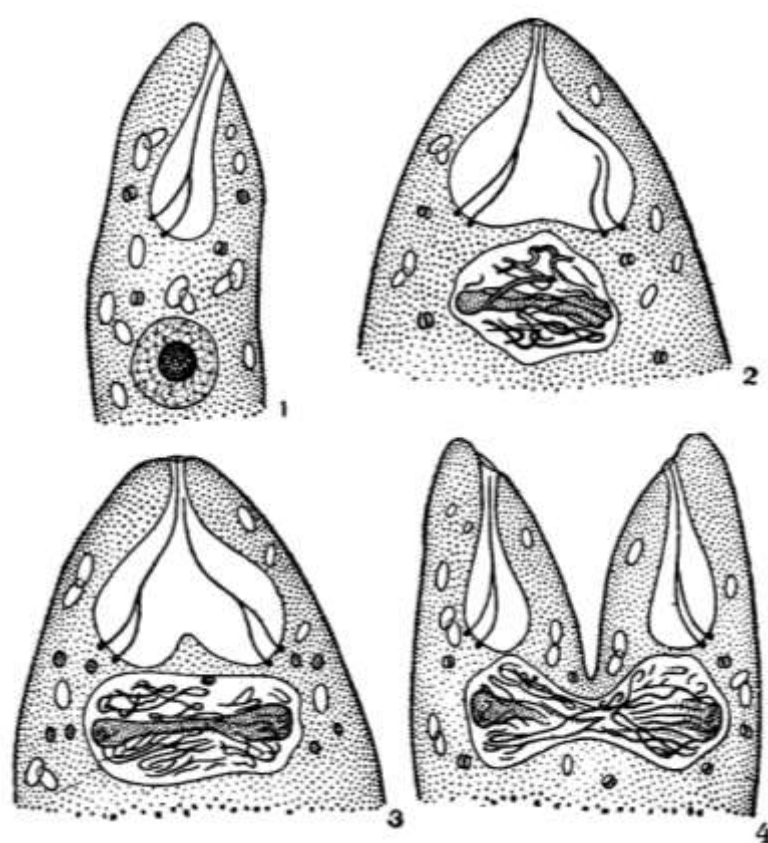


Схема деления клетки эвглены:

1 — клетка перед делением; 2 — метафаза; 3 — анафаза; 4 — начало продольного разделения клетки.

### Контрольные вопросы.

1. Охарактеризуйте характерные черты строения клетки эвгленовых водорослей
2. Охарактеризуйте строение пигменты и запасные вещества эвгленовых водорослей.
3. Охарактеризуйте размножение, распространение и экологию эвгленовых водорослей.

### Лабораторная работа №13 (2 часа).

**Тема: Общая характеристика отделов *Dinophyta* (динофитовые водоросли) и *Cryptophyta* (криптофитовые водоросли)**

**Цель занятия** – ознакомиться с характеристикой отделов *Dinophyta* (динофитовые водоросли) и *Cryptophyta* (криптофитовые водоросли)

#### Задачи работы:

1. изучить морфологию и разнообразие представителей отделов *Dinophyta* (динофитовые водоросли) и *Cryptophyta* (криптофитовые водоросли)
2. сделать цветные рисунки с микропрепарата в рабочих тетрадях с указанием систематического положения водоросли и типа ее морфологии.

**Перечень приборов, материалов, используемых в лабораторной работе:** мультимедиа проектор, экран, компьютер, учебная доска, микроскопы световые, спиртовые горелки, предметные и покровные стёкла, красители, иглы, пипетки.

#### Описание (ход) работы:

### ОТДЕЛ КРИПТОФИТОВЫЕ ВОДОРОСЛИ (CRYPTOPHYTA)



**Криптофитовые водоросли, или криптомонады,**  
или **криптофиты** (лат. *Cryptophyta*), —

группа одноклеточных эукариотических фотосинтезирующих организмов, включающая около 165 видов, которой традиционно присваивают ранг типа. Почти все криптофитовые имеют монадную форму с дорсовентральным строением, несут два неравных жгутика. Покровы клетки представлены перипластом, имеются стрекательные структуры (эжектосомы). Хлоропласты окружены четырьмя мембранами и содержат редуцированное ядро — нуклеоморф. Основные фотосинтетические пигменты — хлорофиллы *a*, *c*<sub>2</sub>, а также каротиноиды и фикобилины. Митоз обычно открытый, без центриолей, размножение в основном — вегетативное (делением клеток пополам).

Криптофитовые водоросли обитают как в морских, так и в пресных водах, могут вызывать цветение воды.

Большинство криптофитовых — одноклеточные подвижные организмы монадной формы с дорсовентральным строением и жгутиками. Своё название группа получила за очень маленькие размеры (от 3 до 50 мкм), которые делают их малозаметными (др.-греч. *κρυπτός* — скрытый и др.-греч. *μόνος* — одинокий). У некоторых представителей в жизненном цикле имеется пальмеллоидная стадия (например, у *Cryptomonas* и *Chroomonas*). Лишь один вид — *Bjornbergiella hawaiiensis* — формирует простые нитчатые талломы. Среди криптофит известны неподвижные в вегетативном состоянии колониальные и одноклеточные коккоидные организмы (однако существование таких форм оспаривается).

Клетка типичной криптофитовой водоросли уплощённая, с выпуклой спинной и вогнутой брюшной сторонами. Форма клеток разнообразна: яйцевидная, эллипсоидная, грушевидная, бобовидная, веретеновидная. Передний конец клетки скошен, от него отходит продольная борозда, не доходящая до заднего конца. Наличие борозды и её длина используются в качестве признаков для определения родов.

У некоторых представителей на переднем конце тела имеется мешковидная *глотка*, или *вестибулум*, или *крипта*. У разных форм глотка имеет различную длину, она может проходить вдоль или поперёк тела. Иногда она разветвляется; у некоторых видов криптофит глотка укреплена цитоскелетными образованиями — электронно-плотными пластинами. Функциональное значение глотки до сих пор неясно; во всяком случае, у большинства фототрофных форм никогда не наблюдался захват ею каких-либо частиц.

Криптофиты размножаются, главным образом, вегетативно — путём деления клетки надвое с помощью борозды деления, причём втягивание плазмалеммы начинается с заднего конца клетки. В большинстве случаев делящаяся клетка сохраняет подвижность. Наибольшая скорость роста для многих криптофит — одно деление в день при температуре около 20 °C.

Половой процесс описан у немногих видов, может протекать в форме изогамии. У *Chroomonas acuta* описана хологамия, то есть вегетативные клетки функционируют как гаметы. Слияние клеток происходит на брюшной стороне, причём задний конец одной клетки прикрепляется к середине другой. После слияния клеток формируется четырёхжгутиковая зигота, которая делится, вероятно, мейозом. У *Proteomonas sulcata* описан гетероморфный гаплодиплонтный жизненный цикл, в котором имеются как гаплоидная, так и диплоидная стадии. Обе стадии различаются по размеру, структуре перипласта и строению жгутикового аппарата (остальные криптофиты — гаплоидные организмы). Однако у этого вида до сих пор не открыты оплодотворение и мейоз.

При неблагоприятных условиях (дефицит азота, избыточное освещение) внутри клеток формируются толстостенные цисты

Криптофиты — планктонные организмы, иногда они встречаются в иле солёных озёр и детрите в пресных водоёмах. Большая часть из них может жить в широком температурном диапазоне, однако некоторые виды *Rhodomonas* могут жить только при строго определённых температурах. Виды рода *Cryptomonas* криофильны, они способны жить и размножаться на поверхности льда и снега. *Chroomonas africana* не утрачивает жизнеспособности при перенесении из морской воды в пресную. Криптофиты устойчивы к загрязнению, они встречаются даже в сточных водах и навозной жиже.

По сравнению с другими водорослями, криптофиты чрезвычайно чувствительны к избыточному освещению, поэтому они часто формируют глубоководные популяции в чистых олиготрофных озёрах. В высокогорных водоёмах и северных озёрах криптофиты встречаются в воде в течение всей зимы. Поскольку лёд и снег пропускают очень мало света, они собираются в поверхностных слоях воды, чтобы получить достаточное для фотосинтеза количество света. Выживание в условиях такой низкой освещённости обеспечивается не только высокой эффективностью фотосинтетической системы, но также низкой скоростью клеточного дыхания при низких температурах и снижением поедания криптофит зоопланктоном в условиях зимы. Весной, когда снег тает и освещённость арктических и горных водоёмов повышается, криптофиты страдают от повышенной освещённости, и большая часть их биомассы уходит в более глубокие слои воды.

Криптофиты нередко совершают суточные миграции в вертикальном направлении с амплитудой менее 5 м. *Cryptomonas*, обитающие в небольших лесных озёрах, утром демонстрируют положительный фототаксис и перемещаются в верхний слой воды, бедный фосфором. Далее криптофиты уходят из самых верхних слоёв, избегая избыточного освещения, и перемещаются в богатый фосфором нижний слой холодной воды (гиполимнион). Этот цикл миграций также помогает криптофитам избежать поедания зоопланктоном.

Криптофиты — доминирующая группа водорослей в покрытых льдами пресноводных водоёмах Антарктики, где они могут составлять до 70 % биомассы фитопланктона. В таких водоёмах наблюдается значительное расслоение воды, поскольку факторы, способные вызывать движение воды (ветер, изменение температуры воды), отсутствуют. Криптофиты доминируют в самых нижних слоях, где в течение зимы они ведут гетеротрофный образ жизни и поглощают одну бактерию в час путём фагоцитоза. Летом криптофиты миксотрофны. Залогом выживания криптофитов в таких условиях является то, что они всё время находятся в вегетативном состоянии, а не уходят в покоящиеся формы. Находясь в вегетативной форме, популяция может быстро отреагировать на улучшение условий и приход короткого антарктического лета<sup>[47]</sup>. Летом, когда начинается приток воды от таяния ледников, криптофиты вызывают локализованные цветения в антарктических водах. Цветение воды, вызванное криптофитовыми водорослями, было зафиксировано и в Белом море.

Очень редко криптофиты живут в океанических водах при температуре 22 °C и выше, они отсутствуют в горячих источниках и гиперсолёных водоёмах. Пресноводные криптофиты населяют искусственные и естественные водоёмы со стоячей водой, где также избегают сильно освещённых слоёв воды. Бесцветные формы распространены в водах, загрязнённых органикой, и могут служить показателями загрязнения воды органическими веществами.

Среди криптофит имеются виды, населяющие болота с низкими значениями pH, однако ряд видов не обладает избирательностью по отношению к pH: так, *Chilomonas* живёт при pH 4,1—8,4.

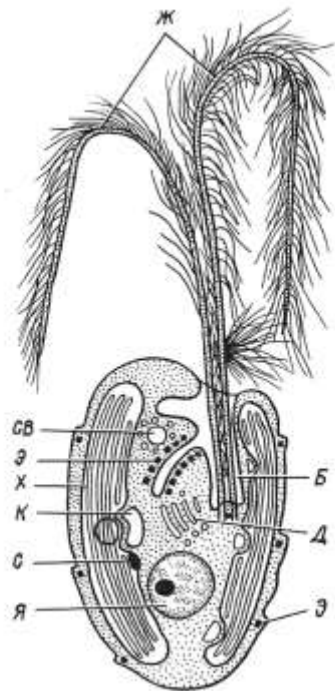
Некоторые криптомонады обитают в пищеварительном тракте домашних животных.

Криптофиты живут в качестве эндосимбионтов в клетках инфузории *Myrionecta rubra*. Эта инфузория может вызывать нетоксичное красное цветение воды в зоне апвеллинга. Цвет обусловлен красновато-коричневыми хлоропластами эндосимбионта. Криптофитовая водоросль, находящаяся внутри инфузории, окружена двойной мембраной (плазмалемма водоросли и пищеварительная вакуоль клетки-хозяина) и функционирует как полноценный автотроф. Ей присущи все особенности строения криптофитовых водорослей, но она лишена перипласта, жгутикового аппарата и эжектом. Инфузория, содержащая эндосимбионтов-криптофит, целиком полагается на них в своём питании и утрачивает клеточный рот.

Некоторые криптофиты являются эндосимбионтами некоторых динофлагеллят (например, *Dinophysis*<sup>1</sup>), причём в некоторых случаях у них может сохраняться ядро криптофитовой водоросли, а в других случаях сохраняются только пластиды.

#### *Значение в природе и жизни человека*

Криптофиты имеют большое значение в круговороте кислорода, углерода, азота и фосфора в водоёмах, в синтезе органики из минеральных веществ. Криптофиты служат пищей для различных представителей зоопланктона, которым, в свою очередь, питаются рыбы. Ветвистоусые рачки интенсивно питаются криптофитами в эвтрофных прудах в зимнее время. Однако цветение воды в прудах, обусловленное *Cyanomonas*, приводило к массовой гибели сомов. В настоящее время криптофиты находят применение в исследовательской сфере.



**Я – ядро; Х – хлоропласт;**

**С – стигма; К – зерна крахмала;**

**СВ – сократительная вакуоль;**

**Б – борозда; Д – диктиосомы;**

**Э – эджектосомы; Ж - жгутики**



Строение хлоропласта криптофит

## ОТДЕЛ ДИНОФИТОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ (DINOPHYTA)

**Динофлагелляты**, или **динофитовые водоросли**, или **динофиты**, или **перидинеи**, или **панцирные жгутиконосцы** (лат. Dinoflagellata syn. Dinophyta, Peridinea), — крупная группа протистов из надтипа альвеолят (Alveolata), которой традиционно присваивают ранг типа. Известно около 4000 ископаемых и более 2500 современных видов, из которых 90 % обитает в морях, остальные — в пресных водах. Около половины представителей — свободноживущие фотосинтезирующие организмы, однако известны и бесцветные гетеротрофные формы, и паразитические динофлагелляты. Некоторые виды являются симбионтами коралловых полипов и двусторчатых моллюсков.

Динофлагелляты представлены преимущественно одноклеточными монадными формами, подвижные клетки снабжены двумя неравными жгутиками. Клеточные покровы представлены амфиесмой (текой), состоящей из везикул, которые залегают под плазмалеммой. Митохондрии с трубчатыми кристами. Хлоропласты у разных представителей имеют различное происхождение и характеризуются различными фотосинтетическими пигментами. Обычно они окрашены в жёлто-бурый цвет, поскольку, кроме зелёных хлорофиллов, имеют дополнительные пигменты — например, **перидинин**<sup>[en]</sup>. Геном хлоропластов часто фрагментирован на короткие кольцевые хромосомы. У многих видов имеется стигма (глазок) различного строения. Как правило, осморегуляцию осуществляют уникальные органеллы — **пузулы**. Нередко имеются стрекательные структуры (трихоцисты и другие). Пресноводные формы запасают крахмал, морские — липиды и стеролы.

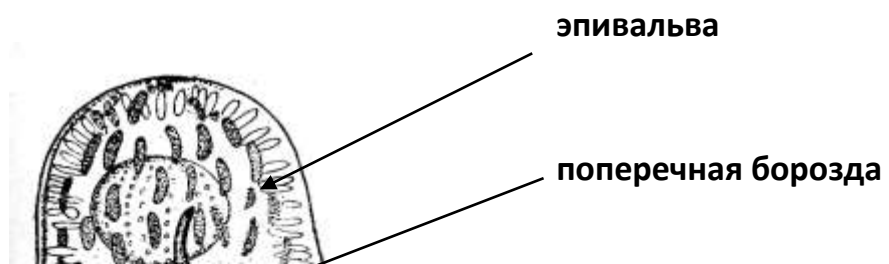
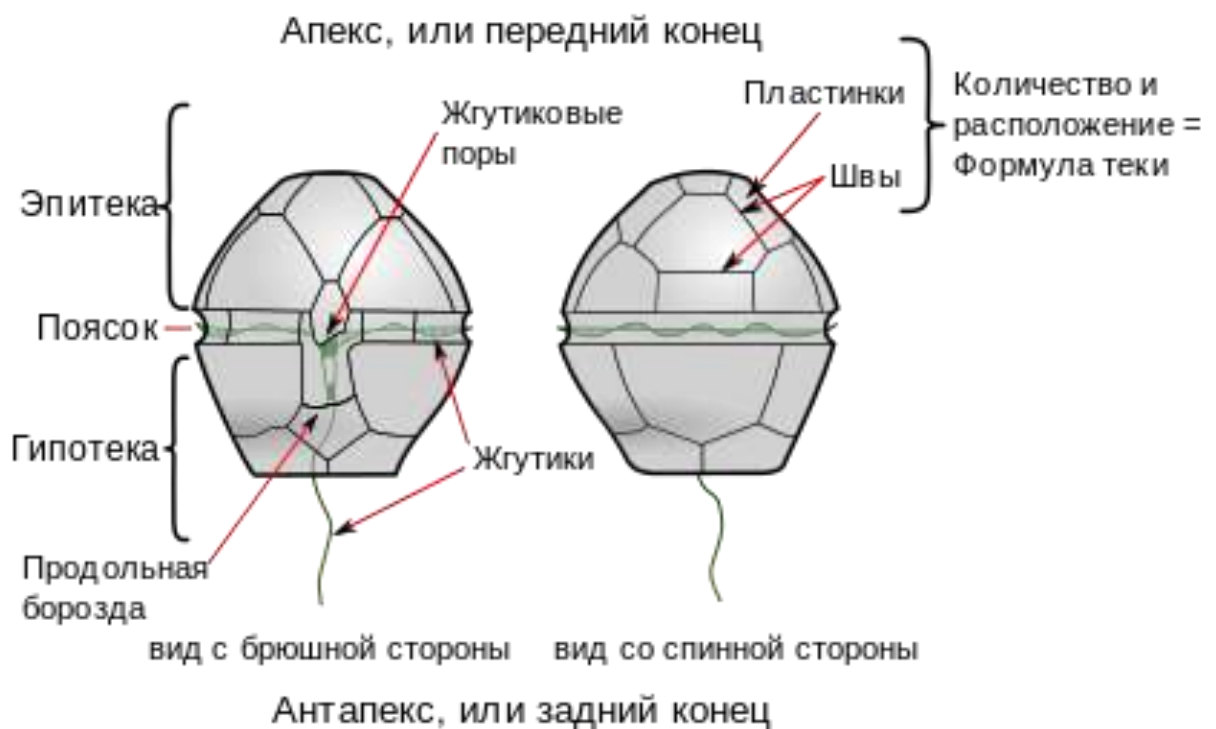
Хромосомы динофлагеллят обычно конденсированы в течение всего клеточного цикла и лишены типичных эукариотных гистонов. Митоз закрытый, метафазная пластинка не образуется. Отличительной особенностью динофлагеллят, не встречающейся среди других эукариот, является частичное замещение тимина в их ядерной ДНК другим азотистым основанием — 5-гидроксиметилурацилом.

Размножение чаще всего происходит продольным делением клетки надвое. Бесполое размножение — зооспорами и апланоспорами. У некоторых видов описан половой процесс. У большинства представителей жизненный цикл гаплобионтный с зиготической

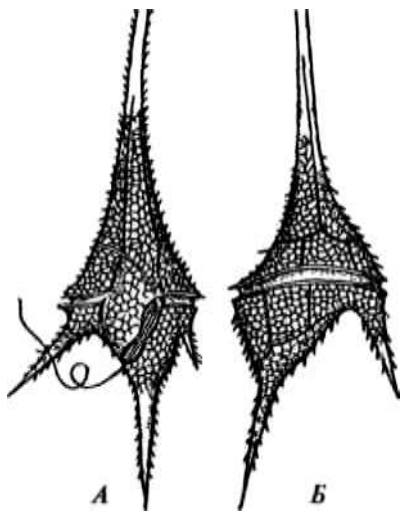
редукцией, но есть и исключения. Многие виды способны образовывать покоящиеся формы (цисты).

Многие виды способны к биолюминесценции. Кроме того, часто в клетках динофлагеллят образуются токсины — например, гониатоксин. Данный токсин имеет свойство накапливаться в тканях моллюсков, ракообразных, рыб, что приводит к отравлению животных, питающихся ими, а также человека, если он употребит их в пищу.

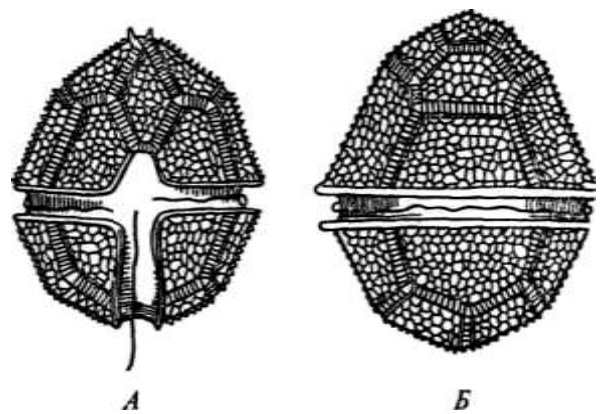
Динофлагелляты играют важную роль в биоценозах морей и океанов, выступая, наряду с диатомеями, в качестве основных первичных продуцентов. Фототрофные динофлагелляты способны вызывать цветение воды, а массовые вспышки их численности в прибрежных водах ответственны за возникновение «красных приливов». Паразитические динофлагелляты иногда служат причиной эпизоотий в популяциях рыб и ракообразных.



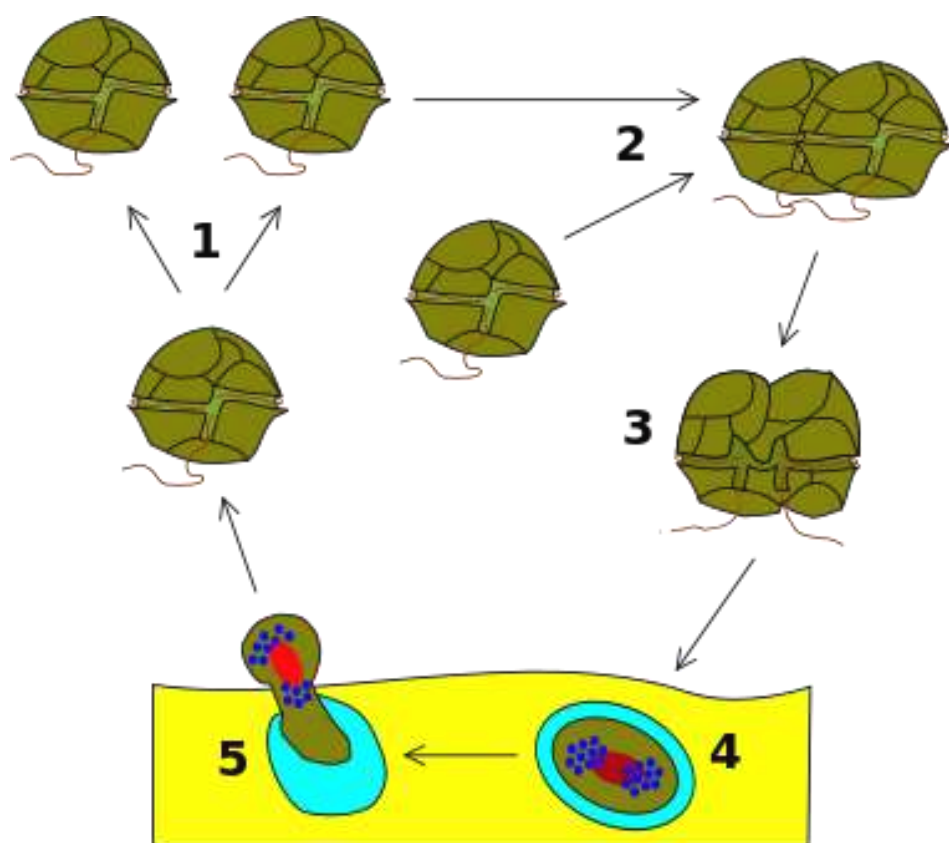
### Внешнее строение типичной динофлагелляты



*Ceratium*. Вид клетки с  
брюшной (А) и спинной (Б)



*Peridinium*. Вид клетки с  
брюшной (А) и спинной (Б)



Типичный жизненный цикл динофлагеллят. 1 — деление надвое, 2 — половой процесс, 3 — планозигота, 4 — период покоя планозиготы, 5 — деление планозиготы мейозом

### Контрольные вопросы.

1. Охарактеризуйте характерные черты строения клетки криптофитовых водорослей
2. Охарактеризуйте строение пигменты и запасные вещества криптофитовых водорослей
3. Охарактеризуйте размножение, распространение и экологию криптофитовых водорослей
4. Охарактеризуйте характерные черты строения клетки динофитовых водорослей
5. Охарактеризуйте строение пигменты и запасные вещества динофитовых водорослей
6. Охарактеризуйте размножение, распространение и экологию динофитовых водорослей

**Лабораторная работа №14 (2 часа).**

**Тема:** Итоговое занятие за 3 модуль.

**Цель занятия** – контроль знаний полученных в третьем модуле.

**Задачи работы:** повторить пройденный материал и ответить на контрольные вопросы.

Вопросы к итоговому занятию №3.

1. Дайте общую характеристику отдела *Chlorophyta* (зеленые водоросли)
2. Охарактеризуйте морфологию и размножение представителей класса собственно зеленые водоросли (*Chlorophyceae*).
3. Охарактеризуйте морфологию и размножение представителей класса Сифоновые водоросли (*Siphonophyceae*).
4. Охарактеризуйте морфологию и размножение представителей класса конъюгаты (*Conjugatorhysaeae*).
5. Охарактеризуйте характерные черты строения клетки диатомовых водорослей
6. Чем отличаются эпитека и гипотека? И что это такое?
7. Охарактеризуйте строение панциря, пигменты, запасные вещества диатомовых водорослей.
8. Охарактеризуйте размножение, распространение и экологию диатомовых водорослей.
9. Охарактеризуйте характерные черты строения клетки эвгленовых водорослей
10. Охарактеризуйте строение пигменты и запасные вещества эвгленовых водорослей.
11. Охарактеризуйте размножение, распространение и экологию эвгленовых водорослей.
12. Охарактеризуйте характерные черты строения клетки криптофитовых водорослей
13. Охарактеризуйте строение пигменты и запасные вещества криптофитовых водорослей
14. Охарактеризуйте размножение, распространение и экологию криптофитовых водорослей
15. Охарактеризуйте характерные черты строения клетки динофитовых водорослей
16. Охарактеризуйте строение пигменты и запасные вещества динофитовых водорослей
17. Охарактеризуйте размножение, распространение и экологию динофитовых водорослей

**Лабораторная работа №14 (2 часа).**

**Тема:** Общая характеристика отделов *Xanthophyta* (желто-зеленые водоросли) и *Chrysophyta* (золотистые водоросли)

**Цель занятия** – ознакомиться с характеристикой отделов *Xanthophyta* (желто-зеленые водоросли) и *Chrysophyta* (золотистые водоросли)

**Задачи работы:**

1. изучить морфологию и разнообразие представителей отделов *Xanthophyta* (желто-зеленые водоросли) и *Chrysophyta* (золотистые водоросли)
2. сделать цветные рисунки с микропрепарата в рабочих тетрадях с указанием систематического положения водоросли и типа ее морфологии.

**Перечень приборов, материалов, используемых в лабораторной работе:**

мультимедиа проектор, экран, компьютер, учебная доска, микроскопы световые, спиртовые горелки, предметные и покровные стёкла, красители, иглы, пипетки.

**Описание (ход) работы:**

**Жёлто-зелёные водоросли**, в литературе встречается также вариант Жёлтозелёные водоросли (лат. *Xanthophyceae*, или *Xanthophyta*), или Разножгутиковые водоросли (лат. *Heterocontae*), или Трибофициевые (лат. *Tribophyceae*) — класс водорослей, хлоропласты которых окрашены в жёлто-зелёный или жёлтый цвет. Представители — одноклеточные, колониальные и многоклеточные, преимущественно пресноводные организмы. Аналогично золотистым водорослям, в основу деления жёлто-зелёных на классы положено разнообразие морфологической организации таллома.

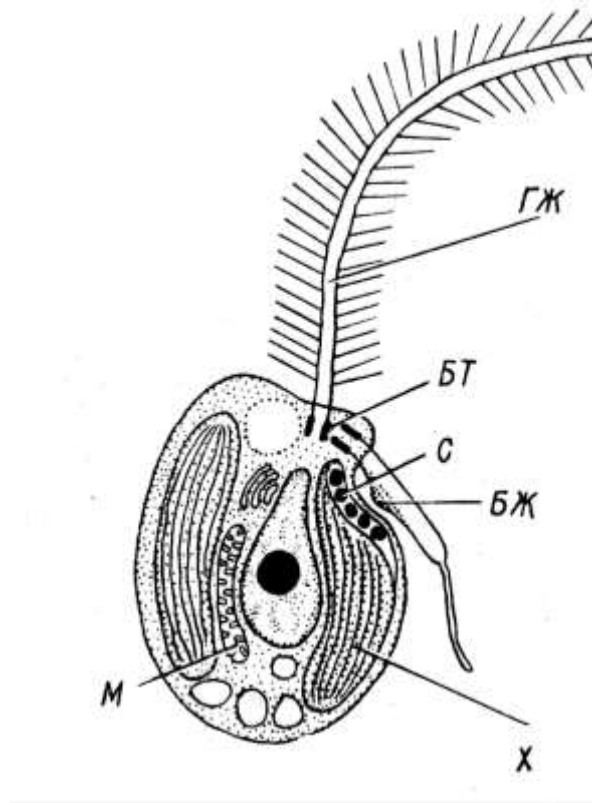
Общая характеристика.

- в клетке имеется одно небольшое ядро (однако есть и многоядерные виды); несколько диско- корыто-, ленто-, чашевидных, пластинчатых или звёздчатых хлоропластов, как правило, жёлто-зелёного цвета
- пигменты — хлорофиллы а и с;  $\alpha$ - и  $\beta$ -каротины (преобладают, что обуславливает специфическую окраску); ксантофиллы: лютеин, виолаксантин, неоксантин
- запасные питательные вещества — масла, у некоторых — волютин, хризоламинин и лейкозин
- у монадных форм и зооспор имеется два неравных жгутика, различающихся не только по длине, но и морфологически: на главном жгутике расположены перистые мерцательные волоски, боковой жгутик — бичевидный
- у подвижных форм на конце одного из хлоропластов обычно расположен ярко-красный глазок
- у небольшого числа видов имеются одна или две сократительные вакуоли
- вегетативное размножение — простым делением, либо распадом колонии или многоклеточного таллома
- бесполое размножение — двужгутиковыми зооспорами или автоспорами, реже — амёбоидами
- половой процесс известен у немногих видов, в основном в виде изо- и оогамии.

Жёлто-зелёные водоросли — преимущественно обитатели чистых пресных водоёмов умеренных широт, обычны также в почве, реже встречаются в морях и солёных озёрах. Часто обитают в скоплениях нитчатых водорослей и водных высших растений по берегам рек, прудов, озёр и водохранилищ. В водной среде входят в состав планктона, реже — перифитона и бентоса.

Значение.

- продуценты органического вещества
- образование илов и сапропелей
- индикаторы степени загрязнения воды
- в почвах участвуют в процессах накопления органических веществ и способствуют повышению плодородия почв



ГЖ – главный длинный жгут с  
мастигонемами;  
БЖ – короткий боковой жгут со  
вздутием у основания;  
БТ – базальные тела;  
Х – хлоропласт;  
С – стигма;  
М – митохондрия.

**Золотистые водоросли** (лат. *Chrysophyta*) — класс из отдела охрофитовых водорослей. Включают в себя преимущественно микроскопические водоросли различных оттенков жёлтого цвета. Золотистые водоросли бывают одноклеточными, колониальными и многоклеточными. Известно около 800 видов.



Характерные особенности

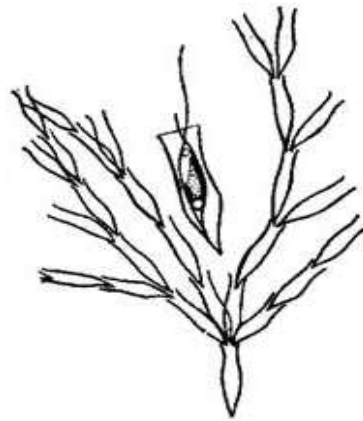
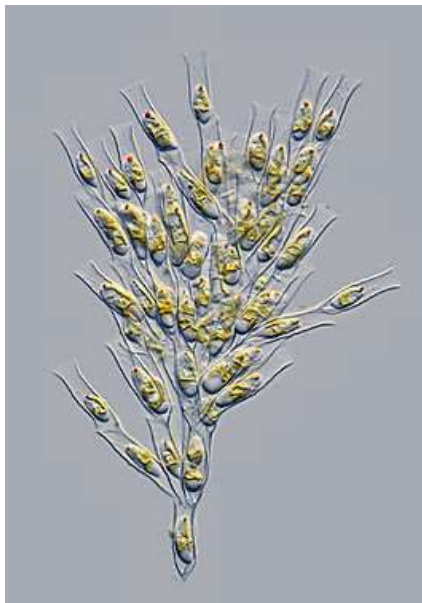
- в клетке имеется одно небольшое ядро; один или два хлоропласта корытообразной формы различных оттенков жёлтого цвета; другие органоиды, характерные для эукариотической клетки
- пигменты — хлорофиллы  $a$  и  $c$ ,  $\beta$ -каротин, ксантофиллы (в особенности фукоксантин и лютеин, собственно и придающие водорослям характерную окраску; также антераксантин, зеаксантин, неоксантин, виолаксантин)
- запасные питательные вещества — масла, хризоламиарин, лейкозин, у некоторых — волютин и гликоген
- у подвижных форм имеются два жгутика (иногда один), различной или одинаковой длины; стигма
- вегетативное размножение — простым делением, либо распадом колонии или многоклеточного таллома
- бесполое размножение — одно- или двухжгутиковыми зооспорами, амёбоидами или автоспорами
- половой процесс встречается редко, в основном в виде изогамии, хологамии и автогамии.
- жизненный цикл гаплоидный с зиготической редукцией, покоящаяся стадия - стоматоциста.

Золотистые водоросли встречаются в основном в чистых пресных водоёмах умеренных широт, достигая наибольшего видового многообразия в кислых водах сфагновых болот, меньшее количество видов обитает в морях и солёных озёрах, единичные обнаружены в почве. В водоёмах хризofиты преимущественно входят в состав планктона и нейстона.

*Роль в природе и жизни человека*

---

- продуценты органического вещества.
- улучшение газового режима водоёмов.
- образование илов и сапропелей.
- некоторые виды (р. *Mallomonas*, *Synura*, *Dinobryon*; *Prymnesium parvum*) могут, активно размножаясь, привести к цветению воды и замору рыбы.
- 



Золотистая колониальная водоросль *Dinobryon divergens*

**Контрольные вопросы.**

1. Охарактеризуйте характерные черты строения клетки золотистых водорослей
2. Охарактеризуйте строение пигменты и запасные вещества золотистых водорослей
3. Охарактеризуйте размножение, распространение и экологию золотистых водорослей
4. Охарактеризуйте характерные черты строения клетки желто-зеленых водорослей
5. Охарактеризуйте строение пигменты и запасные вещества желто-зеленых водорослей

6. Охарактеризуйте размножение, распространение и экологию желто-зеленых водорослей.

### Лабораторная работа №14 (2 часа).

#### Тема: Общая характеристика отделов бурые и красные водоросли

**Цель занятия** – ознакомиться с характеристикой отделов бурые и красные водоросли

**Задачи работы:**

1. изучить морфологию и разнообразие представителей отделов бурые и красные водоросли 2. сделать цветные рисунки с микропрепарата в рабочих тетрадах с указанием систематического положения водоросли и типа ее морфологии.

**Перечень приборов, материалов, используемых в лабораторной работе:** мультимедиа проектор, экран, компьютер, учебная доска, микроскопы световые, спиртовые горелки, предметные и покровные стёкла, красители, иглы, пипетки.

**Описание (ход) работы:**

#### Бурые водоросли ([лат. Phaeophyta](#))

**Бурые водоросли** (лат. Phaeophyta). В жизненном цикле всех представителей присутствуют многоклеточные стадии. Преимущественно морские формы, лишь восемь видов перешли к существованию в пресных водоёмах.

Бурые водоросли включают 1500 видов, которые объединены в 265 родов, из которых достаточно известны Ламинария (Laminaria), Саргасс (Sargassum), Цистозейра (Cystoseira).

Бурые водоросли в хроматофорах содержат бурый пигмент фукоксантин ( $C_{40}H_{56}O_6$ ). Этот пигмент маскирует остальные пигменты. В отличие от других водорослей, для бурых водорослей характерны многоклеточные волоски с базальной зоной роста. Некоторые бурые водоросли употребляются в пищу.

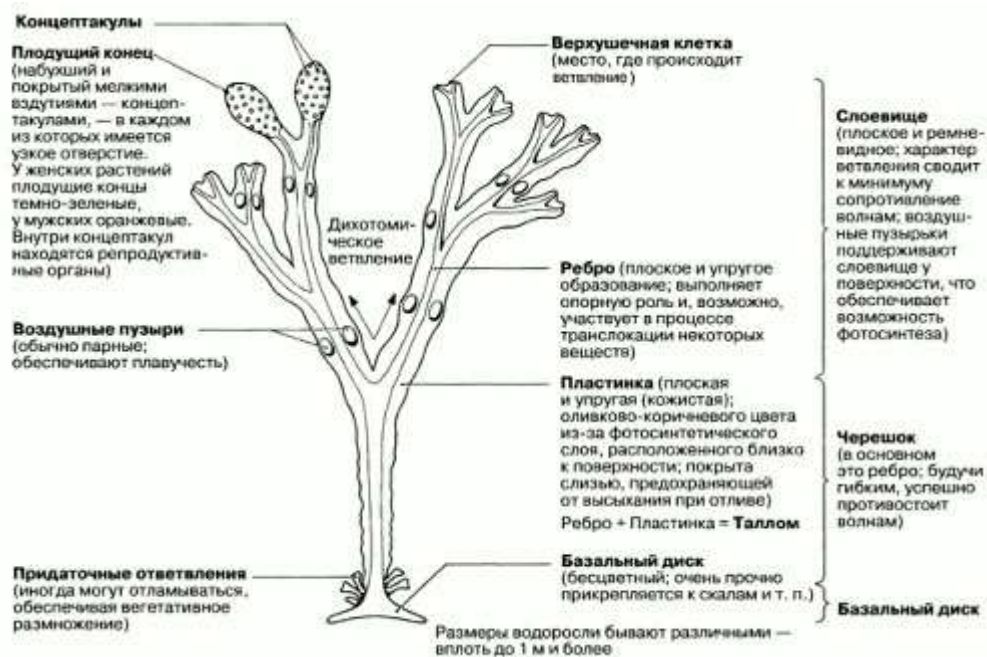


## Строение.

Среди бурых водорослей отсутствуют одноклеточные и колониальные формы, все особи многоклеточные. Встречаются как однолетние, так и многолетние виды, возраст которых может достигать 15-18 лет.

У бурых водорослей талломы могут быть микроскопическими или достигать нескольких десятков метров (например, у *Macrocystis*, *Nereocystis*). Форма талломов самая разнообразная: стелющиеся или вертикально стоящие нити, корочки, пластинки (простые или рассечённые), мешки, ветвящиеся кустики. Прикрепление талломов осуществляется с помощью ризоидов или подошвы. Для удержания в вертикальном положении у ряда бурых водорослей образуются воздушные пузыри, заполненные газом.

Наиболее сложно устроены талломы ламинариевых и фукусовых. Их слоевища имеют признаки тканевой дифференцировки со специализацией клеток. В их талломе можно различить: кору, состоящую из нескольких слоёв интенсивно окрашенных клеток; сердцевину, состоящую из бесцветных клеток, часто собранных в нити. У ламинариевых в сердцевине образуются ситовидные трубки и трубчатые нити. Сердцевина выполняет не только транспортную функцию, но и механическую, так как в ней находятся нити с толстыми продольными стенками. Между корой и сердцевинной у многих бурых водорослей может находиться промежуточный слой из крупных бесцветных клеток.



## Строение бурых водорослей

### Жгутики

Жгутиковые стадии в жизненном цикле бурых водорослей представлены только гаметами и зооспорами. Два неравных жгутика прикреплены сбоку (сперматозоиды *Dictyota* имеют только один жгутик). Обычно длинный перистый жгутик направлен у бурых водорослей вперёд, а гладкий - вбок и назад, но у сперматозоидов ламинариевых, спорохналиевых и десмарестиевых, наоборот, длинный перистый жгутик направлен назад, а короткий гладкий - вперёд.

## Покровы

Клеточная стенка бурых водорослей толстая, двух- или трёхслойная. Внутренний слой содержит преимущественно волокна из целлюлозы, внешний пектиновый слой содержит альгиновую кислоту, её натриевую соль, фукоидан и другие сульфатированные полисахариды. У бурых водорослей целлюлоза составляет от 1-10% от сухого веса таллома. Она встречается в виде микрофибрилл, синтезируемых терминальными комплексами, расположенными в плазмалемме. Растворимые альгинаты входят в состав матрикса клеточной стенки, иногда на их долю приходится до 35% сухого веса таллома. Фуканы (фукоиданы или аскофилланы) - полимеры L-фукозы и сульфатированных сахаров. Их функция до конца не выяснена. Считается, что они играют важную роль в прикреплении зиготы и её прорастании у фукусовых водорослей. У некоторых диктиотовых, например у *Padina*, в клеточных стенках откладывается известь в форме арагонита.

**Клеточные структуры.** В клетках бурых водорослей встречается от одной до многих пластид. Чаще хлоропласты мелкие, дисковидные, парietальные. Их форма может быть звёздчатой, лентовидной или пластинчатой; форма хлоропластов может меняться с возрастом клетки. Оболочка хлоропласта состоит из четырёх мембран; там, где хлоропласт расположен рядом с ядром, наружная мембрана хлоропластной эндоплазматической сети переходит в наружную мембрану ядра. Перипластидное пространство хорошо развито. Ламеллы трёхтилакоидные; имеется опоясывающая ламелла; хлоропластная ДНК собрана в кольцо. В хлоропластах содержатся хлорофиллы  $a, c_1, c_2$ . Помимо фукоксантина у бурых водорослей присутствуют другие каротиноиды:  $\beta$ -каротин, виолаксантин, зеаксантин, антераксантин, неоксантин, диadiноксантин и диатоксантин.

Глазок состоит из 40-80 липидных глобул, собранных в один слой; расположен в хлоропласте и ориентирован на базальное вздутие. У бурых водорослей он выполняет функцию линзы, фокусирующей свет на жгутиковое вздутие, которое и является собственно фоторецептором. Для фототаксиса бурых водорослей более эффективным является свет с длиной волны 420 и 460 нм, что, возможно, связано с флавиноподобными субстанциями в базальном вздутии заднего жгутика.

Основной запасной продукт - хризоламинарин ( $\beta$ -1,3-связанный глюкан). Он расположен в специальных вакуолях в цитоплазме около пиреноида. Встречаются маннит и липиды (в виде капель масла). Маннит - шестиатомный спирт, который помимо резервной функции выполняет осморегуляторную. Его концентрация внутри клетки зависит от изменения солёности воды.

В молодых клетках бурых водорослей содержатся мелкие и многочисленные вакуоли, которые с возрастом становятся крупнее за счёт слияния. Сократительные вакуоли отсутствуют. В цитоплазме расположены физоиды - везикулы, содержащие феофициновые танины (флоротаннины). Флоротаннины - полимеры флороглюцина, известны только у бурых водорослей. Функция их, возможно, связана с защитой талломов от выедания животными, например такими, как гастроподы. Они, возможно, ингибируют поселение на поверхности таллома эпифитных водорослей и животных. Предполагают также, что они принимают участие в защите от радиационного повреждения и в аккумуляции тяжёлых металлов. Бесцветные флоротаннины на воздухе окисляются с

образованием бурого или тёмного пигмента фикофеина, придающего высушенным бурым водорослям их характерную тёмную окраску.

Ядро чаще всего одно, но у некоторых представителей и с возрастом клетки изредка бывают многоядерными. Например, в клетках *Durvillea* содержится от 2 до 5 ядер. Ядрышко одно.

Плазмодесмы встречаются, вероятно, в поперечных перегородках всех бурых водорослей, даже у тех, у которых перегородка образуется за счёт впячивания мембраны. Через плазмодесмы осуществляется связь цитоплазмы соседних клеток.

**Размножение** Вегетативное размножение у ряда бурых водорослей может осуществляться участками таллома, у видов *Sphacelaria* - выводковыми веточками; у *Fucus* на подошве имеется группа клеток, способных к дифференцировке в новый таллом.

Бесполое размножение происходит с помощью зооспор, у некоторых - неподвижными тетра- и моноспорами. Споры бесполого размножения формируются в результате мейоза и последующих митозов в многогнёздных спорангиях.

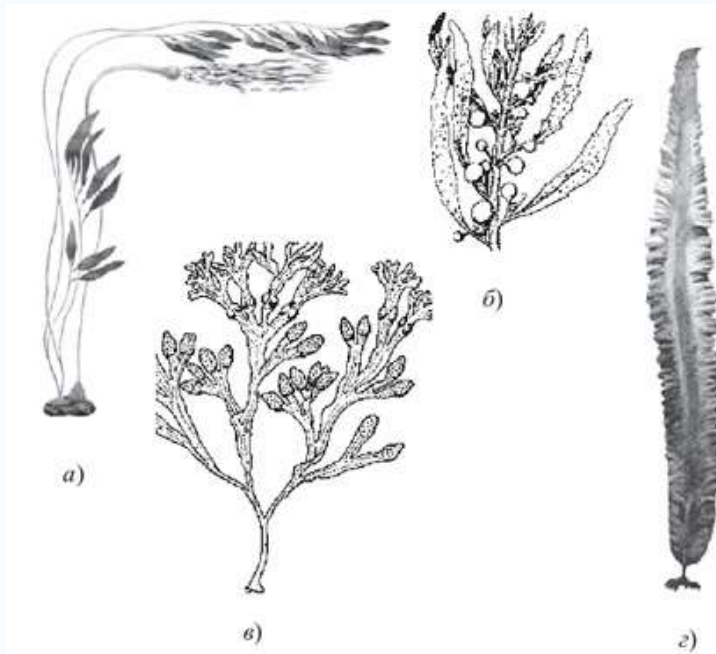
Половой процесс изо-, гетеро- и оогамный. Гаметы образуются в многогнёздных гаметангиях. В каждом гнезде (клетке) такого гаметангия формируется по одной гамете.

Для бурых водорослей известны половые феромоны, исследование которых активно проводится с 80-х годов прошлого века. Половые феромоны - это растворимые вещества, которые координируют активность клеток при половом размножении. Они активны на расстоянии до 0,5-1 мм. Феромоны бурых водорослей могут или стимулировать раскрытие антеридиев, или привлекать мужские гаметы к женским. Они также принимают участие в изоляции видов. Известно по крайней мере десять феромонов у бурых водорослей, первым из которых был открыт эктокарпен.

Полагают, что феромоны продуцирует большинство (если не все), бурых водорослей, имеющих половое размножение.

Жизненный цикл. У бурых водорослей, имеющих половое размножение, можно выделить два основных типа жизненных циклов. Один - гапло-диплобионтный жизненный цикл со спорической редукцией с изо- или гетероморфной сменой форм развития. Споры бесполого размножения формируются на диплоидных спорофитах, в многогнёздных спорангиях при их формировании происходит мейоз. Гаплоидные зооспоры и тетраспоры прорастают в гаплоидный гаметофит, на котором в многогнёздных гаметангиях формируются гаметы. После слияния гамет диплоидная зигота прорастает в диплоидный спорофит.

Другой тип жизненного цикла - диплобионтный с гаметической редукцией; редукционное деление происходит при образовании гамет. У бурых водорослей место мейоза доказано цитологически по наличию в пахитене синаптонемального комплекса.



**Бурые водоросли: а) макроцистис (Macrocyclus); в) саргассум (Sargassum); в) фукус (Fucus); г) ламинария (Laminaria)**

### **Экология и значение**

Бурые водоросли широко распространены во всех морях нашей планеты, наибольшего развития достигая в морях умеренных и приполярных широт. В тропиках массовое развитие бурых водорослей приурочено к зимним месяцам, когда понижается температура воды. В морях умеренных и приполярных широт бурный рост их талломов начинается весной, и наибольшего развития они достигают в летние месяцы. Наиболее густые заросли бурых водорослей формируются в верхней сублиторали до глубины 15 м, хотя встречаются от литоральной зоны и до глубины 40-120-200 м. На такую глубину, например в западной части Средиземного моря, проходит только 0,6% света по отношению к поверхности воды. Ламинариевые могут формировать гигантские подводные леса, такие, например, как вдоль тихоокеанского побережья Северной Америки. Прикрепляются бурые водоросли к различным субстратам - скалам, камням, гравии, раковинам моллюсков, другим водорослям. Некоторые небольшие бурые водоросли живут внутри тканей других водорослей как эндофиты.

В пресных водах встречаются только 8 видов, относящихся к родам *Heribaudiella*, *Ectocarpus*, *Sphacelaria*, *Pseudobodanella*, *Lithoderma*, *Pleurocladia* и *Porterinema*. Возможно, *H. fluviatilis* - обычный компонент речной флоры, но из-за незнания этой группы часто остаётся в пробах незамеченным.

Роль бурых водорослей в природе чрезвычайно велика. Это один из основных источников органического вещества в прибрежной зоне, особенно в морях умеренных и

приполярных широт; их заросли служат местом питания, укрытия и размножения многих животных.

Бурые водоросли используют в пищу, на корм скоту, как удобрения, для производства альгинатов и маннита. Ежегодный сбор *Laminaria* и близких к ней водорослей достигает 2 млн т. сырой массы, более миллиона тонн даёт производство её марикультуры в Китае.

Альгинаты - нетоксичные соединения, обладающие коллоидными свойствами, поэтому они широко используются в пищевой и фармацевтической промышленности. Альгиновая кислота и её соли способны к 200-300-кратному поглощению воды, образуя гели, для которых характерна высокая кислотнотстойчивость. В пищевой промышленности они используются в качестве эмульгаторов, стабилизаторов, желеобразующих и влагоудерживающих компонентов. Например, сухой порошковый альгинат натрия используют в производстве порошкообразных и брикетированных растворимых продуктов (кофе, чай, сухое молоко, кисели и др.) для их быстрого растворения. Водные растворы альгинатов используют для замораживания мясных и рыбных продуктов. В мире в пищевую промышленность идёт порядка 30% получаемых альгинатов. В текстильной и целлюлозно-бумажной промышленности альгинаты используют для загущения красок и усиления прочности их связи с основой. Пропитка тканей некоторыми солями альгиновой кислоты придаёт им водонепроницаемость, кислотоустойчивость и увеличивает механическую прочность. Ряд солей альгиновых кислот используют для получения искусственного шёлка. Во время Второй мировой войны в США и Англии из альгиновой кислоты и её солей производилось большое количество маскировочной ткани и сетей для жилых и промышленных зданий. Альгинаты применяются в металлургии как компонент формовочной земли, в радиоэлектронике - как связующий агент при изготовлении высококачественных ферритов, а также в горнодобывающей, химической и других отраслях промышленности. В фармацевтической промышленности альгинаты используются для покрытия таблеток, пилюль, в качестве компонентных основ для различных мазей и паст, как гели-носители лекарственных препаратов. В медицине альгинат кальция используют как кровоостанавливающее средство, как сорбент, способствующий выведению радионуклидов (в том числе стронция).

В Северной Америке для получения альгинатов собирают *Macrocystis* и *Nereocystis*, на европейском побережье используют виды *Laminaria* и *Ascophyllum*. К концу двадцатого столетия ежегодное производство альгинатов в мире достигло 21 500 т: 12 800 т в Европе, 6 700 - в Северной Америке, 1 900 - в Японии и Корее, 100 - в Латинской Америке. В России в 1990 г. было получено всего 32 т пищевого альгината натрия.

Фукоиданы - эффективные антикоагулянты, даже более активные, чем гепарин. Перспективным считается их использование для получения противоопухолевых препаратов и противовирусных соединений. Даже в очень низких концентрациях они могут ингибировать прикрепление вирусов к поверхности клеток. Фукоиданы способны образовывать исключительно прочные и вязкие слизи, что находит применение в получении стабильных эмульсий и суспензий.

Маннит используют как заменитель сахара для больных диабетом. Кроме того, он может быть использован в качестве плазмозаменителя при консервации крови.

Клетки многих бурых водорослей накапливают йод. Его содержание может достигать 0,03%-0,3% от свежей массы водорослей, в то время как его содержание в морской воде достигает только 0,000005% (0,05 мг на литр воды). До 40-х гг. XX в. бурые водоросли использовали для добычи йода.

Энергетический кризис, который охватил в последние годы многие страны мира, привёл к необходимости поиска новых нетрадиционных источников энергии. Так, в США с этой целью изучается возможность разведения водоросли *Macrocystis pyrifera* с последующей переработкой в метан. Подсчитано, что с площади 400 квадратных километров, занятых этой водорослью, можно получить 620 млн кубических метров метана.

В последние годы бурые водоросли привлекают внимание в связи со способностью выделять в атмосферу органические бромиды (бромформ, дибромохлорметан и дибромометан). Ежегодный выброс водорослями органических бромидов достигает 10 000 тонн, что сравнимо с образованием этих веществ промышленностью. Существует мнение о связи выделения органических бромидов с разрушением озона в атмосфере Арктики.

**Разнообразие и классификация.** Класс содержит около 265 родов и 1500 - 2000 видов. Тип организации таллома, наличие или отсутствие пиреноида, способ роста, тип полового размножения (изогамия, гетерогамия, оогамия) и жизненного цикла используют для выделения порядков бурых водорослей. В последние годы в связи с использованием данных по сравнению нуклеотидных последовательностей ряда генов активно пересматривается система бурых водорослей. В разных системах выделяют от 7 и более порядков, по-разному понимая объём порядков Ectocarpales и Fucales. В 1999 г. F.Rousseau и B.Reviers была предложена широкая концепция порядка Ectocarpales s.l., включившая в него порядки Chordariales, Dictyosiphonales, Punctariales, Scytosiphonales. В то же время из него исключили Ralfsiales и 2004 г. Ischigeales (этот порядок был описан для рода *Ischige*, ранее относимого к семейству хордариевые). В один порядок Fucales s.l. предложено объединить порядки Fucales и Durvillaeales. В 1998 г. был описан новый порядок бурых водорослей - Scytothamnales - на основании особенностей пластид (расположенные в центре клетки звёздчатые, с пиреноидом) и данных по SSU rDNA. Этот новый порядок включает три рода: *Scytothamnus*, *Splachnidium* (выведен из диктиосифоновых) и *Stereocladon* (выведен из хордариевых).

## **ОТДЕЛ КРАСНЫЕ ВОДОРОСЛИ (БАГРЯНКИ) — RHODOPHYCOPHYTA**

**Красные водоросли** (лат. Rhodophyta) — отдел водорослей. Это обитатели прежде всего морских водоемов, пресноводных представителей известно немного. По разным источникам, на сегодняшний день существует от 5000 до 10000 описанных видов красных водорослей. Практически все они относятся к морским водорослям. Описано около 200 пресноводных видов, среди них: *Atractophora hypnoides*, *Gelidiella calcicola*, *Lemanea*, *Palmaria palmata*, *Schmitzia hiscockiana*, *Chondrus crispus*, *Mastocarpus stellatus*

Обычно это довольно крупные растения, но встречаются и микроскопические. Среди красных водорослей имеются одноклеточные (крайне редко), нитчатые и псевдопаренхимные формы, истинно паренхимные формы отсутствуют. Талломы имеют самую разнообразную **форму**: корковидную, нитевидную, шнуровидную, пластинчатую. Ископаемые остатки свидетельствуют, что это очень древняя группа растений.

Цитология. Красные водоросли имеют эукариотические клетки. Клетки имеют пластиды, митохондрии, ядро, ядрышко, гранулы крахмала. У большинства красных водорослей имеется протоплазматическая связь между дочерними клетками через особые структуры — поры, позднее пора закрывается специальной поровой пробкой. Только красные водоросли имеют поры и поровые пробки.

Красные водоросли — весьма своеобразный, отличающийся от других водорослей таксон. Однако прослеживается тесная связь между красными и сине-зелёными водорослями, которая проявляется в сходстве пигментов, структуре тилакоидов, запасном веществе. В клетках красных водорослей присутствует хлорофилл «а», но у некоторых багрянок найден также хлорофилл «d», характерный для синезелёных водорослей. У красных водорослей зелёный цвет хлорофилла маскируется добавочными пигментами: красным — фикоэритрином и синими — фикоцианином и аллофикоцианином; также отмечаются каротиноиды и ксантофиллы. Цвет водорослей этой группы обычно красный или красно-фиолетовый. Пигменты находятся в телах, называемых фикобилисомами, расположенными на поверхности тилакоидов. В хлоропласте тилакоиды не собраны в стопочки, как почти у всех других эукариотных растений, а лежат одиночно или по два по периферии, параллельно оболочке хлоропласта.

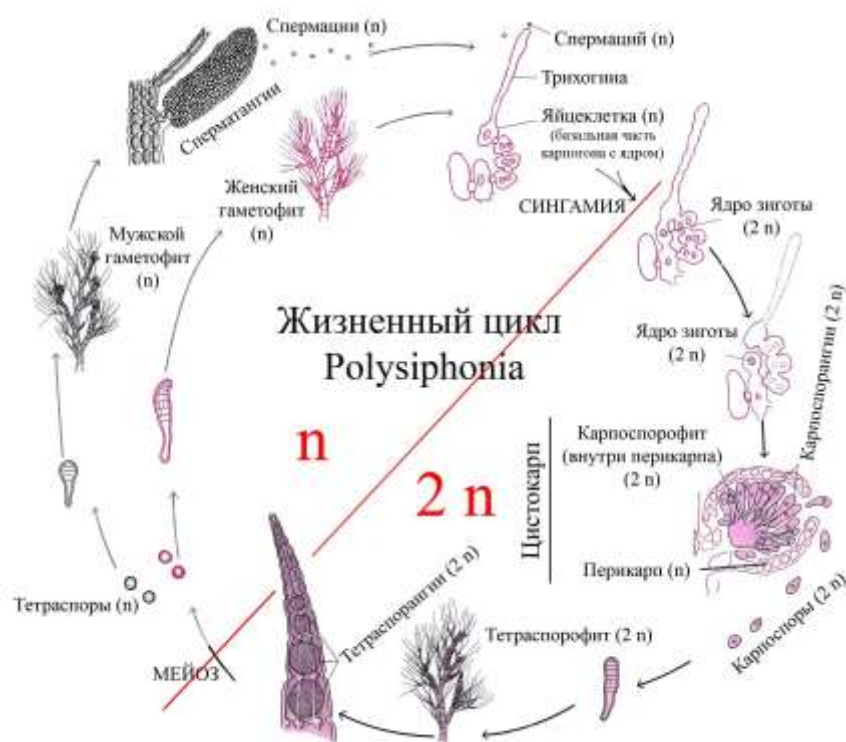
Наиболее важным запасным продуктом является полисахарид — багрянкковый крахмал, который близок к амилопектину и гликогену. Гранулы этого вещества формируются в цитоплазме, близко к оболочке хлоропласта, в отличие от зеленых растений, у которых крахмал образуется внутри хлоропласта.

Особенности жизненного цикла. Для красных водорослей характерен сложный цикл развития, не встречающийся у других водорослей. Репродуктивные клетки красных водорослей никогда не имеют жгутиков. Половой процесс всегда оогамный. Жизненный цикл красных водорослей изоморфный или гетероморфный дипло-гаплобионтный.

Использование. Некоторые виды красных водорослей употребляются в пищу. Наиболее известны среди них *Dulse* (*Palmaria palmata*)<sup>[4]</sup> и *Порфира* <sup>[5]</sup>. В Белом море ведется добыча анфельции для получения агара. В некоторых странах собирают *Chondrus crispus*, из него получают полисахарид — каррагинан.

Наиболее распространенные виды, встречающиеся в России, относятся к родам *Порфира* — *Porphyra*, *Немалион* — *Nemalion*, *Полиидес* — *Polyides*, *Литотамний* — *Lithothamnion*, *Кораллина* — *Corallina*, *Хондрис* — *Chondrus*, *Филлофора* — *Phyllophora*, *Анфельция* — *Ahnfeltia*, *Родимения* — *Rhodymenia*, *Церамиум* — *Ceramium*, *Птилота* — *Ptilota*, *Полисифония* — *Polysiphonia*, *Одонталия* — *Odonthalia*, *Каллитамнион* — *Callithamnion*, *Гетеросифония* — *Heterosiphonia*, *Делессерия* — *Delesseria* и *Фикодрис* — *Phycodrys*.

# Красные водоросли



### **Контрольные вопросы.**

1. Охарактеризуйте характерные черты строения бурых водорослей
2. Охарактеризуйте размножение бурых водорослей
3. Охарактеризуйте распространение и экологию бурых водорослей
4. Охарактеризуйте характерные черты строения красных водорослей
5. Охарактеризуйте размножение красных водорослей
6. Охарактеризуйте распространение и экологию красных водорослей.

### **Лабораторная работа №17 (2 часа).**

**Тема:** Образ жизни и распространение водорослей. Экологические группировки водорослей

**Цель занятия** – ознакомиться с образом жизни и распространением водорослей, с экологическими группировками водорослей

#### **Задачи работы:**

1. ознакомиться с образом жизни и распространением представителей разных отделов водорослей.
2. ознакомиться с экологическими группировками водорослей

**Перечень приборов, материалов, используемых в лабораторной работе:** мультимедиа проектор, экран, компьютер, учебная доска, микроскопы световые, спиртовые горелки, предметные и покровные стёкла, красители, иглы, пипетки.

#### **Описание (ход) работы:**

#### **Водоросли водных местообитаний**

Водоросли распространены по всему земному шару и встречаются в различных водных, наземных и почвенных биотопах. Известны разнообразные экологические группы этих организмов: 1) планктонные водоросли; 2) бентосные водоросли; 3) наземные водоросли; 4) почвенные водоросли; 5) водоросли горячих источников; 6) водоросли снега и льда; 7) водоросли соленых водоемов; 8) водоросли существующие в известковом субстрате.

#### **Планктонные водоросли**

Термин "планктон" по первоначальному определению означал совокупность организмов, парящих в воде\*. В настоящее время к планктону относят и организмы, обитающие в поверхностной пленке воды - нейстон. Совокупность свободно плавающих в

толще воды мелких водорослей называют фитопланктоном, а каждый отдельный организм из состава фитопланктона - фитопланктером. Планктонные водоросли - основной, а в некоторых случаях и единственный продуцент первичного органического вещества, на базе которого существует все живое в водоеме. Продуктивность фитопланктона зависит от комплекса разнообразных факторов (см. раздел 4.1).

*\* (Совокупности автотрофных и гетеротрофных организмов, живущих совместно на конкретных участках пространства и находящихся в определенных отношениях, рассматривают как сообщества. Нередки сообщества с доминированием водорослей. В одних случаях такие сообщества можно считать синузиями, в других - ценозами. Говорят также о сообществах водорослей и альгогруппировках.)*

**Водоросли планктона.** Планктонные водоросли обитают в разнообразных водоемах - от океана до маленькой лужи. Причем большее разнообразие экологических условий во внутренних водоемах по сравнению с морями определяет и значительно большее разнообразие видового состава и экологических комплексов пресноводного планктона. Видовой состав планктонных водорослей в разных водоемах (и даже в одном и том же водоеме, но в разное время года) не одинаков. Он зависит от физического и химического режима в водоеме (см. раздел 4.1).

В каждый сезон преобладающее развитие приобретает одна из групп водорослей (диатомовые, синезеленые, золотистые, эвгленовые или зеленые), а в периоды интенсивного развития господствует нередко всего один вид. Особенно это выражено в пресноводных водоемах\*. Так, зимой подо льдом (особенно когда лед покрыт снегом) фитопланктон очень беден или почти отсутствует главным образом из-за недостатка света. Вегетационное развитие водорослей планктона как сообщества начинается в марте - апреле, когда уровень солнечного излучения становится достаточным для фотосинтеза водорослей даже подо льдом. В это время появляются довольно многочисленные мелкие жгутиковые - эвгленовые, динофитовые, золотистые, а также холодолюбивые диатомовые. В период от вскрытия, льда до установления температурной стратификации, что обычно бывает при прогреве верхнего слоя воды до 10-12°C, начинается бурное развитие холодолюбивого комплекса диатомовых. Летом, при температуре воды выше 15°C, наблюдается максимум продуктивности синезеленых, эвгленовых и зеленых водорослей. В зависимости от трофического и лимнологического типа водоема в это время может происходить "цветение" воды, вызванное развитием синезеленых и зеленых водорослей (см. раздел 6.5).

*\* (Смену видового состава фитопланктона континентальных водоемов по сезонам нередко называют сезонной сукцессией видов.)*

Одной из существенных особенностей пресноводного фитопланктона является обилие в нем временно планктонных водорослей. Ряд видов, которые принято считать типично планктонными, в прудах и озерах имеют донную или перифитонную (прикрепление к какому-либо предмету) фазу в своем развитии.

Морской фитопланктон состоит в основном из диатомовых и динофитовых водорослей. Из диатомовых особенно многочисленны представители класса Centrophyceae, в частности виды родов Chaetoceros Ehr., Rhizosolenia Ehr., Thalassiosira Cleve, Corethron Castr., Planktoniella Schutt и некоторые другие, отсутствующие в пресноводном планктоне или представленные в нем лишь небольшим числом видов. Очень разнообразен в морском фитопланктоне состав жгутиковых форм динофитовых водорослей, особенно из класса Dinophyceae. Эта группа и в пресноводном фитопланктоне довольно разнообразна, но все же насчитывает меньшее число видов, чем в морском, а некоторые роды представлены только в морях (Dinophysis Ehr., Goniaulax Dies, и др.).

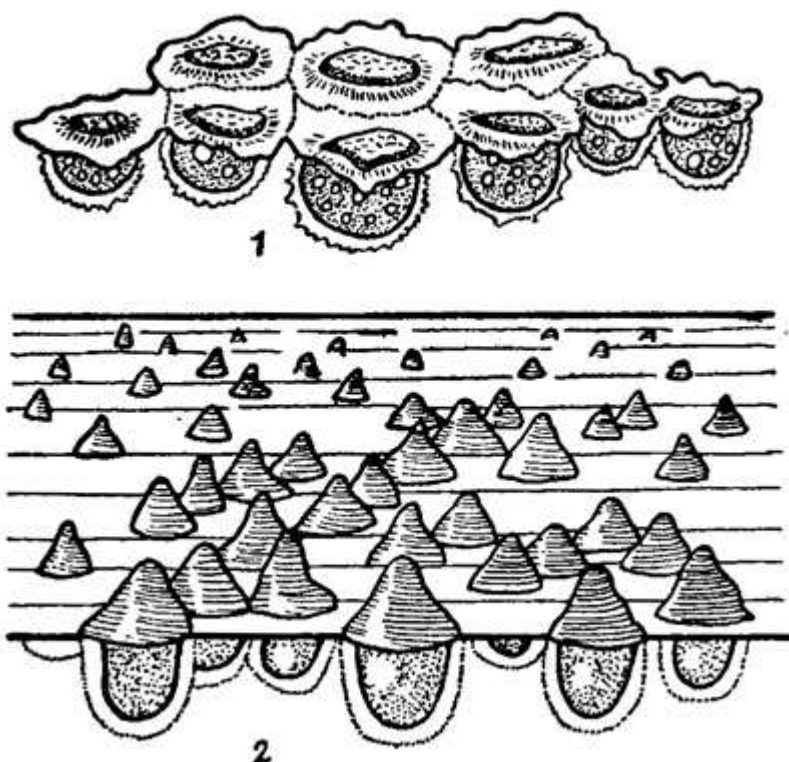
Весьма многочисленны в морском фитопланктоне также известковые жгутиковые - *Coccolithophoridae*, представленные в пресных водах лишь несколькими видами, и встречающиеся исключительно в морском планктоне кремнежгутиковые, или силикофлагеллаты. Хотя морская среда на значительных пространствах относительно однородна, в распределении морского фитопланктона аналогичной однородности не наблюдается. Различия по видовому составу и численности нередко выражены даже на сравнительно небольших акваториях морских вод, но особенно четко они отражаются в крупномасштабной географической зональности распределения. Здесь проявляется экологическое действие основных факторов среды: солености воды, температуры, освещенности и содержания питательных веществ (см. раздел 4.1).

Планктонные водоросли обычно имеют специальные приспособления к обитанию во взвешенном состоянии. У одних видов это разного рода выросты и придатки тела - шипы, щетинки, роговидные отростки, перепонки, парашюты, другие образуют полые или плоские колонии и обильно выделяют слизь, третьи накапливают в теле вещества, удельный вес которых меньше единицы (капли жира у диатомовых или некоторых зеленых водорослей, газовые вакуоли у синезеленых). Эти образования гораздо сильнее развиты у морских фитопланктеров, чем у пресноводных. Одним из приспособлений к существованию в толще воды во взвешенном состоянии являются мелкие размеры тела планктонных водорослей.

**Нейстонные водоросли.** Нейстон представляет собой не столь значительное по видовому разнообразию, но очень своеобразное сообщество. Одни из организмов нейстона существуют над пленкой воды - эпинейстон, другие - под пленкой - гипонейстон. Нейстонные организмы обитают как в мелких водоемах (прудах, заполненных водой ямах, небольших заливах озер), так и в крупных, в том числе в морях. Преимущества существования нейстонных организмов на границе водной и воздушной сред неясны, тем не менее в отдельных случаях они развиваются в таком количестве, что покрывают воду сплошной пленкой.

В состав пресноводных водорослей нейстона входят виды разных систематических групп. Здесь обнаружены золотистые водоросли (*Chromulina* Cienk., *Kremastochrysis* Korsch.), эвгленовые (*Euglena* Ehr., *Trachelomonas* Ehr.), некоторые зеленые (*Chlamydomonas* Ehr., *Kremastochloris* Korsch., мелкие *Chlorococcales*), отдельные виды желтозеленых и диатомовых.

Некоторые нейстонные водоросли имеют характерные приспособления для существования у поверхности воды. У видов рода *Nautococcus* - это слизистые парашюты, удерживающие их на поверхностной пленке, у *Kremastochrysis* - чешуйчатый парашют, у одного вида зеленых водорослей такой микроскопический парашютик выступает над поверхностью натяжения воды в виде конусовидного колпачка.



Водоросли нейстона: парашюты *Kremastochrysis pendens* (1) и *Kremastochrysis* sp. (2), плавающие на поверхности воды, с висящими под ними клетками

### Бентосные водоросли

К бентосным (донным) организмам относится совокупность организмов, приспособленных к существованию в прикрепленном или некрепленном состоянии на дне водоемов и на разнообразных предметах, живых и мертвых организмах, находящихся в воде.

Возможность произрастания бентосных водорослей в конкретных местообитаниях определяется как абиотическими, так и биотическими факторами. Среди последних существенную роль играет конкуренция с другими водорослями и присутствие консументов (см. разделы 4.1; 4.1.2). Это приводит к тому, что отдельные виды бентосных водорослей растут далеко не на всякой глубине и не во всех водоемах с подходящим световым и гидрохимическим режимом. Для роста бентосных водорослей как фотосинтезирующих растений особенно важен свет. Но степень его использования зависит от других экологических факторов: температуры, содержания биогенных и биологически активных веществ, кислорода и неорганических источников углерода, а главное - от темпов поступления этих веществ в слоевище, что находится в зависимости от концентрации веществ и скорости движения воды. Как правило, места с интенсивным движением воды отличаются пышным развитием бентосных водорослей.

Бентосные водоросли, растущие в условиях движений воды, Получают преимущества по сравнению с водорослями, растущими в малоподвижных водах. Один и тот же уровень фотосинтеза может быть достигнут организмами фитобентоса в условиях течения при меньшей освещенности, что способствует росту более крупных слоевищ с

большим содержанием белка и углеводов. Движение воды к тому же предотвращает оседание на скалы и камни илистых частиц, которые мешают закреплению зачатков водорослей, благоприятствует росту бентосных водорослей, смывая с поверхности грунта животных, питающихся водорослями. Наконец, хотя при сильном течении или сильном прибое происходит повреждение слоевищ водорослей или отрыв их от грунта, движение воды все же не препятствует поселению микроскопических водорослей и микроскопических стадий крупных водорослей.

Влияние движения воды на развитие бентосных водорослей особенно ощутимо в реках, ручьях и горных потоках. В этих водоемах выделяется группа бентосных реофильных организмов, предпочитающих места с постоянным течением. В озерах, где не бывает сильных течений, основное значение приобретает волновое движение. В морях волны также оказывают значительное влияние на жизнь бентосных водорослей, в частности на их вертикальное распределение.

В северных морях на распространение и численность бентосных водорослей оказывает влияние лед. В зависимости от его толщины, движения и торошения заросли водорослей могут быть уничтожены (стерты) до глубины в несколько метров. Поэтому, например, в Арктике, многолетние водоросли (*Fucus* L., *Laminaria* Lamour.) легче всего найти у берега среди валунов и выступов скал, препятствующих движению льда.

Многообразное влияние на жизнь бентосных водорослей оказывает температура. Наряду с другими факторами она определяет их скорость роста, темп и направление развития, момент закладки у них органов размножения, географическую зональность распространения и пр. (см. раздел 4.1).

Интенсивному развитию бентосных водорослей способствует также умеренное содержание в воде биогенных веществ. В пресных водах такие условия создаются в неглубоких прудах, в прибрежной зоне озер, в речных заводях, в морях - в мелких заливах.

Если в таких местообитаниях существует достаточное освещение, твердые грунты и слабое движение воды, то создаются оптимальные условия для жизни фитобентоса. При отсутствии движения воды и ее недостаточном обогащении биогенными веществами, бентосные водоросли растут плохо. Такие условия существуют в скалистых бухтах с большим уклоном дна и значительными глубинами в центре, так как биогенные вещества из донных отложений не выносятся в верхние горизонты. К тому же макроскопические морские водоросли, служащие субстратом для ряда бентосных водорослей, в подобных местообитаниях могут отсутствовать.

Источниками биогенных веществ в воде служат береговые стоки и донные отложения. Особенно велика роль последних как аккумуляторов органических остатков. В донных отложениях в результате жизнедеятельности бактерий и грибов происходит минерализация органических остатков; сложные органические вещества переходят в простые неорганические соединения, доступные для использования фотосинтезирующими растениями.

Кроме света, движения воды, температуры и содержания биогенных веществ, произрастание бентосных водорослей зависит от присутствия растительноядных водных животных - морских ежей, брюхоногих моллюсков, ракообразных, рыб. Это особенно заметно по зарослям ламинариевых водорослей, отличающихся крупными размерами. В тропических морях в некоторых местах рыбы полностью выедают зеленые, бурые и красные водоросли с мягкими слоевищами. Брюхоногие моллюски, ползая по дну, поедают микроскопические водоросли и мелкие проростки макроскопических видов.

Преобладающими бентосными водорослями континентальных водоемов являются диатомовые, зеленые, синезеленые и желтозеленые нитчатые водоросли, прикрепленные или не прикрепленные к субстрату (виды родов *Navicula* Bory, *Nitzschia* Hass., *Diatoma* D. C., *Rhoicosphenia* Grun., *Gylosigma*, *Cladophora*, *Oedogonium*, *Ulothrix*, *Stigeoclonium* Kütz., *Spirogyra* Link, *Mougeotia* Ag., *Zygnema* Ag., *Oscillatoria* Vauch., *Lyngbya* Ag., *Phormidium*, *Microcoleus* Desmaz., *Tribonema* Derbes et Solier, *Vaucheria* D. C. и др.).

Основные бентосные водоросли морей и океанов - бурые и красные, иногда зеленые макроскопические прикрепленные слоевищные формы (виды родов *Bangia* Lyngb., *Fucus*, *Porphyra*, Ag., *Phyllophora*, *Enteromorpha* Link, *Laminaria* и др.). Все они могут обрастать мелкими диатомовыми, синезелеными и другими водорослями.

В зависимости от места произрастания среди бентосных водорослей различают следующие экологические группы: эпилиты, которые растут на поверхности твердого грунта (скалах, камнях и т. д.); эпипелиты, населяющие поверхность рыхлых грунтов (песок, ил); эпифиты, живущие на поверхности других растений; эндолиты, или сверляющие водоросли, внедряющиеся в известковый субстрат (скалы, раковины моллюсков, панцири ракообразных); эндофиты, которые поселяются в слоевищах других растений, но, в отличие от паразитических видов, имеют нормальные хлоропласты; паразиты, живущие в слоевищах других растений и не имеющие хлоропластов [252]. Своеобразную экологическую группу составляют эндосимбионты, или внутриклеточные симбионты, обитающие в клетках других организмов, беспозвоночных или водорослей. Отдельную интересную экологическую группу составляют эпизоиты, обитающие на ракообразных, коловратках, реже на водных насекомых или личинках, червях и даже на более крупных животных. К эпизоитам относятся некоторые виды родов *Chlorangiella* De Toni, *Korschikoviella* Silva, *Characiochloris* Pasch., *Chlorangiopsis* Korsch. и др. Большинство эпизоитов не может существовать изолированно от субстрата; на мертвых животных или на их оболочках, сброшенных во время линьки, водоросли обычно гибнут.

Иногда выделяют группу организмов обрастания - перифитон. Выделение этой группы обосновывают тем, что входящие в ее состав организмы (водоросли или животные) живут на предметах большей частью движущихся или обтекаемых водой. Кроме того, эти организмы удалены от дна, и следовательно, находятся в условиях иного светового, пищевого и температурного режима, чем организмы истинно донных обитаний. Выделение перифитона обосновывают еще и практическими соображениями: это обрастания, которые могут причинять практический ущерб - уменьшать скорость движения судов, засорять водозаборные отверстия и трубопроводы.

Между эпилитами, эпипелитами, эпифитами и организмами перифитона часто нет резкой грани. Особенно это относится к микроскопическим бентосным водорослям. Существует определенная связь между размерами водорослей, размером частиц грунта, к которым они прикрепляются, и интенсивностью движения воды.

**Эпилиты.** Это, как правило, прикрепленные водоросли. Они заселяют поверхность камней, образуя корковидные покрытия или плоские подушечки, либо обладают особыми органами крепления - ризоидами. Интенсивное развитие эпилитов наблюдается в водоемах с твердым дном и быстрым течением воды. Типичными эпилитами являются некоторые пресноводные красные водоросли из родов *Lemanea* Bory, *Chantransia* Schmitz, *Hildenbrandtia* Nardo, *Thorea* Bory, золотистые водоросли из рода *Hydrums* Ag. и др.

**Эпипелиты.** Преимущественно эпипелиты неприкрепленные водоросли либо расстилающиеся по дну, связывающие и укрепляющие субстрат. Часто они представлены свободно ползающими по субстрату микроскопическими диатомовыми, золотистыми, эвгленовыми, криптофитовыми, динофитовыми, некоторыми нитчатыми синезелеными

водорослями. Органом прикрепления эпипелитов иногда являются короткие ризоиды, которые не могут глубоко укореняться. Лишь харовые с их длинными ризоидами хорошо развиваются на илистом дне.

Обычно органами прикрепления эпилитов и эпипелитов служат специальные образования - подошва, ножка, стопа, слизистый тяж или слизистая подушечка, валик и т. п., иногда пропитанные гидрооксидом железа (III) и окрашенные в бурый цвет.

**Эндофиты.** Наиболее распространенным эндофитным видом является *Chlorochytrium lemnae* Cohn, обитающий в теле ряски *Lemna trisulca* L. Определенную тенденцию к эндофитизму проявляют также *Chromulina rosanoffii* Butsch., *Myxochloris sphagnicola* Pasch., *Chlamydomyxa labyrinthuloides* Archer, некоторые виды рода *Chlamydomonas* Ehr., поселяющиеся в мертвых водоносных клетках и на поверхности листьев сфагнового мха.

**Паразиты.** Бесцветные паразитические виды, обитающие в кишечнике червей, олигохет, копепоид, нематод, амфибий, на жабрах рыб, известны среди эвгленовых и динофитовых водорослей (виды родов *Gymnodinium*, *Blastodinium*, *Syndinium*, *Tchtyodinium*, *Trichomonas*).

**Эндосимбионты.** Эндосимбионтная зеленая водоросль из рода *Carteria* Dies, поселяется в эпидермальных клетках ресничного червя *Convoluta roscoffensis*, один вид рода *Chlorella* Beijer - в вакуолях некоторых простейших (*Paramecium bursaria*), а виды рода *Chlorococcum* Fr. - в клетках криптофитовой водоросли *Cyanophora paradoxa* Korsch. Эндосимбионты обычно претерпевают значительные морфологические изменения по сравнению со свободноживущими представителями того же рода (клеточная оболочка редуцируется, строение жгутиков упрощается), однако они не теряют способности к фотосинтезу и размножению внутри клеток хозяина. Иногда в связи с внутриклеточным образом жизни эндосимбионт морфологически преобразуется настолько, что установить его принадлежность к определенному роду не удается (цианеллы в клетках *Glaucocystis nostochinearum* Itzigs.).

**Водоросли перифитона.** В перифитоне развиваются водоросли из различных систематических групп (преимущественно зеленые, синезеленые-диатомовые и желтозеленые), обычно обладающие специальными органами (органоидами) прикрепления в виде подошвы, стопы, слизистых тяжей (виды родов *Ulothrix* Kütz., *Oedogonium* Link, *Aphanochaete* A. Br., *Hydrurus* Kirchn., *Phaeothamnion* Lagerh., *Characium* A. Br., *Gomphonema* Ag. и др.). Обильны также синезеленые, прикрепляющиеся к подводным предметам с помощью слизи (виды родов *Lyngbya* Ag., *Oscillatoria* Vauch., *Calothrix* (Ag.) V. Poljansk., *Rivularia* (Roth) Ag. em. Thur., *Gloeotrichia* J. Ag., *Nostoc* Adan. и др.), и диатомовые, плотно прилегающие к субстрату непосредственно нижней створкой со швом (виды родов *Achnanthes* Bory, *Cocconeis* Ehr. и др.).

Многие организмы перифитона, например, зеленые водоросли родов *Apicystis* Näg., *Tetraspora* Link, *Characium* A. Br., мало требовательны к субстрату и поселяются как на растительном, так и на ином субстрате. У ряда видов наблюдается отчетливая специализация к определенному субстрату. Например, *Heleococcus muciculus* Korsch. поселяется в слизи *Coleochaete pulvinata* A. Br., *Chlorangiochaete epiphytica* Korsch. - в слизи на поверхности нити *Chaetophora tuberculata* (Roth) Agardh., виды рода *Poroichloris* Pasch. - на *Sphagnum*. Среди организмов перифитона есть виды, живущие на различных планктонных организмах. Так, *Stylosphaeridium stipitatum* (Bach.) Geitl. et Gim. поселяется на *Woronichinia naegiliana* (Ung.) Elenk., *Apodochloris simplicissima* (Korsch.) Komarek на *Microcystis aeruginosa* (Kütz.) Elenk., а наиболее благоприятным субстратом для поселения эпифитов являются нити видов рода *Oedogonium* Link, *Cladophora* Kütz., *Vaucheria*, в

меньшей степени *Microspora* Lagerh. и *Tribonema* Derbes et Solier. Водоросли со слизистыми оболочками (виды родов *Spirogyra* Link, *Zygnema* Ag., *Mougeotia* Ag. и др.) обычно эпифитов не имеют.

**Факультативно бентосные водоросли.** На дне неглубоких стоячих водоемов, среди зарослей высших растений и нитчаток, поселяются неприкрепленные одноклеточные водоросли с крупными клетками (виды родов *Hypnomonas* Korsch., *Chlorococcum* Menegh., *Marcocchloris* Korsch., *Oocystis* Näg., *Closterium* Nitzsch., *Cosmarium* Corda и др.), колониальные слизистые (виды родов *Heleochloris* Korsch., *Dispora* Printz, *Tetraspora* Link) или ценобиальные водоросли (виды родов *Pediastrum* Meyen, *Scenedesmus* Meyen, *Sorastrum* Kütz. и др.), обычно не имеющие специальных приспособлений к донному образу жизни. Некоторые из них (виды родов *Pediastrum*, *Sorastrum*, *Scenedesmus*, *Oocystis* Näg.) являются факультативно планктонными или факультативно бентосными организмами, развивающимися в различные периоды жизненного цикла в разных биотопах. Лишь некоторые представители подобных ценозов имеют специальные приспособления в виде слизистых тяжей или длинных щетинок, приподнимающих клетки водорослей над поверхностью детрита (виды родов *Eremosphaera* De Bary, *Asterococcus* Scherff, *Golenkiniopsis* Korsch. и др.).

### **Водоросли горячих источников**

Водоросли горячих вод вегетируют при температуре 35-52°C, а в отдельных случаях до 84°C и выше, нередко при повышенном содержании минеральных солей или органических веществ (сильно загрязненные горячие сточные воды заводов, фабрик, электростанций или атомных станций). Типичными обитателями горячих вод являются синезеленые, в меньшей степени - диатомовые и некоторые зеленые водоросли. Специфических термофильных видов немного (см. раздел 4.1).

### **Водоросли снега и льда**

Среди криофильных водорослей преобладают зеленые, синезеленые и диатомовые. Развиваясь в массовом количестве, они могут вызывать зеленое, желтое, голубое, красное, коричневое, бурое или черное "цветение" снега или льда. Зеленую окраску снега вызывает *Raphidonema nivale* Lagerh., красную - *Chlamydomonas nivalis* Wille, коричневую - *Ancylonema nordenskioeldii* Berg. Эти водоросли находятся в поверхностных слоях снега или льда и интенсивно размножаются в талой воде при температуре около 0°C. Лишь немногие из них имеют стадии покоя, большинство лишены каких-либо специальных морфологических приспособлений для перенесения низких температур (см. также раздел 4.1).

### **Водоросли соленых водоемов**

Эти водоросли, получившие название галобионты, вегетируют при повышенной концентрации в воде солей, достигающей 285 г/л в озерах с преобладанием поваренной соли и 347 г/л в глауберовых озерах. По мере увеличения солености количество видов водорослей уменьшается; очень высокую соленость переносят лишь немногие из них. В пересоленных (гипергалинных) водоемах преобладают одноклеточные подвижные зеленые водоросли - гипергалофы, клетки которых лишены оболочки и окружены лишь плазмалеммой (виды родов *Dunaliella* Teod., *Asteromonas* Artari, *Pedinomonas* Korsch.). Эти

водоросли отличаются повышенным содержанием хлористого натрия в протоплазме, высоким внутриклеточным осмотическим давлением (до  $250 \cdot 10^3$  ГПа), накоплением в клетках каротиноидов и глицерина, большой лабильностью ферментных систем и обменных процессов. В соленых водоемах юга Украины и других республик СССР они нередко развиваются в массовом количестве, вызывая красное или зеленое "цветение" соленых водоемов. Дно гипергалинных водоемов иногда сплошь покрыто синезелеными водорослями, среди которых преобладают *Microcoleus chthonoplastes* (Fl. Dan.) Thur., *Aphanothese salina* Elenk. et Danil., виды родов *Phormidium*, *Oscillatoria*, *Spirulina* и др. В некоторых озерах доминирует *Chlorogloea sarcinoides* (Elenk.) Troitzk., образующая мощные подводные и береговые валы синевато-зеленого цвета. При уменьшении солености наблюдается увеличение видового разнообразия водорослей: к видам рода *Dunaliella* присоединяются *Platymonas tetrathele* G. S. West, *Raciborskiella salina* Wisl., *Cryptomonas salina*, виды родов *Carteria* Dies., *Chlamydomonas* Ehr., *Nitzschia* Hass., *Sunrella* Turp., *Navicula* Bory, *Synechococcus* Näg., *Oscillatoria* Vauch. и др. (см. также раздел 4.1).

### **Водоросли вневодных местообитаний (О. Н. Виноградова)**

Хотя для большинства водорослей основной жизненной средой служит вода, в силу эвритопности этой группы организмов они успешно осваивают и разнообразные вневодные местообитания. При наличии хотя бы периодического увлажнения многие из них развиваются на различных наземных предметах - скалах, коре деревьев, заборах и т. д. Вполне благоприятной средой для обитания водорослей служит почва. Кроме того, известны и такие сообщества водорослей, основной жизненной средой которых является окружающий их известковый субстрат.

Водоросли повсеместно распространены в почвах на всех этапах их формирования. На начальных этапах почвообразования они участвуют в выветривании горных пород и создании первичного гумуса на чисто минеральных субстратах. В сформированных почвах они также выполняют разнообразные функции. Роль водорослей в создании почвенного плодородия рассмотрена в разделе 6.1.3.

Согласно классификации М. М. Голлербаха и Э. А. Штины [85], сообщества, образуемые водорослями вневодных местообитаний, подразделяют на аэрофильные, эдафотрофные и литотрофные с более дробным делением внутри каждой группы.

### **Аэрофильные водоросли**

Основной жизненной средой аэрофильных водорослей является окружающий их воздух. Типичные местообитания - поверхность различных внепочвенных твердых субстратов, не оказывающих на биоту ясно выраженного физико-химического воздействия (скалы, камни, кора деревьев и т. д.). В зависимости от степени увлажнения их подразделяют на две группы: воздушные водоросли, обитающие в условиях только атмосферного увлажнения, и, следовательно, испытывающие постоянную смену влажности и высыхания; водно-воздушные водоросли, подвергающиеся действию постоянного орошения водой (под брызгами водопада, прибоя и т. д.).

Условия существования водорослей этих сообществ очень своеобразны и характеризуются, прежде всего, частой и резкой сменой двух факторов - влажности и температуры. Водоросли, обитающие в условиях исключительно атмосферного увлажнения, вынуждены часто переходить из состояния переизбыточного увлажнения (например, после ливня) в состояние минимальной влажности в засушливые периоды,

когда они высыхают настолько, что могут быть растерты в порошок. Водно-воздушные водоросли живут в условиях относительно постоянного увлажнения, однако и они испытывают значительные колебания этого фактора. Например, водоросли, обитающие на скалах, орошаемых брызгами водопадов, в летнее время, когда сток существенно уменьшается, испытывают дефицит влаги. Подвержены аэрофильные сообщества и постоянным колебаниям температуры. Днем они сильно прогреваются, ночью охлаждаются, зимой промерзают. Правда, некоторые аэрофильные водоросли обитают в достаточно постоянных условиях (на стенках оранжерей). Но в целом, к неблагоприятным условиям существования этой группировки приспособились сравнительно немногие водоросли, представленные микроскопическими одноклеточными, колониальными и нитчатыми формами из отделов Cyanophyta, Chlorophyta, и, в значительно меньшей степени, Bacillariophyta. Аэрофильные формы известны и среди красных водорослей (виды родов *Porphyridium* Näg., *Chrootheca* Hansg., *Rhodospira* Geitl., *Phragmonema* Zopf.); они встречаются на камнях, старых стенах оранжерей и т. д. Число видов, обнаруженных в аэрофильных группировках, приближается к 300 [80]. При развитии аэрофильных водорослей в массовом количестве они обычно имеют вид порошкообразных или слизистых налетов, войлокообразных масс, мягких или твердых пленок и корочек.

На коре деревьев обычными поселенцами являются такие повсеместно распространенные зеленые водоросли, как *Pleurococcus vulgaris* Menegh. и *Trentepolia piceana* Meyer., также встречаются представители родов *Chlorella* Bajer., *Chlorococcum* Menegh., *Trebouxia* Puym., *Stichococcus* Näg., *Pleurastrum* Chod. Синезеленые водоросли находят на деревьях значительно реже. Это могут быть представители родов *Synechococcus* Näg., *Aphanotheca* Näg. em. Elenk., *Plectonema* Thur., *Nostoc* Adanson. Диатомовые водоросли редко находят на коре деревьев; встречаются представители родов *Hantzania* Grun., *Navicula* Bory и некоторых других. Прямой зависимости между видом дерева и родами поселяющихся на них водорослей не установлено. Есть сведения, что на голосеменных растут преимущественно Chlorophycophyta [708].

Своеобразна группа водорослей, эпифитирующих на мхах. В ней преобладают бриофильные диатомовые, встречаются специфические виды зеленых (представители родов *Mesotenium* Näg., *Penium* Breb. и др.) и желтозеленых водорослей, поселяющихся среди сфагновых мхов. Можно наблюдать черновато-синие пучки, образованные синезеленой водорослью *Schizothrix friesii* (Ag.) Gom.

Иной систематический состав у группировок водорослей, обитающих на поверхности обнаженных скал. Здесь также развиваются диатомовые и некоторые, преимущественно одноклеточные, зеленые водоросли, но наиболее обычны для этих местообитаний представители синезеленых водорослей. Водоросли и сопутствующие им бактерии образуют "горный загар" (наскальные пленки и корочки) на кристаллических породах различных горных массивов. В рухляке, скапливающемся в выемках на подверженных выветриванию скалах, обитают обычно одноклеточные зеленые водоросли и синезеленые водоросли из родов *Plectonema* Thur., *Nostoc* Adanson, *Scytonema* Ag. Особенно обильны разрастания водорослей на поверхности влажных скал. Они образуют пленки и наросты различного цвета. Как правило, здесь обитают виды, снабженные толстыми слизистыми обертками. В зависимости от интенсивности освещения, слизь бывает окрашена более или менее интенсивно, что определяет цвет разрастаний. Они могут быть ярко-зеленые, золотистые, бурые, охристые, лиловые или темно-сине-зеленые, коричневые, почти черные в зависимости от образующих их видов. Особенно характерны для орошаемых скал такие представители синезеленых водорослей, как виды родов *Gloeocapsa* Kütz. em. Hollerb., *Gloeotheca* Näg., *Chamaesiphon* Br. et Grun., *Calothrix* (Ag.) V.

Poljansk., Tolypothrix Kütz., Scytonema Ag., из зеленых - виды родов Pleurococcus Menegh., Schizogonium Kütz., Prasiola Ag., Mesotenium Näg., Spirogyra Link и др. В разрастаниях на влажных скалах можно встретить и диатомовые водоросли из родов Frustulia Ag., Achnanthes Bory.

Таким образом, аэрофильные сообщества водорослей очень разнообразны и возникают как при вполне благоприятных, так и в экстремальных условиях. Их внешние и внутренние приспособления к такому образу жизни разнообразны и сходны с обнаруживаемыми у почвенных водорослей, особенно развивающихся на поверхности почвы.

### **Эдафотфильные водоросли**

Основной жизненной средой эдафотфильных водорослей является почва. Типичные местообитания - поверхность и толща почвенного слоя, оказывающая на бионтов определенное физико-химическое воздействие. В зависимости от местонахождения водорослей и их образа жизни в пределах этого типа различают три группы сообществ: наземные водоросли, массово развивающиеся на поверхности почвы в условиях атмосферного увлажнения; водно-наземные водоросли, массово разрастающиеся на поверхности почвы, постоянно пропитанной водой (водоросли пещер рассматриваются как особый случай водно-наземных); почвенные водоросли, населяющие толщу почвенного слоя. Типичные условия - жизнь среди почвенных частиц под влиянием среды, очень сложной по комплексу факторов.

Почва как биотоп имеет сходство и с водными и с воздушными местообитаниями: в ней есть воздух, но насыщенный водяными парами, что обеспечивает дыхание атмосферным воздухом без угрозы высыхания. Свойством, кардинально отличающим почву от вышеназванных биотопов, является ее непрозрачность. Этот фактор оказывает решающее воздействие на развитие водорослей. Интенсивное развитие водорослей как фототрофных организмов возможно только в пределах проникновения света. В целинных почвах это поверхностный слой почвы толщиной до 1 см, в обрабатываемых почвах он немного толще. Однако в толще почвы, куда не проникает свет, жизнеспособные водоросли обнаруживаются на глубине до 2 м в целинных почвах и до 2,7 м в пахотных [325]. Это объясняется способностью некоторых водорослей переходить в темноте к гетеротрофному питанию. Многие водоросли сохраняются в почве в покоящемся состоянии.

В глубоких слоях почвы обнаруживается сравнительно небольшое число видов водорослей. Для поддержания своей жизнедеятельности почвенные водоросли должны иметь способность к перенесению неустойчивой влажности, резких колебаний температуры и сильной инсоляции. Эти свойства обеспечиваются у них рядом морфологических и физиологических особенностей. Например, отмечено, что почвенные водоросли имеют относительно мелкие размеры в сравнении с соответствующими водными формами тех же видов [327]. С уменьшением размеров клеток возрастают их водоудерживающая способность и устойчивость против засухи. Важную роль в засухоустойчивости почвенных водорослей играет способность к обильному образованию слизи - слизистых колоний, чехлов и обверток, состоящих из гидрофильных полисахаридов, а также к ослизнению клеточных оболочек. Благодаря наличию слизи, водоросли быстро поглощают воду при увлажнении и запасают ее, замедляя высыхание. Поразительную жизнеспособность демонстрируют почвенные водоросли, хранящиеся в воздушносухом состоянии в почвенных образцах. Если такую почву после десятков лет

хранения поместить на питательную среду, то можно будет наблюдать развитие водорослей. В литературе описаны десятки таких примеров [85].?

Характерной чертой почвенных водорослей является "эфемерность" их вегетации - способность быстро переходить из состояния покоя к активной жизнедеятельности и наоборот. Они также способны переносить разные колебания температуры почвы. Диапазон выживаемости ряда видов лежит в пределах от -200 до +84°C и выше. Известно, что наземные водоросли составляют важную часть растительности Антарктиды. Они окрашены почти в черный цвет, поэтому температура их тела оказывается выше температуры окружающей среды [325].

Почвенные водоросли являются также важными компонентами биоценозов аридной зоны, где почва в летнее время нагревается до 60-80°C. Защитой от избыточной инсоляции служат темные слизистые чехлы вокруг клеток. Почвенные водоросли (преимущественно синезеленые) обладают устойчивостью против ультрафиолетового и радиоактивного излучения. Перечисленные свойства почвенных водорослей позволяют им обитать в самых неблагоприятных местообитаниях. Этим объясняются широкое распространение почвенных водорослей и быстрота их разрастания даже при кратковременном появлении необходимых условий.

Распространение водорослей в почвах определяется ее водным и солевым режимом, температурой, значением pH, составом наземной растительности, в окультуренных почвах - агротехническими мероприятиями.

Подавляющее большинство почвенных водорослей - микроскопические формы, однако их можно нередко увидеть на поверхности почвы невооруженным глазом. Например, в почвах степной зоны СССР широко распространен *Nostoc commune* Vauch. in sensu Elenk., образующий на поверхности почвы мощные пленки темно-зеленого или, в сухой сезон, корочки грифельно-черного цвета. Массовое развитие микроскопических форм вызывает позеленение склонов оврагов и обочин лесных дорог, часты случаи "цветения" водорослями пахотных почв.

По систематическому составу почвенные водоросли довольно разнообразны. В наибольшем количестве видов и в примерно равных соотношениях среди них представлены синезеленые и зеленые водоросли. Менее разнообразны, но также характерны для почв представители отделов *Xanthophyta* и *Bacillariophyta*. Известны отдельные находки в почвах эвгленовых, золотистых, пирифитовых, красных водорослей [85]. Систематический состав альгофлоры почв весьма специфичен. Наряду с видами, широко распространенными в водных местообитаниях, в почвах развиваются и формы, не встречающиеся в воде (например, *Chlorococcum humicola* (Näg.) Rab., *Bumilleria sicula* Borzi, ряд видов родов *Protosiphon* Klebs, *Botrydium* Wallroth, *Botridiopsis* Borzi, *Microcoleus* Desmaz.) [85]. Одной из ярких флористических особенностей эдафотрофных сообществ является видовое разнообразие желтозеленых, на долю которых приходится в среднем 12%, а в лесных почвах - до 24% [1] общего числа видов. В водоемах желтозеленые водоросли составляют обычно 1-3% общего числа видов.

Число всех видов водорослей, обнаруженных в почвах, приближается к 2000. В почвах СССР, по обобщенным литературным данным [1], обнаружено 1380 видов водорослей, из которых на долю зеленых приходится 528 видов, синезеленых - 406, диатомовых - 246, желтозеленых - 171 вид. Список этот постоянно пополняется.

## **Литофильные водоросли**

Основной жизненной средой литофильных водорослей служит окружающий их непрозрачный плотный известковый субстрат. Типичные местообитания - в глубине твердых пород определенного химического состава, окруженных воздухом или погруженных в воду. В зависимости от физиологических особенностей относящихся сюда водорослей, различают две группы литофильных сообществ: сверлящие водоросли, активно внедряющиеся в каменистый субстрат и заселяющие мелкие ходы и поры, сделанные ими в каменистой породе, с помощью которых они сообщаются с окружающей средой; туфообразующие водоросли, отлагающие вокруг своего тела известь и обитающие в периферических слоях отлагаемой ими среды, в пределах, доступных для диффузии света и воды. По мере нарастания отложений эти ценозы постепенно отмирают.

Приведенную классификацию можно применять при проведении специальных исследований водорослей вневодных местообитаний, она также служит ориентировочной схемой при комплексных фитоценологических исследованиях, когда возникает необходимость в общих экологических характеристиках водорослей, обнаруживаемых в исследуемом растительном ценозе. При проведении флористических исследований обычно применяют более общие классификации, например, водоросли вневодных местообитаний делят на 4 экологические группировки: 1) воздушные водоросли (аэрофитон); 2) наземные водоросли (геофитон); 3) почвенные водоросли (эдафон) и 4) водоросли внутри известкового субстрата (эндофитон) [83]. В зарубежных работах все многообразие вневодных поселений водорослей относят обычно к двум типам: аэрофильные водоросли и почвенные водоросли, причем разрастания водорослей на почве относят либо к первому [417], либо ко второму [651] типу.

### **Контрольные вопросы:**

1. Охарактеризуйте адаптации планктонных водорослей. Примеры.
2. Охарактеризуйте адаптации бентосных водорослей. Примеры.
3. Охарактеризуйте адаптации водорослей горячих источников. Примеры.
4. Охарактеризуйте адаптации водорослей снега и льда. Примеры.
5. Охарактеризуйте адаптации водорослей соленых водоемов. Примеры.
6. Охарактеризуйте адаптации водорослей перифитона. Примеры.
7. Охарактеризуйте адаптации водорослей вневодных местообитания. Примеры.

## **Лабораторная работа №18 (2 часа).**

### **Тема: Значение водорослей в природе и жизни человека**

**Цель занятия** — ознакомиться с основными направлениями использования водорослей человеком

### **Задачи работы:**

1. Ознакомиться с применением водорослей в пищевой и фармацевтической промышленности.

## 2. Изучить способы водоочистки с помощью водорослей и получения биотоплива.

**Перечень приборов, материалов, используемых в лабораторной работе:** мультимедиа проектор, экран, компьютер, учебная доска, микроскопы световые, спиртовые горелки, предметные и покровные стёкла, красители, иглы, пипетки.

### Описание (ход) работы:

Водорослям отводят важную роль в решении ряда глобальных проблем, волнующих все человечество, в том числе продовольственной, энергетической, охраны окружающей среды, освоения космического пространства, недр Земли, богатств Мирового океана, изыскания новых источников промышленного сырья, строительных материалов, фармацевтических препаратов, биологически активных веществ, новых объектов биотехнологии

#### Пищевое применение

Некоторые, в основном морские, употребляются в пищу (морская капуста, порфира, ульва). В приморских районах водоросли идут на корм скоту и удобрение. В ряде стран водоросли культивируют для получения большого количества биомассы, идущей на корм скоту и используемой в пищевой промышленности.

Съедобные водоросли — богатый минеральными веществами, особенно йодом, продукт — используются в восточноазиатских кухнях. Одно из самых популярных блюд с водорослями — суши.

- агар-агар — используется как желирующее вещество
- вакаме
- морская капуста ламинария
- комбу
- нори
- порфира
- ульва
- хидзик

#### Водоочистка

Многие водоросли — важный компонент процесса биологической очистки сточных вод.

#### В фармацевтической промышленности

Из водорослей получают: студне- и слизиобразующие вещества — агар-агар (анфельция, гелидиум), агароиды (филлофора, грацилярия), карраген (хондрус, гигартина, фурцелярия), альгинаты (ламинариевые и фукусовые), кормовую муку, содержащую микроэлементы и иод.

#### Биотопливо

Из-за высокой скорости размножения водоросли нашли применение для получения биомассы на топливо.

#### В исследовательских работах

Водоросли широко применяют в экспериментальных исследованиях для решения проблем фотосинтеза и выяснения роли ядра и других компонентов клетки.

## Экодом

Предпринимаются попытки использовать некоторые быстро размножающиеся и неприхотливые водоросли (например, хлореллу, которая быстро и в большом количестве синтезирует белки, жиры, углеводы, витамины и достаточно полно поглощает вещества, выделяемые человеком и животными) для создания круговорота веществ в обитаемых отсеках космического корабля.

## Значение водорослей

| В природе  | В хозяйственной деятельности человека   |
|--|---|
| 1. Корм для водных животных  | 1. Пища для человека  |
| 2. Насыщение кислородом толщи воды, а также воздуха над водоемом.            | 2. Сырье для получения агар-агара для кондитерской, микробиологической промышленности.      |
| 3. Оболочки образуют осадочные породы - известняк, диатомит.                 | 3. Сырье для получения органических кислот, спиртов, витаминов, красителей, йода, лекарств. |
| 4. Зеленые водоросли входят в состав лишайников.                             | 4. Биологическое очищение вод.  |
| 5. Участвуют в почвообразовании.   | 5. Органический ил - сырье для удобрений.   |
| 6. Бурые водоросли образуют на дне заросли - прибежище для обитателей морей. | 6. Причина «цветения воды»  |
| 7. Красные- участвуют в формировании океанических                            | Вред судоходству (обрастают днища кораблей) и   |



**Контрольные вопросы:**

1. Какие водоросли и в каких отраслях промышленности использует человек?
2. Что такое экодомы как водоросли используются в нем?

**Лабораторная работа №19 (2 часа).**

**Тема:** Итоговое занятие за 4 модуль.

**Цель занятия** – контроль знаний полученных в при изучении предмета.

**Задачи работы:** повторить пройденный материал и ответить на контрольные вопросы.

Вопросы к итоговому занятию №4.

1. Как и с помощью каких приспособлений проводят сбор фитопланктона?
2. Как и с помощью каких приспособлений проводят сбор фитобентоса?
3. Как и с помощью каких приспособлений проводят сбор перифитона?
4. Как фиксируют пробы водорослей?
5. С помощью каких методов окраски проводят изучение ядер и клеточных оболочек водорослей?
6. С помощью каких методов окраски проводят изучение жгутиков, хлоропластов, стигмы, пиреноидов водорослей?
7. С помощью каких методов окраски проводят изучение вакуолей, митохондрий и аппарата Гольджи водорослей?

8. Как проводят приготовление постоянных препаратов водорослей?
9. Какие питательные среды использую для культивирования водорослей?
10. Что такое ценобий?
11. Какой тип структуры характеризуется образованием из нескольких коккоидных клеток, погружённых в общую слизистую массу?
12. Назовите примеры водорослей с коккоидным типом организации.
13. Какой тип структуры представлен клетками, соединенными в простые и разветвленные нити?
14. Чем отличается сифонокладальная структура от сифональной?
15. Назовите примеры водорослей с монадным типом организации.
16. Что входит в состав клеточных оболочек водорослей?
17. Как функционирует протопласт водорослей?
18. Каково строение пластид водорослей и как в них протекает фотосинтез?
19. Как передвигаются гетероконтные водоросли?
20. Дайте общую характеристику отдела *Chlorophyta* (зеленые водоросли)
21. Охарактеризуйте морфологию и размножение представителей класса собственно зеленые водоросли (*Chlorophyceae*).
22. Охарактеризуйте морфологию и размножение представителей класса Сифоновые водоросли (*Siphonophyceae*).
23. Охарактеризуйте морфологию и размножение представителей класса конъюгаты (*Conjugatophyceae*).
24. Охарактеризуйте характерные черты строения клетки диатомовых водорослей
25. Чем отличаются эпитека и гипотека? И что это такое?
26. Охарактеризуйте строение панциря, пигменты, запасные вещества диатомовых водорослей.
27. Охарактеризуйте размножение, распространение и экологию диатомовых водорослей.
28. Охарактеризуйте характерные черты строения клетки эвгленовых водорослей
29. Охарактеризуйте строение пигменты и запасные вещества эвгленовых водорослей.
30. Охарактеризуйте размножение, распространение и экологию эвгленовых водорослей.
31. Охарактеризуйте характерные черты строения клетки криптофитовых водорослей
32. Охарактеризуйте строение пигменты и запасные вещества криптофитовых водорослей
33. Охарактеризуйте размножение, распространение и экологию криптофитовых водорослей
34. Охарактеризуйте характерные черты строения клетки диноофитовых водорослей
35. Охарактеризуйте строение пигменты и запасные вещества динофитовых водорослей
36. Охарактеризуйте размножение, распространение и экологию динофитовых водорослей
37. Дайте общую характеристику отдела *Chlorophyta* (зеленые водоросли)
38. Охарактеризуйте морфологию и размножение представителей класса собственно зеленые водоросли (*Chlorophyceae*).
39. Охарактеризуйте морфологию и размножение представителей класса Сифоновые водоросли (*Siphonophyceae*).
40. Охарактеризуйте морфологию и размножение представителей класса конъюгаты (*Conjugatophyceae*).

41. Охарактеризуйте характерные черты строения клетки диатомовых водорослей
42. Чем отличаются эпитека и гипотека? И что это такое?
43. Охарактеризуйте строение панциря, пигменты, запасные вещества диатомовых водорослей.
44. Охарактеризуйте размножение, распространение и экологию диатомовых водорослей.
45. Охарактеризуйте характерные черты строения клетки эвгленовых водорослей
46. Охарактеризуйте строение пигменты и запасные вещества эвгленовых водорослей.
47. Охарактеризуйте размножение, распространение и экологию эвгленовых водорослей.
48. Охарактеризуйте характерные черты строения клетки криптофитовых водорослей
49. Охарактеризуйте строение пигменты и запасные вещества криптофитовых водорослей
50. Охарактеризуйте размножение, распространение и экологию криптофитовых водорослей
51. Охарактеризуйте характерные черты строения клетки диноофитовых водорослей
52. Охарактеризуйте строение пигменты и запасные вещества динофитовых водорослей
53. Охарактеризуйте характерные черты строения бурых водорослей
54. Охарактеризуйте адаптации планктонных водорослей. Примеры.
55. Охарактеризуйте адаптации бентосных водорослей. Примеры.
56. Охарактеризуйте адаптации водорослей горячих источников. Примеры.
57. Охарактеризуйте адаптации водорослей снега и льда. Примеры.
58. Охарактеризуйте адаптации водорослей соленых водоемов. Примеры.
59. Охарактеризуйте адаптации водорослей перифитона. Примеры.
60. Охарактеризуйте адаптации водорослей вневодных местобитания. Примеры.
61. Какие водоросли и в каких отраслях промышленности использует человек?
62. Что такое экодом как водоросли используются в нем?
63. Охарактеризуйте размножениебурых водорослей
64. Охарактеризуйте распространение и экологию бурых водорослей
65. Охарактеризуйте характерные черты строения красных водорослей
66. Охарактеризуйте размножение красных водорослей
67. Охарактеризуйте распространение и экологию красных водорослей.
68. Охарактеризуйте характерные черты строения клетки золотистых водорослей
69. Охарактеризуйте строение пигменты и запасные вещества золотистых водорослей
70. Охарактеризуйте размножение, распространение и экологию золотистых водорослей
71. Охарактеризуйте характерные черты строения клетки желто-зеленых водорослей
72. Охарактеризуйте строение пигменты и запасные вещества желто-зеленых водорослей
73. Охарактеризуйте размножение, распространение и экологию желто-зеленых водорослей.
- 74.
75. Охарактеризуйте размножение, распространение и экологию динофитовых водорослей

