

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР

ИНСТИТУТ БОТАНИКИ
ИМ. Н. Г. ХОЛОДНОГО

ВОДОРΟΣЛИ

СПРАВОЧНИК

Авторы :

С. П. ВАССЕР, Н. В. КОНДРАТЬЕВА, Н. П. МАСЮК, Г. М. ПАЛАМАРЬ-МОРДВИНЦЕВА, З. И. ВЕТРОВА, Е. Л. КОРДЮМ, Н. А. МОШКОВА, Л. П. ПРИХОДЬКОВА, О. В. КОВАЛЕНКО, В. В. СТУПИНА, П. М. ЦАРЕНКО, В. П. ЮНГЕР, М. И. РАДЧЕНКО, О. Н. ВИНОГРАДОВА, Л. Н. БУХТИЯРОВА, Л. Ф. РАЗУМНА

УДК 582.26 (031)

Водоросли. Справочник / Вассер С. П., Кондратьева Н. В., Масюк Н. П. и др. — Киев : Наук. думка, 1989. — 608 с. — ISBN 5-12-000486-5

Книга является первым в отечественной литературе справочником по разнообразным вопросам альгологии. В нем приведены общая характеристика водорослей, описаны строение, размножение, жизненные циклы про- и эукариотических водорослей, освещена их систематика и изложены принципы ботанической номенклатуры и ее применения в альгологии. Рассмотрены вопросы экологии, распространения и хозяйственного значения водорослей, методы их исследования, хранения и выращивания. Особое внимание уделено разнообразию водорослей; охарактеризованы все отделы, классы, порядки, указаны их важнейшие представители. Справочник снабжен иллюстрациями наиболее важных и распространенных видов водорослей.

Расчитан на специалистов в области теоретической и прикладной альгологии, гидробиологии, рыбного, сельского и коммунального хозяйства. Будет полезен всем, кто интересуется водорослями, а также может служить учебным пособием для студентов биологических факультетов вузов.

Ил. 249. Табл. 4. Библиогр.: с. 540—571.

Ответственный редактор член-корреспондент АН УССР С. П. Вассер

Печатается по постановлению ученого совета Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР и решению редакционной коллегии справочной литературы АН УССР

Редакция справочной литературы

Заведующий редакцией В. В. Панюков

Редактор А. В. Янковская

© С. П. Вассер, Н. В. Кондратьева,
Н. П. Масюк, Г. М. Паламарь-Мордвинцева,
З. И. Ветрова, Е. Л. Кордюм, Н. А. Мошкова,
Л. П. Приходькова, О. В. Коваленко,
В. В. Ступина, П. М. Царенко, В. П. Юнгер,
М. И. Радченко, О. Н. Виноградова,
Л. Н. Бухтиярова, Л. Ф. Разумна, 1989

1988000000-018
В М221(04)-89 551-89

ISBN 5-12-000486-5

СОДЕРЖАНИЕ

От редактора (С. П. Вассер)	9
Введение (Н. П. Масюк, Н. В. Кондратьева)	12
Строение, размножение, экология, значение, методы исследования и принципы систематики водорослей	17
1. Строение водорослей	17
1.1. Уровни организации и уровни индивидуальности (Н. В. Кондратьева)	17
1.2. Строение и деление клетки водорослей	18
1.2.1. Строение и деление клетки прокариотических водорослей (Н. В. Кондратьева)	19
1.2.2. Строение и деление клетки эукариотических водорослей (Е. Л. Кордюм)	34
1.3. Строение тела особи (Н. П. Масюк)	63
1.3.1. Моноадный (жгутиковый) тип структуры	64
1.3.2. Амебодный (ризоподиальный) тип структуры	66
1.3.3. Гемимонадный тип структуры	68
1.3.4. Коккоидный тип структуры	69
1.3.5. Сарциноидный тип структуры	70
1.3.6. Нитчатый (трихальный) тип структуры	70
1.3.7. Разноричатый гетеротрихальный тип структуры	71
1.3.8. Псевдопаренхиматозный (ложнотканевой) тип структуры	72
1.3.9. Паренхиматозный (тканевой) тип структуры	72
1.3.10. Сифональный тип структуры	74
1.3.11. Сифоноткательный тип структуры	74
1.4. Морфологический параллелизм (Н. П. Масюк)	74
2. Размножение водорослей (Г. М. Паламарь-Мордвинцева)	76
2.1. Бесполое размножение	76
2.1.1. Вегетативное размножение	76
2.1.2. Бесполое размножение	82
2.2. Половое размножение и половой процесс	84
2.2.1. Половой процесс, осуществляемый без образования специализированных клеток	84
2.2.2. Половой процесс, осуществляемый с помощью специализированных клеток — гамет	85
3. Жизненные циклы	90
3.1. Жизненные циклы водорослей, не имеющих полового процесса (Н. В. Кондратьева)	91
3.2. Жизненные циклы водорослей, имеющих половой процесс (Г. М. Паламарь-Мордвинцева)	93

3.2.1. Смена форм развития и ядерных фаз	94
3.2.2. Циклы развития зеленых водорослей	95
3.2.3. Циклы развития бурых водорослей	99
3.2.4. Циклы развития красных водорослей	104
3.2.5. Эволюция циклов развития водорослей	106
4. Экология и распространение водорослей	107
4.1. Основные факторы, влияющие на распространение и развитие водорослей (<i>В. П. Юнгер</i>)	107
4.1.1. Абиотические факторы	108
4.1.2. Биотические факторы	115
4.1.3. Антропогенные факторы	117
4.2. Водоросли водных местообитаний (<i>З. И. Ветрова, П. М. Царенко</i>)	118
4.2.1. Планктонные водоросли	118
4.2.2. Бентосные водоросли	120
4.2.3. Водоросли горячих источников	125
4.2.4. Водоросли снега и льда	125
4.2.5. Водоросли соленых водоемов	125
4.3. Водоросли вневодных местообитаний (<i>Виноградова О. Н.</i>)	126
4.3.1. Аэрофильные водоросли	126
4.3.2. Эдаофильные водоросли	128
4.3.3. Литофильные водоросли	129
4.4. Вопросы географии водорослей (<i>Г. М. Паламарь-Мордвинцева</i>)	130
5. Роль водорослей в природе (<i>Н. П. Масюк</i>)	136
6. Хозяйственное значение водорослей	142
6.1. Роль водорослей в решении продовольственной проблемы	143
6.1.1. Водоросли как продукт питания (<i>Н. П. Масюк</i>)	143
6.1.2. Водоросли — источник белкового корма, витаминов и других физиологически активных веществ в рационе сельскохозяйственных животных и рыб (<i>Н. П. Масюк, Л. Ф. Разумна</i>)	146
6.1.3. Роль водорослей в повышении почвенного плодородия (<i>О. Н. Виноградова</i>)	146
6.2. Энергетическая проблема и водоросли (<i>Масюк Н. П.</i>)	152
6.3. Водоросли — источник промышленного сырья (<i>Н. П. Масюк, Л. Ф. Разумна</i>)	153
6.4. Использование водорослей как индикаторных организмов	156
6.4.1. Использование водорослей для биологического анализа воды (<i>В. В. Ступина</i>)	156
6.4.2. Использование водорослей в геологии и юридической практике (<i>Н. П. Масюк</i>)	158
6.5. «Цветение» воды, обрастание судов и гидротехнических сооружений, коррозия наземных материалов и конструкций. Токсические водоросли (<i>О. В. Коваленко</i>)	161
6.6. Значение водорослей для решения природоохранных вопросов (<i>В. В. Ступина</i>)	167
6.6.1. Водоросли — агенты самоочищения естественных водоемов и доочистки сточных вод в системах искусственной очистки	167
6.6.2. Задачи альгологов в организации экологического мониторинга окружающей среды и прогнозирования развития водорослей	169
7. Методы сбора, культивирования, изучения и хранения водорослей	170
7.1. Методы сбора и изучения водорослей (<i>Н. П. Масюк, М. И. Радченко</i>)	170

7.2. Методы лабораторного культивирования водорослей (<i>Радченко М. И., Масюк Н. П.</i>)	188
7.3. Хранение водорослей (<i>С. П. Вассер, П. М. Царенко</i>)	192
8. Принципы и методы систематики водорослей. Вопросы номенклатуры	196
8.1. Общие положения (<i>Н. В. Кондратьева</i>)	196
8.2. Внутривидовая фенотипическая изменчивость. Популяционный подход (<i>Н. В. Кондратьева</i>)	198
8.3. Методические и теоретические вопросы систематики водорослей (<i>Н. В. Кондратьева</i>)	200
8.3.1. Общие подходы	200
8.3.2. Таксономические категории и таксономические признаки	200
8.3.3. Современное состояние систематики водорослей	201
8.4. Принципы ботанической номенклатуры и ее применение в альгологии (<i>С. П. Вассер</i>)	203
8.5. Обзор важнейших современных систем водорослей (<i>Н. П. Масюк</i>)	219
Прокариотические водоросли	224
9. Отделы синезеленых (Cyanophyta) и прокариотических зеленых (Prochlorophyta) водорослей	224
9а. Отдел 1. Синезеленые водоросли — Cyanophyta	225
9а. 1. Общая характеристика Cyanophyta (<i>Н. В. Кондратьева</i>)	225
9а. 2. Класс 1. Хроококковые — Chroococcophyceae (<i>О. В. Коваленко</i>)	233
9а. 2.1. Порядок 1. Хроококковые — Chroococcales	237
9а. 2.2. Порядок 2. Энтофизалиевые — Entophysalidales	241
9а. 2.3. Порядок 3. Тубиеловые — Tubiellales	241
9а. 3. Класс 2. Хамесифоновые — Chamaesiphonophyceae (<i>Л. П. Приходькова</i>)	242
9а. 3.1. Порядок 1. Плеврокапсовые — Pleurocapsales	246
9а. 3.2. Порядок 2. Дермокарповые — Dermocarpales	248
9а. 3.3. Порядок 3. Сифонемовые — Siphononematales	248
9а. 3.4. Порядок 4. Эндонемовые — Endonematales	249
9а. 4. Класс 3. Гормогониевые — Hormogoniophyceae (<i>Н. В. Кондратьева</i>)	249
9а. 4.1. Порядок 1. Осцилляториевые — Oscillatoriales	255
9а. 4.2. Порядок 2. Ностоковые — Nostocales	256
9а. 4.3. Порядок 3. Стигонемовые — Stigonematales	258
9б. Отдел 2. Прокариотические (первичные) зеленые водоросли — Prochlorophyta (<i>Н. В. Кондратьева</i>)	258
Эукариотические водоросли	261
10. Отдел 1. Эвгленовые водоросли — Euglenophyta (<i>З. И. Ветрова</i>)	261
10.1. Класс 1. Эвгленовые — Euglenophyceae	272
10.1.1. Порядок 1. Эвгленовые — Euglenales	272
10.1.2. Порядок 2. Перанемовые — Peranematales	272
10.1.3. Порядок 3. Эвгленоморфовые — Euglenomorphales	274
11. Отдел 2. Динофитовые водоросли — Dinophyta (<i>З. И. Ветрова</i>)	274
11.1. Класс 2. Десмофициевые — Desmophyceae	280
11.1.1. Порядок 1. Десмомастиговые — Desmomastigales	280
11.1.2. Порядок 2. Пророцентровые — Procentrales	280
11.1.3. Порядок 3. Динофизидиевые — Dinophysidiales	281

11.1.4.	Порядок 4. Десмокапсовые — Desmocapsales	281
11.2.	Класс 3. Динофициевые — Dinophyceae	281
11.2.1.	Порядок 1. Гимнодиниевые — Gymnodiniales	281
11.2.2.	Порядок 2. Перидиниевые — Peridinales	281
11.2.3.	Порядок 3. Бластодиниевые — Blastodiniales	282
11.2.4.	Порядок 4. Динамбидиевые — Dinamoebidiales	282
11.2.5.	Порядок 5. Глеодиниевые — Gloeodiniales	282
11.2.6.	Порядок 6. Динококковые — Dinococcales	282
11.2.7.	Порядок 7. Динотриковые — Dinotrichales	282
12.	Отдел 3. Криптофитовые водоросли — Cryptophyta (З. И. Ветрова)	283
12.1.	Класс 1. Криптофициевые — Cryptophyceae	288
12.1.1.	Порядок 1. Криptomonадовые — Cryptomonadales	288
13.	Отдел 4. Рафидофитовые водоросли — Raphidophyta (З. И. Ветрова)	288
13.1.	Класс 1. Рафидофициевые — Raphidophyceae	292
13.1.1.	Порядок Рафидовые — Raphydales	292
14.	Отдел 5. Золотистые водоросли — Chrysophyta (З. И. Ветрова)	292
14.1.	Класс 1. Гетерохризофициевые Heterochrysophyceae	301
14.1.1.	Порядок 1. Хризомонадовые — Chrysomonadales	301
14.1.2.	Порядок 2. Кокколитоовые — Coccolithales	301
14.1.3.	Порядок 3. Диктихоховые — Dictyochales	301
14.1.4.	Порядок 4. Ризохризидовые — Rhizochrysidales	302
14.1.5.	Порядок 5. Хризокапсовые — Chrysocapsales	302
14.1.6.	Порядок 6. Хризосферовые — Chrysosphaerales	302
14.1.7.	Порядок 7. Феотамниевые — Phaeothamniales	302
14.2.	Класс 2. Изохризофициевые — Isochryophyceae	302
14.2.1.	Порядок 1. Изохризидовые — Isochrysidales	302
14.2.2.	Порядок 2. Примнезиевые — Prymnesiales	303
15.	Отдел 6. Диатомовые водоросли — Bacillariophyta (С. П. Вассер, Л. Н. Бухтиярова)	303
15.1.	Класс 1. Центрические диатомеи — Centrophyceae	329
15.1.1.	Порядок 1. Косцинодисковые — Coscinodiscales	329
15.1.2.	Порядок 2. Актинодисковые — Actinodiscales	333
15.1.3.	Порядок 3. Аулакодисковые — Aulacodiscales	333
15.1.4.	Порядок 4. Солениевые — Soleniales	333
15.1.5.	Порядок 5. Виддульфиевые — Bidduphiales	333
15.2.	Класс 2. Пеннатные диатомеи — Pennatophyceae	335
15.2.1.	Порядок 1. Бесшовные — Araphales	335
15.2.2.	Порядок 2. Одношовные — Monoraphales	335
15.2.3.	Порядок 3. Двушовные — Diraphales	337
15.2.4.	Порядок 4. Каналошовные — Aulonraphales	337
16.	Отдел 7. Желтозеленые водоросли — Xanthophyta (Н. П. Масюк)	339
16.1.	Класс 1. Ксантофициевые — Xanthophyceae	348
16.1.1.	Порядок 1. Хлорамебовые — Chloramoebales	348
16.1.2.	Порядок 2. Ризохлоридовые — Rhizochloridales	349
16.1.3.	Порядок 3. Гетероглеевые — Heterogloeeales	349
16.1.4.	Порядок 4. Мисхококковые — Mischococcales	349
16.1.5.	Порядок 5. Трибонемовые — Tribonematales	351
16.1.6.	Порядок 6. Ботридиевые — Botrydiales	353
16.2.	Класс 2. Эустигматофициевые — Eustigmatophyceae	353
16.2.1.	Порядок 1. Эустигматовые — Eustigmatales	353
17.	Отдел 8. Красные водоросли — Rhodophyta (Н. А. Мошкова)	354
17.1.	Класс 1. Бангиевые — Bangiophyceae	378

20. Отдел 11. Харовые водоросли — Charophyta (<i>Г. М. Паламарь-Мордвинцева</i>)	503
20.1. Класс 1. Харовые — Charophyceae	508
20.1.1. Порядок 1. Харовые — Charales	509
Приложения	510
1. Важнейшие отечественные и зарубежные коллекции культур водорослей (<i>М. И. Радченко</i>)	510
Отечественные коллекции	511
Зарубежные коллекции	511
2. Основные журналы, публикующие альгологические материалы (<i>О. В. Коваленко</i>)	513
3. Список водорослей — индикаторов сапробности (<i>В. В. Ступина</i>)	519
Список литературы (<i>В. В. Ступина</i>)	540
Указатель латинских названий водорослей (<i>В. П. Юнгер</i>)	572
Предметный указатель (<i>О. В. Коваленко</i>)	593

Разнообразие форм жизни сшеломляет. Среди этих форм видное место занимают водоросли — древнейшие про- и эукариотические фотосинтезирующие организмы, ведущие свободный или симбиотический образ жизни и встречающиеся в водной среде, внутри известнякового субстрата, в воздухе, в горячих источниках и льдах, в глубинах морей, океанов и на вершинах гор, от Северного полюса до Антарктиды. По данным ученых насчитывается 35—40 тыс. видов водорослей.

Водоросли интересны как с научной, так и с практической точек зрения в связи с чрезвычайной спецификой и разнообразием их морфологии и анатомии, онтогенеза и жизненных циклов, географии и экологии. Перед их исследователями и в настоящее время встают сложнейшие и важнейшие проблемы, требующие своего разрешения. Благодаря компьютеризации, использованию трансмиссионного и электронного сканирующего микроскопов, в связи с успехами генетики и биохимии, цитологии и физиологии происходит ревизия многих таксонов водорослей различного ранга, изменение интерпретации их объема, родственных связей, происхождения, филогенеза, а также пересмотр классификационных схем и поиск дополнительных возможностей использования полезных свойств водорослей.

Роль водорослей в природе и хозяйственной деятельности человека чрезвычайно велика. Взаимоотношения в системе «водоросли — человек» исключительно многообразны и подчас совершенно неожиданны. Повсеместное распространение водорослей в природе и обильное или массовое их развитие в водоемах разного типа, в почве и на наземных субстратах определяет исключительное значение этой группы споровых растений. Помимо той естественной роли, которую водоросли играют в жизни водоемов и почв, они находят применение в различных отраслях хозяйства. Их можно использовать для повышения продуктивности водоемов и плодородия почв, для получения пищевых и кормовых концентратов, биологически активных веществ и др. Различные биологические, физиолого-биохимические и другие свойства водорослей используют в рыбном, коммунальном и сельском хозяйстве, пищевой, фармацевтической, микробиологической промышленности, в медицине, а также при эксплуатации водного транспорта и гидротехнических сооружений.

Водоросли, которым свойственны характерные признаки растительных организмов, — удобные модельные объекты для проведения разноплановых научных исследований. Большое значение при этом имеют микроскопические размеры многих их представителей, краткость жизненного цикла, неприхотливость к условиям культивирования. И все же возможности практического использования водорослей еще далеко не исчерпаны, а методы управления их жизнью и развитием только намечаются.

Значение водорослей в научной и хозяйственной деятельности человека не ограничивается изложенными выше аспектами. Современная альгология — актуальная многоотраслевая наука, объем которой, в связи с разнообразием объектов исследования и применяемых для изучения

методов, становится все более обширным. Приведенные выше сведения объясняют в какой-то мере тот интерес к водорослям, который проявляют к этим растениям альгологи и гидробиологи, биологи широкого профиля, специалисты различных отраслей народного хозяйства.

К сожалению, до последнего времени выбор альгологической литературы широкого профиля в нашей стране был крайне ограниченным. После 1978 г. в СССР вообще не было опубликовано ни одной работы, характеризующей в полном объеме все водоросли. Научные и научно-популярные издания конца 70-х годов («Водоросли, лишайники» — 3-й том многотомного издания «Жизнь растений», 1977; «Водоросли, лишайники и мохообразные» — серия «Справочники-определители географа и путешественника», 1978), во-первых, разошлись очень быстро и стали библиографической редкостью, а во-вторых, рассматривают ограниченный круг вопросов. Вне поля зрения отечественных изданий остаются, как правило, вопросы, связанные с ботанической номенклатурой и ее применением в альгологии, со справочным аппаратом, необходимым для работы как исследователям — альгологам и гидробиологам, так и специалистам, решающим прикладные задачи.

До настоящего времени в отечественной альгологической литературе не было изданий, подобных данному справочнику. В немногочисленных аналогичных зарубежных работах круг затрагиваемых вопросов значительно уже. Настоящий справочник призван служить ориентиром в разнообразных современных научных направлениях, связанных с водорослями. Многообразие водорослей, огромное их количество, участие в различных процессах и явлениях не позволяет, конечно, в одном, даже значительном по объему, издании отразить все вопросы, связанные с их систематикой, флористикой, происхождением, эволюцией, экологией, биологией, географией, физиологией, биохимией, цитологией и др.

При подготовке данного справочника авторы поставили следующие задачи: 1) на современном уровне знаний дать наиболее общие сведения о строении, размножении, жизненных циклах, систематике, экологии, распространении, хозяйственном значении водорослей; 2) осветить важнейшие методы сбора, культивирования, изучения и хранения водорослей; 3) привести некоторые материалы справочного характера по альгологии.

Часть справочных материалов не включена в данный справочник отчасти из-за ограничений объема, отчасти на том основании, что эти сведения можно найти в недавно изданных или готовящихся к изданию книгах. Так, в справочнике отсутствуют список сокращений фамилий авторов таксонов водорослей (всех интересующихся этим отсылаем к «Руководству для авторов «Флоры водорослей континентальных водоемов Украинской ССР», 1984), а также словарь альгологических терминов (см. «Словарь ботанических терминов», 1984).

Справочник «Водоросли» является первой попыткой объединить в одном издании многоплановые и разнообразные по назначению сведения о водорослях, представляющие интерес как для узких специалистов, так и для широкого круга читателей, включая студентов вузов.

Справочник состоит из трех частей. В первой части изложены общие вопросы альгологии: строение клетки и тела водорослей, особенности их размножения, экология, принципы систематики, номенклатуры и т. п. Вторая и третья части посвящены описанию таксонов прокариотических и эукариотических водорослей соответственно.

Приложение содержит справочный материал. Курсивом в тексте выделены термины, значение которых объясняется, либо термины, являющиеся характерными для описываемого класса явлений или определенного таксона. При нумерации таблиц и рисунков выдержан следующий принцип: первый номер соответствует первой цифре в номере раздела, второй — порядковому номеру таблицы или рисунка в данном разделе.

Авторы выражают глубокую признательность академику АН УССР

К. М. Сытнику, который был инициатором написания справочника, рецензентам — докторам биологических наук, профессорам Л. А. Сиренко и Т. В. Догадиной, ценные советы и замечания которых способствовали улучшению структуры книги и содержания некоторых ее разделов, доктору биологических наук Н. И. Караевой и кандидату биологических наук А. И. Иванову за ценные советы по ряду разделов рукописи справочника, а также сотрудникам Института ботаники АН УССР С. А. Блейх, О. А. Кисловой, О. А. Беликовой, Е. А. Горловецкой, Е. С. Кондратюк, Л. А. Даневич, О. А. Терещук за техническую помощь в подготовке справочника к изданию.

Авторы будут искренне признательны читателям за критические отзывы и рекомендации.

С. П. Вассер

ВВЕДЕНИЕ

Мир растений, насчитывающий около 0,5 млн. видов, занимает огромные площади континентов земного шара и акватории Мирового океана, на которых образует почти сплошной покров. Даже в Антарктиде на свободных ото льда местах растут мхи и лишайники, а поверхность ледяных и снежных пустынь нередко покрыта разрастаниями одноклеточных водорослей. Растительность суши и океана осуществляет на Земле уникальную функцию превращения в процессе фотосинтеза под воздействием солнечного света неорганических соединений в органические, создавая тем самым возможность существования на нашей планете иных форм жизни, включая человека. Хотя в мире растений существуют и нефотосинтезирующие организмы, наиболее характерной и важной в глобальном масштабе особенностью растений является их способность к фотосинтезу, к биоконсервации солнечной энергии и углекислого газа атмосферы в виде органических соединений, к выделению в ходе этого процесса кислорода, необходимого для дыхания всех аэробных организмов, доминирующих на нашей планете. Таким образом, зеленый экран суши и океана представляет собой гигантский фотосинтетический реактор, обеспечивающий жизнь на Земле в целом.

Кроме способности к фотосинтезу растения имеют и другие своеобразные черты, отличающие их от представителей животного мира. Это и специфическое строение клетки, и преимущественно неподвижный образ жизни, и тенденция к неограниченному росту в течение вегетативной фазы жизненного цикла при высокой степени расчлененности тела. Однако мир растений настолько многообразен, что ни один из указанных выше признаков не является общим для всех его представителей. Таких общих для всех растений признаков практически вообще нет. У некоторых простейших одноклеточных растений, как и у животных, могут отсутствовать клеточная оболочка, тонопласт и даже пластиды. Наряду с неподвижными существует множество простейших растений, активно передвигающихся в пространстве в вегетативном состоянии и неотличимых по этому признаку от представителей животного мира. Гиганты растительного мира, населяющие воду и сушу, уживаются с микроскопическими организмами, размеры которых не превышают долей микрометра; сложно расчлененные многоклеточные формы — с простейшими одноклеточными, шаровидными или каплевидными, не дифференцированными на какие-либо органы. Наряду с зелеными существуют растения, окрашенные в сине-зеленый, желто-зеленый, голубой, фиолетовый, розовый, красный, до темно-красного и почти черного, желтый, бурый, золотистый цвета, а также бесцветные. Наряду с фотоавтотрофными к миру растений относят также некоторые связанные с ними тесным родством гетеротрофные — сапротрофные, паразитические и голозойные организмы. Известны растения, онтогенез которых продолжается сотни лет, и организмы, жизнь которых от рождения до смерти длится всего несколько часов.

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 растения на многоклеточные органы, выполняющие различные функции (корень, стебель и листья). К низшим относят организмы, тело которых не расчленено на органы, а представлено недифференцированным талломом, или слоевищем. Поэтому низшие растения получили название *слоевцовых*, или *талломных* (Thallophyta), в отличие от высших — листостебельных, или кормофитов (Cormophyta). Половые органы низших растений, если они имеются, — одноклеточные, высших — многоклеточные. В отличие от высших, низшие растения характеризуются более простым анатомическим строением. У них отсутствует *стебла* — центральный цилиндр, включающий в себя проводящие элементы (сосуды, ситовидные трубки). Поэтому низшие растения называют также *бессосудистыми* (Plantae cellulares), в отличие от высших — *сосудистых* (Plantae vasculares). Термин «бессосудистые растения» шире по объему, чем термин «низшие растения», поскольку кроме собственно низших растений, к которым обычно относят вирусы, бактерии, водоросли, грибы и лишайники (сравни [35])¹, охватывает также мохообразные. В отличие от высших цветковых, или семенных, растений низшие растения называют также *споровыми*, в связи с тем, что они никогда не образуют цветков и семян, но могут размножаться спорами. Однако понятие «споровые растения» еще шире, чем «низшие» или «бессосудистые», поскольку к споровым принадлежат также хвощи, плауны и папоротники. Отсутствие цветков послужило основанием для присвоения низшим растениям еще одного названия — *таинобрачные* (Cryptogamen). Более четкое представление об объеме упомянутых терминов (в их традиционном понимании) дает схема на с. 14.

Открытие в органическом мире двух кардинально различающихся типов строения клетки — прокариотического и эукариотического, между которыми отсутствуют какие-либо промежуточные формы², привело к пересмотру критериев деления органического мира на царства. В свете этих данных многие ученые разделяют органический мир на царства *прокариот* (Procarcyota) и *эукариот* (Eucaryota) [120, 372, 376, 584 и др.]. Вирусы и вироиды, не имеющие клеточной организации, в этой системе составляют отдельную группу доклеточных организмов.

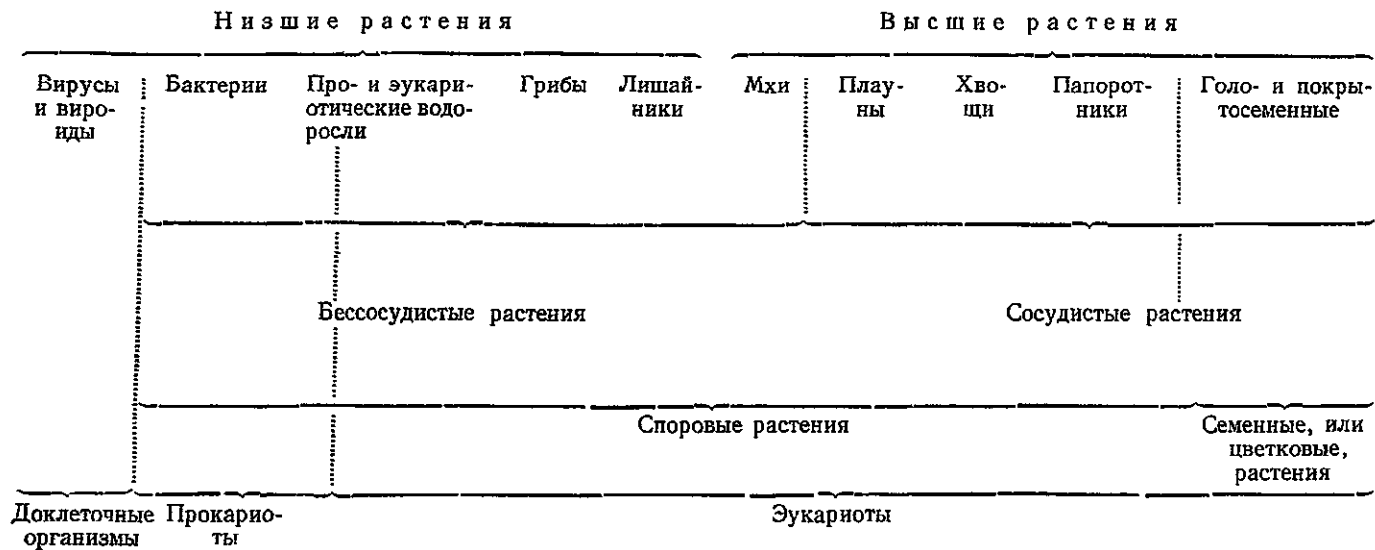
Царство Procarcyota насчитывает около 5 тыс. видов, включая бактерии (в широком смысле) и прокариотические водоросли. Все остальные живые существа, населяющие нашу планету (примерно 1,5 млн. видов) и имеющие клеточное строение, относятся к царству Eucaryota.

Некоторые ученые рассматривают прокариот и эукариот в ранге надцарств [54, 142, 303], а в пределах надцарства Procarcyota выделяют два царства: бактерии (Bacteria) и фотосинтезирующие прокариотические организмы (Photoprocarcyota) [142, 143], а в пределах надцарства Eucaryota — три царства: растения (Vegetabilia), животные (Animalia) и грибы (Mycetalia) [303]³. Концепции пяти царств придерживаются Л. Маргелис и К. Шварц [192, 542], причем в одно из этих царств (Monera) они объединяют все прокариотические организмы, а к остальным четырем относят эукариотические (растения — Plantae, животные — Animalia, грибы — Fungi и примитивные эукариоты — Protoctista). В последнее время в биологической литературе наблюдается тенденция к еще большему увеличению количества царств живой природы — до семи или даже до девяти [368]. С другой

¹ Сейчас объем царства растений, а следовательно и группы низших растений, пересматривается (см. ниже).

² У так называемых мезокариотических организмов (см. разделы 1.2 и 8) в отличие от прокариот имеется ядро, окруженное ядерной оболочкой, в связи с чем их правильнее рассматривать среди эукариот.

³ Всего в системе А. Л. Тахтаджяна [303] насчитывается четыре царства: дробянки, растения, животные, грибы.



стороны, Л. Диллон [389], напротив, считает, что биохимическое и клеточное единство жизни наилучшим образом может быть отражено в системе, включающей одно единственное царство живых существ.

Имеются также разногласия по поводу того, на каком уровне — прокариотическом или эукариотическом — произошла дифференциация живых организмов на растения и животные. Нередко это важное событие в биологической эволюции относят к эукариотическому уровню, в связи с чем прокариотические водоросли исключают из системы растительного мира [54, 120, 303, 405]. Однако известно, что фотоавтотрофный тип питания возник еще на прокариотическом уровне жизни и уже на этом уровне определил развитие живой материи по растительному пути [142].

Водоросли — слоевищные бессосудистые споровые растения — являются типичными представителями низших растений. Они характеризуются способностью к оксигенному фотосинтезу (фотоавтотрофному способу питания). Правда, среди них известны и бесцветные, и даже беспластидные (апопластидные) организмы, питающиеся гетеротрофно (сапротрофы, паразиты и организмы с голозойным способом питания). Однако в преобладающем большинстве случаев их генетические связи с окрашенными фотоавтотрофными формами не вызывают сомнений, и поэтому они рассматриваются как вторично гетеротрофные организмы, утратившие способность к фотоавтотрофному способу питания в результате приспособления к особым условиям существования в богатых органикой биотопах.

Водоросли — преимущественно обитатели водной среды, но многие (по-видимому, вторично) приспособились к жизни во вневодных местообитаниях — в почве и на ее поверхности, на скалах, стволах деревьев и в других наземных биотопах.

Понятие «водоросли» (*Algae*) является не систематическим, а биологическим. К водорослям относится ряд отделов растительного мира. Возникнув в разное время и, по-видимому, от разных предков, различные группы водорослей в дальнейшем развивались самостоятельно, но в результате конвергентной эволюции в сходных условиях обитания приобрели много сходных черт. Эта гетерогенность группы *Algae* нашла отражение в современных системах органического мира [120, 368, 371, 372 и др.], в которых водоросли распределены между разными царствами (надцарствами) живой природы и расчленены на большое количество отделов и классов (см. раздел 8.5). В основу настоящего издания положено деление водорослей на отделы, принятое Д. К. Зеровым [120], который относил водоросли к двум царствам: *Procaryota* и *Eucaryota*. Однако в систему Д. К. Зерова (см. табл. 8.1) внесены некоторые изменения. В нее введен недавно открытый отдел прокариотических зеленых водорослей (*Prochlorophyta*). Согласно требованиям «Международного кодекса ботанической номенклатуры» название отдела *Chloromonadophyta* заменено на *Raphidophyta*. Из-за неоднозначной трактовки объема отдела *Pyrrophyta* мы употребляем наименование *Dinophyta*. Зеленые водоросли рассматриваем в качестве самостоятельного отдела *Chlorophyta* [306], из которого выделен отдел харовых — *Charophyta*. В связи с этим в настоящем справочнике принято следующее деление водорослей на отделы:

Прокариотические водоросли¹

Отдел 1. Синезеленые водоросли — *Cyanophyta*

Отдел 2. Прокариотические (первичные) зеленые водоросли — *Prochlorophyta*

¹ Систематическое положение прокариотических водорослей и вопросы номенклатуры *Cyanophyta* рассмотрены в разделе 9а. 1.

Эукариотические водоросли

- Отдел 1. Эвгленовые водоросли — Euglenophyta
- Отдел 2. Динофитовые водоросли — Dinophyta
- Отдел 3. Криптофитовые водоросли — Cryptophyta
- Отдел 4. Рафидофитовые водоросли — Raphidophyta
- Отдел 5. Золотистые водоросли — Chrysophyta
- Отдел 6. Диатомовые водоросли — Bacillariophyta
- Отдел 7. Желтозеленые водоросли — Xanthophyta
- Отдел 8. Красные водоросли — Rhodophyta
- Отдел 9. Бурые водоросли — Phaeophyta
- Отдел 10. Зеленые водоросли — Chlorophyta
- Отдел 11. Харовые водоросли — Charophyta

Науку о водорослях — альгологию (от лат. *alga* — морская трава, водоросль и греч. *λόγος* — слово, учение), или фикологию (от греч. *φύκος* — водоросль), — рассматривают как самостоятельный раздел ботаники. Водоросли изучают в морфологическом, цитологическом, генетическом, онтогенетическом, физиолого-биохимическом, экологическом, флористическом, систематическом, эволюционно-филогенетическом и некоторых других направлениях. Нередко их используют в качестве объектов для решения вопросов, относящихся к области других наук (биохимии, биофизики, генетики и др.). Данные альгологии нередко учитывают при разработке общепрологических проблем, а также хозяйственных задач.

Развитие прикладной альгологии происходит в трех основных направлениях: 1) обоснование способов непосредственного использования водорослей в медицине и в различных областях хозяйства; 2) поиски путей использования водорослей для решения природоохранных вопросов; 3) накопление данных о водорослях для решения задач других отраслей.

В течение последних десятилетий в развитии альгологии произошел качественный скачок, выдвинувший ее в ряд передовых наук современности. Особое значение для развития альгологии имело усовершенствование электронно-микроскопической техники и методов биохимического анализа, а также разработка способов выделения аксенических культур и создание в разных странах коллекций штаммов водорослей. Все это стимулировало развитие экспериментальных работ. Расширение объема альгологических исследований привело к существенному увеличению информации о водорослях. В результате произошла дальнейшая дифференциация альгологии, и на стыке альгологии с другими науками возникли новые научные направления (палеоальгологическое, радиобиологическое и др.).

В недалеком будущем следует ожидать вычленения из альгологии дисциплин, аналогичных тем, которые уже выделились из раздела ботаники, посвященного высшим растениям. Стремление к новому, в общем созвучное с современным стилем научного мышления, привело к определенному перераспределению интересов исследователей водорослей: намного возросла, например, доля физиолого-биохимических и экологических работ, но значительно сократилась доля исследований, проводимых в традиционных (морфологическом, систематическом и др.) направлениях. Вместе с тем недооценка значимости работ в традиционных направлениях (содержание которых ничем заменить нельзя) опасна, она может привести даже к кризисному состоянию альгологии. Необходимо гармоничное развитие всех направлений альгологии (как новых, так и традиционных) в сочетании с глубоким целенаправленным теоретическим и методологическим анализом и синтезом полученных знаний. Такой подход приведет не только к вычленению из альгологии частных отраслей, но и к становлению общей альгологии как самостоятельного раздела науки о водорослях, специально посвященного общим закономерностям структурной организации и функционирования низших фотоавтотрофных организмов.

СТРОЕНИЕ, РАЗМНОЖЕНИЕ, ЭКОЛОГИЯ, ЗНАЧЕНИЕ, МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ПРИНЦИПЫ СИСТЕМАТИКИ ВОДОРΟΣЛЕЙ

1. СТРОЕНИЕ ВОДОРΟΣЛЕЙ

1.1. Уровни организации и уровни индивидуальности

К числу основных понятий современной биологии принадлежит понятие об *уровнях организации* живых объектов (как сложных динамических систем взаимосвязанных элементов), характеризующихся определенной целостностью и качественным своеобразием. Говорят о молекулярном, клеточном, организменном, популяционном, ценоотическом и других уровнях, нередко объединяемых в один линейный ряд, в котором низший уровень организации входит в состав следующего по принципу иерархичности (ступенчатого соподчинения). Правильнее, однако, говорить не об одном, а о нескольких иерархических рядах, принципиально различающихся по форме организации биологических объектов. Так, К. М. Завадский [117] различает четыре основные формы организации живого, составляющие первичный иерархический ряд: организменная, популяционно-видовая, биоценоотическая и биоструктурная (учитывающая как фауну и флору замкнутых биогеографических областей, так и биосферу в целом). Для каждой из этих четырех основных первичных форм организации могут быть построены свои иерархические ряды уровней организации, соответствующие главным (иерархически соподчиненным) ступеням эволюции.

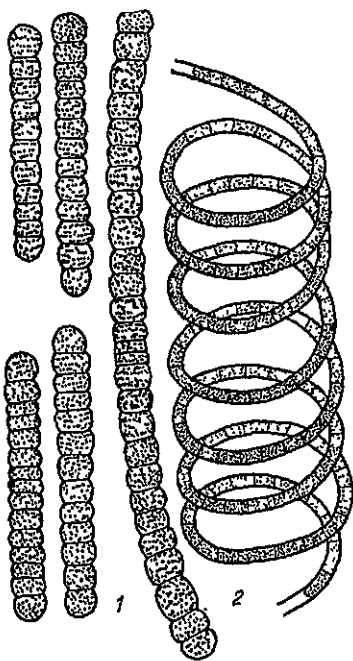
В организменной форме организации живого, исходя из современных данных, целесообразно прежде всего выделять *доклеточный* (в частности *вирионидный*), *прокариотический* и *эукариотический* (включая *мезокариотический*) *уровни организации* и в их пределах различать свои иерархические ряды строения живых объектов. Сведения об основных формах строения тела водорослей приведены в разделах 1.3 и 9. Здесь мы напомним только, что большинство водорослей относится к эукариотическому уровню организации, или ступени эволюции, и только отделы синезеленых (Cyanophyta) и первичных зеленых (Prochlorophyta) водорослей — к прокариотическому.

Особи прокариотических и эукариотических водорослей нередко живут одиночно, но очень часто образуют разнообразные соединения, в том числе колонии. Степень целостности и обособленности этих соединений может меняться в процессе жизненного цикла водорослей (см. раздел 3.1) и зависит от условий окружающей среды. В связи с этим существенное значение приобретает проблема уровня индивидуальности водорослей. Этот вопрос подробно рассмотрен на примере Cyanophyta [42, 141].

Индивиду в смысле «особь», «организм» у одноклеточных синезеленых водорослей наиболее соответствует свободноживущая клетка, у многоклеточных — обособленная нить, содержащая один трихом. Такие индивиды с позиций *проблемы индивидуальности* называются «*простыми*» (рис. 1.1), нити, содержащие более одного трихома, а также наиболее целостные колонии (см. рис. 1.9) — *колониальными индивидами* (колониальными организмами), менее целостные, но все же телесно непрерывные соединения особей — *колониями индивидов* (см. 9а.4). Организмам колонии индивидов считать нельзя — они являются одновременно и индивидами и

Рис. 1.1. «Простые» индивиды:

1 — *Oscillatoria lacustris* (Klebs) Geitl.;
2 — *Lyngbya contorta* Lemm.



неиндивидами¹. Еще в большей степени это касается физически непрерывных комплексов индивидов, переходящих в комплексы пространственно разобщенных особей, т. е. образований, стоящих уже на грани с надындивидуальным уровнем.

Таким образом, наряду с уровнем организации живых объектов следует учитывать также уровень их индивидуальности. В заключение подчеркнем, что уровни организации живых объектов следует отличать от уровней их изучения (сравни [117]). Вид водорослей, например, можно исследовать не только на уровне особей, но и на уровне популяций; индивид — на молекулярном, клеточном и других уровнях.

Строение водорослей обычно изучают на клеточном и организменном уровнях. Именно результатам такого исследования посвящен первый раздел. В последнее время, однако, многие альгологи стали рассматривать попу-

ляцию водорослей как особый объект исследования; появилось стремление к познанию закономерностей популяционной структуры вида [53, 145, 147] (см. также раздел 8.2).

1.2. Строение и деление клетки водорослей

Существуют разнообразные типы клеток водорослей. Их выделяют по форме (шаровидные, цилиндрические и т. д.), функциям (половые, вегетативные, способные и не способные к фотосинтезу и др.), расположению (интеркалярные, базальные, апикальные и др.) и пр. Но наиболее принципиальным в наши дни считается классифицирование клеток по особенностям их тонкого строения, обнаруживаемого с помощью электронного микроскопа. С этой точки зрения различают прежде всего клетки, содержащие типичные ядра, т. е. ядра, окруженные ядерными оболочками (мембранами), и клетки, не имеющие типичных ядер, окруженных ядерными оболочками. В первом случае говорят об *эукариотическом строении* клетки, во втором — о *прокариотическом* (см. раздел 8.5).

Прокариотическое строение клетки имеют бактерии, синезеленые водоросли (Cyanophyta) и первичные зеленые водоросли (Prochlorophyta), эукариотическое — представители всех других отделов водорослей, а также грибы, высшие растения и животные. Выделяют также и *мезокариотические организмы*, клетки которых имеют черты, характерные как для эукариоти-

¹ Термин «колония» (без добавления слова «индивидов») в литературе используется как применительно к колониальным индивидам, так и к колониям индивидов, а иногда даже к комплексам индивидов.

ческих, так и прокариотических клеток. Однако все мезокариотические организмы (к ним относят водоросли из отдела Dinophyta) имеют ядра, окруженные ядерными оболочками, поэтому их целесообразно рассматривать среди эукариот.

1.2.1. Строение и деление клетки прокариотических водорослей

ФОРМА, РАЗМЕРЫ И ОСНОВНЫЕ ТИПЫ КЛЕТОК

Среди прокариотических (первичных) зеленых водорослей (Prochlorophyta) лучше всего изучены одноклеточные формы с шаровидными клетками 6—30 мкм в диаметре (см. раздел 9б). К синезеленым водорослям принадлежат как одноклеточные, так и нитчатые многоклеточные (трихомальные) организмы, способные образовывать разнообразные колонии с одноклеточными или многоклеточными цианоидами (см. разделы 9а.1—9а.4).

Рис. 1.2. Основные формы трихомов и клеток, образующих трихомы.

Клетки: 1 — шаровидные; 2 — удлиненно-эллипсоидные (оваловидные); 3 — короткоэллипсоидные (сжато-шаровидные); 4 — коротко (сжато)-боченковидные; 5 — удлиненно-боченковидные; 6 — квадратно-цилиндрические (изодиагональные); 7 — дисковидно-цилиндрические; 8 — удлиненно-цилиндрические.

Трихомы: 1—3 — четковидные (моноформные); 4, 5 — перетянутые (перешнурованные) около поперечных перегородок; 6—8 — цилиндрические, не перетянутые около поперечных перегородок

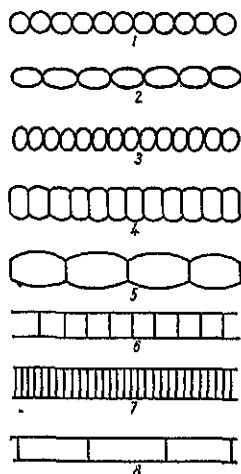
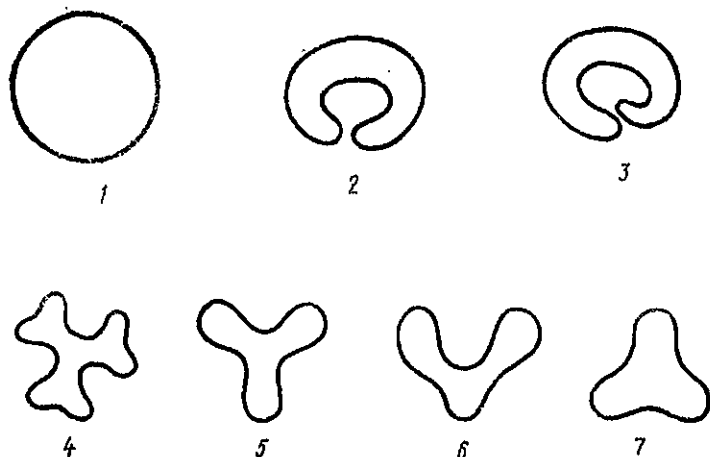


Рис. 1.3. Форма клеток гормогониевых водорослей на срезе, поперечном к главной оси нити:

1 — круговидная (у подавляющего большинства форм); 2, 3 — полукольцевидная, или серповидная (у *Gomontiella marthae* Claus); 4—7 — трехрадиальная (у *Starrtia zimbabwensis* Lang)



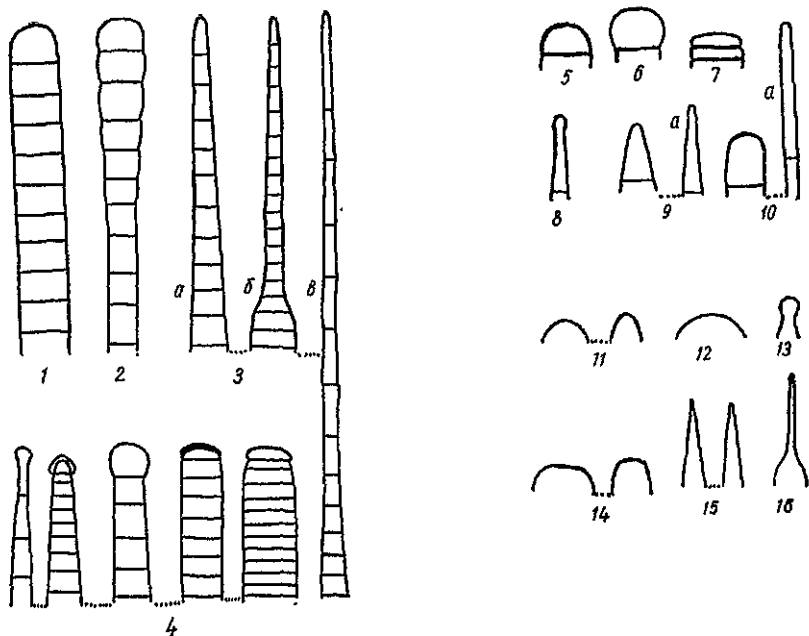


Рис. 1.4. Основные формы концов трихомов, конечных клеток трихомов и их верхушек.

Концы трихомов: 1 — несуженный; 2 — булавовидный; 3 — суженный (а — постепенно суженный, волосковидный; б — внезапно суженный; в — постепенно суженный, волосковидный); 4 — головчатые (второй слева — с калиптрой). Конечные клетки: 5 — полушаровидная; 6 — почти шаровидная; 7 — дисковидная; 8 — головчатая; 9 — конические (а — удлиненно-коническая); 10 — цилиндрические (а — удлиненно-цилиндрическая). Верхушки конечных клеток: 11, 12 — округленные (12 — широкоокругленная); 13 — головчатая; 14 — притупленные; 15 — острые (заостренные); 16 — внезапно суженная

Рис. 1.5. Разные состояния (status) индивидов гормогониевых водорослей: 1—6 — гомоцитные (1, 2 — *st. oscillatorioides*, 3 — *st. phromidioides*, 4 — *st. lyngbyoides*, 5 — *st. plectonematoideus*); 6—16 — гетероцитные (6 — *st. anabaenoides*, 7, 8 — *st. aulosiroideus*, 9 — *st. tolypotrichoides*, 10 — *st. scytonematoideus*, 11 — *st. cylindrospermoides*, 12 — *st. microchaetoides*; 13—15 — *st. calothrichoides*); 1 — *Oscillatoria lacustris* (Klebs) Gellett.; 2—4 — *Lyngbya aestuarii* (Mert.) Liebm. (а — влагалище); 5 — *Plectonema battersii* Gom.; 6 — *Anabaena aequalis* Borger; 7 — *A. variabilis* Kütz. f. *rotundospora* Hollerb.; 8 — *Aulosira planctonica* Elenk.; 9 — *Tolypothrix distorta* (Fl. Dan.) Kütz.; 10 — *Scytonema ocellatum* Lyngb.; 11 — *Cylindrospermum majus* Kütz.; 12 — *Microchaete tenera* Frémy f. *minor* Hollerb.; 13—15 — *Calothrix elenkinii* Koss.

Ширина клеток синезеленых водорослей чаще всего, по-видимому, находится в пределах 2—10 мкм. Но у многих видов клетки уже (иногда менее 1 мкм)¹ или шире (до нескольких десятков микрометров).

Одноклеточные индивиды и одноклеточные паноиды (см. раздел 9а)

¹ В последнее время в фотической зоне океанов и морей обнаружены в большом количестве фотосинтезирующие организмы (т. н. *никопланктон*), ширина клеток которых находится в пределах 0,2—2 мкм. Некоторые из них рассматриваются как хроококкоподобные синезеленые водоросли (см., например, [625]).



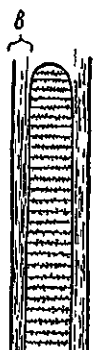
1



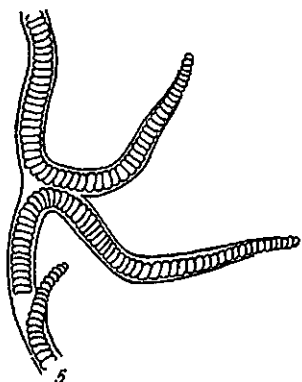
2



3



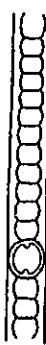
4



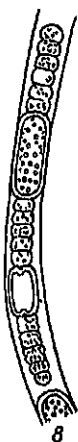
5



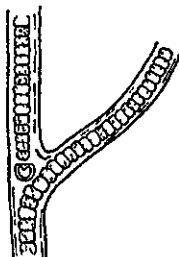
6



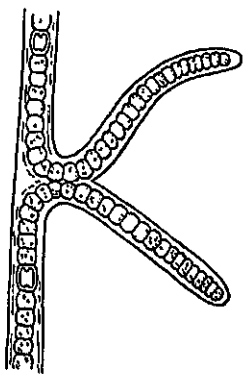
7



8



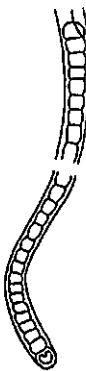
9



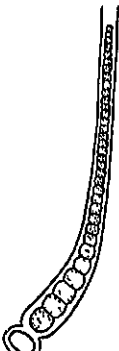
10



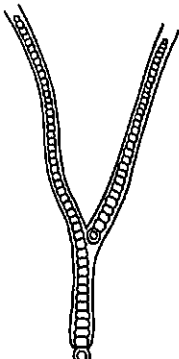
11



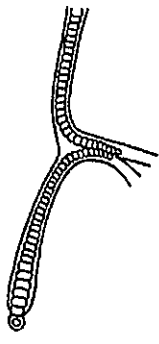
12



13



14



15

колоний синезеленых водорослей чаще всего шаровидные или эллипсоидные (после деления полушаровидные), реже вытянутые, до цилиндрических и веретеновидных, прямые или согнутые, иногда грушевидные и др. У прикрепленных одноклеточных индивидов (а иногда и у одноклеточных цианоидов) нередко наблюдается гетерополярность клеток и образование слизистых ножек и дисков, которыми клетки прикрепляются к субстрату (см. разделы 9а.2 и 9а.3). Интеркалярные (срединные) клетки трихомов (рис. 1.2) шаровидные, овалоидные, дисковидные или цилиндрические, на поперечном срезе круглые или слегка сжатые, и только у представителей рода *Gomontiella* Teod. серповидные, а у *Starria* Lang. — трехрадиальные (рис. 1.3). Апикальные (конечные) клетки на верхушке округленные, несуженные или конические, но бывают острыми и головчатыми (рис. 1.4).

Трихомальные индивиды *Cyanophyta* могут состоять только из клеток, внешне сходных между собой, т. е. недифференцированных по форме и, вероятно, функции — т. н. *гомоцитные трихомальные индивиды*, или из клеток, явно отличающихся по форме и функциям — т. н. *гетероцитные трихомальные индивиды* (рис. 1.5).

В общем у синезеленых водорослей различают такие основные *типы клеток*: 1) клетки одноклеточных индивидов и одноклеточные цианоиды колоний; 2) клетки гомоцитных трихомальных индивидов; 3) вегетативные клетки гетероцитных трихомальных индивидов; 4) особые клетки (гетероцисты, акинеты и др.) индивидов.

Ниже, когда речь идет о строении (и размерах) клеток *Cyanophyta* без указания их типа, имеются в виду клетки трех первых типов. При описании особых клеток везде приведено их наименование.

СТРОЕНИЕ КЛЕТКИ

В связи с тем, что основная масса известных видов прокариотических водорослей принадлежит к отделу *Cyanophyta* (из *Prochlorophyta* пока описано только два вида; см. раздел 9б), сведения, приведенные в настоящем разделе, касаются по сути клеток синезеленых водорослей.

Клетка синезеленых водорослей состоит из *клеточных покровов* и внутреннего содержимого — *протопласта*, к которому относятся плазмалемма и цитоплазма с различными внутрицитоплазматическими структурами (фотосинтетический аппарат, ядерный эквивалент, рибосомы и другие).

Клеточные покровы

К клеточным покровам принадлежат все структуры, окружающие протопласт: клеточные оболочки, слизистые обертки и особые трубчатые образования — т. н. *влагалища*¹.

Клеточная оболочка (клеточная стенка). Клетки синезеленых водорослей всегда окружены хорошо развитыми слоистыми жесткими оболочками (рис. 1.6), которые обуславливают форму клеток, выполняют опорную и защитную функцию. Толщина оболочки в среднем равна 35—50 нм, реже больше². У акинет (рис. 1.7) и гетероцист (рис. 1.8) оболочка толще, чем у вегетативных клеток. Части клеточных оболочек, расположенные на границе двух смежных клеток одной нити, называются *поперечными перегородками*. Считают, что в поперечных перегородках присутствуют *субмикроскопические поры* и *микроплазмодесмы*, соединяющие протопласты соседних клеток три-

¹ Влагалища и нередко слизистые обертки окружают многие клетки. В последнее время эти образования совместно с клеточной стенкой (англ. cell wall) и цитоплазматической мембраной (см. ниже) предложено называть [674] клеточной оберткой (англ. cell envelope).

² 1 мм = 10⁶ нм.

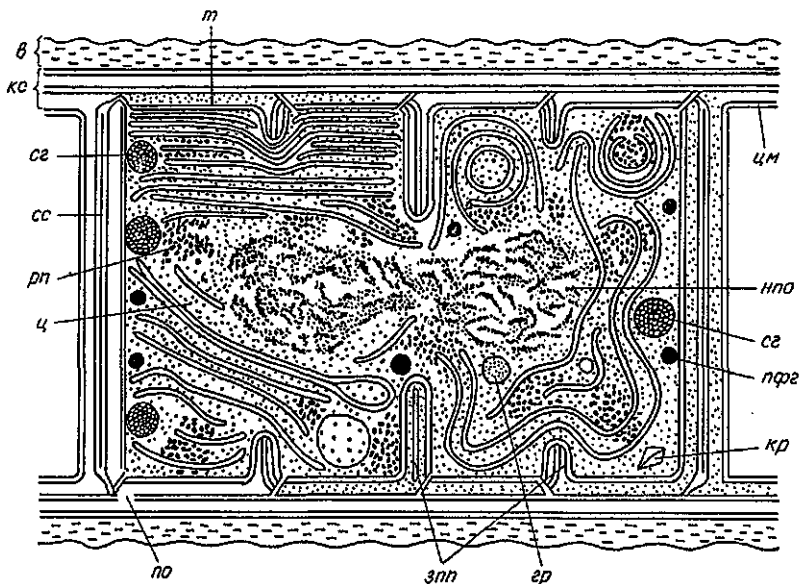


Рис. 1.6. Схематическое изображение тонкого продольного среза через клетку синезеленой водоросли:

в — влагалище; *ер* — гранула неизвестного состава и функций; *зпн* — зачатки новых клеточных перегородок; *кп* — кристалл; *кк* — клеточная стенка (оболочка клетки); *нпо* — нуклеоплазматическая область; *по* — пора клеточной оболочки; *нпг* — полифосфатная гранула (вольютин); *рп* — рибосомы и полисомы; *сг* — структурированная гранула (цианофитиновое зерно); *сс* — срединный слой поперечной части клеточной стенки (поперечной перегородки); *т* — тилакоид; *ц* — цитоплазматический матрикс; *цм* — цитоплазматическая мембрана

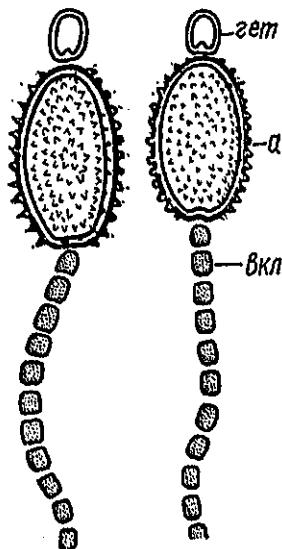


Рис. 1.7. Части нитей *Cylindrospermum majus* Kütz:

гет — терминальная гетероциста; *а* — акинета; *вкл* — вегетативная клетка

хома. Микроплазмодесмы следует отличать от *плазмодесм*, упоминаемых в диагнозах видов. Последние крупнее, подчас различимы уже при среднем увеличении светового микроскопа и, скорее всего, являются тяжами протоплазмы, подходящими к утолщенным местам поперечных перегородок, которые (как и субмикроскопические поры) называют *порами*. Субмикроскопические поры обнаружены не только в поперечных, но и в продольных (см. рис. 1.6) частях оболочек клеток трихомальных индивидов. Не исключено, что они служат для выделения слизи.

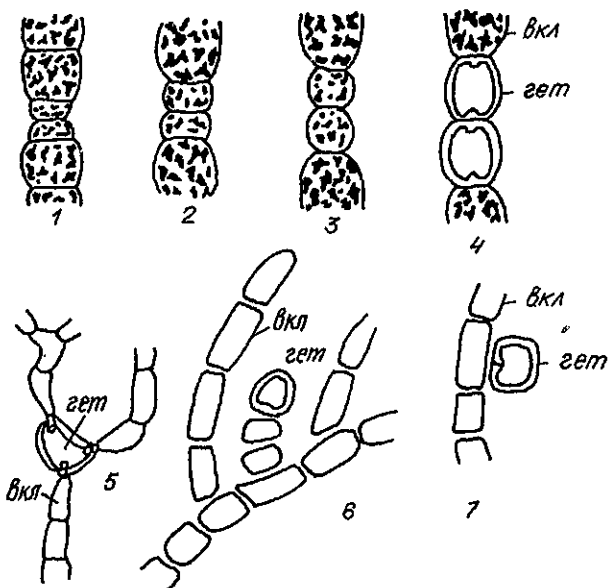


Рис. 1.8. Гетероцисты:

1—4 — схема развития гетероцист у *Anabaenopsis arnoldii* Aptek.; 5— трехпоровая интеркалярная гетероциста у *Brachytrichia balani* (Lloyd) Born. et Flah.; 6, 7— гетероциста *Nostochopsis lobatus* Wood. (6 — терминальная гетероциста на конце малоклеточной ветви; 7 — боковая, или латеральная, гетероциста, образованная на месте одноклеточной боковой ветви); *вкл* — вегетативная клетка; *гет* — гетероциста

В оболочках гетероцист, в местах примыкания их к вегетативным клеткам, имеются *поровые каналы*, нередко закрытые *пробочками* (см. рис. 1.8). Наличие таких поровых каналов (пор) и пробочек наряду с присутствием утолщенных оболочек и обесцвеченным содержимым клетки, является характерной чертой зрелых гетероцист, отличающей их от вегетативных клеток.

При больших увеличениях светового микроскопа поверхность клеток кажется гладкой. Но на поверхности акинет нередко встречаются разнообразные украшения (см. рис. 1.7).

В клеточных оболочках синезеленых водорослей обнаружены пектины, углеводы, аминокислоты, жирные кислоты, липополисахариды и др. Однако наиболее характерной их чертой является присутствие особого гетерополимера — *муреина* (*пептидогликана*), образующего особый *пептидогликановый слой*, что сближает *Cyanophyta* с грамотрицательными бактериями и принципиально отличает от эукариотических организмов.

Слизистые обертки и влагалища. Клетки синезеленых водорослей обычно окружены слизистыми обертками, разнообразными по своим свойствам и происхождению. В одних случаях слизь образуется в небольшом количестве, в других вокруг клетки возникают более или менее стойкие и четкие слизистые обертки. Слизистые продукты, образованные разными клетками, могут объединяться, что нередко ведет к возникновению *колониальной слизи*. Внешний слой колониальной слизи иногда уплотнен, кажется двухконтурным и называется «*перидермом*» (рис. 1.9). Вокруг трихомов часто образуются также трубчатые структуры — т. н. *влагалища* (*чехлы*) (см. рис. 1.5; 1.6), которые бывают тонкими или толстыми, неслойными или слойными и обычно имеют фибриллярное строение,

Химическая природа слизистых обверток и влагалищ изучена недостаточно, но, вероятно, они состоят из очень сложных полисахаридов. Слизистые обертки (в том числе колониальная слизь) и влагалища нередко окрашены, чаще всего в желто-коричневые цвета. Особенности окраски и строения слизистых обверток и влагалищ синезеленых водорослей зависят от возраста и условий существования индивидов, но все же их нередко используют как видовой признак.

Протопласт

Цитоплазма и плазмалемма. Цитоплазма синезеленых водорослей вязкая, желеобразная; ее движения и броуновского движения находящихся в ней структур не наблюдали. Плазмолиз получить обычно не удается. Типичных вакуолей (заполненных жидкостью) в здоровых клетках *Suaporhyta* не найдено¹, но в ряде случаев, например в волосках представителей семейства *Rivulariaceae*, закономерно наблюдается необратимая вакуолизация, ведущая к отмиранию клеток. Иногда вакуолизация возникает как патологическое явление. У отдельных видов встречается своеобразная форма вакуолизации — *керитомия*, которая обратима.

Цитоплазма окружена цитоплазматической мембраной — *плазмалеммой*, примыкающей к внутреннему слою клеточной оболочки (см. рис. 1.6). Считают, что плазмалемма *Suaporhyta* принципиально не отличается от плазмалеммы бактерий и эукариот. Плазмалемму иногда относят к клеточным покровам, но она является живой составной частью клетки, поддерживающей ее физиологическую целостность, и после разрушения клеточной оболочки лизосимом сохраняется в составе освобождающихся при этом протопластов (и сферопластов, которые в отличие от протопластов сохраняют остатки разрушенной оболочки), а поэтому ее лучше рассматривать как компонент протопласта. Форму клетки плазмалемма фиксировать не способна. Нередко она образует многочисленные складки (втягивания, инвагинации), направленные внутрь клетки.

Характерной для эукариот *эндоплазматической сети* (*эндоплазматического ретикулома*) (см. раздел 1.2.2) у *Suaporhyta* нет, но у них все же существует хорошо развитая *мембранная система*, к которой, кроме плазмалеммы, относят еще *мембраны тилакоидов* (см. ниже), *мезосомы*, *полимембранные структуры* и др.

Фотосинтетический аппарат. Синезеленые водоросли, в отличие от фототрофных бактерий и подобно другим водорослям и высшим растениям, выделяют в процессе фотосинтеза кислород, т. е. обладают способностью к *оксигенному фотосинтезу*. Типичных хлоропластов они не имеют, но их клетки, как и клетки других водорослей, содержат пластинчатые мембранные структуры (мешочки, диски, ламеллы) — *тилакоиды* (рис. 1.10; см. рис. 1.6), с которыми связаны ассимиляционные пигменты. Только у одного вида *Suaporhyta* (*Gloeobacter violaceus* Riprka) тилакоиды не обнаружены.

Тилакоиды синезеленых водорослей в общем сходны с соответствующими структурами других водорослей. Они располагаются в цитоплазме одиночно или группами. Последние никогда не бывают окружены оболочками, как это наблюдается в эукариотических растительных клетках. Тилакоиды *Suaporhyta* нередко расположены исключительно в периферической части клетки, параллельно клеточной оболочке, но у многих видов они закономерно заходят в центральную часть клетки или располагаются без особого порядка. В первом случае принятое ранее (до использования методов электронной микроскопии) деление протопласта клетки на хроматоплазму и центроплазму (см. ниже) оправдано, во втором — такое деление затруднительно

¹О газовых вакуолях см. ниже.

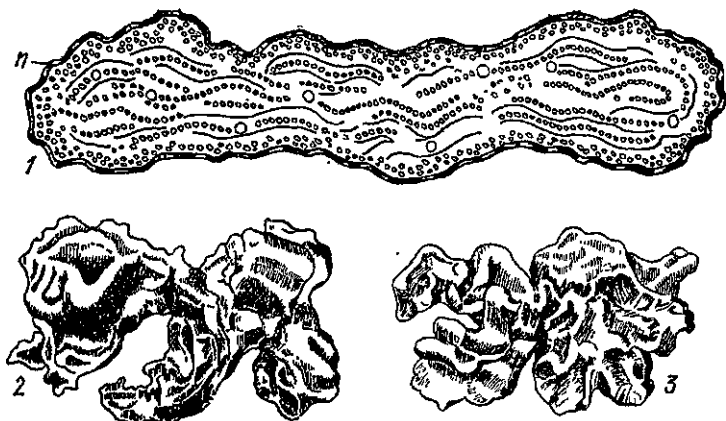


Рис. 1.9. Колонии (колониальные индивиды) *Nostoc commune* Vauch. sensu Elenk. (1—3 — *f. commune*, 4—6 — *f. sphaericum* (Vauch.) Elenk.):

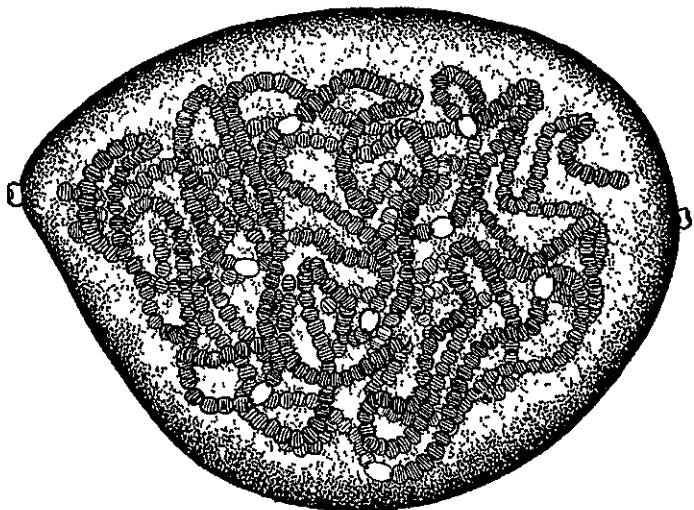
1, 5 — срезы через колонии; 2—4 — отдельные колонии (экколонии); 6 — общий вид группы колоний на субстрате (*n* — нити, *p* — перидерм, *c* — колониальная слизь, *гет* — гетероциста)

или невозможно. Тилакоиды могут иметь различные включения. Иногда они контактируют с плазмалеммой и, по-видимому, способны к делению.

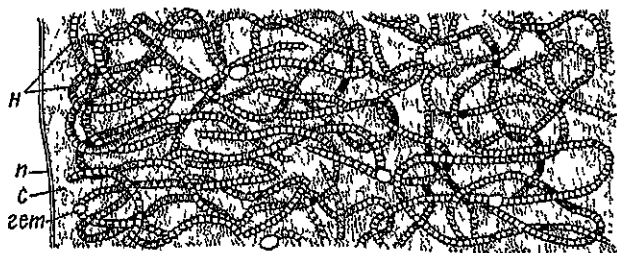
К пигментам фотосинтетического аппарата *Cyanophyta* относятся хлорофилл *a*, каротиноиды (каротин, ксантофилл) и фикобилипротеиды (аллофикоцианин, фикоциан, фикоэритрин). Последние встречаются в виде специальных структур — фикобилисом, расположенных на поверхности мембран тилакоидов. Кроме синезеленых водорослей фикобилипротеиды найдены только у красных и некоторых криптонадовых. Хлорофилл *b*, свойственный растениям, у *Cyanophyta* не встречен. Имеются и другие отличия.

Таким образом, несмотря на сходство тилакоидов *Cyanophyta* с соответствующими структурами эукариотических водорослей, а также на наличие у них хлорофилла *a*, их фотосинтетический аппарат все же существенно отличается от такового других водорослей. Вместе с тем он принципиально отличен и от фотосинтетического аппарата фотоавтотрофных бактерий и *Prochlorophyta*. Отметим еще, что количество тилакоидов в клетках *Cyanophyta*, их расположение, концентрация пигментов и другие особенности варьируют не только в зависимости от видовой принадлежности, но и от возрастного и жизненного состояния этих организмов, а также от условий их существования (освещенности, температуры и др.). Поэтому использовать те или иные особенности тилакоидов в целях систематики можно только в тех случаях, когда упомянутые выше факторы хорошо контролированы.

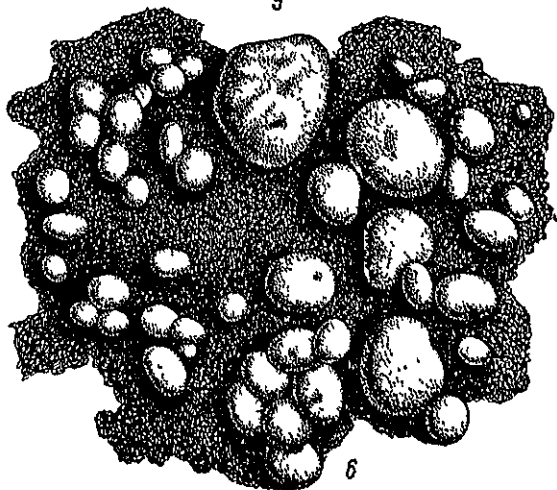
Ядерные эквиваленты. Генетический аппарат. Настоящие, окруженные мембраной, ядра у *Cyanophyta* отсутствуют. Митоз и типичные хромосомы не обнаружены. Но как и у других организмов, в их клетках содержится дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК) — носитель генетической информации [673]. ДНК располагается обычно в центральной части клеток *Cyanophyta* в виде мелких гранул или тонких фибрилл (около 2—3 нм в диаметре). Ту часть клетки синезеленых водорослей, в которой содержится ДНК, называют нуклеоплазматической, или ядерной, областью (см. рис. 1.6). Нередко в клетке содержится более одной нуклеоплазматической области. Нуклеоплазматическая область синезеленых водорослей является



4



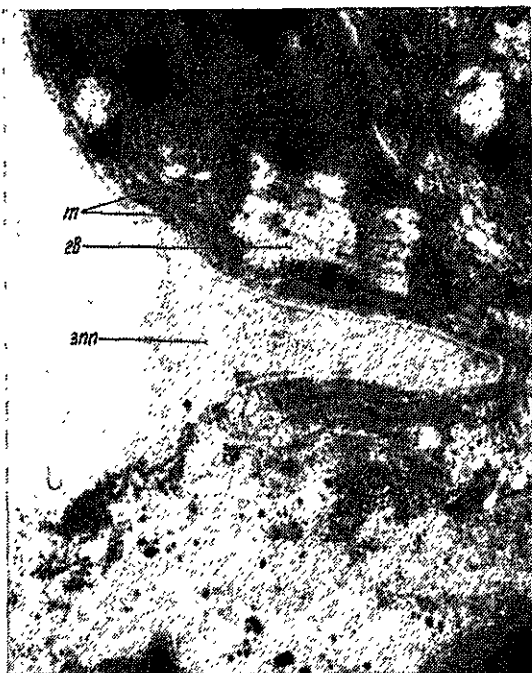
5



6

Рис. 1.10. Электронная микрофотография части клетки *Microcystis wesenbergii* Komárek в состоянии деления:

т — тилакоид; *зв* — газовые вакуоли; *зпп* — зачаток поперечной перегородки (кольцевидный валик)



аналогом ядра эукариот и нуклеоида бактерий и ее можно рассматривать как ядерный эквивалент.

Внешний вид ядерных эквивалентов зависит от методов их исследования. При электронно-микроскопическом исследовании нуклеоплазматическая область клетки имеет фибриллярно-зернистый вид, но при определенных способах фиксации может казаться гомогенной. Еще до начала электронно-микроскопических исследований с помощью светового микроскопа в протопластах синезеленых водорослей были выделены две области: периферическая окрашенная область — *хроматоплазма* и внутренняя — *центроплазма* (*центральное тело*). Такое деление оправдано только в случае центрального расположения нуклеоплазматической области и периферического расположения тилакоидов. Центроплазма иногда заметна в живых клетках без предварительного их окрашивания. В этих случаях под световым микроскопом середина клетки кажется более светлой. При использовании специальных ядерных красителей с помощью светового микроскопа удается обнаружить особые структуры, содержащие ДНК, — *хроматиновые элементы* [427]. Последние, по-видимому, соответствуют ядерным эквивалентам. Хромосомами их считать нельзя¹.

¹ Возможно, что в нуклеоплазматической области клеток синезеленых водорослей имеется структура, сходная с *бактериальной хромосомой*, имеющей кольцевидную форму и представляющей собой двухцепочечную молекулу ДНК, не связанную (в отличие от эукариот) с основными белками — гистонами. Правда, в последнее время появились данные о нахождении у синезеленых водорослей белков, подобных гистонам [97]. Имеются также сведения о встречаемости у *Cyanophyta* небольших внехромосомных молекул ДНК — *плазмид*.

Внешний вид и очертания хроматиновых элементов зависят от методов окраски и фиксации препаратов водорослей. Обычно они имеют вид отдельных комочков, ниточек, палочек, иногда соединенных между собой и образующих сетчатую или компактную структуру. Полагают, что один хроматиновый элемент содержит только один комплекс генетической информации (один геном), но так как хроматиновые элементы способны соединяться, о числе геномов в клетке *Suaporhyta* на основании обычных цитохимических методов исследования судить трудно. Полагают, однако, что большинство мелкоклеточных синезеленых водорослей содержит в клетках по одному геному, тогда как большинство форм с более крупными клетками — полигеномны, и что разные клетки одной многоклеточной особи могут содержать разное количество геномов, что может быть связано с процессом их деления [427].

В настоящее время генетический аппарат синезеленых водорослей изучают более тонкими методами. Показано, что у большинства изученных в этом отношении штаммов одноклеточных *Suaporhyta* размеры генома составляют $(1,6-2,7) \cdot 10^9$ дальтон¹, т. е. сходны с таковыми у бактерий, тогда как у более высокоорганизованных плеурокапсальных и трихомальных форм синезеленых водорослей геномы оказались крупнее (до $8,6 \cdot 10^9$ дальтон у *Calothrix*).

Молекула ДНК синезеленых водорослей, как и других организмов, состоит из двух цепочек *нуклеотидов*. В каждый нуклеотид входит три компонента: азотистое основание, остаток сахара и остаток фосфорной кислоты. Известно четыре типа *азотистых оснований* ДНК: *аденин* (А), *гуанин* (Г), *цитозин* (Ц) и *тимин* (Т). Разные нуклеотиды отличаются только по азотистым основаниям, а поэтому их названия связывают с названиями входящих в их состав нуклеотидов (например, нуклеотид, содержащий аденин, называется адениловым) и говорят о *нуклеотидном составе* ДНК организмов, используя при этом символические (буквенные) обозначения, принятые для азотистых оснований. Отношение азотистых оснований $\frac{A + T}{G + C}$ (а следова-

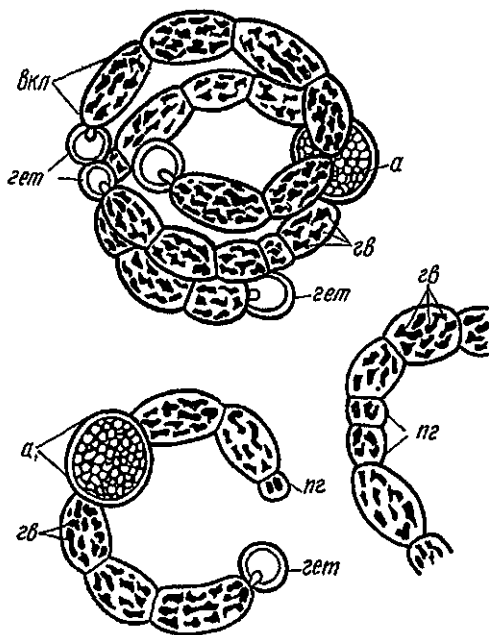
тельно, и нуклеотидный состав) в ДНК разных организмов различен и может использоваться в систематике. Если нуклеотидный состав двух сравниваемых организмов неодинаков, есть основание говорить об их систематическом отличии. Однако сходство нуклеотидного состава еще не является доказательством таксономического сходства сопоставляемых организмов. В этом случае вероятно как сходство, так и различие. Более тонким методом оценки генетического сходства организмов (в том числе прокариотических) считают метод гибридизации их ДНК, позволяющий судить о ее гомологичности.

Нуклеотидный состав ДНК синезеленых водорослей, определяемый по содержанию (доле) ГЦ в молярных процентах, у синезеленых водорослей варьирует в широких пределах, сходных с пределами, известными для всех прокариот: 35—71 мол. % (см. [674]). Причем встречаются как представители с сильно выраженным АТ-типом (сумма А + Т больше суммы Г + Ц), так и с сильно выраженным ГЦ-типом ДНК. Сведения о содержании ГЦ рекомендуют использовать при классифицировании одноклеточных синезеленых водорослей.

Рибосомы (см. рис. 1.6). Как и у эукариот, рибосомы прокариотических организмов представляют собою рибонуклеопротеидные частицы, включающие рибонуклеиновую кислоту (рибосомальную РНК, или рРНК) и белки, и играют существенную роль в процессе синтеза белка. У синезеленых водорослей рибосомы имеют вид электронно-плотных гранул, размером

¹ Дальтон — единица молекулярной массы, равная массе атома водорода.

Рис. 1.11. Нити *Anabaena elenkinii* Miller:



a — акинета; *гв* — газовые вакуоли; *гет* — гетероциста; *вкл* — вегетативная клетка; *пг* — прогетероцисты

10—15 нм, и относятся к 70 *S*-частицам¹. По константе седimentации они сходны с рибосомами в хлоропластах растений и отличаются от находящихся в цитоплазме растительной клетки.

Газовые вакуоли (псевдовакуоли). Клетки многих синезеленых водорослей содержат по одной — много газовых вакуолей, видимых при наблюдении в световой микроскоп. Они представляют собой красновато- или темно-коричневые (до черных) тельца, округлой или неправильной формы (рис. 1.11), которые при электронно-микроскопическом наблюдении оказались состоящими из многих палочковидных, плотно расположенных *газовых пузырьков*, многогранных на поперечном срезе (рис. 1.12). Толщина (ширина) газовых пузырьков у исследованных видов составляет 50—112 нм, а длина в несколько раз больше. Стенка пузырьков белковая, проницаемая для газов. Давление газов внутри пузырьков сходно с давлением в окружающей среде. При повышении давления газов в среде газовые пузырьки сплюсываются (коллапсируют), что сказывается на степени плавучести водоросли [673].

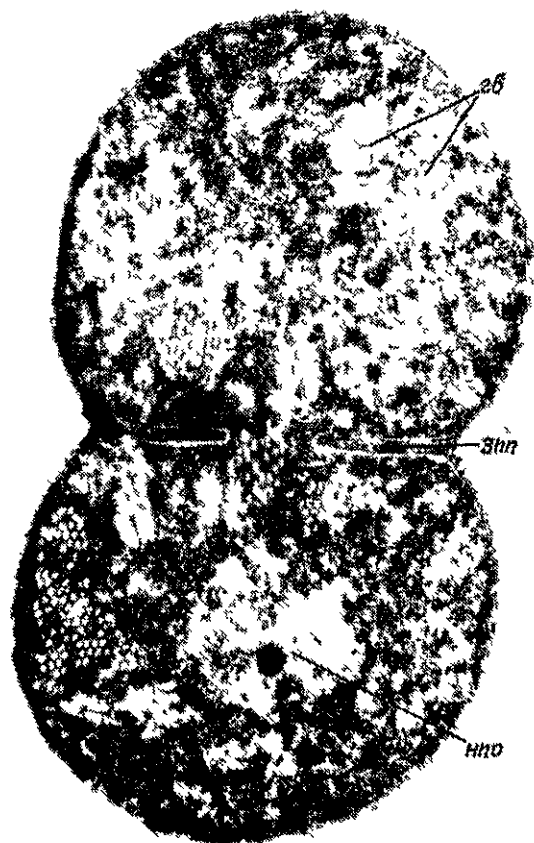
Количество газовых вакуолей и способность к их образованию зависит от видовой принадлежности, возраста и условий существования индивида. У некоторых видов (в обычных условиях и местах произрастания водоросли) газовые вакуоли присутствуют в клетках постоянно, у других появляются только на определенных этапах индивидуального развития или при определенных условиях существования.

Другие структуры. Помимо описанных выше структур в клетках *Synophyta* содержатся также многие другие. Одни из них встречаются постоянно, присутствие других не обязательно. Ряд структур относится к числу

¹ 70S — константа седimentации, характеризующая скорость, с которой эти частицы осаждаются при центрифугировании в определенных стандартных условиях (*S* — от имени автора метода — Сведберга).

Рис 112 Электронная микрофотография клетки *Microcystis wesenbergii* Komárek в состоянии деления

гв — газовые вакуоли;
эпн — зачаток поперечной перегородки, нпо — нуклеоплазматическая область



запасных включений, возникающих в результате метаболизма клетки. Многие структуры еще плохо изучены. Некоторые (после их более глубокого исследования) могут оказаться органоидами. Наиболее известны *полиэдральные тела* (карбоксисомы), *цианофициновые (структурированные) гранулы*, *волютиновые гранулы (гранулы полифосфатов)*, *гранулы гликогена* и *липидные включения*.

Цианофициновые гранулы считают образованиями, специфичными для синезеленых водорослей и являющимися местом запасания азота. Карбоксисомы встречаются также у других прокариот. Их сравнивают с пиреноидами эукариотических водорослей¹ [648]. В клетках синезеленых водорослей обнаружены также структуры неизвестной природы

Завершая описание строения клетки Cyanophyta, назовем наиболее характерные их черты: отсутствие типичных ядер, окруженных ядерными мембранами; наличие развитой фотосинтетической ламеллярной системы при отсутствии хлоропластов; наличие фибриллярно-зернистой нуклео-

¹ Типичные пиреноиды у Cyanophyta отсутствуют.

плазматической области; присутствие разнообразных включений; наличие ригидных (жестких, негибких) слоистых клеточных оболочек; образование в большинстве случаев слизистых обверток. В связи с тем, что нуклеоплазматическая область не ограничена мембраной от смежных частей протопласта, полагают, что клетку синезеленых водорослей можно рассматривать как единую физиологическую единицу с тесной биохимической связью между субклеточными структурами, несущими разные функции.

Клетки прокариотических зеленых водорослей (Prochlorophyta) в общем сходны с клетками Cyanophyta. Типичные ядра, окруженные ядерной мембраной, а также хлоропласты, как и у Cyanophyta, отсутствуют. Нет принципиальных отличий и в размере генома ($3,59 \cdot 10^6$ дальтон). Содержание суммы гуанина и цитозина (ГЦ) находится в пределах, характерных для Cyanophyta (31—41 мол. %). Как и у синезеленых водорослей, коэффициент седиментации рибосом Prochlorop сходен с таковым рибосом хлоропластов эукариот и отличается от установленного для рибосом цитоплазмы эукариот.

В клетках Prochlorophyta имеются тилакоиды и хлорофилл *a*. Их каротиноидный комплекс сходен с таковым синезеленых водорослей. Имеется сходство также в тонком строении и биохимическом составе клеточных оболочек. Однако, как уже упоминалось выше, в клетках прокариотических зеленых водорослей, в отличие от того, что характерно для Cyanophyta, наряду с хлорофиллом *a* присутствует хлорофилл *b*, а фикобилипротеиды не найдены. Не обнаружен также цианофизин, являющийся характерным компонентом клеток синезеленых водорослей.

ДЕЛЕНИЕ КЛЕТКИ

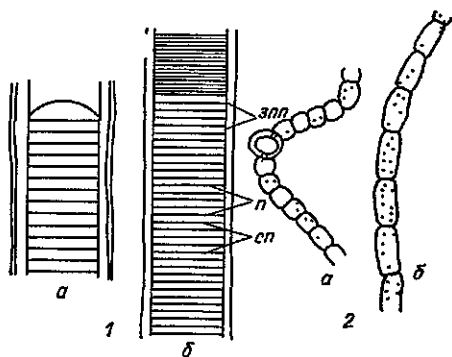
Для прокариотических водорослей характерно деление клеток надвое, происходящее без сложных структурных изменений, сопровождающих митоз у эукариотических организмов. При делении клеточного тела происходит формирование поперечных перегородок, способ образования которых принципиально отличается от свойственного для эукариот. Новая поперечная перегородка первоначально возникает в виде кольцевидного валика (см. рис. 1.6; 1.10), который постепенно растет от периферии к центру валики, где смыкается. В местах образования зачатка новой поперечной перегородки нередко образуются *перетяжки (перешнуровки)* (см. рис. 1.2, 4, 5), наличие которых у трихомальных форм Cyanophyta нередко рассматривается как таксономический признак. У одноклеточных форм (в том числе Prochlorophyta) перетяжка со временем смыкается, что ведет к отделению дочерних клеток. Формирование новых поперечных перегородок у ряда видов Cyanophyta может начинаться еще до окончания предыдущего деления клетки. Это явление, особенно характерное для представителей семейства Oscillatoriaceae, получило название *ускоренного деления* (рис. 1.13, 1).

По немногочисленным данным, полученным при помощи светового микроскопа, делению клеток Cyanophyta предшествует деление хроматиновых элементов, происходящее, вероятно, в продольном направлении, поскольку хроматиновые элементы расходятся к полюсам, скользя один вдоль другого [427]. Флуорометрическими методами, на примере отдельных видов Cyanophyta, показано, что количество ДНК перед делением клеток удваивается, а после деления уменьшается вдвое.

Деление клеток одноклеточных форм Cyanophyta происходит в одной, двух или трех (многих?) плоскостях. У колониальных форм это приводит к возникновению разных типов размещения клеток. Для многоклеточных трихомальных индивидов синезеленых водорослей характерно деление клеток в одной плоскости — поперечной к продольной оси трихома. Но у некоторых форм клетки одного трихома способны делиться в двух-трех плоско-

Рис. 1.13. Части нитей *Lyngbya majuscula* (Dillw) Harw. (1) и *Nostoc linckia* (Roth.) Born. et Flah f. *spongiaeforme* (Ag.) Kütz. (2), клетки которых находятся в состоянии менее интенсивного (а) и более интенсивного (б) деления.

зпп — новые поперечные перегородки, закладывающиеся до окончания формирования предыдущих (ускоренное деление); *п* — старые поперечные перегородки; *сп* — поперечные перегородки среднего возраста



стях, что ведет к образованию трихомов с настоящей многорядностью (рис. 1.14).

К делению способны фактически все клетки Cyanophyta, которые имеют живое содержимое (наблюдали, например, деление протопласта гетероцист, приостановку развития молодых акинет и возврат их к делению, свойственному вегетативным клеткам). Но у морфологически наиболее прогрессивных форм синезеленых водорослей встречаются особые зоны активного деления клеток, т. н. *меристемальные зоны* (базальная, интеркалярная, верхушечная), а иногда даже специальные *верхушечные клетки*, напоминающие верхушечные клетки более высокоорганизованных эукариотических водорослей (см. рис. 1.14).

В результате деления клеток прокариотических водорослей чаще всего возникают две внешне одинаковые клетки. Но у некоторых таксонов (например, у представителей рода *Anabaenopsis* (Wolosz.) Miller перед образованием гетероцист; см. рис. 1.8; 1.11) наблюдается *неравное деление клеток*,

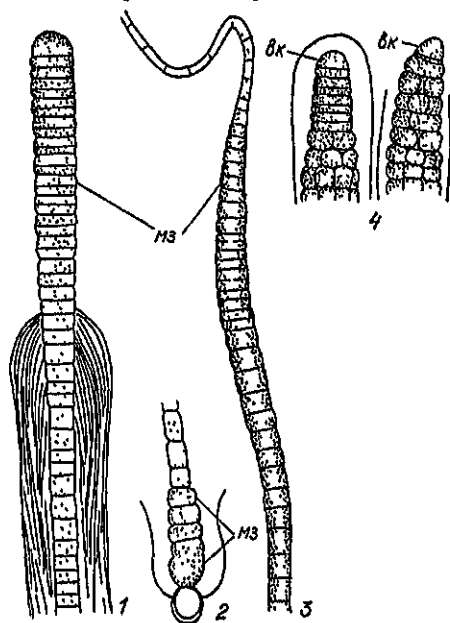


Рис. 1.14. Зоны активного деления клетки («меристемальные зоны»):

1 — верхушечная (*Scytonema myochrous* (Dillw) Ag.); 2 — базальная (*Calothrix wembaerensis* Hieron. et Schmidle); 3 — интеркалярная (*Rivularia haematites* (D. C.) Ag.); 4 — нарастающий трихома с «настоящей» многорядностью (*Stigonema* sp.) за счет верхушечной клетки; *МЗ* — «меристемальная» зона; *вк* — верхушечная клетка

в результате которого одна из возникших клеток имеет меньшие размеры. В отдельных случаях неравное деление клеток напоминает почкование.

Закономерности клеточных циклов у прокариотических водорослей не изучены. Известно, что в одних случаях делению предшествует рост клетки, а в других — клетки делятся без предварительного удлинения. На уровне световой микроскопии (без применения цитохимических методов) у форм с округленными клетками (шаровидными, овальными, эллипсоидными) имеются по крайней мере три возрастных состояния клетки: зрелости, цитотомии (т. е. деления клеточного тела) (см. рис. 1.12) и молодости, между которым клетка находится в переходных состояниях. Есть основания полагать, что частота встречаемости клеток, пребывающих в определенном состоянии, у разных видов неодинакова и зависит от условий существования водорослей.

1.2.2. Строение и деление клетки эукариотических водорослей¹

СТРОЕНИЕ КЛЕТКИ

Клеточные покровы

Клеточные покровы эукариотических водорослей, обеспечивающие резистентность содержимого клеток — протопластов к внешним воздействиям и придающие клеткам определенную форму, чрезвычайно разнообразны по структуре (рис. 1.15) и химическому составу. У большинства эукариотических водорослей независимо от морфологического типа структуры слоевища (монадный, гемимонадный, коккоидный, нитчатый, разнонитчатый, сифональный, паренхиматозный и др.) клетки окружены прочной *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. Основным скелетным веществом оболочек клеток водорослей, как и высших растений, является *целлюлоза*, в химическом отношении представляющая собой β -1,4-D-глюкан. У некоторых водорослей микрофибриллы состоят из β -1,4-маннанов (семейства *Codiaceae, Dasycladaceae, Derbesiaceae* отдела *Chlorophyta*) или β -1,3-ксиланов (семейства *Bryopsisaceae, Caulerpaceae, Udotaceae, Dichotomosiphonaceae* отдела *Chlorophyta*; виды родов *Porphyra* Ag. и *Bangia* Lingb. отдела *Rhodophyta*).

Нитчатые молекулы целлюлозы собраны в оболочках в структурные единицы, которые получили название *микрофибрилл*, составляющих каркас оболочки. Микрофибрилла состоит из нескольких десятков или сотен молекул целлюлозы, располагающихся параллельно друг другу по ее длине. Различают центральную кристаллическую часть микрофибриллы, в которой молекулы целлюлозы расположены в трехмерном пространстве так упорядоченно, что образуют кристаллическую решетку, и наружную — паракристаллическую. Длина микрофибрилл может достигать нескольких микрон. В поперечном разрезе микрофибрилла обычно имеет овальную форму. У отдельных видов *Cladophorales* и *Siphonales* длина большой и малой осей поперечного среза микрофибрилл составляет 18,5 и 11,5 нм, а их кристаллической части — 17 и 11 нм соответственно. На поперечном срезе кристаллической части насчитывается 500 молекул целлюлозы.

¹ Форма, размеры и типы клеток эукариотических водорослей приведены при описании конкретных таксонов.

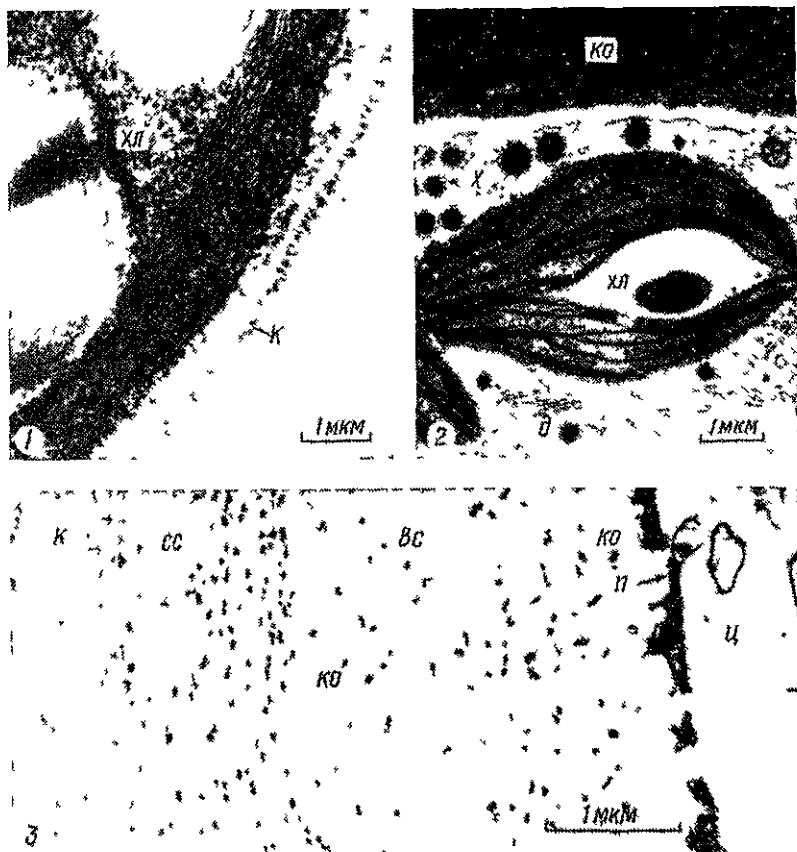


Рис. 1.15. Электронная микрофотография фрагментов клеток *Chlorella vulgaris* Beijer. (а), *Chara vulgaris* Vaill. (2) и клеточной оболочки *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. (3):

хл — хлоропласт, к — кутикула; ко — клеточная оболочка; х — ханасома, сс — средний слой оболочки, вс — внутренний слой оболочки; п — плазмалемма, ц — цитоплазма, д — диктиосома

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 галактуроновая кислоты и др. 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. Синтез полисахаридов матрикса оболочки (из сахаров) начинается в цистернах *диктиосом*, совокупность которых и составляет аппарат Гольджи, и продолжается в пузырьках Гольджи после их отщепления от края цистерны и во время движения к плазмалемме. После

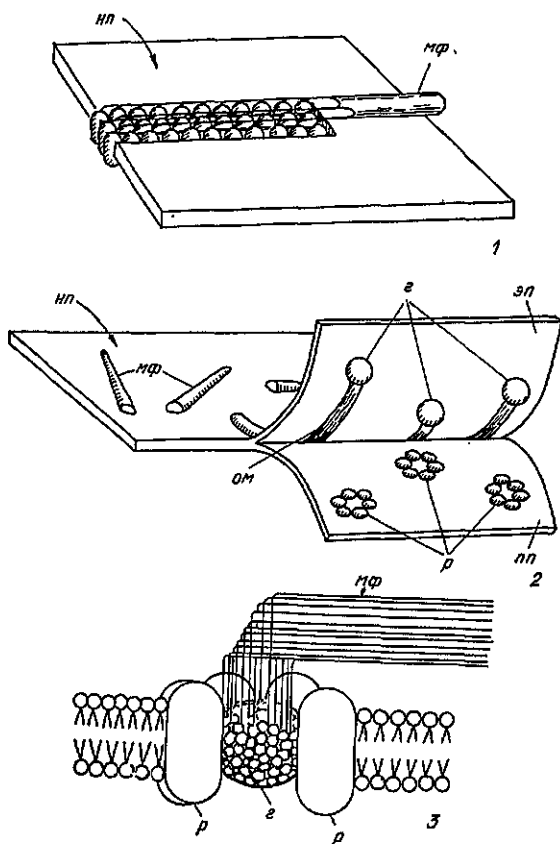


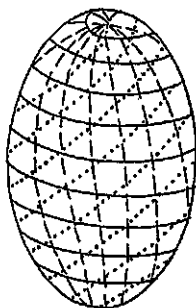
Рис. 1.16. Схемы линейного терминального комплекса (1) и терминального комплекса в виде розеток (2); схема соединения глобула — розетка (3);

нп — наружная поверхность плазмалеммы; МФ — микрофибрилла; г — глобула; эп — экзоплазматическая поверхность скола; ом — отпечаток микрофибриллы; нп — протоплазматическая поверхность скола, р — розетка

встраивания мембран пузырьков Гольджи в плазмалемму их содержимое с полисахаридами и гликопротеидами матрикса изливается в оболочку.

Согласно современным представлениям микрофибриллы целлюлозы синтезируются на наружной поверхности плазмалеммы с помощью белковых терминальных комплексов двух типов — линейных и в виде розеток. Белковые терминальные комплексы встроены в плазмалемму и движутся в ее плоскости, оставляя после себя готовую микрофибриллу. Они содержат фермент целлюлозосинтетазу, катализирующий синтез целлюлозы. Образование и ориентация микрофибрилл в оболочке происходят одновременно; оба эти процесса контролируются протопластом. *Линейные терминальные комплексы* в плазмалемме описаны у некоторых видов водорослей (например, виды родов *Oocystis* Näg., *Glaucozystis* Itzigs., *Boodlea* Mur., *Chaetomorpha* Kütz., а также *Valonia macrophysa* Kütz.), для которых характерны микрофибриллы относительно большого диаметра и высокой кристалличности (рис. 1.16, 1). Количество субъединиц в этих комплексах соответствует числу глюкановых цепочек в микрофибриллах. *Терминальные комплексы в виде розеток*, состоящих из 6 гранул размером 8 нм, с центральной глобулой, обнаружены в плазмалемме у видов родов *Micrasterias* Ag., *Closterium* Nitzsch. и *Spirogyra* Lynk (рис. 1.16, 2, 3). Подобного рода розетки выявлены и на сколе мембран пузырьков Гольджи. Предполагают, что здесь происходит сборка розеток, которые находятся в неактивном состоянии до тех пор,

Рис. 1.17. Типы спиральной ориентации микрофибрилл в клеточной оболочке *Valonia ventricosa*



пока не произойдет встраивание мембраны пузырьков в плазмалемму при экзоцитозе.

Толщина и количество слоев оболочки клеток водорослей неодинаковы у разных видов. В большинстве случаев оболочка состоит из 2—3, реже 4 и более слоев. Толщина оболочки варьирует также в зависимости от возраста и состояния клеток, условий выращивания. Микрофибриллы целлюлозы по-разному ориентированы в различных слоях клеточной оболочки. Так, в первом слое оболочки сифоновой водоросли из рода *Valonia*, образующейся вокруг голой апланоспоры, редкие микрофибриллы целлюлозы расположены беспорядочно. В последующих слоях оболочки уже зрелого пузырька, прикрепленного к субстрату базальными ризоидами, описаны три типа спиральной ориентации микрофибрилл целлюлозы — две левовращающие спирали, составляющие углы в 80 и 10° с большой осью пузырька, и правовращающая спираль, которая делит пополам угол между двумя спиралями (рис. 1.17). Все спирали идут от одного полюса пузырька к другому.

Оболочка клеток водорослей пронизана *порами*, размеры которых колеблются в значительных пределах — от 12 до 60 и даже 90 нм. Через поры осуществляется связь протопласта с внешней средой у одноклеточных водорослей, у многоклеточных — также и с соседними клетками слоевища с помощью *плазмодесм*, которые возникают в процессе цитокинеза и представляют каналы диаметром 25—80 нм, высланные плазмалеммой, непрерывной с плазмалеммой смежных клеток. В центре плазмодесмы обычно проходит трубка (*десмотрубка*), стенки которой непрерывны с мембранами эндоплазматического ретикулума обеих клеток. После завершения цитокинеза путем локального ферментативного лизиса отдельных микроскопических участков внешней оболочки клетки образуются *вторичные поры*.

У многих водорослей клеточные оболочки пропитываются *солями железа* (некоторые вольвоксовые и красные водоросли), *кальция* (представители харовых, зеленых, бурых и красных водорослей), *кремния* (многие золотистые, желтозеленые, бурые и диатомовые водоросли). У последних соли создают разнообразную архитектуру поверхностных слоев — своеобразный *кремниевый панцирь*.

Дополнительный твердый покров — *кутикула* — на поверхности оболочки ряда видов зеленых, красных и бурых водорослей (например, *Oedogonium Link*, *Caulerpa Lamour.*, *Halimeda Lamour.*, *Udotea Lamour.*, *Porphyra Ag.*) образуется за счет выделяемого клеткой *кутина*. Кутикула может быть гомогенной, электронно-плотной, 20—50 нм толщиной, или слоистой. Так, у видов родов *Aurainvillea* и *Cladocephalus* (Siphonophyceae) кутикула толщиной 16—20 нм состоит из трех слоев: двух электронно-плотных (наружного и внутреннего по 4—5 нм толщиной) и среднего, менее электронно-плотного, аморфного, слоя.

Поверхность оболочки может быть также покрыта слоем *спорополленина* — продукта полимеризации каротиноидов, устойчивого к воздействию ферментов, кислот и щелочей (некоторые виды рода *Chlorella Beijer.* и др.).

Мощные *слоистые чехлы*, состоящие из специфических полисахаридов, в частности сульфатированных полисахаридов, пектинов, фукоидина, характерны для многих бурых, красных и зеленых водорослей.

Образование *слизистых капсул* вокруг клеток из секретируемой клетками слизи отмечено у Volvocales и Chlorococcales, нередко представленных колониальными формами. В неблагоприятных условиях некоторые водоросли (например, *Chlamydomonas Ehr.*) переходят временно в *пальмеллевидное*

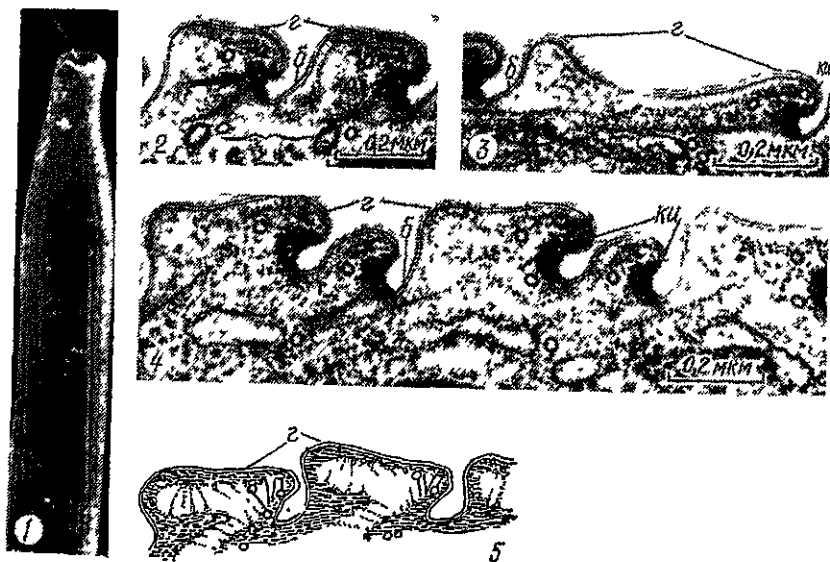


Рис. 1.18. Электронная микрофотография клетки *Cyclidiopsis acus* Korš, не имеющей целлюлозной оболочки (1), и срезов верхней и средней частей этой клетки (2—4), схема участка пелликулы верхней части клетки (5)
 а — гребень, б — борозда, ки — крючковидный изгиб

состояние При этом их клеточные оболочки вследствие гидратации матрикса ослизняются и слипаются, что приводит к образованию больших клеточных скоплений

У ряда видов водорослей целлюлозная оболочка отсутствует и клеточные покровы представлены преимущественно белковыми слоями — пелликулой, перипластом, текой, располагающимися под плазмалеммой, реже над ней. Структура слоев варьирует у водорослей различных отделов. Так, пелликула эвгленовых водорослей — плотный, эластичный слой протопласта толщиной до 70 нм, состоящий приблизительно из 20 полипептидов и гесно прилегающий к плазмалемме. Поверхность таких клеток продольно-ребристая, причем ребра начинаются от глотки и по спирали огибают всю клетку или располагаются более или менее параллельно длинной оси клетки (рис. 1 18, 1). На поперечном срезе ребра клетки имеют вид гребней с крючковатым изгибом, перемежающихся с глубокими бороздами (рис. 1 18, 2—5). В основании изгиба находится электронно-плотный морфогенетический центр, ассоциированный с микротрубочками. Делению клетки предшествует удвоение полос, начинающееся с удвоения морфогенетического центра.

Клеточный покров криптофитовых водорослей — перипласт — состоит из внутреннего белкового компонента и дополнительного внешнего, располагающегося над плазмалеммой. Внутренние и внешние пластинчатые структуры одинакового размера и толщины тесно прилегают к плазмалемме. Прямоугольные или шестиугольные пластинки собраны в четкие ряды, пузырьки, содержащие эджективные (стрекательные) органеллы — эджектосомы обычно располагаются в углах пластинок. Поверхность клеток покрыта семиугольными чешуйками; каждая чешуйка диаметром 120—140 нм состоит из центральной оси, от которой к периферии из переплетенного фибриллярного материала отходит 7 полосок. Кроме чешуек, на поверх-

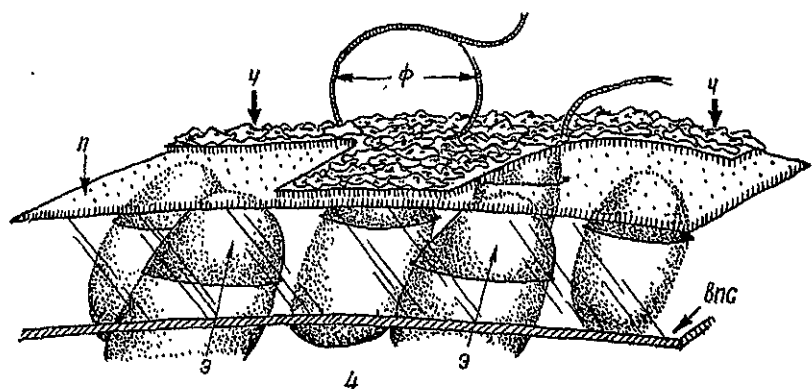


Рис. 1.19. Электронная микрофотография клетки криптофитовой водоросли *Syngomonas syngorhila* (1) и ее фрагментов (2—3); схема участка перипласта (4);

п — плазмалемма; э — эджектосома; впс — внутренняя пластинчатая структура перипласта; ч — чешуйка; φ — фибрилла

ности клеток наблюдаются отдельные фибриллы 10 нм шириной и до 1,5 мкм длиной (рис. 1.19, 1—4). Перипласт пронизан порами.

Тека динофитовых водорослей, кроме белков, содержит галактозу, арабинозу и галактуроновую кислоту и является многокомпонентной системой. Основной элемент теки — уплощенные пузырьки длиной от 600—800 нм до 0,8—1,2 мкм и толщиной 60—170 нм; они располагаются непосредственно под плазмалеммой и окружены мембраной; их число может варьировать от 2 на клетку до нескольких сотен. Пузырьки заполнены зернистым веществом или содержат одиночные пластинки, которые по структуре и величине весьма разнообразны у разных видов динофитовых водорослей и часто срастаются своими краями, образуя прочный панцирь. К мембране пузырьков со стороны протопласта могут прилегать дополнительные структуры в виде пробок шириной 200 нм с неоднородным содержимым (рис. 1.20, 1, 2).

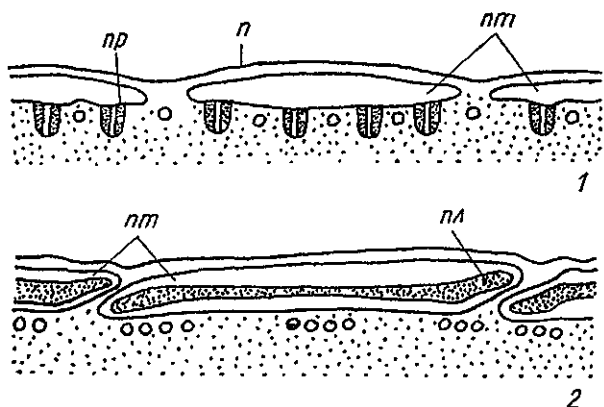


Рис. 1.20. Схема участков теки видов родов *Gymnodinium* Stein (1) и *Gleponidium* (Ehr.) Stein (2).

пр — пробка; п — плазмалемма; пт — пузырьки трихоциста; пла — пластинка

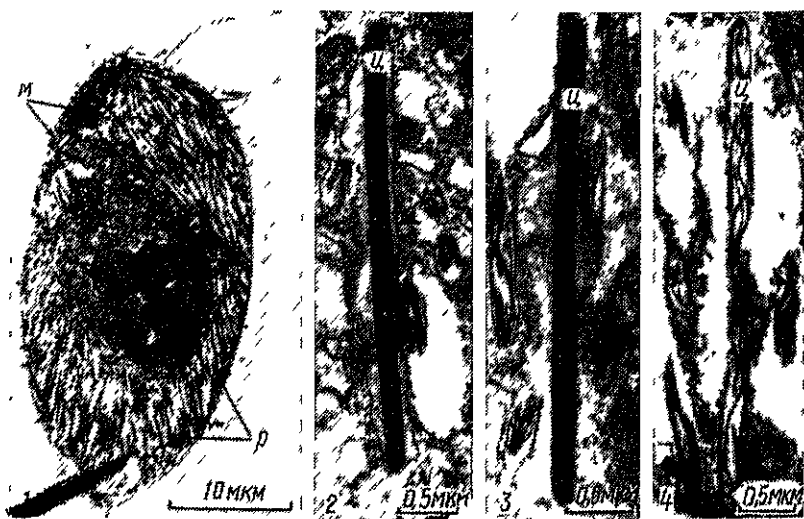


Рис. 1.21. Электронная микрофотография клетки *Dinophysis acuminata* Clap et Lachm. (1) и ее фрагментов (2—4):

м — мукоциста; р — рабдосома; ц — цилиндрическая структура (стрелками указаны границы футляра)

Поверхность клеток различается по текстуре; у ряда видов образуются шипы длиной до 600 нм. Тека пронизана порами.

Эджективные органеллы динофитовых водорослей — *трихоцисты* — имеют более сложное строение, чем эджектосомы криптофитовых. В одной клетке может находиться несколько сотен трихоцист. Они окружены мембраной и состоят из паракристаллического тела и более узкой фиброзной части. Зрелые трихоцисты обычно располагаются по периферии клетки под порами и при раздражении выстреливают наружу через пору длинную по-

перечно исчерченную нить ромбовидной или четырехугольной формы, 60—180 нм шириной.

У некоторых видов динофитовых типичные трихоцисты отсутствуют, а выполняющие аналогичную функцию, но отличающиеся по строению органеллы называют *рабдосомами* (рис. 1.21, 1). Они состоят из цилиндрической структуры, погруженной в свободный футляр различных размеров. Передний конец цилиндрической структуры несколько заострен, около 4 мкм в длину и 150—200 нм в ширину, задний конец округлен. Цилиндрическая структура может быть заполнена аморфным веществом (рис. 1.21, 2) либо содержит несколько продольных элементов и аморфное вещество (рис. 1.21, 3) или состоит из 8 нитей 30 нм толщиной, свободно переплетающихся между собой (рис. 1.21, 4).

Эджективные органеллы, выполняющие скорее всего защитную функцию, известны также у золотистых (здесь они называются *дискоболоцистами*), зеленых и эвгленовых водорослей.

Поверхность клеток многих водорослей, особенно одноклеточных, покрыта, как уже отмечалось, чешуйками, а также шипиками и щетинками. Последние представляют собой более тонкие и длинные, до 200 мкм, выросты по сравнению с короткими и толстыми шипиками. Эти дополнительные структуры выполняют разнообразные функции. У одноклеточных образование щетинок и шпиков скорее всего является приспособлением к планктонному образу жизни.

У незначительного числа видов золотистых и зеленых водорослей клеточные покровы не формируются, и самым внешним слоем клеток является плазмалемма. Снаружи эти, т. н. *голые клетки* большей частью покрыты слизью. В искусственных условиях получены мутантные формы *Chlamydomonas reinhardtii* Dang., лишенные клеточной оболочки, которые интенсивно растут в культуре. Кратковременное отсутствие клеточных покровов характерно для гамет и зооспор одноклеточных и многоклеточных водорослей, для первых — от момента образования до осуществления процесса оплодотворения, для вторых — до формирования клеточных покровов.

Двигательный аппарат

Движение жгутиковых форм, зооспор и гамет неклеточных (сифоновых) и многоклеточных водорослей осуществляется в подавляющем большинстве случаев с помощью жгутикового аппарата — сложной системы, состоящей из собственно жгутиков (ундулиподий), базальных тел (кинетосом) и корней жгутиков (рис. 1.22). Жгутики водорослей, так же как и реснички простейших, способны совершать ритмические волнообразные движения (по ним обычно пробегают квазисинусоидальные волны); на этой основе жгутики и реснички объединяют под общим названием ундулиподий. Термин ундулиподия в переводе с латинского означает «волнопожка». Среди водорослей чаще всего встречаются 1- и 2-жгутиковые формы, реже 3-, 4- и 8-жгутиковые; у зооспор *Oedogonium* Link, *Derbesia* Sol., *Vaucheria* D. C. число жгутиков достигает нескольких десятков.

По соотношению длины жгутиков в пределах одной клетки водоросли разделяют на две группы — *равножгутиковые* и *разножгутиковые*. У последних жгутики часто занимают неодинаковое положение по отношению к клетке и имеют различия в частоте и интенсивности биений — длинный жгутик направлен вперед и работает энергичнее, чем короткий, который обращен в сторону или назад по ходу движения клетки.

Основные черты внутреннего строения жгутиков и базальных тел вегетативных клеток жгутиковых форм, зооспор и гамет сходны. Жгутик окружен мембраной, которая является продолжением плазмалеммы клетки. Внутри жгутика находится *матрикс*, аналогичный матриксу клетки — гна-



Рис. 1.22. Электронная микрофотография изолированного жгутикового аппарата *Dupaliella bioculata* Butch.:
 кж — корень жгутика; bt — базальное тело; а — аксонема

лоплазме, и аксонема — осевая структура, изгибанием которой и обусловлено биение жгутика. Аксонема представляет собой сложный комплекс микротрубочек (внутренний диаметр 25 нм), образованных белком тубулином, и связанных с ними других белков. Тубулин является димером и образован двумя полипептидами — α - и β -тубулином, которые весьма сходны по аминокислотной последовательности. При формировании микротрубочек молекулы тубулина соединяются друг с другом в протофиламенты — нитевидные комплексы, в которых α -тубулин одного димера связан с β -тубулином следующего. Обычно 13 таких протофиламентов, расположенных параллельно и прилегающих друг к другу, образуют цилиндрическую структуру — собственно микротрубочку. Так как тубулиновые полипептиды в соседних протофиламентах несколько смещены относительно друг друга, то в стенке цилиндра они образуют регулярно чередующиеся спиральные ряды (рис. 1.23, 1).

Аксонема состоит из 9 пар периферических микротрубочек и 2 центральных (рис. 1.23, 2; 1.24). Структура «9 + 2» характерна для жгутиков и ресничек почти всех эукариотических организмов, хотя имеются и отклонения. Центральная пара микротрубочек заключена в центральную капсулу, образованную тонкими загнутыми белковыми отростками, прикрепленными к микротрубочкам. Периферические микротрубочки дуплетов несколько различаются по своей структуре — одна из них полная (субфибрилла А) построена из 13 субъединиц, вторая — неполная (субфибрилла В) — только из 10. Субфибрилла А по всей длине несет динеиновые «ручки» — короткие боковые выступы, отходящие от субфибриллы А каждого дуплета по направлению к соседнему с интервалами 24 нм и состоящие из белка динеина. Динеиновые «ручки» необходимы для изгибания жгутиков, которое обусловлено АТФ-зависимым скольжением микротрубочек аксонемы. Динеин состоит из многих полипептидов и сам по себе действует как АТФаза. Каждая

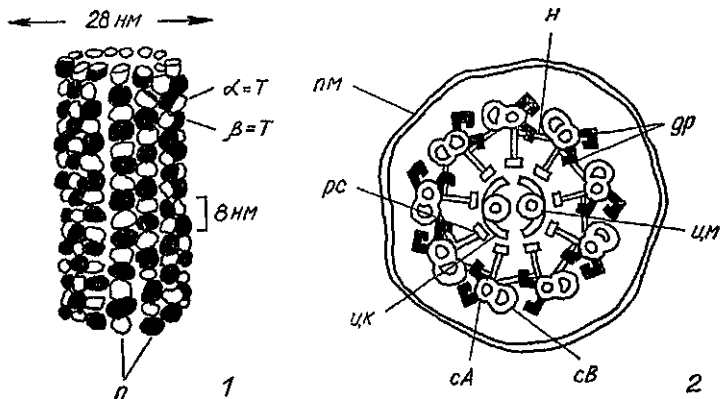
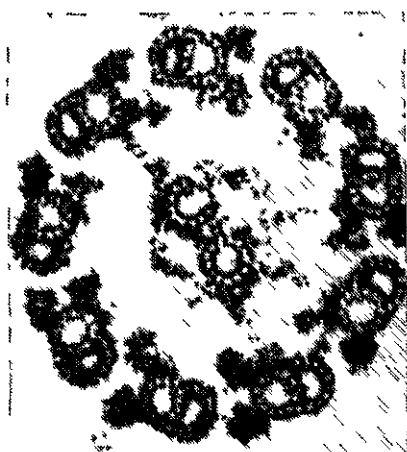


Рис 1.23 Схема строения микротрубочки (1) и поперечного среза жгутика *Chlamydomonas* (2): α -т, β -т — α и β — тубулин; n — протофиламенты:

n — нексин, ∂p — динеиновые «ручки», $цм$ — центральная микротрубочка; $сА$ и $сВ$ — субфибриллы А и В, образующие периферический дуплет, $цк$ — центральная капсула, $рс$ — радиальная спица, $пм$ — плазматическая мембрана

Рис. 1.24. Электронная микрофотография поперечного среза жгутика *Chlamydomonas* sp.



динеиновая «ручка» развивает примерно такое же усилие, как одна молекула миозина в сокращающейся мышце. Сила прикладывается к соседнему дуплету микротрубочек, с которым контактируют «ручки», и стремится сдвинуть его по направлению к кончику жгутика

Поперечные эластичные связи между соседними дуплетами микротрубочек образованы белком нексином, благодаря чему аксонема по окружности оказывается как бы скрепленной обручем. От каждого дуплета внутрь аксонемы отходят радиальная «спица», заканчивающаяся глобулярным образованием в непосредственной близости от центральной капсулы (см. рис 1.23, 2), которая, по-видимому, способствует выполнению центральной микротрубочками регуляторной функции при движении аксонемы

Поверхность жгутиков может быть гладкой или опушенной за счет латеральных выростов, или мастигонем, длиной 2—3 мкм, имеющих вид тонких волосков, диаметр которых варьирует у разных видов водорослей от 5 (*Pedipomonas* Korsch.) до 17—19 (*Fucus* L. и *Ascophyllum* Stack.) и даже до 25 нм (некоторые желто-зеленые водоросли). Число рядов, длина мастигонем и их расположение могут различаться у жгутиков одной клетки. Как правило, у равножгутиковых водорослей оба жгутика опушены; у разножгутиковых опушен преимущественно двигательный, передний, жгутик (рис. 1.25) У некоторых зеленых и бурых жгутик оканчивается тонким

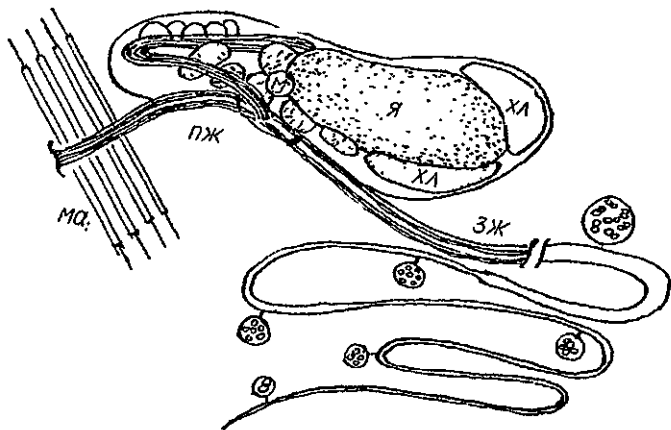


Рис. 1.25. Схема строения спермия *Laminaea* Lam.:

ма — мастигонема; пж — передний жгутик; м — митохондрия; я — ядро; хл — хлоропласт; зж — задний жгутик

бичеподобным выростом — акронемой. Поверхность жгутиков у ряда видов зеленых, золотистых и бурых водорослей покрыта плотными неминерализованными чешуйками различной формы: пластинчатой, дисковидной, кольцевидной, булавовидной и др. Жгутиковые чешуйки, как и чешуйки клеточных покровов, образуются в пузырьках аппарата Гольджи, транспортируются к периферии жгутика и затем выводятся на его поверхность.

Базальные тела, или кинетосомы, жгутиков идентичны по своей структуре центриолям и во многих случаях могут превращаться друг в друга. Центриоли обычно представлены парами, члены которых расположены под прямым углом друг к другу (рис. 1.26, 1). Каждая центриоль состоит из 9 триплетов микротрубочек (рис. 1.26, 2, 3). Новая пара центриолей образуется по соседству с уже существующей, и этот процесс протекает сходным образом у всех эукариотических организмов. Одной из основных функций центриоли (а согласно крайней точке зрения — единственной) является образование жгутиков. Например, у *Chlamydomonas reinhardtii* Dang. в начале митоза жгутики исчезают, а базальные тела перемещаются в глубь клетки, ближе к ядру, где служат центрами организации митотического веретена деления. По окончании митоза центриоли снова становятся базальными телами, от которых отрастают жгутики.

Базальное тело имеет форму короткого цилиндра, стенки которого образованы 9 триплетами продольно расположенных микротрубочек; внешний диаметр базального тела равен диаметру аксонемы. Каждый из 9 периферических дуэлетов аксонемы продолжается в базальное тело, где к нему присоединяется третья неполная микротрубочка. Обе центральные микротрубочки аксонемы оканчиваются выше базального тела; центр базального тела лишен микротрубочек (рис. 1.27). Микротрубочковые корни жгутиков, выходящие из базальных тел и состоящие преимущественно из 2—4 микротрубочек, у большинства видов располагаются симметрично, образуя характерные крестообразные фигуры.

Среди фибриллярных структур, ассоциированных с базальными телами, выделено два основных типа: *связывающие тяжи*, которые связывают различные базальные тела; *фибриллярные корни*, возникающие при базальных телах и оканчивающиеся в различных частях клетки. Известно два типа фибриллярных корней: исчерченные тяжи, ассоциированные с микротру-

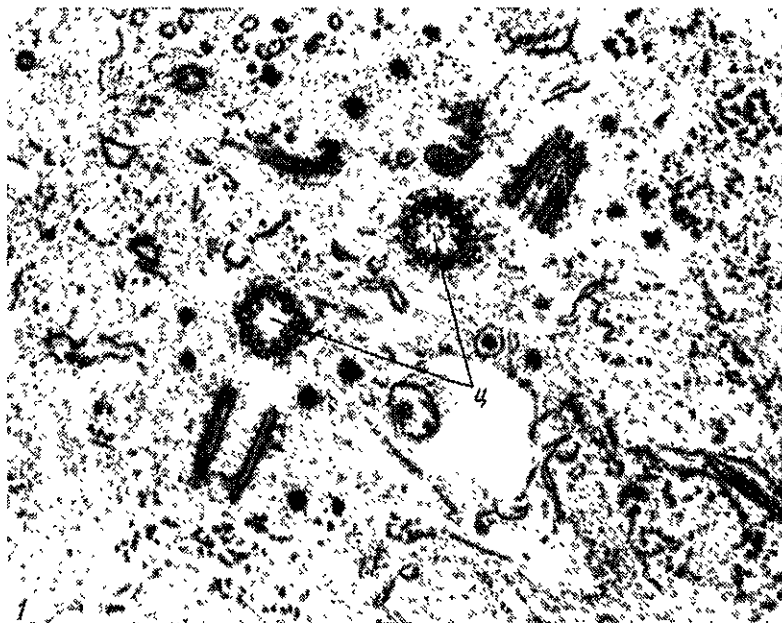
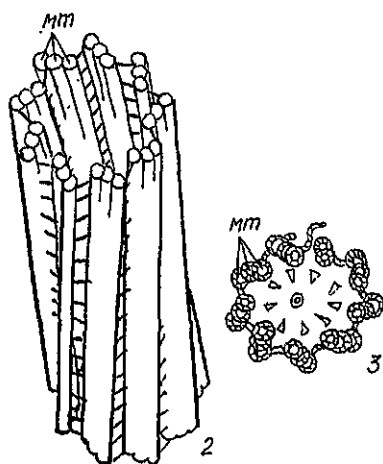


Рис. 1.26. Электронная микрофотография фрагмента клетки эукариотической водоросли с двумя парами центриолей (1); схема строения центриоли (2 — общий вид, 3 — поперечный срез):

4 — центриоль; *mt* — микротрубочка



бочковым корнем жгутика (I система тяжей), в которых полосы чередуются с расстоянием 25—35 нм; исчерченные тяжи, состоящие из пучков тонких филаментов диаметром 5—10 нм (II система тяжей), чередующихся с расстоянием более 80 нм. Число, расположение и субструктура связывающих тяжей и фибриллярных корней значительно варьируют у разных видов водорослей.

У некоторых зеленых и харовых водорослей (*Coleochaete* Breb., *Klebsormidium* Silva, *Mattox et Blackwell*, *Chara* Vaill., *Nitella* Ag., *Trentepohlia* Mart.) корневая система жгутиков имеет асимметричное строение,

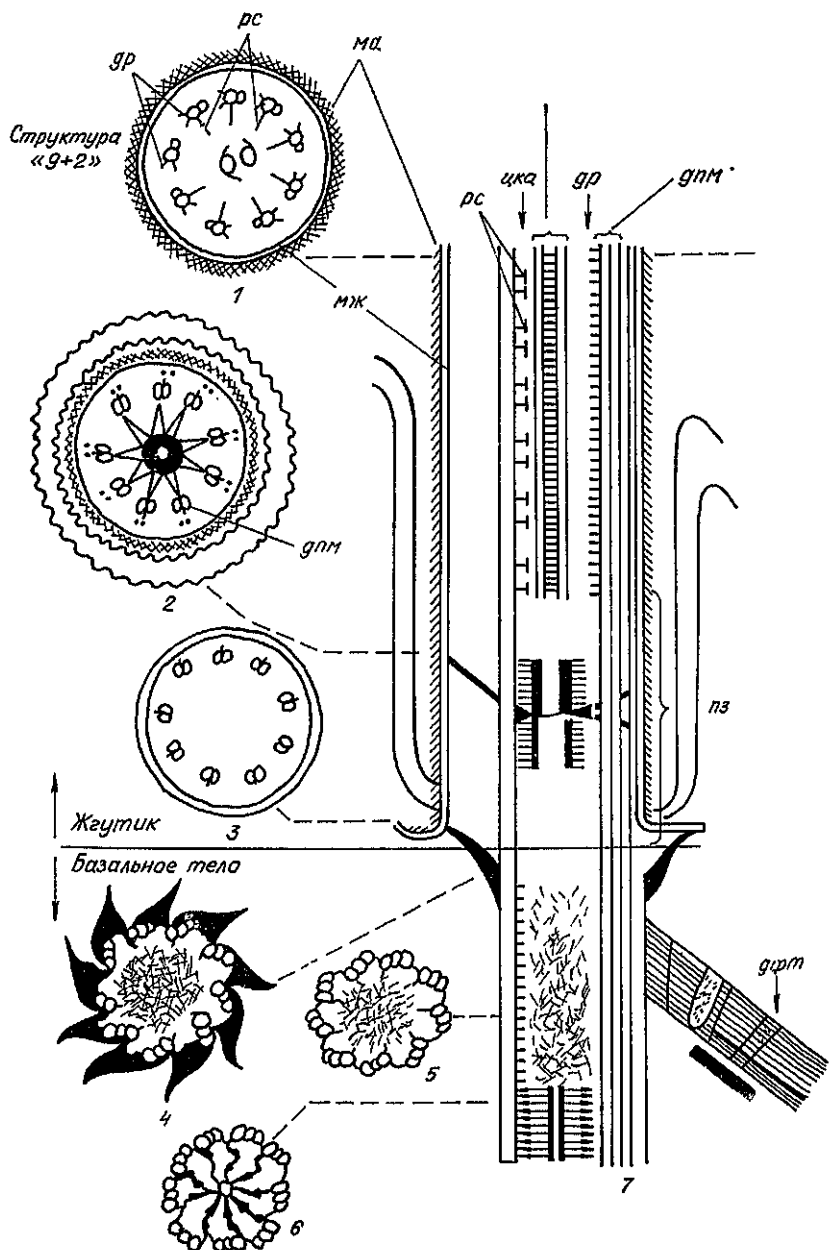


Рис. 1.27. Схема строения жгутика *Chlamydomonas reinhardtii* Dang. в поперечном (1-6) и продольном (7) разрезах:

pc — радиальные спицы; *ma* — мастигонема; *цка* — центральная капсула аксономы; *гп* — дилениновые «ручки»; *гпм* — дуплеты периферических микротрубочек аксономы; *мжс* — мембрана жгутика; *пз* — переходная зона; *дфт* — дистальный фибриллярный тяж

Рис. 1.28. Строение многослойной структуры *Heterosigma akashiwo* (Hada) Hada:

mt — микротрубочки; *ф* — филаменты; *эп* — электронно-плотная пластинка основания

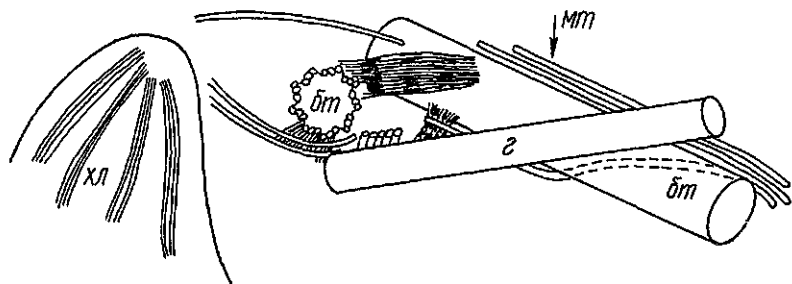
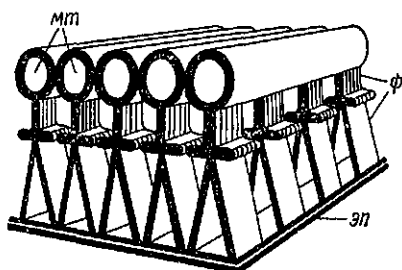


Рис. 1.29. Схема жгутикового аппарата *Chrysochromulina arheles* с гаптонемой:

хл — хлоропласт; *бт* — базальное тело; *г* — гаптонема; *mt* — микротрубочка

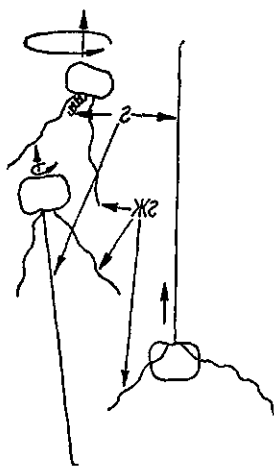
обусловленное наличием т. н. *многослойной структуры* (например, сперматозоиды многоклеточных зеленых и харовых водорослей с оогамным половым процессом). Многослойная структура имеет сложное строение (рис. 1.28). Ее верхний слой, толщиной 25 нм, состоит из 22—25 тесно расположенных микротрубочек. Под ними находятся два слоя филаментов. В основании структуры лежит электронно-плотная пластинка толщиной около 5 нм. Размер многослойной структуры $600 \times 360 \times 90$ нм. Дополнительные элементы, ассоциированные со жгутиковым аппаратом, четко оформлены в виде многослойной структуры и в сперматозоидах высших растений.

Клетки некоторых видов золотистых водорослей, помимо жгутиков, имеют направленный вперед вырост — *гаптонему*¹ (рис. 1.29). По длине гаптонема может быть короче, равна или длиннее жгутиков. Например, у разножгутиковой *Chrysochromulina arheles* длина жгутиков и гаптонемы составляет 7—10; 11—55 и 20—40 мкм соответственно. Описаны два основных типа медленного движения клеток с участием гаптонемы: 1) гаптонема у плавающей клетки направлена вперед, два жгутика со слабым биением держатся почти перпендикулярно гаптонеме, несколько отклоняясь назад, тело клетки при этом не вращается (рис. 1.30); 2) гаптонема направлена назад, жгутики со слабым биением также направлены назад под острым углом к гаптонеме (рис. 1.30), тело клетки медленно вращается вокруг продольной оси. Этот тип движения может резко переходить в более быстрое плавание. При этом вытянутая гаптонема свертывается в плотно упакованные кольца

¹ Гаптонема является одним из признаков, на основании которого в отделе золотистых водорослей в настоящее время выделен самостоятельный класс *Нарторхусеае*.

Рис. 1.30. Плавающие клетки *Chrysochromulina apheles*:

г — гаптонома; жг — жгутик



и ритм биения жгутиков возрастает. Тело клетки вращается в необычном направлении вдоль широкой спиральной траектории (рис. 1.30). Не вызывает сомнения, что необычное движение вызвано свернувшейся гаптономой, которая меняет центр тяжести клетки.

Гаптонома состоит из 6 микротрубочек, собранных в круг в ее свободной части и окруженных частично или полностью эндоплазматическим ретикуломом. В основании гаптономы число микротрубочек может увеличиваться. Проксимальный свободный конец гаптономы несколько вздувается, и в этом районе микротрубочки ориентированы в виде полукруга или арки. Два базальных тела прилегают друг к другу и к гаптономе в высшей

степени асимметрично. Четыре микротрубочковых корня образуются в районе базального тела и гаптономы (см. рис. 1.29).

Подавляющее большинство одноклеточных водорослей представлено жгутиковыми формами, однако среди наиболее примитивных одноклеточных встречаются и ризоподальные, причем некоторые жгутиковые могут терять жгутики и превращаться в ризопод, а часть типичных ризопод обладает способностью к образованию жгутиков.

Протопласт

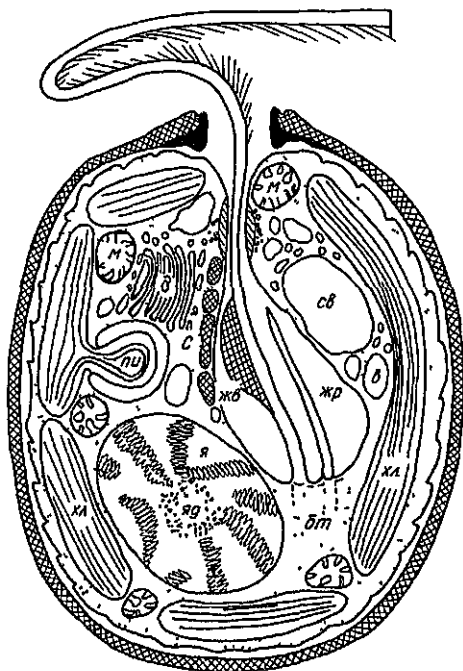
Клетки эукариотических водорослей, как и высших растений, содержат следующие основные органеллы — ядро, эндоплазматический ретикулом, аппарат Гольджи, митохондрии, хлоропласты, вакуоли, пероксисомы. В то же время, в отличие от высших растений, в клетках различных форм водорослей присутствуют центриоли и пиреноиды, а у одноклеточных — стигма, сократительные (пульсирующие) вакуоли и некоторые другие специфические образования (рис. 1.31). Органеллы эукариотической клетки суспензированы в цитозоле — клеточном матриксе. Наиболее характерной чертой эукариотических клеток по сравнению с прокариотическими, кроме присутствия ядра, является наличие внутриклеточных органелл и пузырьков, ограниченных мембранами.

Мембранная система. Мембраны — живые компоненты цитоплазмы. Наружная мембрана цитоплазмы — *плазмалемма*, или *цитоплазматическая мембрана*, и внутренние мембраны имеют общие структурные особенности: это тончайшие (4—10 нм) довольно плотные пленки, состоящие в основном из молекул липидов (фосфолипидов) и белков, удерживаемых вместе с помощью нековалентных взаимодействий.

Мембранные фосфолипиды представляют собой амфипатические молекулы, т. е. молекулы, имеющие гидрофильный полярный и гидрофобный неполярный концы. В окружении молекул воды амфипатические молекулы обычно агрегируют. При этом гидрофобные хвосты обращены внутрь, а гидрофильные головки обращены наружу и контактируют с молекулами воды. Так как большинство фосфолипидов в водной среде самопроизвольно образуют двойные слои (бислои), то формирование липидной основы биологических мембран, по существу, процесс самосборки. *Липидный бислой*, создающий относительно непроницаемый барьер для большинства водорастворимых молекул, составляет структурную основу мембраны.

Рис 131 Строение клетки Trachelomonas Ehr

м — митохондрия, *св* — сократительная вакуоль, *в* — вакуоль, *жр* — жгутиковый резервуар, *жв* — жгутиковое вздутие, *хл* — хлоропласт, *бт* — базальное тело, *яд* — ядрышко, *я* — ядро, *д* — диктиосома, *С* — стигма



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. Специфические функции мембран осуществляют главным образом белки, большинство которых представлено ферментами. Белки также осуществляют транспорт через мембрану различных веществ и могут выступать в качестве специфических рецепторов.

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, текучесть.

Мембраны асимметричны — оба их слоя неодинаковы по липидному и белковому составу (например, гликолипиды и гликопротеиды располагаются исключительно на той стороне мембраны, которая не контактирует с цитоплазмой).

Одно из основных свойств биологических мембран — их *избирательная проницаемость (полупроницаемость)*, что во многом определяет специфический химический состав цитоплазмы и ее органелл. Плазмалемма, обладая избирательной проницаемостью, регулирует обмен веществ клетки с окружающей средой, выполняет синтетические функции, воспринимает раздражения.

У одноклеточных водорослей плазмалемма часто образует многочисленные складки (рис 132), что увеличивает ее поверхность и может быть связано с усиленным транспортом веществ.

Внутренние мембраны, отличаясь от плазмалеммы и друг от друга по физическим и химическим свойствам, разделяют клетку на изолированные отсеки — клеточные органеллы с уникальным набором ферментов, выполняющие специализированные функции. Это позволяет клетке осуществлять одновременно много несовместимых друг с другом химических реакций. Отдельные ферменты и их комплексы определенным образом локализованы в мембранах, что обеспечивает последовательность протекания химических реакций, лежащих в основе жизнедеятельности клетки.

Эндоплазматический ретикулум представляет собой ограниченную мембраной систему субмикроскопических каналов, пронизывающих цитозоль. Мембрана эндоплазматического ретикулума образует одну

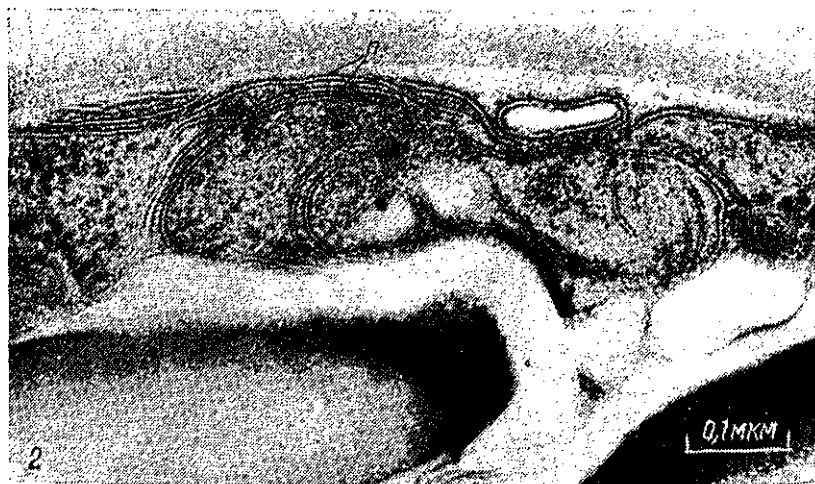
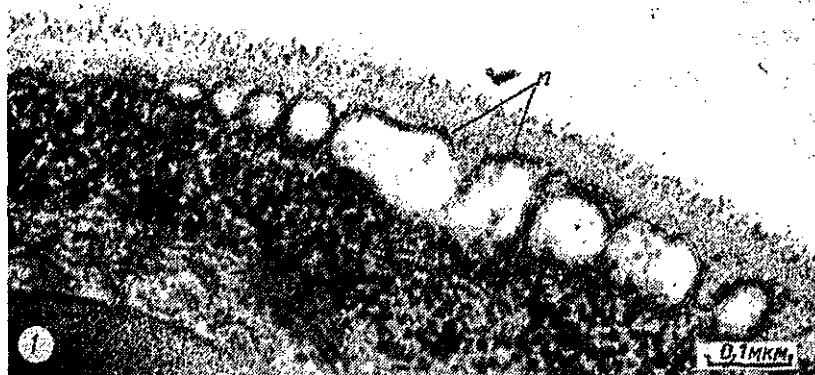


Рис. 1.32. Фрагменты клеток *Chlorella vulgaris* Beijer, со складками плазмалеммы (n)

непрерывную поверхность. Замкнутое пространство, ограниченное мембраной, называют *полостью эндоплазматического ретикулюма*, или *цистернальным пространством*. От цитозоля эта полость отделена одиночной мембраной. С наружной мембраной ядерной оболочки мембрана эндоплазматического ретикулюма составляет единое целое, вследствие чего полость эндоплазматического ретикулюма и внутриядерное пространство разделены только внутренней мембраной ядерной оболочки.

Эндоплазматический ретикулюм играет центральную роль в процессе биосинтеза и транспорта ферментов, конституционных белков, липидов и углеводов, необходимых для сборки других клеточных органелл. Через эндоплазматический ретикулюм осуществляется взаимодействие органелл, он выполняет также производительную функцию, давая начало вакуолям и микротелам. У многих видов водорослей каналы эндоплазматического ретикулюма образуют обкладку вокруг хлоропластов.

Описаны две функционально различающиеся области мембраны эндоплазматического ретикулюма — *гранулярная (шероховатая)*, к внешней стороне которой прикреплены рибосомы, и *агранулярная (гладкая)*, лишенная рибосом. Гранулярный эндоплазматический ретикулюм на срезах клетки выявляется, как правило, в виде профилей шириной 20—50 нм, состоящих из двух более или менее параллельных замкнутых мембран с прикрепленными на внешней стороне рибосомами. Агранулярный эндоплазматический ретикулюм, состоящий из сети тонких трубочек или пузырьков, обычно развит слабее, чем гранулярный. Простые или разветвленные каналы эндоплазматического ретикулюма распределены в гиалоплазме неравномерно: они могут быть сосредоточены вокруг ядра, диктиосом, стигмы, а также в периферической части клетки вдоль плазмалеммы.

Аппарат Гольджи в клетках водорослей, как и в других растительных клетках, состоит из отдельных *диктиосом* — стопок из 2—7 и более (до 30) плоских круглых мешочков, или цистерн, диаметром около 1 мкм и толщиной 20—40 нм, ограниченных одинарной мембраной, и *пузырьков Гольджи*, которые отчленяются от краев цистерн и различаются по размерам и характеру содержимого. Диктиосома структурно и биохимически поляризована на формирующуюся, или цис-сторону (*полюс регенерации*), и зрелую, или транс-сторону (*секреторный полюс*). У ряда видов водорослей в клетке содержится только одна крупная диктиосома, часто характерной формы. Например, у *Chrysochromulina arheles* (Haptophyceae) она сходна с книгой, страницы которой в части, обращенной к одному из двух хлоропластов, сложены, а к другому — раскрыты. В районе более тесного расположения цистерн часто наблюдается вакуоль (рис. 1.33). У других видов водорослей число диктиосом в клетке может достигать нескольких десятков. Располагаются диктиосомы преимущественно в районе ядра, в подвижных клетках — часто у основания жгутиков, во время деления клетки — в местах образования перегородки. Если диктиосома в клетке одна, то ее удвоение предшествует цитокинезу. Аппарат Гольджи полифункционален. Он является центром концентрации, преобразования, сортировки, упаковки, транспорта и секреции полисахаридов и белков для роста оболочки и других покровов клетки, а также участвует совместно с другими органеллами в сборке и специализации мембран, образовании вакуолей и лизосом (в животной клетке), секреторирует материал для сократительной вакуоли, выполняющей роль осморегулятора.

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. У большинства водорослей ядра очень мелкие, около 1 мкм в диаметре; у ряда видов они значительно крупнее — в среднем до 4 мкм, а у отдельных видов могут достигать 45 мкм (*Byropsis* из *Siphonales*). У одноклеточных водорослей ядро располагается ацентрично, у многоклеточных — чаще всего в центре. Общий план строения,

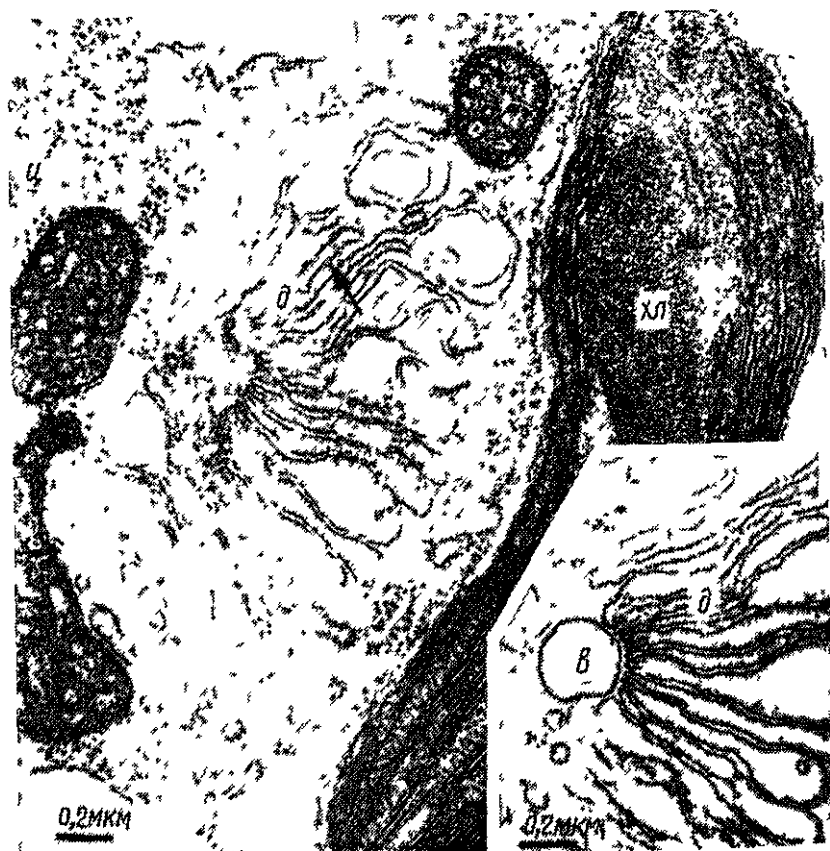


Рис 133 Фрагменты клеток *Chrysochromulina apheles*

хл — хлоропласт, д — диктиосома, в — вакуоль б — цитоплазма (стрелкой указана одна из цистерн)

функции ядра во всех отделах водорослей (за исключением диплофитовых) не отличаются от таковых других эукариотических организмов

Ядро — органелла клетки, в которой осуществляются важнейшие процессы, обуславливающие ее жизнедеятельность. В ядре содержится и производится 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 — уникальных эукариот, в хромосомах отсутствуют гистоновые белки, характерные для хромосом всех других эукариот. В интерфазе хромосомы динофитовых остаются спирали званными, они лишены центромер. Ядрышко имеется или отсутствует (в зависимости от вида), может делиться во время митоза или исчезать и формироваться de novo в телофазе (как у большинства эукариот). Допускается, что структура и поведение хромосом у динофитовых водорослей примитивнее, чем у других эукариот. На этом основании некоторые исследователи

даже выделяют Dinophyta в новый тип Mesokaryota (мезокариотические организмы), промежуточный между Prokaryota и Eukaryota.

Энергетический аппарат. Обеспечение энергетических потребностей эукариотических растительных клеток происходит в результате функционирования митохондрий и хлоропластов — полуавтономных самовоспроизводящихся органелл, которые обладают собственным белоксинтезирующим аппаратом, для которого матрицей служит митохондриальная или хлоропластная ДНК, но основная часть белков митохондрий и хлоропластов синтезируется в цитоплазме под контролем ядра клетки.

Митохондрии окружены оболочкой, состоящей из двух мембран, различающихся по строению и химическому составу. Внутренняя мембрана образует во внутреннем пространстве митохондрии многочисленные выросты в виде пластин, реже трубок различной длины, называемых *митохондриальными кристами*. Поверхность крист, обращенная к матриксу, усеяна частичками, каждая из которых состоит из головки диаметром 9 нм и ножки, связанной с мембраной. Частички являются частью АТФ-синтетазного комплекса и содержат АТФазу. В гомогенном или тонкогранулярном матриксе митохондрии с высоким содержанием белка, заполняющем пространство между кристами, находятся более мелкие по сравнению с цитоплазматическими рибосомы и отдельные *кальциевые гранулы*, в которых кальций находится в основном в виде фосфата. В светлых зонах матрикса расположены фибриллы *митохондриальной ДНК*.

Митохондрии являются центрами *внутриклеточного окисления* и содержат ферменты цикла трикарбоновых кислот, дыхательной цепи переноса электронов, окислительного фосфорилирования. Молекулы богатого энергией аденозинтрифосфата выходят из митохондрий и используются в разнообразных реакциях клеточного метаболизма. Так как окислительное фосфорилирование и большинство реакций окисления питательных веществ протекают на внутренней мембране митохондрий и ее производных — кристах, степень развития последних (размеры и количество) является показателем активности митохондрий: длинные, густо расположенные кристы характерны для митохондрий, находящихся в состоянии высокой функциональной активности, короткие и редкие — для малоактивных органелл.

Размеры, форма и количество митохондрий значительно варьируют в клетках различных видов водорослей. Мелкие митохондрии округлой или овальной формы имеют размеры 0,3—1 мкм. Нитевидные митохондрии могут достигать в длину 2 мкм и более при ширине 0,4 мкм. Длина гигантских митохондрий в гаметах *Brucopsis* в 2 раза превышает длину клетки. В отличие от высших растений клетки некоторых видов водорослей, например, *Chlorella fusca* Shihira et Krauss, содержат только одну сильно разветвленную митохондрию, выросты которой простираются по всей цитоплазме, формируя т. н. *митохондриальный ретикулум*.

Митохондрии распределены по всему объему цитоплазмы. При этом отмечается скопление митохондрий в зонах клеток с повышенной функциональной активностью, требующих дополнительных затрат энергии. Клеточная популяция митохондрий гетерогенна; ее состав отражает возрастные и функциональные особенности клетки.

Несмотря на чрезвычайно разнообразие морфологических особенностей *хлоропластов* в водорослей различных отделов, их структурной фотосинтезирующей единицей, как у прокариотических организмов, так и высших растений, является *тилакоид* — плоский мешочек, окруженный мембраной, который в поперечном сечении имеет вид пары параллельных мембран, более или менее плотно прилегающих друг к другу и соединенных на концах. В хлоропластах осуществляется фотосинтез (ассимиляция углекислого газа воздуха), образование органических веществ из неорганических за счет энергии света.

Фотосинтетический аппарат. Пигментные системы и переносчики электронов встроены в тилакоидные мембраны. Хлорофиллы, каротиноиды и фикобилины — пигменты, участвующие в процессах световой фазы фотосинтеза, входят в состав пигментных систем в виде пигмент-белковых комплексов. У всех фотосинтезирующих растений, в том числе и у водорослей, в преобладающем количестве в тилакоидах содержится хлорофилл *a*. Хлорофилл *b* среди водорослей обнаружен только у зеленых и эвгленовых. Хлорофиллы c_1 и c_2 встречаются у бурых, золотистых диатомовых водорослей, у криптофитовых — только хлорофилл c_2 . Зеленые водоросли содержат каротиноиды, типичные для высших растений. Наличие больших количеств фукоксантина у видов бурых водорослей определяет их бурую окраску. Для красных и криптофитовых водорослей характерны фикобилины — красные фикоэритрины и синие фикоцианины. Фикобилипротеины агрегируют друг с другом, образуя особые гранулы, называемые *фикобилисомами*, которые упорядоченно расположены на поверхности тилакоидных мембран. Фикобилины выполняют роль дополнительной светособирающей антенны. Темновые реакции — восстановление углекислого газа водородом воды до углеводов (фиксация углекислого газа) — протекают в строме (см. ниже) хлоропластов. В хлоропластах, как и в митохондриях, происходит синтез аденозинтрифосфата из аденозиндифосфата. Так как источником энергии для этого процесса в хлоропластах служит солнечный свет, то его называют фотофосфорилированием.

Строма хлоропластов — их белковая основа, в которую погружены тилакоиды — обычно довольно электронно-плотная. В ней обнаруживаются пластоглобулы, состоящие из особых липидов — пластохинонов, рибосомы, в более светлых зонах — фибриллы ДНК. В строме хлоропластов также может откладываться крахмал в виде зерен и белок в виде кристаллов; иногда наблюдаются структуры, напоминающие микротрубочки.

Нередко внутренняя мембрана оболочки хлоропласта образует выросты в строму в виде сети трубок по периферии органеллы, называемой *периферическим ретикулюмом*. Хлоропласты водорослей многих отделов, кроме красных, криптофитовых, харовых и зеленых, окружены каналом эндоплазматического ретикулюма.

Морфологическое разнообразие хлоропластов водорослей прежде всего создается за счет расположения тилакоидов, которое весьма специфично в разных отделах. У большинства эукариотических водорослей, за исключением красных, тилакоиды собраны в пучки, состоящие из 2 тилакоидов (криптофитовые, у которых фикобилисомы как структурные единицы отсутствуют), 3 (динофитовые, золотистые, желтозеленые, бурые, диатомовые), 2—6 и более (зеленые и харовые), или образуют граноподобные скопления из 3 тилакоидов (эвгленовые). У красных водорослей фотосинтетическая система представлена одиночными длинными тилакоидами, несущими на своей поверхности фикобилисомы (рис. 1.34). На основе представлений об едином исходном типе организации тилакоидов рассмотрены возможные направления филогенетического становления различных типов организации хлоропластов (рис. 1.35).

У многих видов водорослей, особенно одноклеточных, в клетках содержится по одному очень крупному хлоропласту; относительно часто встречаются виды с двумя хлоропластами чашевидной, поясковидной, звездчатой, спиралевидной формы. При увеличении числа хлоропластов у ряда неклеточных и многоклеточных водорослей они в основном приобретают линзовидную форму. Следует отметить, что развитие фотосинтетической системы хлоропластов меняется под воздействием различных внешних факторов — интенсивности и качества света, температуры, состава питательной среды и т. д.

Дополнительное своеобразие в структурную организацию хлоропластов водорослей вносит наличие *пиреноида* — полуавтономной системы.

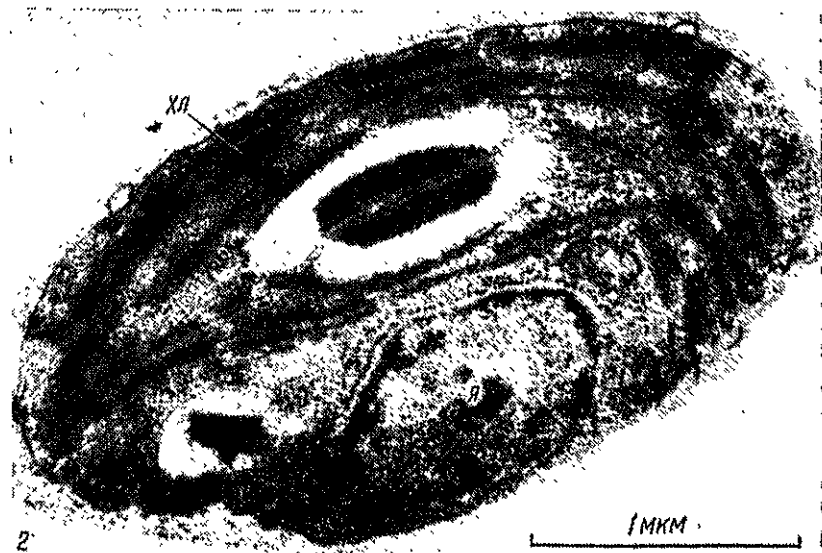
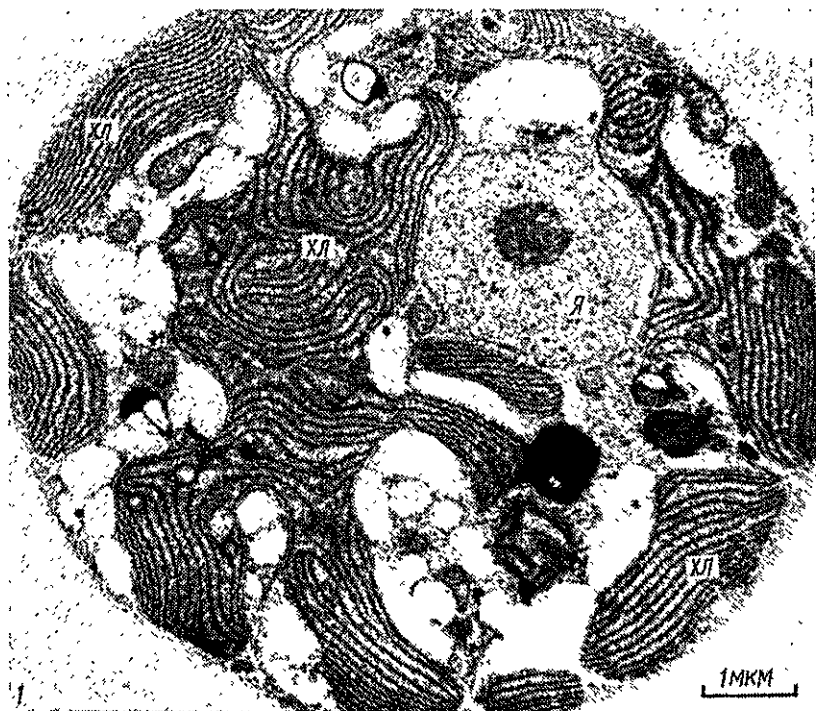


Рис. 1.34. Электронная микрофотография *Flintella sanguinaria* Ott. (1) и *Chlorella vulgaris* Beijer. (2);
 хл — хлоропласт; я — ядро

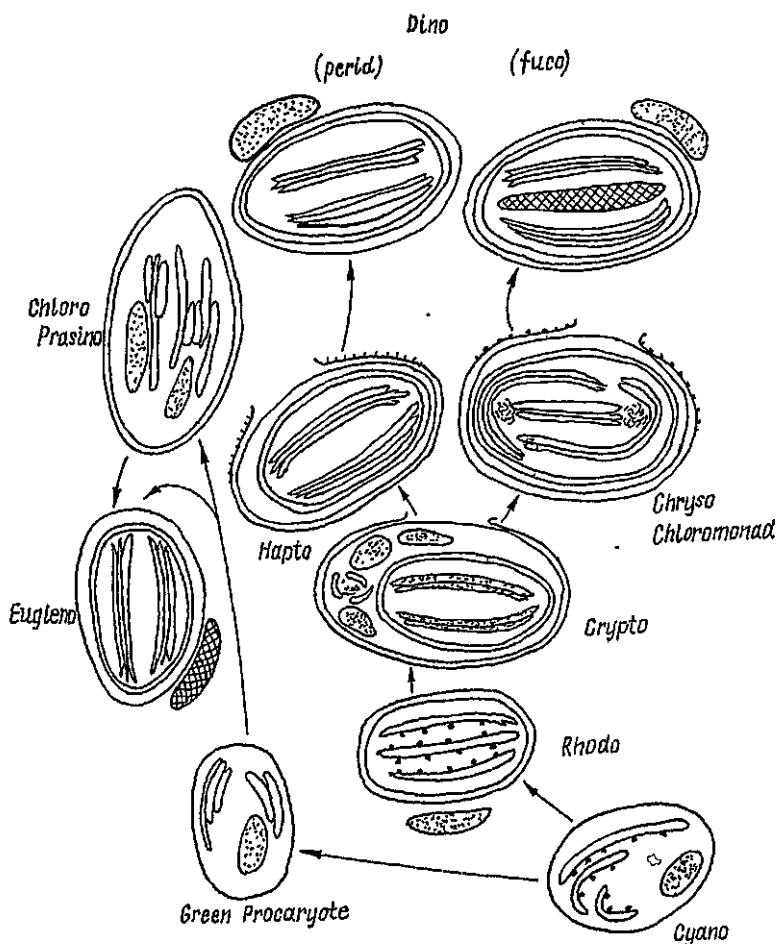


Рис. 1.35. Схема возможных филогенетических взаимоотношений различных типов хлоропластов

функционально и пространственно тесно связанной с хлоропластом. Пиреноид представляет собой образование белковой природы (в основном состоит из фермента рибулезодифосфаткарбоксилазы), размером 3—12 мкм, и обычно окружен крахмальными зёрнами — *амилогенной обкладкой*, в образовании которой может принимать участие ламинариин (бурые водоросли), пиррамилон (эвгленовые), липиды (золотистые). Гранулярный или тонкофибриллярный матрикс пиреноида обычно плотнее стромы хлоропласта, часто перфорирован 1—2 тилакоидами. У подавляющего большинства водорослей пиреноид находится внутри хлоропласта, у многих желтозеленых, динофитовых и криптофитовых пиреноиды располагаются непосредственно под оболочкой хлоропласта, в ряде случаев несколько выступая наружу. У некоторых видов эвгленовых, динофитовых, криптофитовых, золотистых, желтозеленых, диатомовых и бурых пиреноиды лежат за пределами хлоропласта, но тесно с ним связаны. Количество их варьирует от 1 до 10 и более.

Согласно современным представлениям, функция пиреноида заключается в концентрации рибулезодифосфаткарбоксилазы с целью распределения ее между дочерними клетками и транспорта в места активного функционирования в хлоропласте. Наличие, размер пиреноида и его амилогенной обкладки во многом зависят от окружающих условий (интенсивности освещения, температуры, состава питательной среды), а также определяются эндогенными факторами.

У подвижных форм водорослей в хлоропласте или (значительно реже) вне его, но всегда в функциональной связи с ним, располагается специфическая фоторецепторная органелла этих форм водорослей — *стигма*, или *глазок*, имеющая в прижизненном состоянии сферическую, палочковидную, линзовидную или трапециевидную форму. Строгая пространственная ориентация стигмы на жгутиковы аппарат связана с его функцией регуляции направленного движения клеток путем улавливания световых импульсов, их трансформации и передачи жгутиковому аппарату¹. В клетках, длительное время находящихся в темноте, стигма исчезает, но при перенесении культуры на свет появляется снова. Структурную основу стигмы составляют тесно прилегающие друг к другу пигментсодержащие глобулы (каротиноиды), 75—660 нм в диаметре; иногда (у эвгленовых) глобулы ограничены мембраной. По способу упорядоченности глобул, положению стигмы, а также наличию своеобразных дополнительных структур — пластинчатых, линзовидных тел и ритеноида, усложняющих ее организацию, выделено 5 основных типов стигм (рис. 1.36). *Пластинчатое тело* стигмы (некоторые виды динофитовых), длиной около 3 и шириной 1 мкм, состоит из нескольких (до 50) параллельно расположенных уплотненных мешочков, сообщаются между собой; крайние из них непосредственно переходят в канал эндоплазматического ретикулума. *Линзовидное тело*, встречающееся в стигме также ряда видов динофитовых, занимает почти $\frac{2}{3}$ стигмы и состоит из группы уплотненных пузырьков, из которых внутренние заполнены зернистым содержанием. В основании линзы находится *ретиноид* — чашеподобное образование, содержащее зоны определенным образом ориентированных фибрилл и зернистого вещества, а также пигментные глобулы около 300 нм в диаметре, расположенные на самом дне в один ряд. У многих видов золотистых, бурых, желтозеленых, эвгленовых в основании одного из жгутиков образуется вадутие, или *парабазальное тело*, которое размещается точно против вогнутости стигмы, оставаясь отделенным от нее клеточным покровом и оболочкой хлоропласта. Типы структурной организации стигм постоянны в каждом отделе водорослей.

Вакуоли. Вакуоли являются производными эндоплазматического ретикулума. Они образуются в основном путем локального расширения гранулярных цистерн последнего, ограничены одинарной избирательно проницаемой мембраной — *тонопластом* — и выполняют в растительных клетках разнообразные функции: поддержание тургора, накопление запасных веществ и отходов жизнедеятельности клетки, осуществление локального автолиза. Для подвижных клеток, а иногда и для неподвижных одноклеточных, характерно наличие *сократительных вакуолей*, располагающихся обычно у жгутиковых форм в основании жгутиков и выполняющих роль осморегулятора. У динофитовых эту функцию выполняют особые лишенные способности сокращаться вакуоли — *пузулы*.

Вакуолярная система водорослей может быть представлена вакуолями различных размеров, причем у ряда видов одноклеточных водорослей крупная вакуоль обычно занимает определенное место в клетке. У многоклеточных, особенно у водорослей с паренхиматозным типом структуры (см. раздел 1.3), в процессе дифференцировки клеток меристемальных зон в различ-

¹ Существует и другая точка зрения о функции стигмы (см. раздел 1.3.1).

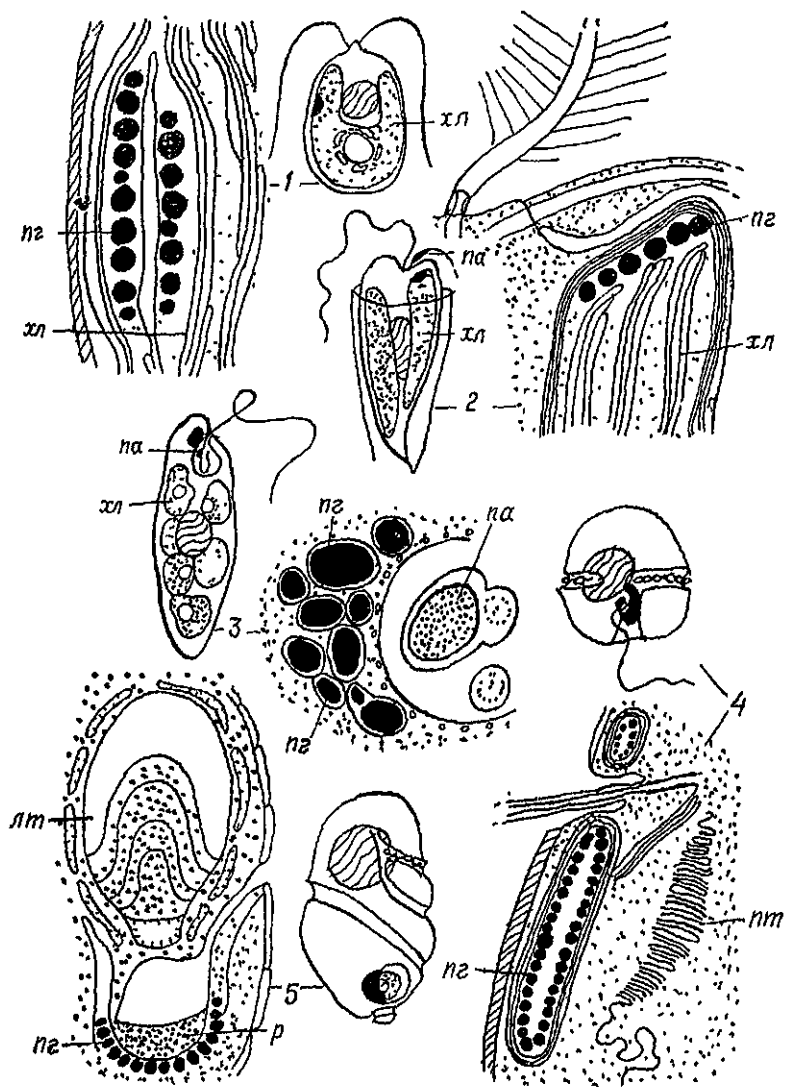


Рис. 1.36. Основные типы стигм:

1 — стигма I типа (*Chlamydomonas*), 2 — стигма II типа (*Dinobryon*); 3 — стигма III типа (*Euglena*), 4 — стигма IV типа (*Glenodinium*), 5 — стигма V типа (*Nematodinium*); пг — пигментные глобулы; хл — хлоропласт; па — парабазальное тело; лт — линзовидное тело; пт — пластинчатое тело; р — ретиноид

ные в функциональном отношении клетки — покровные и проводящие — увеличивается объем и количество вакуолей. Дифференцированные клетки содержат крупную центральную вакуоль. Степень развития вакуолярной системы варьирует в клетках водорослей с гетеротрихальной структурой слоевища (например, клетки горизонтальной части слоевища *Fritschella*

tuberosa Iуенгаг значительно более вакуолизированы по сравнению с клетками вертикальной части; ризоиды также сильно вакуолизированы).

Другие органеллы. Органеллы, идентифицируемые как лизосомы животных клеток, у автотрофных организмов отсутствуют. В клетках водорослей описаны *пероксисомы*, характерные для эукариотических организмов. Эти мелкие органеллы, 0,15—0,25 мкм, 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 используется или разрушается с помощью содержащейся в этих органеллах каталазы.

Цитозоль, в который погружены органеллы, пронизан густой сетью *белковых филаментов*, составляющих клеточный скелет и обеспечивающих пространственно-временную организацию клетки и движение цитоплазмы. Два их наиболее важных компонента — *тубулиновые микротрубочки* и *актиновые филаменты*. Последние состоят из двух цепей глобулярных молекул диаметром около 4 нм, образующих двойную спираль. В настоящее время уделяется большое внимание выяснению роли цитоплазматических микротрубочек в определении формы зооспор, агрегации клеток в колонии — ценобии, а также изучению организации и химического состава микروفилламентов, их функциям во вращательном движении цитоплазмы.

Включения. С локальной концентрацией в цитоплазме или различных органеллах определенных продуктов обмена веществ связано образование включений, которые представляют собой соединения, временно выведенные из клеточного метаболизма, или конечные продукты обмена (например, в клетках бурых водорослей содержатся значительные количества полифенолов). *Ирисовые тела*, состоящие в основном из белков — гликоидов, описаны в клетках бурых, красных и некоторых зеленых водорослей. Для многих видов водорослей характерно наличие в цитоплазме электронно-плотных сферических структур, содержащих полифосфаты. Запасные липиды обнаруживаются в клетках водорослей в виде капель различных размеров, количество которых связано с функциональным состоянием и возрастом клеток.

ДЕЛЕНИЕ КЛЕТКИ

Митоз

Митоз — универсальная форма деления ядра у всех эукариотических организмов, обеспечивающая одинаковое распределение наследственного материала между двумя дочерними клетками, постоянство числа, формы и размеров структурных единиц наследственности — хромосом. У представителей разных таксонов водорослей митоз обнаруживает вариации и отличается от классического митоза клеток высших растений, основными чертами которого являются спирализация хромосом в профазе, исчезновение ядрышка и ядерной оболочки в поздней профазе или метафазе, формирование митотического веретена из микротрубочек от центромер хромосом к полюсам веретена и от полюса к полюсу, отсутствие центриолей. Наличие центриолей¹ и сохранение в процессе митоза всей или только части ядерной

¹ Центриоли делятся в ранней профазе митоза и сохраняются во всех фазах клеточного цикла или же появляются только во время митоза, нередко перед образованием подвижных клеток. В вегетативных клетках ряда многоклеточных водорослей центриоли редуцированы и наблюдаются нерегулярно. В отличие от животной клетки центриоли клеток водорослей могут занимать различное положение в делящихся клетках, располагаясь на полюсах митотического аппарата и структурно участвуя в его формировании (веретено с центриолями на полюсах) или занимают по отношению к веретену латеральное положение.

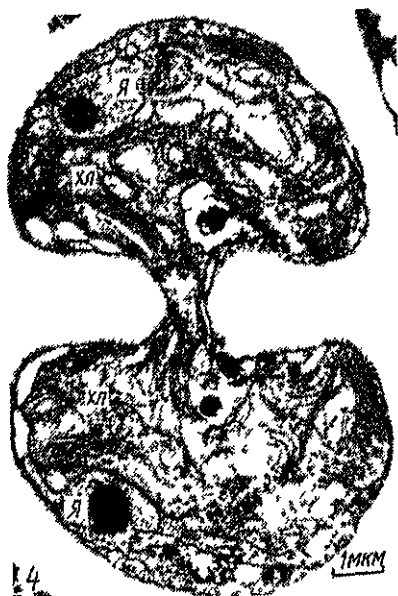
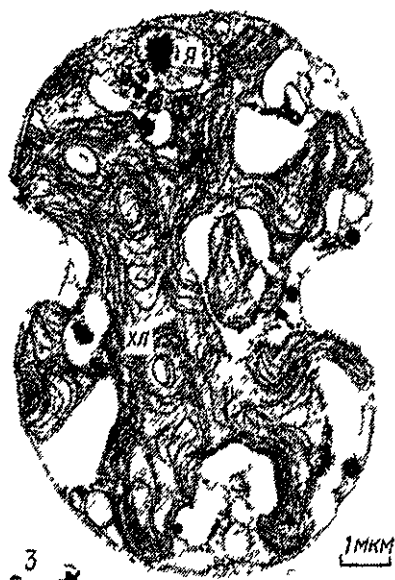
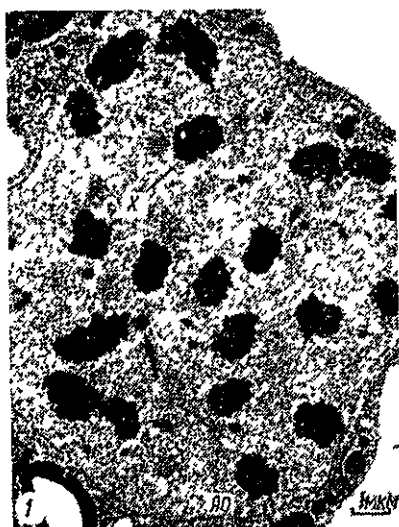


Рис. 1.37. Электронная микрофотография фрагментов клеток в метафазе митоза (1, 2) и в цитокинезе (3—6):

1 — *Oedogonium cardiacum* (Hass) Witttr, 2—4 — *Filintrella sanguinalis* Ott; 5, 6 — *Ulothrix mucosa* Turp; х — хромосома; яо — ядерная оболочка; я — ядро; хл — хлоропласт; б — борозда; видны кинетохоры (стрелки)



оболочки описаны у многих видов водорослей, представленных как подвижными, так и неподвижными формами. На этом основании у водорослей выделяют *закрытый митоз* (ядерная оболочка остается непрерывной), *полузакрытый митоз* (в ядерной оболочке образуются полярные отверстия либо ядерная оболочка фрагментируется, но не исчезает) и *открытый митоз* (ядерная оболочка дезинтегрируется, как у высших растений). Нередко наблюдается формирование перинуклеарной оболочки за счет окружения делящегося ядра каналами эндоплазматического ретикулюма. При митозе варьирует также форма веретена (прямая, согнутая, узкая, широкая и т. д.) и форма полюсов веретена (острая, тупая, округлая), а также продолжительность существования межзонального веретена.

Закрытый митоз присущ, в частности, монадным формам (например, *Pedimonas minor* Korsch.) и нитчатым (*Oedogonium cardiacum* (Hass.) Wittr.; рис. 1.37, 1). Причем у видов рода *Oedogonium* отмечено образование выростов ядерной оболочки в цитоплазму, иногда с отверстиями на концах. Закрытый митоз характерен, в частности, для сифоновой водоросли *Acetabularia mediterranea* Lamx. (веретено формируется внутри ядра). Полузакрытый митоз происходит у *Chlamydomonas reinhardtii* Dang., *Ulva mutabilis* Føyn., *Flintella sanguinaria* Ott (рис. 1.37, 2). Открытый митоз наблюдается, например, у видов родов *Closterium* Nitzsch., *Klebsormidium* Silva, *Zygnema* G. Ag., *Coleochaete*, *Draparnaldia* Bory. Пик митозов приходится на темновой период суток. В многоядерных клетках деление ядер может проходить синхронно, асинхронно, волнообразно.

Цитокинез — деление цитоплазмы путем образования борозды деления или клеточной пластинки в экваториальной плоскости клетки, между дочерними ядрами. Цитокинез у водорослей осуществляется путем центростремительного роста новой клеточной оболочки. Борозда деления начинается от внутреннего слоя клеточной оболочки и охватывает кольцом всю клетку (см. рис. 1.37, 3—6). Существуют вариации цитокинеза у видов водорослей, относящихся к различным порядкам. Они могут заключаться, в частности, в наличии или отсутствии фрагмопласта или фикопласта, либо обеих структур вместе, в степени ассоциации фикопласта с центриолями, времени исчезновения веретена деления клетки, наличии или отсутствии клеточной пластинки фрагмопласта (*фрагмопласт* представляет собой микротрубочки, ориентированные параллельно оси веретена деления, и клеточную пластинку, образующуюся путем слияния пузырьков Гольджи, ассоциированных с микротрубочками в экваториальной плоскости клетки, и растущую центробежно; *фикопласт* — микротрубочки, расположенные перпендикулярно оси веретена и параллельно плоскости деления клетки).

Так, у видов рода *Spirogyra* Link цитокинез, начинающийся в ранней анафазе, осуществляется как путем одновременного заложения борозды деления, растущей центростремительно, так и путем образования фрагмопласта. В цитоплазме *Spirogyra*, окружающей края борозды деления, наблюдаются пузырьки различных размеров (очевидно, производные аппарата Гольджи). Иногда содержимое пузырьков включается в борозду. Рост борозды непосредственно не зависит от присутствия митотического аппарата, но положение ядра, возможно, определяет место будущей борозды.

При цитокинезе *Kirchneriella lunaris* (Kirchn.) Moebius, в результате которого образуются 4 автоспоры, после первого митоза между двумя дочерними ядрами закладывается перегородка, которая может частично или полностью исчезать во время второго митоза, в течение которого два дочерних ядра делятся синхронно. Центриоли в клетке *K. lunaris* в интерфазе не найдены, они формируются в премитотической стадии и присутствуют до окончания цитокинеза после второго митоза. После первого митоза в цитоплазме возникает сложная система микротрубочек, ориентированных в различных направлениях. После второго митоза микротрубочки веретена исчезают в телофазе и снова появляются между ядрами перпендикулярно к оси веретена. Если борозда, закладываемая после первого митоза, исчезает во время второго, то после второго митоза она восстанавливается на том же месте. Появление микротрубочек вдоль первой борозды после второго митоза отмечено и в тех случаях, когда она не исчезает во время второго митоза.

Для видов рода *Klebsormidium* Silva (Ulotrichales) характерно удлинение веретена деления клетки в анафазе, отсутствие как фикопласта, так и фрагмопласта, наличие борозды деления; для видов рода *Microspora* Thur. (Microsporales) — раннее исчезновение веретена деления, наличие борозды деления, а также фикопласта, ассоциированного с центриолями; для видов родов *Ulotrix* Kütz., *Uronema* Lagerh., *Stigeoclonium* Kütz., *Chaetophora* Schrank, *Draparnaldia*, *Schizomeris* Kütz. (Chaetophorales) — раннее исчезновение веретена деления, образование клеточной пластинки и фрагмопласта, наличие фикопласта, не ассоциированного с центриолями¹.

¹ Роль центриолей в процессе деления вегетативных клеток неподвижных одноклеточных, нитчатых и многоклеточных водорослей остается во многом не выясненной. Наиболее распространена точка зрения, что у неподвижных форм центриоли являются нефункционирующими реликтами. В то же время существует мнение, что при цитокинезе с образованием борозды деления центриоли участвуют в определении плоскости деления.

Особенности ультраструктурной организации клеток водорослей используют как таксономический признак при критическом пересмотре систематического положения многих таксонов и при интерпретации филогении и эволюции водорослей. Ценную информацию о возникновении и эволюции типов митоза и цитокинеза в различных группах растительного и животного мира, эволюции гамет в процессе перехода от изогамии к oogамии, происхождении зукариотической клетки дают сравнительно-цитологические исследования вегетативных и репродуктивных органов водорослей.

1.3. Строение тела особи ¹

Вегетативное тело водорослей представлено *слоевищем*, или *талломом*, не дифференцированным на органы — корень, стебель, листья и цветы. В пределах слоевцового строения водоросли отличаются исключительным морфологическим разнообразием. Здесь представлены одноклеточные, многоклеточные, неклеточные (сифональные) и сифонокладальные организмы, существующие одиночно или образующие разнообразное соединения. Размеры их колеблются в широких пределах: мельчайшие соизмеримы с бактериальными клетками (не превышают 1 мкм в диаметре), а наиболее крупные морские бурые водоросли достигают несколько десятков метров в высоту, не уступая наземным гигантам флоры высших растений. Форма и окраска их также многообразны и часто причудливы. Наряду с простейшими шаро- или каплевидными встречаются сложно расчлененные, наподобие высшие растения. Окраска водорослей может быть зеленой, розовой, красной, оранжевой, фиолетовой до почти черной, голубой, сине-зеленой, желто-зеленой, желтой, золотистой и бурой.

Огромное разнообразие водорослей можно свести к нескольким *типам морфологической структуры*², которые соответствуют основным ступеням морфологической дифференциации тела водорослей в процессе их эволюции. Разработанное в начале века учение о типах морфологической структуры тела водорослей претерпело значительные изменения. В настоящее время различают 10 аргентно³ возникших типов структуры⁴: монадный, гемимонадный, коккоидный, сарциноидный, нитчатый, разнонитчатый, паренхиматозный, псевдопаренхиматозный, сифональный, сифонокладальный и один — амебиолный, образовавшийся в результате катагенеза⁵ [198].

Тип морфологической структуры тела водорослей — один из важных таксономических критериев в систематике водорослей. Его используют при

¹ Предлагаемая разработка данной темы в значительной степени оригинальна. В полном объеме она будет опубликована отдельно.

² По отношению к синезеленым водорослям используют термин «основные формы строения тела» (см. раздел 9а.1, а также [141]).

³ Арогенезы, или ароморфозы (по А. Н. Северцову), — крупные этапы эволюции, сопровождающиеся развитием универсальных приспособлений широкого значения к условиям среды обитания. Они открывают возможности для дальнейшего прогрессивного развития, приводят к образованию крупных таксономических групп с принципиально новой организацией.

⁴ Широко распространено также представление о 9 основных типах морфологической структуры: амебиодном, монадном, коккоидном, пальмельлоидном (соответствующем гемимонадному), нитчатом, разнонитчатом, пластинчатом, сифональном, харофитном по М. М. Голлербаху [113]. Это представление разделяет большинство авторов данного справочника.

⁵ Катагенезы — приспособления к упрощенным условиям существования, которые выражаются в появлении признаков недоразвития, в снижении общего уровня организации.

выделении таксонов в ранге класса [42, 239] или порядка [354, 371, 414, 417, 423]. Предлагается также использовать тип морфологической структуры тела водорослей в экологии в качестве критерия выделения жизненных форм водорослей [232].

Тип структуры определяется на основании изучения строения тела взрослых особей; особенности строения репродуктивных клеток и ювенильных стадий развития во внимание не принимаются. Высказывались предложения учитывать особенности всего жизненного цикла водорослей при выделении основных типов структуры их тела, однако реальных шагов в этом направлении пока не сделано.

1.3.1. Монадный (жгутиковый) тип структуры

Наиболее характерным признаком, определяющим этот тип структуры, является наличие жгутиков, с помощью которых монадные организмы активно передвигаются в водной среде (см. рис. 19.11, 19.12). Подвижные жгутиковые формы широко распространены в мире водорослей. Они доминируют среди эвгленовых, динофитовых, криптофитовых, рафидофитовых, золотистых, наблюдаются у желтозеленых и зеленых водорослей. У диатомовых и бурых монадный тип структуры в вегетативном состоянии отсутствует, однако монадные стадии образуются во время репродукции. Лишь у красных водорослей монадные формы и стадии пока не выявлены.

Тонкое строение жгутиковой аксонемы у всех эукариот удивительно однотипно (см. раздел 1.2.2), принципиально отличаясь от такового бактерий. Отклонения от структуры «9 + 2», наблюдающиеся у некоторых динофитовых, в сперматозоидах диатомовых, у мутантов хламидомонад, редки, немногочисленны, очевидно являются вариантами одного исходного типа и легко объясняются причинами функционального характера. Это свидетельствует о том, что жгутики эукариотного типа — одно из наиболее древних приобретений эукариотической клетки, а монадные организмы являются исходными для всех эукариот. В пользу этого предположения свидетельствует также наличие структурно-функциональной связи жгутикового аппарата с ядром, идентичность энергетического обеспечения работы жгутиков у всех эукариот, принципиально отличающееся от такового у бактерий [92, 127, 282], широкое распространение монадных форм и стадий в мире эукариотических организмов¹.

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

Благодаря наличию жгутиков монадные организмы способны осуществлять кинетические, векторные и фобические реакции. Скорость их движения на 1—3 порядка превышает такую подвижных микроорганизмов, не обладающих жгутиковым аппаратом. Фотоориентация монадных водорослей является результатом *двухмоментной фоторецепции*, обусловленной либо периодическим затемнением, либо периодическим освещением фоторецептора, о чем, в частности, свидетельствует обязательный вращательный элемент в их движении. Функцию фоторецепции длительное время приписывали стигме — своеобразной органелле монадных форм и стадий водорослей (см. раздел 1.2.2).

Электронно-микроскопическими исследованиями установлено, что местоположение и структура стигмы в разных отделах (классах) водорослей

¹ Широко распространена также теория происхождения водорослей от амебодных предков [305 и др.].

весьма разнообразны. Это позволило предположить, что и функции, выполняемые этой органеллой у разных водорослей, неоднозначны. В опытах с видами рода *Euglena* Ehrh. установлено, что стигма участвует в фоторецепции лишь в качестве ширмы, периодически затеняющей фоторецептор, расположенный у основания длинного активного жгутика — т. н. *парафлагеллярного тела*. Парафлагеллярное тело имеет вид небольшого вздутия на поверхности жгутика и характеризуется высокоупорядоченной ламеллярной структурой [702]. Периодическое затенение фоторецептора стигмой возникает при вращательном движении клеток, что обуславливает фототаксическую ориентацию организма.

В настоящее время можно считать установленным, что стигма монадных водорослей не является светочувствительной органеллой. У представителей различных систематических групп она, по-видимому, выполняет разную роль: либо ширмы, периодически затеняющей фоторецептор (*Euglenophyceae*, *Chrysophyceae*, *Xanthophyceae*), либо рефлектора, усиливающего световой сигнал (*Dinophyta*, *Chlorophyta*), либо экрана, защищающего фоторецептор от отраженных «ложных» сигналов изнутри клетки.

Местоположение и структура фоторецепторов изучены недостаточно, но уже сейчас ясно, что они не идентичны в различных систематических группах водорослей. Преобразование светового сигнала в фоторецепторе водорослей имеет химическую природу, передача его на двигательный аппарат — электрическую, основным источником энергии для осуществления двигательных реакций у всех эукариот служит АТФ.

Таким образом, разнообразие структуры и местоположения фоторецепторного аппарата эукариотических водорослей свидетельствует о том, что в отличие от двигательного аппарата он возник сравнительно недавно и является результатом многочисленных параллельных эволюций.

Подвижность монадных водорослей обуславливает полярность строения их клеток и колоний (см. рис. 19.11; 19.12). Обычно на переднем полюсе клетки или вблизи от него прикрепляются жгутики. Основная форма клетки — каплевидная, радиально- или билатерально-симметричная, с более или менее суженным передним жгутиковым полюсом. Однако нередко монадные организмы отклоняются от этой основной формы и могут быть асимметричными, спиралевидными, иметь суженный задний конец и т. д. Форма клетки в значительной степени зависит от характера клеточных покровов, отличающихся большим разнообразием (плазмалемма, пелликула, перипласт, амфиесма, тека, состоящая из органических, кремнеземных или известковых чешуек, домик, клеточная оболочка). Причудливые очертания клеток золотистых водорослей порядка *Dictyochales* формирует своеобразный внутриклеточный скелет, состоящий из полых внутри кремнеземных трубочек. Клеточная оболочка, обычно гладкая, иногда несет разнообразные выросты или может быть инкрустирована солями железа или кальция, напоминая домик. В оболочке образуются лишь маленькие отверстия для выхода жгутиков. Часто у основания последних оболочка образует небольшое утолщение — *напиллу*, форма которой имеет систематическое значение (см. рис. 19.11).

Полярность монадных организмов проявляется и в расположении внутриклеточных структур. На переднем конце клетки нередко расположена разнообразно устроенная *глотка*, обычно выполняющая экскреторную функцию. Лишь у немногих бесцветных фаготрофных жгутиковых (*Noctiluca* Sur., *Syathomonas* From., *Peranema* Duj.) глотка функционирует как *клеточный рот (цитостом)* и служит для приема твердой пищи. Попавшие в глотку твердые частицы пищи переходят в отчленяющиеся от глотки *пищеварительные вакуоли*, которые спускаются к клеточному *анальному отверстию (цитопроктору)*, где непереваренные частицы выталкиваются наружу [16].

Своеобразными органеллами, свойственными водорослям монадной структуры, являются также *сократительные вакуоли*, выполняющие осморегуляторную функцию, *слизистые тельца* и *эджестивные (стрекательные) структуры*. Последние, выполняя защитную функцию, у представителей разных отделов (динофитовые, криптофитовые, рафидофитовые, эвгленовые, золотистые, зеленые) отличаются разнообразным строением.

Обычно единственное ядро занимает в клетке монадных организмов осевое, нередко центральное, положение. Хлоропласты, разнообразные по форме, окраске и тонкой структуре, могут быть осевыми или пристенными. Наряду с окрашенными наблюдаются апохлорофитические (бесхлорофилльные) или апопластидные (лишенные пластид) формы, нередко являющиеся бесцветными двойниками окрашенных. Кроме того, известны многочисленные бесцветные жгутиконосцы, не имеющие аналогов среди пигментированных.

Тенденция к увеличению размеров тела проявляется у монадных организмов в образовании разнообразных по форме и строению колоний (см. рис. 19.12). В простейших случаях они образуются вследствие нерасхождения делящихся клеток (цепочковидные колонии *Goniaulax* Dies. и *Ceratium* Schrank, клеточные агрегаты золотистых и зеленых жгутиконосцев — *Chrysosphaerella* Laut. и *Raciborskiella* Wisl.). Иногда клетки удерживаются в колонии посредством тонких плазматических нитей (*Dangardina* Pasch.). Наблюдаются колонии кольцевидной (*Cyclonexis* Stokes), пластинчатой (*Gonium* O. Müll.), кустистой, древовидной (*Monadodendron* Pasch. и *Chrysodendron* Pasch.), грибовидной формы (*Mycochrysis* Skuja), в виде полых шаров (*Eusphaerella* Skuja), образующиеся с помощью слизи или без нее, включающие генетически однородные или неоднородные (*Dinobryon* Ehr.), голые, живущие в домиках, или покрытые оболочками клетки. Зеленым монадным организмам большей частью свойственны колонии типа *ценобиев* с постоянным для каждого вида числом клеток, не способных к вегетативному клеточному делению; рост ценобиев происходит лишь за счет увеличения размеров составляющих их клеток. На примере *Volvocaceae* можно проследить постепенное усложнение ценобиев, достигающее наивысшего уровня у видов рода *Volvox* L., между клетками которых, дифференцированных на вегетативные и генеративные, существует плазматическая связь.

В неблагоприятных условиях монадные организмы сбрасывают или втягивают свои жгутики, теряя при этом подвижность, и окружают себя обильной слизью. Не прекращая деления, клетки утрачивают специфическую форму, свойственную данному виду. Такое состояние водорослей называется *пальмеллевым*. Оно обратимо: в благоприятных условиях водоросли восстанавливают свойственный им внешний вид.

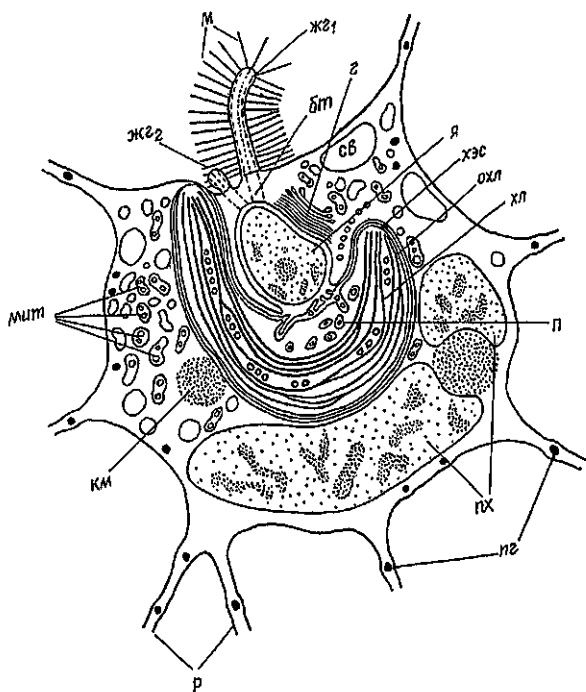
Монадный тип структуры оказался эволюционно перспективным. На его основе развились другие, более сложные структуры, связанные с утратой подвижности в вегетативном состоянии.

1.3.2. Амебодный (ризоподный) тип структуры

Наиболее существенные признаки амебодного типа структуры — отсутствие прочных клеточных покровов и способность к амебодному движению. Под *амебодным движением* подразумевают все формы перемещения организмов с помощью временно образующихся на их поверхности цитоплазматических выростов — *псевдоподий*. Различают несколько разновидностей псевдоподий, из которых у водорослей чаще всего наблюдаются *ризоподии* (тонкие, длинные, разветвленные, иногда анастомозирующие между собой цитоплазматические выросты), *лобоподии* (широкие, с закругленными концами выпячивания цитоплазмы), реже *аксоподии* (постоянные щупальце-

Рис. 1.38. Тонкая структура клетки *Chrysoamoeba gadiani* Klebs:

жг₂ — побочный жгутик; ж — мастигонемы; жг₁ — главный жгутик; бт — базальное тело; г — аппарат Гольджи; св — сократительная вакуоль; я — ядро; хэс — хлоропластная эндоплазматическая сеть; охл — оболочка хлоропласта, хл — хлоропласт; п — пиреноид; лх — пузырь с хризоламинарином; лг — плотная глобула; р — ризоподии; км — капля масла; мит — митохондрия



видные цитоплазматические образования, местоположение, количество и размеры которых видоспецифичны).

Принципиальных различий в строении и механизме действия сократительных (сократительных) систем, обуславливающих подвижность монадных и амебодных организмов, на молекулярном уровне не существует; отличия имеются лишь на органоидном уровне. Множественность механизмов, обеспечивающих амебодное движение [282], морфологическое и ультраструктурное разнообразие его обеспечения и проявления у разных организмов свидетельствует о том, что его простота является кажущейся. Скорее всего амебодное движение возникло в результате приспособления жгутиковых клеток к упрощенным условиям жизни, к анимальному или паразитическому способу питания, что привело к вторичному упрощению строения их тела¹.

В клетках амебодных водорослей имеются ядра, пластиды, митохондрии и другие органеллы, свойственные эукариотам; нередко наблюдаются также сократительные вакуоли, стигмы и базальные тела, способные вырабатывать жгутики (рис. 1.38). При анимальном способе питания хлоропласты в одних случаях не проявляют никаких признаков дегенерации (*Rhizochrysidopsis* Geitl.), в других — уменьшаются в размерах и бледнеют (*Brehmiella* Pasch.), нередко также наблюдаются апохлоротические или апопластидные формы (*Leucochrysis* Pasch.).

Многие амебодные организмы ведут прикрепленный образ жизни. Они могут строить различной формы домики, тонкие, нежные, или толсто-стенные, грубые, бесцветные или окрашенные (см. рис. 16.1,2). Нередко амебоды образуют колонии разнообразных размеров и формы, как с помощью слизи (*Chrysostephanosphaera* Scherff.), так и без нее. Простейшие

¹ См. примечание 5 на с. 63.

цепочковидные колонии *Chrysidiastrum* Laut. образуются вследствие незавершенного клеточного деления. Соединение клеток друг с другом с помощью нескольких ризоподиев приводит к образованию сетчатых колоний (*Chrysarachnion* Pasch., *Chlorarachnion* Geitl., *Heliopsis* Pasch.), включающих несколько сот амебидов, называемых *сетчатыми плазмодиями*. Если амобы контактируют всей своей поверхностью при сохранении границ между отдельными клетками, такие колонии называются *агрегированными плазмодиями* (*Rhizochloris congregata* Ettl.). Высшая степень агрегации амоб наблюдается при полном их слиянии и образовании *слитного плазмодия* (*Muxochloris* Pasch., *Chlamydomyxa* Arch.).

Амебондный тип структуры распространен не столь широко, как монадный. Он наблюдается лишь в тех отделах (золотистые, желтозеленые и динофитовые), в которых разнообразно представлены монадные формы, причем между монадными и амебондными организмами существует постепенный переход. Многие амебондные организмы сохраняют признаки более высокоорганизованных предковых форм (полярность в строении клетки, наличие базальных тел, способность временно образовывать жгутики, выделять прочные клеточные покровы или формировать репродуктивные клетки монадной структуры). Таким образом, амебондный тип структуры у водорослей является, по мнению многих ученых, выражением крайней специализации, эволюционным тупиком, возникшим в результате приспособления монадных форм к особым условиям существования в биотопах, богатых органикой [196].

1.3.3. Гемимонадный тип структуры¹

Характерным для этого типа структуры является сочетание неподвижного растительного образа жизни с наличием клеточных органелл, свойственных монадным организмам: сократительных вакуолей, стигм, жгутиков или их производных. Так, вегетативные клетки могут иметь жгутики, с помощью которых они ограничено передвигаются в пределах колониальной слизи (*Gloeosoccus* A. Br.), либо жгутики сохраняются в неподвижных вегетативных клетках в сильно редуцированном состоянии (*Asterococcus* Scherff., *Chlorangiella* De Toni). Виды родов *Apicystis* Näg., *Tetraspora* Link, *Paulschulzia* Skuja, *Schizochlamys* A. Br. и другие имеют неподвижные жгутиковидные выросты, тонкое строение которых напоминает жгутики, но без центральной пары микрофибрилл — т. н. *псевдоцилии*. Нередко псевдоцилии достигают значительной длины и могут обильно ветвиться.

Клеткам гемимонадного типа свойственно полярное строение, характерное и для монадных организмов. Клеточная оболочка есть или отсутствует. Иногда клетки находятся в домиках, имеющих отверстия для выхода псевдоцилий. Клетки покрыты слизью или без нее, одиночные или в колониях, прикрепленные или свободноживущие. Одиночные водоросли, ведущие прикрепленный образ жизни, имеют специальные приспособления в виде слизистых подушечек, стебельков или подошв. *Слизистые подушечки* часто инкрустированы железом и окрашены в бурый цвет. *Слизистые стебельки* образуются благодаря полярному выделению слизи или путем ослизнения жгутиков прикрепившихся к субстрату зооспор. *Подошва* — вырост клеточной оболочки, иногда вытянутой в *ножку*. У нейстонных водорослей наблюдаются специальные приспособления, удерживающие их в поверхностной пленке воды, в виде *плавательных колпачков* (см. рис. 19.15, 4).

Кроме специфических органелл, свойственных монадным организмам,

¹ Этот тип структуры часто встречается в научной литературе под названиями «пальмеллоидный», «капсальный», «тетраспоральный», «трангрессивный».

в клетках гемимонадных водорослей наблюдаются все органеллы, присущие эукариотической клетке. Их клетки одно- или многоядерны. Иногда в клетках, утративших хлоропласты, их функцию выполняют *цианеллы*¹ (*Gloeochaete Lagerh.*).

Гемимонадные водоросли нередко образуют колонии, как с помощью слизи, так и без нее, содержащие многочисленные клетки, представляющие собой независимые в вегетативном и репродуктивном отношении индивиды. Форма колоний разнообразная, часто неправильная. В простейших случаях слизь бесструктурна, и клетки располагаются внутри нее без определенного порядка. Дальнейшее усложнение таких колоний проявляется; как в дифференциации слизи, определяющей форму колоний, так и в более упорядоченном расположении клеток внутри слизи. Колонии с концентрической слоистостью слизи называют *глеоцистоидными колониями*. Наиболее сложно устроены *колонии дендроидного типа* (*Celoniella Pasch.*, *Hudrugus Ag.*), образующиеся в результате одностороннего выделения слизи и поляризации клеточного деления в пределах слоевища (см. рис. 19.13, 4). Плоские бесслизистые колонии *Chaetopeltis Berth.*, прирастающие к субстрату в виде плотных щитков и образующиеся в результате деления протопластов краевых клеток попеременно в радиальном и тангентальном направлении, напоминают *псевдопаренхиму* (см. рис. 19.15, 1).

Возникновение гемимонадного типа структуры было важным этапом на пути морфологической эволюции водорослей в направлении от подвижных монадных к типично растительным неподвижным формам, крупным арогенезом, определившим дальнейший путь развития всего растительного мира [198].

1.3.4. Коккоидный тип структуры

Этот тип структуры объединяет одноклеточные и колониальные водоросли; неподвижные² в вегетативном состоянии. Клетки коккоидного типа одеты оболочкой и имеют протопласт растительного типа (с тонопластом, без сократительных вакуолей, стигм, жгутиков или псевдоцилий). Утрата признаков монадной структуры в строении клетки у организмов, ведущих растительный неподвижный образ жизни, приобретение новых структур, свойственных растительным клеткам, — следующий крупный шаг арогенного характера в эволюции водорослей по растительному пути. Однако покрытые клеточной оболочкой клетки коккоидных водорослей еще не приобрели способности к вегетативному делению клеток и поэтому неспособны к образованию крупных многоклеточных слоевищ.

Огромное разнообразие водорослей коккоидного типа структуры связано с наличием клеточных покровов, обуславливающих разнообразную, часто причудливую форму клеток от исходной шаровидной до эллипсоидной, веретеновидной, цилиндрической, округло-квадратной, тетраэдрической, трапециевидной, яйцевидной, грушевидной, спиралевидной, сердцевидной, блюдцевидной, червеобразной, неправильно полиэдрической, трехлучевой, звездчато-лопастной и т. д. Их многообразие умножается благодаря различным выростам — гранулам, шипам, шипикам, щетинкам, роговидным отросткам и другим скульптурным украшениям клеточных покровов (см. рис. 19.17).

¹ Внутриклеточные симбионты, принадлежащие к синезеленым водорослям.

² Исключенные составляют некоторые диатомовые и десмидиевые водоросли, которые вторично приобрели способность к активному перемещению в пространстве благодаря принципиально иным, чем у монадных форм, механизмам движения.

Перифитонные коккоидные водоросли прикрепляются к субстрату с помощью *слизистых подушечек, стебельков или подошв* (*Characium* A. Br., *Characiopsis* Borzi), нейстонные образуют *плавательные колпачки* (*Toraszevskiella* Massjuk), бентосные поднимаются над поверхностью детрита на длинных *слизистых тяжах* (*Eremosphaera* De Bary).

Клетки коккоидных водорослей одно- или многоядерны. Хлоропласты разнообразны по форме и положению в клетке, иногда они отсутствуют, и тогда их функцию могут выполнять цианеллы (*Glaucocystis* Itz.).

Коккоидные водоросли образуют колонии разнообразной формы, в которых клетки объединяются с помощью слизи или без нее (см. рис. 19.16). Рост таких колоний обычно осуществляется лишь за счет увеличения объема (но не числа) слагающих их клеток (*ценобии*), реже — благодаря делению протопластов клеток.

Коккоидный тип структуры широко распространен почти во всех отделах эукариотических водорослей (за исключением эвгленовых и рафидофитовых). В эволюционном плане коккоидную структуру рассматривают как исходную для возникновения многоклеточных слоевищ, а также сифонального и сифонокладального типов структуры.

1.3.5. Сарциноидный тип структуры

Характерным признаком сарциноидного типа структуры является сочетание коккоидного габитуса со способностью к *вегетативному клеточному делению* (см. раздел 2. 1.1) (*цитотомии, десмосхизису*), которое происходит в различных плоскостях, благодаря чему образуются пакетовидные, тетраэдрические или иной (но не нитевидной) формы скопления из многих клеток, впоследствии легко распадающиеся. Сарциноидные неподвижны в течение вегетативной фазы жизненного цикла. Это одноклеточные или колониальные организмы с неполярным строением клеток и прочной клеточной оболочкой (см. рис. 19.18).

Разнообразие сарциноидных водорослей обусловлено различной формой скоплений клеток, образующихся вследствие их вегетативного деления, формой и расположением хлоропластов, числом ядер, а также разнообразием в строении их репродуктивных клеток, свидетельствующем о неоднократном возникновении сарциноидного типа структуры в различных эволюционных ветвях водорослей (зеленых¹ и желтозеленых).

Появление способности к вегетативному клеточному делению было одним из наиболее значительных событий арогенного характера в эволюции растительного мира, с которым связано возникновение многоклеточных макроскопических растений [198, 423].

1.3.6. Нитчатый (трихальный) тип структуры

Наиболее характерной особенностью нитчатого типа структуры является *нитевидное* расположение неподвижных клеток, образующихся в результате *вегетативного клеточного деления*, происходящего преимущественно в одной плоскости. Составляющие нить клетки имеют полярное строение, способны расти лишь в одном направлении, совпадающем с осью ядерного веретена, и делиться в плоскости, перпендикулярной этой оси. Им присуще важнейшее свойство растительных организмов — способность к неограниченному росту в течение вегетативной фазы жизненного цикла и возможность возникновения многоклеточных макроскопических слоевищ.

Рост называют *диффузным*, если способностью делиться обладают все клетки нити. Если деление клеток происходит на ограниченных участ-

¹ См. также раздел 19.2.4.

ках слоевища, называемых *зонами роста*, или *меристемальными зонами*, то в зависимости от положения последних различают *интеркалярный рост* (меристемальная зона находится в средней части нити), *базальный рост*, происходящий за счет деления клеток, расположенных у основания нити, и *апикальный рост*, осуществляемый делением верхушечных клеток.

В простейших случаях слоевища нитчатой структуры слагаются из клеток, морфологически подобных друг другу. Вместе с тем у многих водорослей на участках нитей, утончающихся или расширяющихся к концам, клетки отличаются по форме от остальных. Морфологические отличия часто имеют также конечные клетки. Различия в строении концов нити наиболее отчетливы при прикрепленном образе жизни. При этом нередко нижняя клетка превращается в бесцветный *ризид* или *стопу*, лишенные хлоропластов. Нити могут быть простыми или ветвящимися, одно- или многорядными, свободноживущими или прикрепленными, одиночными или объединенными в соединения разного типа (см. рис. 16.6).

Нитчатый тип структуры представлен среди зеленых, красных, желто-зеленых, золотистых водорослей. Возникновение его было качественно новым этапом в развитии растительного мира, на котором сформировался ряд важных свойств многоклеточных растений. Он послужил отправным пунктом для развития других, более сложных типов структуры

1.3.7. Разнонитчатый (гетеротрихальный) тип структуры

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 пр. Разнонитчатое слоевище состоит большей частью из горизонтальных, стелящихся по субстрату нитей, выполняющих функцию прикрепления, и вертикальных, поднимающихся над субстратом нитей, выполняющих ассимиляционную функцию. Последние обычно несут на себе органы размножения (рис. 1.39). Такое строение может нарушаться в результате редукции или, наоборот, чрезмерного развития одной из этих частей. Так, у некоторых эпифитных форм при тесном срастании горизонтальных нитей и более или менее полном исчезновении вертикальных (иногда они сохраняются только в форме волосков) слоевище приобретает вид простого однослойного диска, прикрепленного к субстрату (виды рода *Coleochaete* Gréb.). В других случаях наблюдается редукция горизонтальной части слоевища, тогда как вертикальные нити оказываются сильно развитыми.

У некоторых водорослей вертикальные нити дифференцированы на *междоузлия* и *узлы*, от которых отходят мутовки *боковых ветвей*, имеющих также членистое строение. От узлов, кроме того, могут отрастать дополнительные нити, образующие *коровое покрытие* междоузлий. Функцию прикрепления к субстрату выполняют бесцветные *ризиды*. Такое видоизмененное разнонитчатое строение наблюдается у харовых водорослей (см. рис. 20.2).

Разнонитчатая структура наблюдается у многих зеленых, бурых,

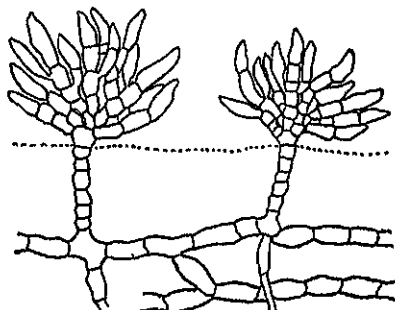


Рис. 1.39. Разнонитчатый тип структуры (*Fritschiella tuberosa* Iyengar)

красных, некоторых желтозеленых и золотистых водорослей. Возникновение и развитие функционально-морфологической дифференциации нитчатого слоевища было важным событием арогенного характера в морфологической эволюции водорослей, обусловившим появление новых крупных таксонов, завоевание новых экологических ниш, послужившим отправным пунктом для развития паренхиматозного и псевдопаренхиматозного типов структуры.

1.3.8. Псевдопаренхиматозный (ложнотканевой) тип структуры

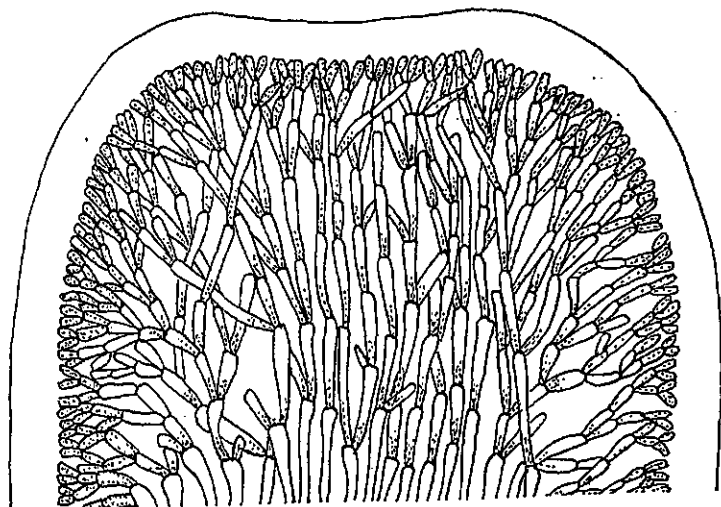
Характерной особенностью псевдопаренхиматозного типа структуры является образование крупных объемных многоклеточных слоевищ в результате срастания нитей разветвленного разнонитчатого слоевища, нередко сопровождаемого морфофункциональной дифференциацией «тканей». Поскольку последние по способу образования отличаются от настоящих их называют *ложными тканями*. В пределах этого типа структуры наблюдается постепенное усложнение слоевищ от наиболее примитивных, с несрастающимися, а лишь переплетающимися, объединенными плотной слизью нитями (некоторые *Nemaliales* и *Chordariales*) до *одноосевого слоевища*, образующегося в результате срастания участков одной обильно разветвленной нити (тип *Dumontia incrassata* (O. Müll.) Lamour.) и до *многоосевого слоевища*, образующегося вследствие срастания многих ветвящихся нитей (тип *Scinaia furcellata* (Turn.) Div.). В многоосевых слоевищах, нередко достигающих крупных (до 1—2 м) размеров, обычно наблюдается дифференциация «тканей» на наружный *коровый слой*, состоящий из мелких темноокрашенных клеток, выполняющих ассимиляционную функцию, *центральный (осевой) слой*, состоящий из крупных, слабоокрашенных или бесцветных клеток, выполняющих опорную и проводящую функцию, а иногда также на *промежуточный слой*, включающий крупные бесцветные запасующие продукты ассимиляции клетки (рис. 1.40).

Псевдопаренхиматозный тип структуры — тупиковая ветвь в морфологической эволюции водорослей. Однако возникновение его в прошлом было важным событием арогенного характера. Оно привело к формированию новых крупных таксонов водорослей с макроскопическими, сложно дифференцированными и интегрированными слоевищами, иногда напоминающими по внешнему виду высшие наземные растения, к завоеванию новых экологических ниш.

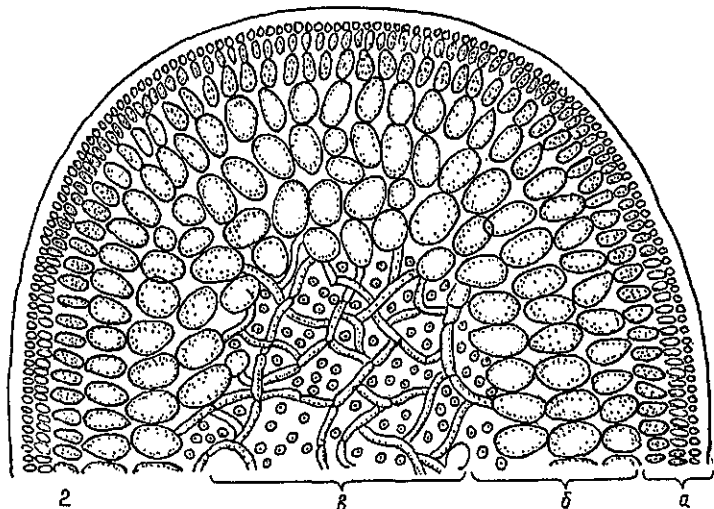
1.3.9. Паренхиматозный (тканевой) тип структуры

Одно из перспективных направлений дальнейшей эволюции нитчатого и разнонитчатого слоевищ было связано с возникновением способности к делению клеток первичных нитей в разных плоскостях с образованием паренхиматозных слоевищ. Способность к неограниченному росту и делению клеток в разных направлениях привела к образованию объемных макроскопических слоевищ с морфофункциональной дифференциацией клеток в зависимости от положения в слоевище, т. е. к возникновению тканей. В пределах паренхиматозного типа структуры наблюдается постепенное усложнение слоевищ от простых недифференцированных пластинок с диффузным ростом (*Porphyra Ag.*, *Ulva L.*) до сложно дифференцированных и интегрированных слоевищ с тканями, выполняющими ассимиляционную, проводящую, запасующую, опорную функции, и примитивными многоклеточными органами.

Тканевая структура представлена у бурых, красных и зеленых водорослей. Возникновение ее было крупным эволюционным событием ароген-



1



2

б

б

а

Рис. 1.40. Псевдопаренхиматозный тип структуры (*Furcellaria* sp.):

1 — продольный срез через вершину таллома; 2 — поперечный срез таллома; а — наружный коровой слой; б — промежуточный слой; в — нити центрального слоя

ного характера. Оно привело к формированию разнообразных морфологических вариантов на данном уровне организации, к завоеванию новых биотопов, закрепив господство водорослей в растительном мире водной среды, подобно доминированию высших растений на суше. Паренхиматозный тип структуры — наивысшая из всех достигнутых в процессе эволюции ступеней морфологической дифференциации тела водорослей.

1.3.10. Сифональный тип структуры

Сифональный (неклеточный) тип структуры характеризуется отсутствием внутри слоевища, достигающего сравнительно крупных, обычно макроскопических размеров и определенной степени дифференцировки, клеточных перегородок при наличии большого количества органелл. Перегородки в таком слоевище могут появляться лишь случайно, при его повреждении, или при образовании репродуктивных органов. В обоих случаях процесс образования перегородок отличается от известных способов их формирования в многоклеточных растениях.

Возникновение сифонального типа структуры связывают с тенденцией к полимеризации органелл на коккоидном уровне организации [198]. В пределах этого типа структуры наблюдается постепенное усложнение слоевищ от простых (типа *Protosiphon Klebs*), примыкающих к полиэнергидным одноклеточным коккоидным организмам, к нитевидным типа *Vaucheria D. C.* (см. рис. 16.7) или функционально и морфологически сложно дифференцированным типа *Bruguopsis Lamour.* и *Codium Stack.* По сложности расчленения и общему габитусу некоторые сифональные водоросли напоминают высшие растения.

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 всего мира. Однако это направление морфологической эволюции водорослей оказалось тупиковым, не выдержавшим конкуренции с магистральным эволюционным путем, возникшим на основе вегетативного деления клеток.

1.3.11. Сифонокладальный тип структуры

Основным признаком сифонокладального типа структуры является способность к образованию из первичного неклеточного слоевища в результате *сегрегативного деления* сложно устроенных слоевищ, состоящих из первично многоядерных сегментов. Характерной особенностью сегрегативного деления, лежащего в основе формирования сифонокладального слоевища, является разобщенность процессов митоза и цитокинеза [279].

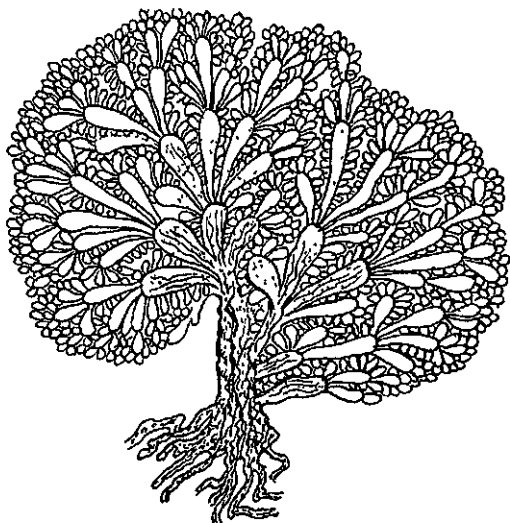
Сифонокладальный тип структуры представлен разнообразными морфологическими вариантами: пузыревидными слоевищами типа *Valonia Gippani*, неразветвленными или обильно ветвящимися нитевидными слоевищами с разной степенью дифференциации типа *Cladophora Kütz.*, крупными объемными слоевищами, образующимися в результате эндогенного сегрегативного деления внутри первичного пузыря (тип *Dictyosphaeria Dec.*) или вследствие срастания участков расчлененного сифонокладального таллома (типы *Woodlea Murr.* и *Anadyomene Lamour.*) (рис. 1.41).

Сифонокладальный тип структуры известен лишь у зеленых водорослей. Направление морфологической эволюции, возникшее на базе сегрегативного деления, хотя и привело к формированию новых крупных таксонов и завоеванию новых биотопов и экологических ниш, но все же оказалось еще одной побочной, тупиковой, ветвью морфологической эволюции растений.

1.4. Морфологический параллелизм

Рассматривая различные типы структуры вегетативного тела водорослей, мы видим, что каждый из них более или менее полно представлен в нескольких отделах водорослей. Этот факт рассматривают как доказательство

Рис. 1.41. Сифонокладальный тип структуры (*Apodyomena stellata* (Wulf.) Ag.)



морфологического параллелизма в эволюционном развитии различных таксономических групп водорослей. Идея параллельного развития водорослей, получившая широкое признание после работ А. Пашера, опубликованных в первой половине XX ст., заключалась в том, что различно окрашенные водоросли, берущие начало от разных предков, в своем эволюционном развитии проходили сходные этапы — ступени морфологической дифференциации слоевища. Дальнейшее развитие учение Пашера получило в работах Ф. Е. Фритча [423], М. М. Голлербаха и В. И. Полянского [83], А. В. Топачевского [305] и других, и впоследствии было подтверждено результатами биохимического изучения и данными о тонкой структуре клеток водорослей. Это учение было крупным теоретическим обобщением и сыграло определяющую роль в систематике водорослей. И в настоящее время филогенетическое древо на уровне водорослей изображают в виде нескольких параллельных стволов.

Явление морфологического параллелизма в мире водорослей универсально: оно проявляется как на одном и том же структурно-эволюционном уровне в пределах разных эволюционных стволов, так и на разных структурно-эволюционных уровнях в пределах одной и той же эволюционной ветви, у близкородственных и неродственных организмов, в наследственной и модификационной изменчивости [196]. Возникновение множественных параллелизмов могло быть обусловлено, с одной стороны, общностью первичных исходных форм, с другой, — влиянием сходных экологических условий.

Широкое распространение морфологического параллелизма в мире водорослей является существенной помехой в их классифицировании и идентификации, так как морфологически сходные организмы могут принадлежать к филогенетически отдаленным систематическим группам. Поэтому в некоторых случаях использование для целей систематики наиболее удобных и доступных морфологических признаков недостаточно; их приходится сочетать с менее удобными, более трудоемкими, но зато более надежными дополнительными тестами и критериями.

2. РАЗМНОЖЕНИЕ ВОДОРΟΣЛЕЙ

Размножение является основным свойством живых существ. Его сущность заключается в воспроизведении себе подобных, вследствие омоложения органоидов производящей клетки в процессе размножения. У водорослей воспроизведение может осуществляться бесполом и половым путем¹, причем бесполое размножение включает вегетативное и собственно бесполое размножение.

2.1. Бесполое размножение

2.1.1. 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, столонами, 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 амебодным типом структуры (*Rhizochrysis Pasch.*, *Rhizochloris Pasch.*).

Деление амебодных форм. Деление тела амебодов возможно в любом направлении. Оно начинается с того, что тело амебы 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 амебы, совершенно аналогичные родительской клетке. Иногда в начале деления амеба переходит в неподвижное состояние, вытягивая 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 амебы ложноножки, возникает сократительная вакуоль и клетки приобретают обычную амебодную форму. Отличительной чертой такого деления амеб является кратковременность пребывания в дедифференцированном состоянии и незначительные изменения, происходящие в клетке при делении. В тех случаях, когда при делении амебодных 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, встречается наиболее сложные типы вегетативного размножения, которые определяются уровнем организации и степенью полярности клеток: 1) размножение в подвижном состоянии, которому не предшествует дедифференциация клетки; 2) раз-

¹ У синезеленых водорослей, как и у других прокариотических организмов, обнаружен парасексуальный процесс (см. раздел 9а.1).

множение в подвижном состоянии с частичной дедифференциацией клетки (сюда же относится размножение в дедифференцированном состоянии подвижной цисты); 3) размножение в неподвижном частично дедифференцированном (пальмеллеидном) 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 дедифференцированном 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 пальмеллеидном 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 наново 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 разделения 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 амeboидному 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 пальмеллеvidном 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 ¹.

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 мате-

¹ О делении клетки синезеленых водорослей см. в разделе 1.2.1.

ринская 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 *пальмеллеvidном 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 пальмеллеvidном 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 ветви, 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 дочерние колонии. Например, колонии золотистых водорослей (*Siphia Ehrh.*) 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 *Siphonophoraceae*. Наиболее простой формой роста нитчатых водорослей является интеркалярный. При этом 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. Примером такого роста является рост зеленых водорослей из рода *Oedogonium Link* (см. раздел 19.2.7).

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 ризондов 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 *Hormogoniophyceae*. 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 *планококками*. 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 отпадание 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 свободнопживущих, формах соответствующих видов. Иногда они образуют крупные скопления (например, неприкрепленные формы красных водорослей рода *Phyllophora* Grév.). 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 *столонь* — 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 (см. рис. 9.4; 9.5), 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.

2.1.2. 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, образу-

щихся 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, гилноспоры), 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 griffithschiana*. 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 взрослому 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 гилноспор. 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 низкокормализованных 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 амёбидному 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 *Corallinales*. 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 Corallinales 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 амебoidalному 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.

2.2. 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.

2.2.1. 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* Theod., 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. Висшие 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.

2.2.2. 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 *Conjugatorphyceae* 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 копуляционные 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 togata* Vogt 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 содержится красный пигмент гематохром. 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).

Образующаяся 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 ауккоспора связана с материнской клеткой. В зависимости от положения, которое занимает ауккоспора по отношению к последней различают свободную ауккоспору, конечную, боковую, интеркалярную и полуинтеркалярную. После созревания ауккоспоры 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; ауккоспора образуется из одной клетки. Ауккоспорообразование 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 — *спермации* — 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 спермациев. Трихогина имеет длинную узкую спиралевидную или короткокеглевидную форму. У некоторых представителей *Bangioophyceae* 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.

Спермации 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 спермации способны к амебoidalному 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. Оогонии 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 оогонии 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 (рис. 2.1). 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 *побку*. Далее формируются 8 плоских покровных клеток трехугольной и четырехугольной формы с характерными лучистыми утолщениями оболочки — *щитками*, смыкающимися зазубренными краями. При смыкающиеся к ним изнутри клетки среднего ряда постепенно вытягиваются

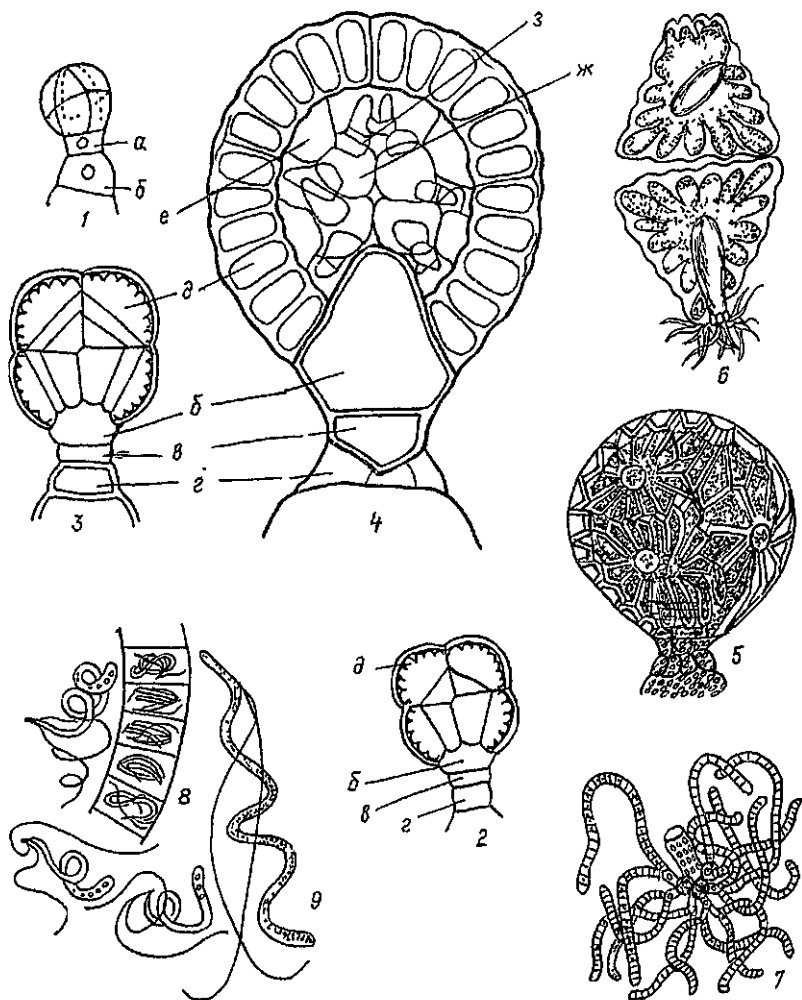


Рис. 2.1. Строение антеридия харовых водорослей

1 — начальная восьмиклеточная стадия развития антеридия; 2, 3 — последующие стадии обособления наружных щитовых клеток и внутренней части (продольный срез) 4 — поздняя стадия развития с дифференцированной внутренней частью (продольный срез); б — зрелый антеридий; в — щитки с рукоятками (вид изнутри); 7 — рукоятки с развитыми антеридиальными нитями; 8 — участок антеридиальной нити с антерозонид ми в клетках и снаружи; 9 — антерозонид при большом увеличении; а — исходная клетка основания; б — внутренняя базальная (бутылковидная) клетка; в — наружная базальная клетка; г — клетка листового узла; д — стенка антеридия; е — рукоятка; ж — головки; з — антеридиальные нити

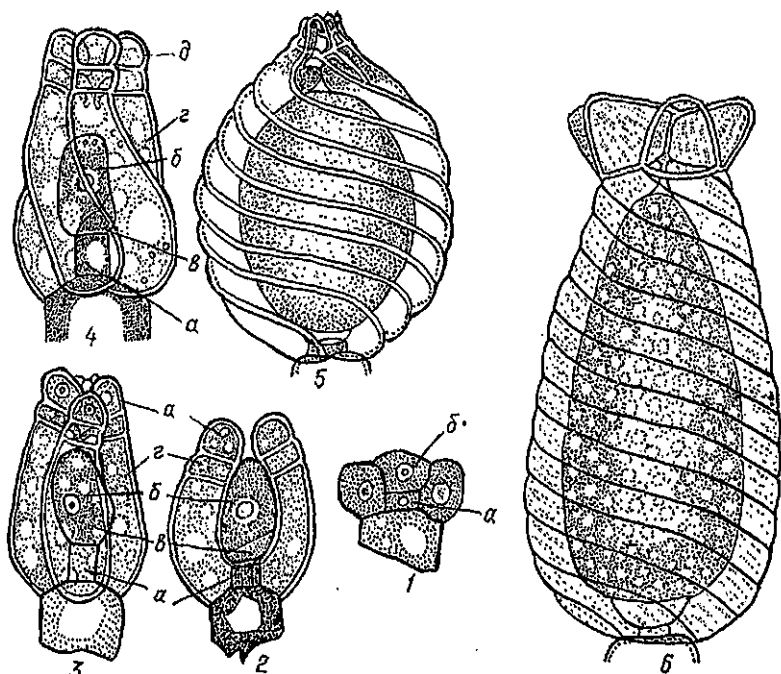


Рис. 2.2. Строение оогония харовых водорослей:

1 — начальная стадия развития оогония; 2—4 — последующие стадии развития оогония и обволакивающих спиральных клеток; 5, 6 — зрелые оогонии (б — *Nitella*, в — *Chara*); а — клетка листового узла; б — оогонии; в — поворотные клетки; г — обволакивающие клетки; д — клетки коронки

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 антерозонду, с 2 жгутиками на переднем конце. Каждый антеридий дает до 40 000 антерозондов.

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

вкруг яйцеклетки вверх по спирали справа налево и полностью обволакивают ее. На самой вершине каждая из них отклоняет 1 или 2 небольшие клеточки, слагающие *коронку*. Зрелые oogонии 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 Nifellaceae, одноярусная коронка из 5 крупных клеток — для Characeae.

Ооспоры развиваются внутри oogониев 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 темнокоричневыми 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.

3. ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ

Рассматривать циклы развития водорослей следует с позиций уровня подхода (см. раздел 1.1). 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 поколений¹ различают еще т. н. *жизненные циклы*.

Понятия «жизненный цикл» и «онтогенез» не тождественны [141]. 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.

¹ Под *поколениями* понимают совокупность особей (или особь), рассматриваемых по отношению к предкам и потомкам, живущим в близкое время, и генетически с ними связанных.

Для удобства обозрения жизненные циклы водорослей можно разделить на две основные группы: те, при которых наблюдается типичный половой процесс, и жизненные циклы без полового процесса¹.

3.1. Жизненные циклы водорослей, не имеющих полового процесса

Отсутствие типичного полового процесса наблюдается у водорослей разных отделов, в частности у Суапорхита, у которых половое размножение не обнаружено [42, 141]. 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* (рис. 3.1) наблюдаются осцилляториеподобное, цилиндроспермоподобное и другие *состояния* (status) [141].

При возрастных изменениях у синезеленых водорослей нередко происходит также смена уровня их индивидуальности. Первоначально «простые» индивиды (т. е. одноклеточные или одноклеточные 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.

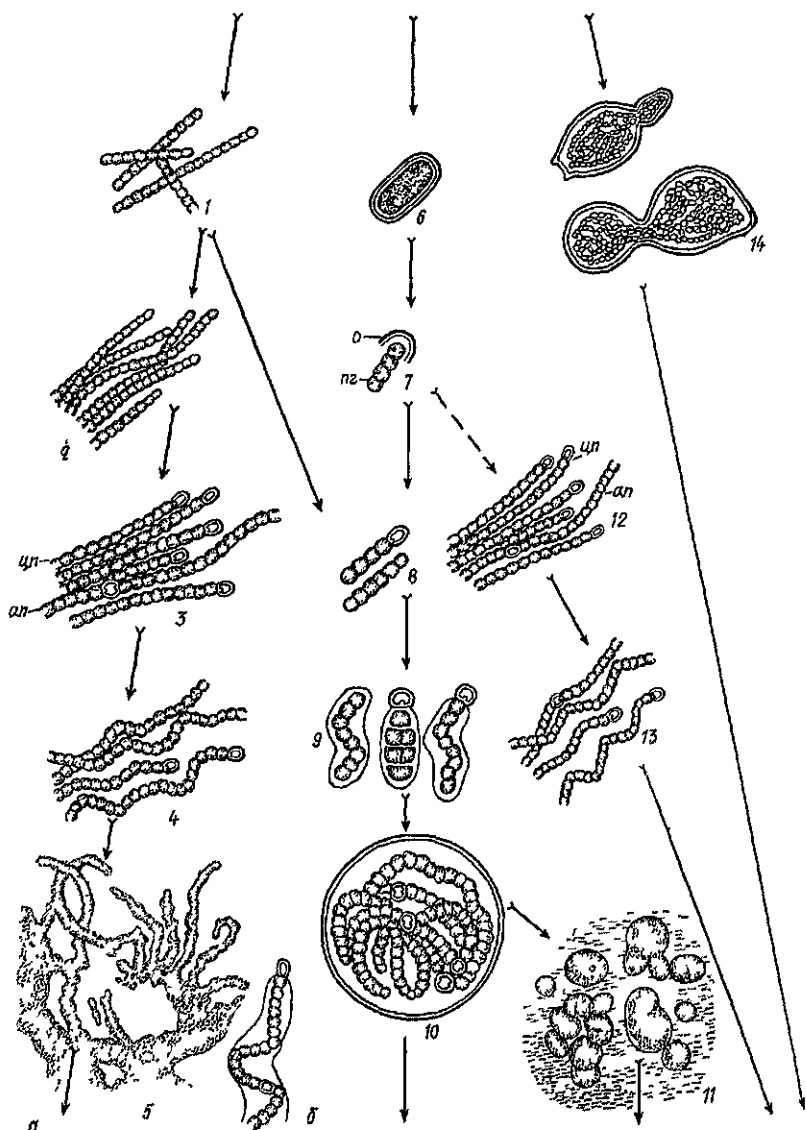
Жизненные циклы синезеленых водорослей могут быть классифицированы по разным признакам: полноте прохождения этапов, сложности и др. Различают, например, *полные (большие) жизненные циклы* и *малые жизненные циклы* развития. Под полным жизненным циклом синезеленых водорослей следует понимать все последовательно 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. [141]. 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, осцилляториеподобные проростки вторичных гормогониев у *Nostoc* (см. рис. 3.1) вместо перехода к образованию гетероцист могут фрагментироваться, повторно образуя осцилляториеподобное 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 раз-

¹ Роль парасексуальных процессов (см. раздел 9а.1) в жизненных циклах водорослей не изучена.

Взрослая колония с характерными для вида признаками



Взрослая колония с характерными для вида признаками

Рис. 3.1. Схема вероятных путей индивидуального развития представителей рода *Nostoc*:

1 — вторичные гормогонии; 2 — осцилляториеподобные проростки гормогониев; 3, 12 — цилиндростермоподобные (*цн*) и анабеноподобные (*ан*) нити; 4, 13 — зигзаговидные нити; 5 — части кружевовидной колонии (*а* — общий вид, 6 — увеличено); 6 — акинета; 7 — проросшая акинета (*о* — остаток оболочки, *пг* — первичный гормогоний); 8 — проросток с терминальной гетероцистой и гормогоний; 9 — проростки гормогониев; 10 — микроскопическая колония; 11 — общий вид группы макроскопических колоний на плотном субстрате; 14 — почкующаяся и делящаяся колонии (штриховой стрелкой указан предполагаемый путь развития)

вития 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 разграничить разные поколения особей у них часто нельзя. Поэтому отграничить «простые» циклы от сложных у *Cyanoophyta* 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* [141] (см. рис. 3.1).

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 темнового 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)¹.

3.2. 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

¹ Некоторые авторы полагают, что по отношению к водорослям, характеризующимся отсутствием полового процесса, правильнее употреблять вместо термина «жизненный цикл», термин «*циклomorфоз*» [113].

фаз (гаплоидной и диплоидной). Изменения, претерпеваемые индивидом между одноименными фазами развития, составляют его жизненный цикл, или цикл развития.

3.2.1. 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 (*Ulva*-*ceae*, *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 *спорической 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 (*Laminariaceae*, 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 *гаметическую 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 местобитаниях, где только способны расти водоросли, а циклоспоровые относятся к наиболее массовым морским водорослям. Предполагают, что развитие с гаметической 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.

3.2.2. Циклы развития зеленых водорослей ¹

В жизненном цикле зеленых водорослей встречаются все основные типы смены форм развития. У них широко распространено как *изоморфное*, так и *гетероморфное чередование поколений*. Большинство зеленых водорослей в вегетативном состоянии гаплоидны, сравнительно небольшая часть диплоидна.

Наиболее просто организованные зеленые водоросли порядков *Polyblepharidales* и *Volvocales* (*Dunaliella salina* Teod., *Chlamydomonas proboscigera*) характеризуются изоморфной сменой сравнительно простых форм развития. Для *D. salina* — типичного представителя порядка *Polyblepharidales*, половой процесс представляет собой типичную гологамию, в результате которой образуется диплоидная зигота. При прорастании зиготы происходит редукционное деление ядра, и вегетативные клетки *D. salina* имеют гаплоидный набор хромосом. В данном случае спорофит представлен одноклеточной зигоспорой, а вегетативные клетки являют собой гаметофиты. Таким образом, все поколения *D. salina* существуют в стадии гаметофита.

Сходный цикл развития характерен и для *Pyrobotrys gracilis* Korsch. (*Volvocales*): 16-клеточные ценобии этой водоросли, вегетирующие в течение всего теплого времени года, представляют собой гаметофиты; в конце вегетационного периода в клетках ценобиев вместо зооспор развиваются

¹ См. также разделы 19.1; 19.2.5.

изогаметы; они попарно копулируют и дают зигоспору, которая переживает неблагоприятные условия до следующего года.

Зигоспора — спорофит характерна и для холодолюбивого вида *Stephanosphaera pluvialis* Cohn (Volvocales). Она формируется в результате попарной копуляции изогамет, образующихся внутри клеток ценобия. В ценобии бывают от 4 до 32 изогамет. Зигоспора вегетирует на протяжении всего лета на поверхности тающего снега и льда в овражках и расщелинах скал каменистой тундры, накапливает гематокром, приобретает красную окраску и переходит в состояние покоя.

Для более высокоорганизованных порядков зеленых водорослей характерна гетероморфная смена форм развития, в частности для некоторых *Ulotrichales*. Это хорошо прослеживается у одного из самых распространенных и хорошо изученных видов — *Ulothrix zonata* (Web. et Mohr.) Kütz. Гаметофит *U. zonata* представляет собой слоевище, состоящее из неразветвленных нитей неопределенной длины, которые прикреплены к субстрату базальной клеткой. Бесполое размножение осуществляется зооспорами, которые образуются во всех клетках нитей, кроме базальной. После выхода из зооспорангия, зооспора прорастает, дифференцируясь на две части: нижнюю, лишенную хлоропласта, превращающуюся в базальную клетку, и верхнюю, которая делится, образуя вегетативные клетки. Перед окончанием вегетативного роста или при неблагоприятных условиях, растение переходит к половому размножению. Изогаметы развиваются в клетках тех же нитей, что и зооспоры. В отличие от зооспор изогаметы несут по 2 жгутика. Образовавшаяся после слияния гамет зигота остается подвижной в течение короткого времени, затем оседает на субстрат, теряет жгутики, одевается толстой оболочкой и превращается в одноклеточный спорофит. Последний имеет обычно сферическую форму и гладкую оболочку; у некоторых морских видов спорофит яйцевидный и сидит на слизистой ножке. После короткого или длительного периода покоя, в течение которого происходит накопление запасных питательных веществ, протопласт зигоспоры начинает делиться (первое деление ядра редукционное). В результате образуется 4—16 зооспор или апланоспор.

У морских видов (например, *U. flacca* (Dillw.) Thur.), зигоспора теряет свое значение покоящейся стадии и может прорасти непосредственно в нить, на которой образуются зооспоры. Цикл развития этого вида становится изоморфным.

Изоморфная смена форм развития присуща также представителям порядка *Ulvales*. По сравнению с *Ulotrichales* они характеризуются более полным обособлением гаметофита и спорофита и приобретением изоморфной смены половой и бесполой форм размножения. Только у наименее специализированных видов этого порядка наблюдается гетероморфизм. Например, у *Monostroma grevillei* (Thur.) Witt. сохраняется одноклеточный спорофит, который сменяется многоклеточным гаметофитом. Макроскопическое слоевище этого вида, являющее собой гаметофит, на ранних стадиях развития имеет мешковидную форму, которая по мере роста слоевища превращается в однослойную пластинчатую. Гаметы выходят в воду через отверстия во внешней оболочке клеток и сливаются, образуя зиготу. Зигота развивается в одноклеточный спорофит. При этом она сильно увеличивается в размерах и покрывается толстой оболочкой. Через более или менее длительное время протопласт этого одноклеточного растения делится с образованием зооспор.

Наличие одноклеточного спорофита у представителей семейства *Monostromataceae* свидетельствует о их тесной связи с предком *Ulotrichales*. В системе порядка *Ulvales* семейство *Monostromataceae* является боковой ветвью эволюции, отделившейся от общего ствола сравнительно рано.

Независимое существование хорошо развитого гаметофита и спорофи-

та характерно для видов рода *Enteromorpha* Link (Ulvales), распространенных в основном в морях (есть небольшая группа пресноводных видов). Трубочатое слоевище представителей этого рода может иметь самую разнообразную форму. Здесь и очень узкие густоразветвленные растения, которые невооруженным глазом невозможно отличить от видов рода *Cladophora*, и более широкие редкоразветвленные, и, наконец, совсем неразветвленные мешкообразные или пластинчатые, напоминающие виды рода *Ulva* L. em. Thun. Отличить гаметофит от спорофита по внешнему виду у *Enteromorpha* невозможно. Их можно распознать во время размножения. Зрелые зооспоры выходят в окружающую среду через круглое отверстие во внешней оболочке клеток спорофита и прорастают путем последовательного деления в однорядную нить, которая затем преобразуется в трубочатое слоевище гаметофита, ничем внешне не отличающегося от спорофита. Таким образом, здесь наблюдается четко выраженное обособление спорофита от гаметофита, хотя смена развития является изоморфной.

Более сложный изоморфный цикл развития встречается у *Oedogoniales* и отчасти у *Cylindrocapsales*. Слоевище видов рода *Oedogonium* Link состоит из длинных однорядных неразветвленных нитей, прикрепляющихся к субстрату с помощью базальной клетки. Цилиндрические клетки нитей имеют гладкие или волнистые оболочки. Бесполое размножение осуществляется зооспорами, особенностью которых является венец коротких жгутиков на переднем, лишенном хлоропласта, конце. Они возникают по одной в каждой клетке и выходят наружу в результате разрыва оболочки в верхней части клетки. Проплавав короткое время, зооспоры оседают и прорастают в нить, образуя в основании проростка первичный ризоид. Половой процесс — оогамный. Антеридии и оогонии образуются на одном растении или на разных. Таким образом, среди видов рода *Oedogonium* имеются однодомные и двудомные виды. У ряда видов антеридии, так же как и оогонии, образуются на нитях обычного строения, однако большинство двудомных видов характеризуется интересным половым диморфизмом. У таких видов антеридии образуются на особых карликовых растеньицах. У видов с половым диморфизмом на вегетативных нитях образуются не антеридии, а особые спорангии, которые называют *андроспорангиями*. Из каждого андроспорангия выходит по одной *андроспоре*, которая после короткого периода плавания оседает на оогоний или на соседнюю с ней клетку и прорастает в карликовое мужское растение. Это растение состоит из 1—2 или нескольких клеток, среди которых выделяется более крупная ризоидно-вытянутая базальная клетка. Очень скоро на мужском растении возникают антеридии. Антерозонды выходят в результате разрыва клеточных оболочек и проникают в оогоний через специальное отверстие в оболочке или после ее разрыва. Зигота одевается толстой, трехслойной, часто скульптурированной оболочкой, приобретает красно-бурую окраску и превращается в ооспору, которая является покоящейся стадией. При прорастании ооспоры образуются 4 зооспоры, которые вырастают в новые нитчатые растения.

Интересны особенности развития видов рода *Cylindrocapsopsis*. Их слоевище представляет собой однорядную неразветвленную нить, целиком заключенную в плотную, часто слоистую, слизистую оболочку. Половой процесс оогамный. Перед образованием антеридиев и оогониев образуются одноклеточные половые растения. Процесс размножения начинается с того, что отдельные клетки покидают нить в результате желатинизации внешней клеточной оболочки. В каждой такой клетке возникает по одной четырехжгутиковой зооспоре. Через некоторое время зооспоры оседают на то же слоевище или на другие водоросли и преобразуются в одноклеточные мужские или женские половые растения. В дальнейшем женские растения превращаются в оогоний с одной яйцеклеткой. В мужских растениях содержимое делится с образованием двух- — четырехжгутиковых антерозо-

идов. Таким образом в описанном цикле развития происходит гетероморфное чередование поколений.

Формы развития некоторых зеленых водорослей с гетероморфным чередованием поколений имеют столь большие отличия, что иногда это приводит к тому, что их описывают как новые роды. Примером могут служить представители родов *Derbesia* Sol. и *Halycystis* Agesch. из семейства *Vryopsidaceae*. Виды рода *Derbesia* представляют собой нитчатые растения, распространенные в тропических и умеренных морях. Слоевидце состоит из стелющихся и вертикальных разветвленных нитей. На этом слоевище обычные вегетативные веточки превращаются в органы бесполого размножения спорангии. Они имеют шаровидную или грушевидную форму и отделяются от слоевища перегородкой. Споры выходят из спорангиев через отверстие в их оболочке и без периода покоя прорастают. Половое размножение не установлено.

Виды рода *Halycystis* всегда растут на известковых красных водорослях из рода *Lythothamnion*. Их слоевища представляют собой разветвленные нити, вначале стелющиеся по поверхности субстрата, а затем проникающие внутрь известковых водорослей, образуя короткие вертикальные побеги, на концах которых формируются пузыри диаметром до 3 мм. Кроме вегетативного размножения у *Halycystis* известен половой процесс — анизогамия. Гаметы образуются в верхней части пузырей в результате преобразования и деления участков протоплазмы и выходят наружу под давлением через несколько отверстий. Один и тот же пузырь плодоносит обычно несколько раз. Бесполого размножения нет.

В настоящее время установлено, что *Halycystis* и *Derbesia* представляют собой разные формы развития в жизненном цикле одного вида. При чем размножающаяся зооспорами *Derbesia* является спорофитом, а размножающаяся половым путем *Halycystis* — гаметофитом. Однако правильное чередование гаметофита и спорофита в цикле развития у этой водоросли не обязательно. Каждая форма развития способна к длительному самовоспроизведению.

Интересное явление наблюдается в цикле развития видов рода *Vryopsis* Lamour. из семейства *Vryopsidaceae*. Виды этого рода имеют спорофитную стадию развития типа *Derbesia*. Основной жизненной формой у них является гаметофит, который представляет собою разветвленное слоевище, напоминающее перо птицы. Гаметы образуются в конечных веточках, которые перед тем как стать гаметами, не изменяя формы, отделяются перегородкой от остального слоевища. Зигота прорастает без периода покоя. Во многих случаях при прорастании вновь формируются растения, размножающиеся половым путем, но у некоторых видов происходит смена форм развития. Тогда зигота прорастает в нитчатое слоевище, ничем не отличающееся от *Derbesia* и размножающееся сходными зооспорами. Зооспоры, в свою очередь, развиваются в гаметофит *Vryopsis*. Таким образом, разные роды *Halycystis* и *Vryopsis* имеют одну и ту же спорофитную стадию *Derbesia*, с той лишь разницей, что у *Halycystis* смена спорофита и гаметофита происходит более регулярно и часто, тогда как у *Vryopsis* случается реже и большинство видов этого рода вегетирует в стадии гаметофита.

Очень близким к семейству *Vryopsidaceae*, но более высокоорганизованным и специализированным, является семейство *Codiaceae*. Более высокая организация *Codiaceae* проявляется не только в псевдопаренхиматозном типе структуры слоевища и наличии дифференцированных органов размножения, но и в полной утрате бесполого размножения. Зигота у видов рода *Codium* прорастает без периода покоя. Новое поколение снова дает гаметы и цикл развития завершается.

3.2.3. Циклы развития бурых водорослей

Большинство бурых водорослей встречается в виде двух самостоятельных форм развития — спорофита и гаметофита (или гаметоспорофита), которые могут быть морфологически сходны или различны. Следовательно, для бурых водорослей характерны как изоморфная, так и гетероморфная смена форм развития. При гетероморфной смене форм развития одна из них бывает микроскопической. Чаще всего — это гаметофит. Развитию вертикальных макроскопических слоевищ бурых водорослей (в основном это спорофиты) нередко предшествует образование стелющихся нитей или дисков, — т. н. *протонем*. Если на протонеме развиваются органы размножения, а также со временем образуется вертикальное слоевище, то ее называют *плетизмоталлюсом*.

Образование зооспор и гамет у бурых водорослей происходит во вместилищах двух типов — одногнездных и многогнездных. Многогнездные вместилища могут функционировать как спорангии и как гаметангии. Внешне они при этом не отличаются так же, как зооспоры и гаметы. Одногнездные вместилища чаще бывают спорангиями.

У наиболее примитивных бурых (*Puncturiariales*, *Chordariales*, *Ectocarpales*) смена форм развития носит нестойкий характер. Из спор, производимых спорофитом, могут развиваться слоевища гаметофитов или гаметоспорофитов, или же слоевища спорофитов. Примером могут служить виды рода *Ectocarpus* Lyngb. Цикл развития видов этого рода может быть изоморфным или гетероморфным. При этом виды, считавшиеся самостоятельными, иногда оказываются формами развития одного и того же вида.

Возникновение той или иной формы развития в значительной степени определяется экологическими условиями. Так, спорофиты *E. fasciculatus* Harv. в Атлантическом океане у северных берегов Франции при температуре 13 °C несут только одногнездные вместилища. В них происходит редукционное деление и из образовавшихся гаплоидных спор вырастают редукционнополюе гаметофиты, внешне напоминающие *E. draparnaldiopsis*. После выхода гамет и их слияния возникают зиготы, которые дают начало спорофитам. Довольно часто у *E. fasciculatus* наблюдается партеногенетическое прорастание гамет (без оплодотворения). Из таких гамет могут формироваться или гаметофиты, или спорофиты. При температуре 20 °C у этого же вида образуются главным образом многогнездные вместилища (изредка одногнездные). Споры из многогнездных вместилищ как правило дают начало спорофитам.

Образование разных органов размножения и изменение циклов развития в зависимости от района произрастания наблюдаются также у *E. siliculosus* Dillw. В Белом и Норвежском морях встречаются почти исключительно растения с многогнездными вместилищами — это спорофиты. В Тирренском море зимой растут диплоидные растения с одногнездными вместилищами, производящими в результате мейоза гаплоидные зооспоры. Весной из них развиваются гаплоидные растения с многогнездными вместилищами. Образующиеся в них зооиды функционируют или как гаметы, или как зооспоры. Летом гаплоидные растения сменяются на диплоидные с одногнездными и многогнездными вместилищами. Из зооспор многогнездных вместилищ вырастают слоевища, растущие зимой и несущие одногнездные вместилища. Из зооспор одногнездных вместилищ вырастают гаметофиты, которых сменяют растущие зимой диплоидные спорофиты. В Атлантическом океане у побережья Америки *E. siliculosus* весной представлен не гаплоидными, как описано выше, а диплоидными растениями с одногнездными и многогнездными вместилищами, которые сменяются летом гаметофитами, а осенью и зимой растут диплоидные спорофиты с многогнездными вместилищами.

Интересен цикл развития у другого представителя *Ectocarpales* — *Polaiella litoralis* (Lungh.) Kjellm. У этого вида растения с одногнездными вместилищами всегда диплоидные. В результате мейоза в этих вместилищах образуются гаплоидные зооиды, которые прорастают в гаплоидные растения с многогнездными вместилищами. Крайне редко часть зооидов сливается попарно и снова производит диплоидные растения с одногнездными вместилищами. Зооиды, образуемые растениями с многогнездными вместилищами, функционируют как гаметы или без слияния воспроизводят материнские гаплоидные растения. Иногда, например у растений Тихоокеанского побережья США, смены форм развития у *P. litoralis* не происходит.

У видов рода *Eptonema* Reinsch. (*Ectocarpales*), растущих в слоевищах других водорослей, одногнездные и многогнездные вместилища образуются на разных слоевищах водоросли-хозяина.

Заслуживают внимания особенности цикла развития представителей порядка *Chordariales*, для которых характерно чередование макроскопического спорофита и микроскопического гаметоспорофита, а также развитие микроскопического плетизмоталлюса, являющегося спорофитом. На макроскопическом слоевище развиваются одногнездные или многогнездные вместилища либо те и другие одновременно. Мейоз происходит в одногнездных вместилищах. Гаметоспорофит *Chordariales* состоит из стелющихся разветвленных нитей, на которых развиваются многогнездные вместилища. Зигоспора прорастает в растеньице, которое сначала внешне напоминает гаметоспорофит, а позднее производит макроскопическое слоевище спорофита или остается в виде плетизмоталлюса. Зооиды без полового процесса снова дают начало гаметоспорофитам. Из спор, производимых макроскопическими спорофитами, могут вырастать как гаметоспорофиты, так и спорофиты. Все это свидетельствует о том, что в цикле развития *Chordariales* отсутствует строгая смена форм развития.

Интересен также цикл развития *Elachistes fucicola* (Velley) Aresch. Слоевище этой водоросли состоит из плотной полушаровидной части в основании и длинных периферических нитей, достигающих 1,5—2 см. Эти нити появляются летом, а осенью опадают, поэтому зимой и весной слоевище имеет вид плотных шариков. Органами размножения у этой водоросли являются одногнездные и многогнездные (однорядные и многорядные) вместилища. Зооспоры из многорядных вместилищ служат для воспроизведения материнских растений — спорофитов. В одногнездных вместилищах происходит мейоз. Образующиеся в результате редукционного деления ядер зооспоры прорастают в микроскопические гаметоспорофиты, имеющие вид стелющихся разветвленных нитей. На них развиваются многогнездные гаметангии. Переход от гаметоспорофитов к спорофитам осуществляется в результате полового процесса и образования зигот. Иногда спорофит развивается на выросте гаметоспорофита.

У *Eudesme virens* J. Ag. (*Chordariales*) органами размножения служат одногнездные спорангии. В морях СССР макроскопические слоевища этой водоросли, являющиеся спорофитами, растут в наиболее теплые летние месяцы в защищенных местах на других водорослях и камнях. Зимой это растение существует в виде микроскопических гаметоспорофитов, на которых образуются одногнездные вместилища.

Аналогично происходит цикл развития бурых водорослей порядка *Dictyosiphonales*. Макроскопические слоевища *Dictyosiphonales* образуют одногнездные или многогнездные вместилища или оба типа вместилищ. Редукционное деление ядра обычно происходит в одногнездных вместилищах. Цикл развития *Dictyosiphonales* характеризуется, во-первых, нерегулярной сменой форм развития, вызванной тем, что они способны к самовозобновлению посредством спор или партеногенетического развития гамет, во-вторых, наличием микроскопических форм развития, которые могут быть гаметоспорофитами или плетизмоталлюсами, способными про-

изводить многогнездные вместилища и слоевища спорофитов в виде выростов.

Характерной особенностью представителей порядка Scytosiphonales является их способность существовать в одном поколении в разных формах в зависимости от условий среды. Scytosiphonales обладают макроскопическими слоевищами высотой 1—50 см. На поверхности слоевища вырастают однорядные или двурядные многогнездные вместилища. Такие макроскопические слоевища считаются гаметофитами, но правильнее их называть гаметоспорозитами.

Зооиды образуются во вместилищах без полового процесса или после него и сначала прорастают в короткую стелющуюся нить, состоящую из удлиненных клеток. В последующем, в зависимости от внешних условий, из нее может развиваться несколько микроскопических или почти микроскопических образований, считающихся спорозитами: 1) стелющийся диск с короткими вертикальными нитями и одногнездными спорангиями; 2) корочки, по строению подобные видам рода *Ralfsia* и несущие одногнездные спорангии; 3) однорядные нити, которые местами дают полушаровидные паренхиматические образования, служащие местом развития одногнездных спорангиев; 4) длинные стелющиеся нити с многогнездными или одногнездными спорангиями.

На этих многогнездных спорозитах могут развиваться не только органы размножения, но и проростки макроскопических слоевищ. Развитию вертикальных макроскопических слоевищ гаметоспорозитов из зооспор, которые выходят из одногнездных спорангиев микроскопических форм развития, также предшествует образование стелющихся нитей или многослойных дисков.

Классическим примером гетероморфного чередования поколений является развитие видов рода *Cutleria* Grév. (Cutleriales). У гаметофита слоевище однолетнее, вертикальное, веерообразное или кустистое, высотой до 15 см. Гаметангии развиваются на разветвленных или простых однорядных выростах. Слоевище спорозита однолетнее или многолетнее, корковидное, диаметром до 10 см. В спорангиях образуется 8—32 зооспоры. Раньше, до того как был изучен цикл развития видов рода *Cutleria*, ее спорозит считали особым родом. Развитие спорозитов и гаметофитов у видов рода *Cutleria* различен в разных частях ареала. У южных берегов Великобритании гаметофиты лучше всего растут летом, а в Средиземном море, возле Неаполя, встречаются в основном в декабре—апреле. В прибрежье Скандинавии и Северной Великобритании спорозиты встречаются часто, в то время как гаметофиты вовсе не известны. В морях СССР единственный вид рода *Cutleria* — *C. adspersa* (Mert.) De Not. представлен в Черном море только спорозитами. Этот же вид в Средиземном море существует в основном в виде гаметофитов, в то время как спорозиты встречаются редко. Предполагают, что гаметофиты воспроизводятся посредством партеногенеза.

В лабораторных культурах у разных видов этого рода наблюдались случаи развития из зооспор спорозитов вместо гаметофитов. При прорастании неоплодотворенных женских гамет бывают случаи развития из них спорозитов. В то же время на образующихся при этом слоевищах гаплоидных спорозитов в виде выростов развивались ростки гаметофитов.

Считают, что гетероморфный цикл развития видов рода *Cutleria* возник из изоморфного. Слоевища спорозитов видов этого рода часто имеют в центре короткий вертикальный вырост, который можно рассматривать как остаток вертикального слоевища. Само слоевище спорозита фактически представляет собой видоизмененное и сильно разросшееся основание некогда вертикального слоевища.

Регулярная гетероморфная смена форм развития наблюдается у представителей порядка Sargassinales. Спорозиты у них крупные, высотой до 0,5 м, разветвленные, с цилиндрическими или уплощенными ветвями, на

вершинах которых расположены пучки волосков. Крайне своеобразно у *Sporochnales* происходит развитие слоевища спорофита. Новое растение начинает расти на гаметофите в виде однорядной вертикальной нити, у которой снизу появляются ризоиды для прикрепления к грунту. В дальнейшем клетки нити видоизменяются: в верхней части образуется волосок с зоной роста, в нижней — плоская меристематическая клетка, которая, делясь в различных направлениях, превращается в меристематическую пластинку. Нити, идущие от меристематической зоны вниз, срастаясь, слагают слоевище спорофита. На слоевищах спорофитов развиваются только одногнездные спорангии, которые образуются на простых или разветвленных однорядных веточках либо в основании двух-трехклеточных стерильных выростов — *парафиз*.

Гаметофиты у *Sporochnales* микроскопические, образованные однорядными разветвленными стелющимися нитями. Они обоеполые или раздельнополые. Одноклеточные или двухклеточные антеридии имеют вид мелких клеток, появляющихся на поверхности вегетативных. Женские гаметагии представляют собой крупные расширенные клетки на концах боковых нитей. Эти клетки развиваются в спорофиты, не отделяясь от гаметофита; при этом они делятся поперечными перегородками и вытягиваются в вертикальную нить. Цикл развития *Sporochnales* не вполне ясен, так как процесс оплодотворения у них не наблюдается.

Гетероморфной регулярной сменой форм развития характеризуются также бурые водоросли, относящиеся к порядку *Desmarestiales*. Их спорофиты представляют собой крупные растения высотой 0,5—4 м, разветвленные, с плоскими или почти цилиндрическими ветвями, или пластинчатые. Слоевище спорофита *Desmarestiales* начинает развиваться из зиготы как однорядная нить, а затем в результате роста возникает слоевище с псевдопаренхиматозным типом структуры, имеющее осевую нить в центре. На слоевище спорофита развиваются одногнездные спорангии, в которых при образовании зооспор происходит редукционное деление. Из зооспоры вырастает гаметофит. Гаметофиты у *Desmarestiales* микроскопические, состоящие из однорядных стелющихся нитей. Они регулярно сменяют спорофиты.

Строгое чередование поколений с гетероморфным циклом развития характерно и для бурых водорослей порядка *Laminariales*. Зрелые спорофиты *Laminariales* являют собой крупные растения высотой 0,5—6 м. Для отдельных видов обычны размеры в 20 м, а самые крупные виды рода *Laminaria* достигают 50 м. Спорофиты всех *Laminariales* образуют одноклеточные одногнездные спорангии, которые развиваются на поверхности слоевища среди одноклеточных булавовидных парафиз. Массовое развитие спорангиев у *Laminariales* начинается в конце лета — начале осени. В холодных морях они сохраняются на слоевищах до начала следующего лета. Образование зооспор сопровождается мейозом. В каждом спорангии образуется равное количество спор, дающих мужские и женские гаметофиты. После выхода зооспор из зооспорангия, они некоторое время плавают, оседают на субстрат, прикрепляются, теряют жгутики, округляются и превращаются в эмбриоспору, которая прорастает без периода покоя. Через 1—2 суток на эмбриоспоре образуется выростковая трубка, в которую переходит ее содержимое. Это первая клетка гаметофита. Оболочка эмбриоспоры долго сохраняется у гаметофита, часто даже тогда, когда на нем появляется спорофит. Гаметофиты большинства видов за редким исключением раздельнополые и различаются морфологически. Различия между мужскими и женскими гаметофитами заметны уже на стадии первой клетки — у женского гаметофита она короче и шире.

Гаметофиты *Laminariales* многоклеточные, в виде однорядных разветвленных стелющихся нитей; женские гаметофиты могут быть и одноклеточными. Мужские гаметофиты сильнее разветвлены и мельче женских много-

клеточных, с более мелкими бледно окрашенными клетками. Обычно гаметофиты существуют не более 1—4 месяцев — до созревания гаметангиев. При температуре, слишком высокой для образования гаметангиев, гаметофиты могут жить дольше года и достигать в диаметре 1 см и более.

После выхода всех яйцеклеток женский гаметофит отмирает, а оплодотворенная яйцеклетка, оставаясь прикрепленной к гаметофиту, вырабатывает оболочку и без периода покоя прорастает. Вначале образуется однорядная нить спорофита из нескольких клеток, которая в результате поперечного и продольного деления этих клеток превращается в однослойную пластинку. Из нижних клеток пластинки вырастают тонкие ризоиды. По мере роста пластинки в ней увеличивается число слоев клеток, происходит их специализация, появляются ствол и многоклеточные ризоиды. Если яйцеклетка почему-либо оказывается неприсоединенной к оболочке оогония, то оплодотворение происходит, но развитие спорофита идет ненормально. Образуется шарообразное скопление клеток, которое существует около месяца и погибает.

Отмерший женский гаметофит долго сохраняется в основании спорофитов. На месте одного многоклеточного женского гаметофита развивается несколько спорофитов, которые располагаются по его периферии. Женские гаметофиты не представляют никаких питательных веществ развивающимся спорофитам, они обеспечивают им только место для прикрепления на грунте. Это имеет важное значение для существования водорослей, поскольку твердые грунты занимают в море небольшую площадь, к тому же их поверхность в значительной мере занята другими водорослями, а также прикрепленными животными.

Своеобразным циклом развития характеризуются бурые водоросли, относящиеся к классу *Cyclusporogorhuseae*. Во-первых, у этих водорослей отсутствуют самостоятельно растущие формы развития, во-вторых, гаметофиты развиваются в слоевище спорофита. Спорофиты *Cyclusporogorhuseae* представляют собой крупные слоевища, от нескольких сантиметров до нескольких метров, дифференцированные на ткани. Гаметангии развиваются в углублениях — *концептакулах* — на слое клеток, который возникает из одной клетки, именуемой *инициальной клеткой*, или *проспорой*. Еще одной особенностью развития *Cyclusporogorhuseae* является то, что мейоз у них происходит при образовании гамет.

Своеобразие цикла развития представителей этого класса состоит в том, что он подобен циклу развития животных. У них также гаплоидны только гаметы, в то время как у большинства растений спорофит диплоидный, а гаметофит гаплоидный. Нормальное воспроизведение *Fucales* возможно только половым путем.

Способы развития гаметофита и спорофита имеют большое значение в систематике *Cyclusporogorhuseae*. В соответствии с этим класс *Cyclusporogorhuseae* делится на несколько таксонов более низкого ранга. Так, у видов рода *Ascoseira*, типичных представителей подкласса *Ascoseirophycidae*, концептакулы расположены внутри слоевища на границе промежуточного слоя и сердцевины и сообщаются с поверхностью слоевища длинным каналом. Вростание гаметофита в слоевище спорофита *Ascoseira* и образование концептакул напоминает внедрение чужеродного организма — паразита — в тело хозяина. Гаметофиты *Ascoseira* производят длинные однорядные нити, верхние клетки которых превращаются в гаметангии. Они содержат по 8 гамет, разделенных нежными перегородками. Кроме этих нитей встречаются единичные волоски с базальной зоной роста, в которых, в отличие от других бурых водорослей, очень резко выражена широкая интеркалярная зона роста.

У представителей подкласса *Fucorhycidae* преобладает апикальный рост, и гаметофиты начинают развиваться в верхних частях ветвей. Концептакулы возникают в результате обрастания гаметофитов тканями спорофи-

та. У некоторых представителей подкласса *Fucophycidae*, в частности из порядка *Digvillales*, апикальный рост сочетается с интеркалярным. Слоевища у них пластинчатые, с лопастями в виде выростов. Меристодерма состоит из клеточных нитей, которые непрерывно растут и ветвятся. Проспору, дающие гаметофиты, закладываются там, где нити меристодермы состоят не менее чем из 5—6 клеток. Они образуются в основании нитей из верхушечных клеток боковых выростов. От соседних клеток проспору отличаются продолговатой формой и более темным содержимым. Окончательно сформировавшаяся проспора окружена толстой слизистой оболочкой. После дробления проспору образуется однослойная горизонтальная пластинка, состоящая из 4 клеток. После образования проспору нити меристодермы, расположенные рядом, дают дополнительные боковые выросты, которые разрастаясь и переплетаясь, образуют вокруг проспору и в дальнейшем вокруг молодого гаметофита защитную ткань. Разрастаясь гаметофит занимает все большую площадь, при этом нити меристодермы раздвигаются в стороны и возникает канал между полостью концептакула и внешней средой.

Интересны особенности развития гаметофитов видов порядка *Fucales*. Развитие гаметофита начинается с образования волоска из верхней клетки делящейся проспору. При этом нижняя клетка — продукт деления проспору — делится сначала вертикальной перегородкой, а в образующихся новых клетках закладываются как вертикальные, так и горизонтальные перегородки. Одновременно происходит деление клеток спорофита в результате чего образуется углубление с погруженным в него гаметофитом. Гаметофиты могут быть рассеяны по всему слоевищу спорофита, или же сосредоточены на вершинах побегов, которые при этом становятся утолщенными. Утолщенные слоевища называют *рецептакулами*. Гаметофиты *Fucales* образуют вертикальные многоклеточные нити, простые или разветвленные. Одни из них несут гаметангии, а другие являются парафизами. По краям гаметофитов растут волоски.

Для слоевищ многих *Fucales* характерны *криптосомы* и *цекостомы*. Криптосомы представляют собой углубления, из которых растут многоклеточные волоски с базальной зоной роста. Цекостомы — это микроскопические полости под поверхностью слоевища. Клетки, выстилающие полости криптосом и цекостомов, развиваются из таких же инициальных клеток, из которых развиваются гаметангии. Но криптосомы и цекостомы выполняют физиологические функции. Так, криптосомы, по-видимому, служат для лучшего сообщения с внешней средой, в частности для поглощения питательных веществ. Криптосомы и цекостомы закладываются в слоевище в том случае, когда концептакулы не развиваются. На слоевищах встречаются углубления, в которых развиваются гаметофиты промежуточного типа с недоразвитыми стерильными гаметангиями и большим количеством волосков и парафизов.

3.2.4. Циклы развития красных водорослей¹

Красные водоросли характеризуются сложным, многообразным, не встречающимся у других водорослей циклом развития. У них совершенно отсутствуют подвижные стадии. Их споры и гаметы лишены жгутиков. Цикл развития красных водорослей сопровождается сложными процессами развития зигоспоры. Многообразие циклов развития лежит в основе систематики красных водорослей.

Развитие красных водорослей вызывает большой интерес у исследователей не только в связи с его особенностями, но и в связи с происхождением и эволюцией этого явления у водорослей. Ученых интересуют два аспек-

¹ См. также раздел 17.

та этого явления: морфологический — смена форм развития и цитологический — смена ядерных фаз (см. раздел 3.2.1). Особенности цитологического цикла определяются местом редукционного деления и соотношением диплоидной и гаплоидной фаз. Часто у водорослей морфологические изменения происходят независимо от цитологических, но у красных водорослей эти явления взаимосвязаны.

Мужские гаметы красных водорослей — *спермации* развиваются по одному в органах размножения — *сперматангиях*. Спермации лишены хлорофилла. У некоторых красных водорослей спермации голые и способны к амебoidalному движению. Женский репродуктивный орган называют *карпогоном*. Это особая клетка, густо заполненная протоплазмой и в большинстве случаев лишенная хлоропласта. После оплодотворения карпогона развиваются специальные нити — *гонимобласты*, которые несут карпоспоры.

В жизненном цикле красных водорослей половое и бесполое размножение сменяют друг друга. Но обычно строгого чередования полового и бесполого поколений не происходит. В большинстве случаев гаметофит и спорофит могут воспроизводить себя в течение нескольких поколений.

Органы полового и бесполого размножения, как правило, развиваются на разных растениях. Моно-, би- и тетраспоры образуются на растениях-спорофитах, а оогонии и сперматангии — на гаметофитах. При этом у большинства красных водорослей существуют мужские и женские гаметофиты. Таким образом, половая и бесполовая форма развития представлены обычно самостоятельными свободноживущими поколениями. Однако в ряде случаев наблюдается возникновение одной формы развития на другой, и тогда на одном и том же индивидууме образуются и тетраспоры, и органы полового размножения.

Кроме описанного цикла развития, в котором явно присутствует три формы развития, у красных водорослей существует другой, в котором имеется гаметофит с паразитирующим на нем карпоспорофитом, а тетраспорофит настолько редуцирован, что ранее его считали отсутствующим. В таких случаях предполагали, что редукционное деление в этом цикле происходит сразу после оплодотворения — в самом начале прорастания зиготы — и весь цикл развития проходит в гаплоидной фазе. Однако недавние исследования показали, что единственное место, где происходит редукционное деление ядра — тетраспорофит.

Таким образом, цикл развития красных водорослей может быть представлен двумя типами. Если гаметофиты и тетраспорофит имеют совершенно одинаковое строение, то такой цикл развития относят к типу *Polysiphonia*. Если слоевище тетраспорофита редуцировано по сравнению с гаметофитом и сильно отличается от него по строению (часто в таких случаях тетраспорофит представлен стелющимся или корковидным растением), то говорят о типе *Porphyra*. (У видов рода *Porphyra* Ag. пластинчатые крупные гаметофиты сменяются микроскопическими стелющимися спорофитами, построенными из одноклеточных нитей.)

В семействе *Phylloporaceae* (*Gigartinales*) наряду с видами, цикл развития которых проходит по типу *Polysiphonia*, есть виды с укороченным циклом типа *Porphyra*. У них редуцирован тетраспорофит и карпоспорофит. Последний представлен зиготой, которая непосредственно превращается в карпоспору. Она прорастает на крупном свободноживущем гаметофите, не отделяясь от него. Тетраспорофит напоминает нити нематемция, собранные в виде подушечек и шариков на поверхности слоевища гаметофита. Длительное время эти тетраспорофиты принимали за самостоятельные организмы другого вида.

Редукция гаметофитов в цикле развития красных водорослей встречается гораздо реже. Обычно она выражается в недоразвитии гаметофита и прорастании его на тетраспорофите.

Таким образом, в цикле развития красных водорослей происходит смена трех форм развития и существует смена ядерных фаз, но не всегда эти формы развиты одинаково и являются свободноживущими организмами.

3.2.5. Эволюция циклов развития водорослей¹

Преыдушие разделы свидетельствуют о большом разнообразии циклов развития у водорослей. Наиболее простые проявления цикличности развития можно наблюдать у синезеленых водорослей, заключающиеся в периодической смене их морфологического состояния в зависимости от условий существования. Например, морская синезеленая водоросль *Nyella caespitosa* Borw. et Fl. E. в зависимости от условий существования и возраста может развиваться в виде нитей, стелющихся по грунту, или нитей, внедряющихся в известковый субстрат. У старых экземпляров нити способны распадаться на хроококковые и глеокапсовидные клетки.

У многих водорослей цикличность развития связана с явлением адаптивного полиморфизма, который выражается в изменении формы и размеров клетки особой одного вида, их окраски, образа жизни, способов питания и размножения в зависимости от температуры, освещения и т. п. Адаптивный полиморфизм часто связан с сезонными, круглогодичными изменениями, имеющими циклический характер, и наблюдается у синезеленых водорослей (циклморфоз), эвгленовых, некоторых диатомовых и др.

У эукариотических водорослей сезонный полиморфизм сопровождается сменой ядерных фаз и способов размножения. По мере совершенствования регуляторных механизмов первичный циклморфоз исчезает уже у некоторых синезеленых водорослей (*Chroococcales*) или переходит в более упорядоченную смену состояний, или форм развития.

На первых этапах эволюции у эукариотических водорослей, имеющих половой процесс, не существовало специализации особей на образование спор и гамет. В разных условиях одни и те же особи могли образовывать споры или гаметы. Многие современные водоросли являются гамето스포фитами, производящими в зависимости от внешних условий (температуры, интенсивности света, длины дня, солености воды) споры или гаметы. В дальнейшем произошла специализация, в результате которой часть особей стала воспроизводить только споры. Так в цикле развития водорослей появились спорофиты. Другая часть особей того же вида осталась гамето스포фитами. С этого момента возникла смена форм развития у водорослей.

Спорофиты примитивных водорослей продуцируют споры двух типов. Из одних спор развиваются спорофиты, а из других гаметофиты. Они могут быть морфологически одинаковыми, но отличаться физиологически, или быть морфологически и физиологически различными (как у красных водорослей, у которых тетраспоры служат для развития гаметофитов и моноспоры — для возобновления тетраспорофитов).

После утраты спорофитами способности к самовозобновлению появился цикл со строгой сменой двух форм развития, который отождествляют с чередованием поколений. С этого момента у водорослей началась дифференциация циклов развития на изоморфные и гетероморфные. Гетероморфные циклы развития эволюционировали в двух направлениях: 1) образование крупного гаметофита и мелкого спорофита (красные и зеленые водоросли); 2) образование крупного спорофита и мелкого гаметофита (бурые водоросли). В обоих направлениях возникло развитие одной формы на другой. Формирование крупного гаплоидного гаметофита на небольшом спорофите не получило распространения и имеется у ограниченного круга пресноводных красных водорослей (*Lemanea Bory*, *Batrachospermum* Roth.). Существование на крупных спорофитах микроскопических гаметофитов

¹ Эволюция циклов развития описана по Ю. Е. Петрову [253].

привело к возникновению и широкому распространению особой линии эволюции в пределах бурых водорослей. Многие представители порядка Fucales расселились по всем морям. Дальнейшая эволюция этой линии развития привела к сохранению яйцеклеток на материнских растениях с последующим оплодотворением и развитием из них многоклеточных проростков с ризоидами, которые только после этого отделяются от слоевища.

Рост небольшого спорифита на гаметофите, что присуще некоторым красным водорослям, не дал им большого преимущества и эта линия эволюции не получила дальнейшего развития и не привела к возникновению крупных таксонов. В противоположность этому развитие макроскопических спорифитов на микроскопических гаметофитах оказалось более прогрессивным и привело к появлению крупных таксонов у бурых водорослей (в частности порядка Laminariales), которые наряду с представителями Fucales заняли доминирующее положение в донной растительности умеренных и холодных морей обоих полушарий Земли.

В эволюции циклов развития и смены форм развития у водорослей можно проследить следующие основные этапы.

1. Цикломорфоз с бесполом размножением и делением клеток на определенное число частей.

2. Упорядочивание числа делений и образование определенного числа дочерних клеток. Появление спор.

3. Возникновение полового процесса на основе гологамии.

4. Появление гамет и возникновение изо-, анизо- и оогамии. Специализация особей на образование спор или гамет отсутствует; все особи — потенциальные гаметоспорифиты.

5. Утрата частью особей способности образовывать гаметы. Появление возобновляющихся спорифитов. Неупорядоченная смена форм развития гаметоспорифитов и возобновляющихся спорифитов.

6. Возникновение гаметофитов. Спорифиты сохраняют способность к самовозобновлению.

7. Утрата спорифитами способности к самовозобновлению. Возникновение чередования спорифитов и гаметофитов.

8. Сокращение числа пересевов диаспор. Прохождение начальных этапов формирования одной формы развития на другой с последующим самостоятельным прикреплением и ростом на грунте.

9. Полное развитие одной формы на другой. Возникновение организмов двойственной природы (дибионтов).

10. Образование на дибионтах проростков следующего поколения.

Эволюция смены ядерных фаз у водорослей прошла два этапа: положение мейоза не фиксировано в цикле развития; прохождение мейоза приурочено к определенному моменту в цикле развития. У большинства водорослей наблюдается спорический мейоз. Но высшие представители наряду со спорическим (Laminariales) имеют гаметический мейоз (Fucales). В обоих случаях происходит чередование крупных диплоидных спорифитов с микроскопическими гаметофитами, гаплоидными у Laminariales и диплоидными, растущими в спорифитах, у Fucales.

4. ЭКОЛОГИЯ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ ВОДОРΟΣЛЕЙ

4.1. Основные факторы, влияющие на распространение и развитие водорослей

Водоросли — фотоавтотрофные организмы. Ведущими факторами, влияющими на их развитие, являются свет, температура, наличие капельно-жидкой воды, а также источников углерода, минеральных и органических

веществ. Водоросли, как и другие растения, заселяют почти все возможные местообитания в гидросфере, атмосфере и литосфере Земли. Их можно встретить в воде, в почве и на ее поверхности, на коре деревьев, стенах деревянных и каменных построек и даже в таких негостеприимных местообитаниях, как пустыни и фирновые поля [156].

Факторы, влияющие на развитие водорослей, подразделяют на *абиотические*, не связанные с деятельностью живых организмов, и *биотические*, обусловленные такой деятельностью. Многие факторы, особенно абиотические, являются *лимитирующими*, т. е. способны ограничивать развитие водорослей. Жизнь организмов, в том числе и водорослей, зависит от содержания в среде обитания необходимых веществ, значения физических факторов, а также от диапазона толерантности (устойчивости) самих организмов к изменениям этих и других условий среды. Уровень, при котором конкретный фактор может выступать как лимитирующий, различен для разных таксономических групп и конкретных таксонов водорослей. В водных экосистемах к лимитирующим факторам относятся: температура, прозрачность, наличие течения, концентрация кислорода, углекислого газа, солей, а также биогенных веществ. В наземных местообитаниях среди основных лимитирующих факторов следует выделить климатические — температуру, влажность, свет и т. д.; а также состав и строение субстрата. Эти две группы факторов вместе с популяционными взаимодействиями определяют характер наземных сообществ и экосистем.

4.1.1. Абиотические факторы

К абиотическим факторам относятся: температура, свет, физические и химические свойства воды и субстрата, состояние и состав воздушных масс (что особенно важно для аэрофитных водорослей, живущих вне водных условий) и некоторые другие. Всю совокупность абиотических факторов можно, с известной долей условности, разделить на химические и физические.

ХИМИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ

Вода, как лимитирующий фактор. Большую часть клетки водорослей составляет вода. Цитоплазма в среднем содержит 85—90 % воды, и даже такие богатые липидами клеточные органеллы, как хлоропласты и митохондрии, содержат не менее 50 % воды. Вода в растительной клетке существует в двух формах: *конституционная вода*, связанная водородными связями со структурами макромолекул, и *резервная вода*, не связанная, как правило, содержащаяся в вакуолях. В резервной воде обычно растворены сахара, различные органические кислоты и т. п., вследствие чего она может участвовать в стабилизации внутриклеточного осмотического давления. При полимеризации высокоактивных мелких молекул в макромолекулы (например, при превращении сахаров в крахмал) и при обратном процессе — гидролизе высокомолекулярных соединений, осмотическое давление в клетке способно быстро изменяться. Этот механизм обеспечивает устойчивость отдельных видов водорослей к высыханию и к резким колебаниям солености воды.

Для большинства водорослей вода — постоянная среда обитания, однако многие водоросли могут жить и вне воды. По устойчивости к высыханию, среди обитающих на суше растений выделяют (по Вальтеру) *пойкилогидрические*, — не способные поддерживать постоянное содержание воды в тканях, и *гомойогидрические* — способные поддерживать постоянную гидратацию тканей. У пойкилогидрических растений (синезеленые и некоторые другие зеленые водоросли) клетки при высыхании сжимаются без необратимого изменения ультраструктуры и, следовательно, не теряют жизнеспособ-

ности. При увлажнении они возобновляют нормальный метаболизм. Минимальная влажность, при которой возможна нормальная жизнедеятельность таких растений, различна. Ее значение предопределяет, в частности, распространение аэрофитов. Для гомойогидрических растений обязательно наличие крупной центральной вакуоли, с помощью которой стабилизируется водный запас клетки. Однако клетки с крупными вакуолями в значительной степени утрачивают способность к высыханию. К гомойогидрическим водорослям относятся, например, некоторые аэрофиты из зеленых и желтозеленых водорослей (*Ulotrichales*, *Vaucheriales*), обычно поселяющиеся в условиях постоянной избыточной увлажненности.

Соленость и минеральный состав воды. Это важнейшие лимитирующие факторы, влияющие на распределение водорослей.

Согласно международной классификации¹ основную массу природных водоемов составляют морские — *эвгалинные*, со средней соленостью 35 ‰. Среди континентальных водоемов преобладают пресноводные — *агалинные*, минерализация которых не превышает обычно 0,5 ‰ (среди них встречаются и более минерализованные). Континентальные водоемы, объединяемые под названием *минерализованные*, очень разнообразны по степени минерализации: это и *солончатые*, или *миксогалинные*, среди которых выделяют *олигогалинные* (с соленостью 0,5—5 ‰), *мезогалинные* (5—18 ‰) и *полигалинные* (18—30 ‰), а также *эвгалинные* (30—40 ‰), и *ультрагалинные* (не менее 40 ‰). Среди ультрагалинных нередко выделяют крайне засоленные — *гипергалинные* водоемы, концентрация солей в которых близка к предельной. Различны континентальные водоемы и по характеру минерализации. По классификации Алекина среди них выделяют *гидрокарбонатные*, *сульфатные* и *хлоридные* водоемы, которые в зависимости от степени и характера минерализации подразделяют на группы и типы.

В соответствии с упомянутыми классификациями водоемов и в зависимости от солеустойчивости водорослей, среди них выделяют олигогалинные, мезогалинные, эвгалинные, ультрагалинные, пресноводные и другие виды. Видовое богатство (численность видов) тесно связано с соленостью воды (табл. 4.1).

Таблица 4.1 дает лишь самое приблизительное представление о видовом богатстве водорослей в водоемах различной солености. Практически в каждом из отделов можно найти виды, способные обитать в условиях крайнего засоления, и виды, живущие в водоемах с очень низкой минерализацией. Так, синезеленые водоросли — в подавляющем большинстве пресноводные организмы, однако среди них есть виды, способные развиваться в ультрагалинных водоемах (см. также раздел 4.2). Среди типично морских обитателей — золотистых водорослей порядка *Coccolithophoridales* — встречаются виды, распространенные и в континентальных водоемах с крайне низкой минерализацией. Диатомовые водоросли в целом в равной степени распространены и в морских и в континентальных водоемах; они встречаются в условиях с различной соленостью. Однако конкретные виды диатомовых нередко развиваются только при определенной солености и столь чувствительны к ее изменениям, что могут быть использованы как индикаторные организмы.

Очень чувствительны к изменениям солености и бурые водоросли. Многие из них не могут расти даже при незначительном опреснении. Поэтому

¹ Существует две основные классификации системы минерализации водоемов: 1) международная система классификации природных вод по общей солености, принятая в 1959 г. на Симпозиуме по классификации солончатых вод в Венеции, и 2) классификация природных вод по ионному составу солей, разработанная О. А. Алекиным (1946) и широко применяемая в СССР [115].

Таблица 4.1. Видовое богатство водорослей разных отделов в водоемах с различной соленостью

Отдел, порядок	Водоемы				
	олигогалинные	эвгалинные		ультрагалинные	гипергалинные
		морские	континентальные		
Cyanophyta	++++	++	+++	++	+
Rhodophyta	+	++++	++	+	+
Phaeophyta	+	++++	++	+	+
Bacillariophyta	++++	++++	++++	++++	+
Pyrrhophyta	+++	++++	++	++	+
Chlorophyta					
Chlorococcales	++++	-	++	++	-
Volvocales	++++	-	+	+	+
Ulotrichales	++++	++	-	++	-
Briopsidales	+	++++	++	++	-
Siphonocladales	++	++++	++	++	-
Zygnematales	++++	-	+	-	-
Charales	++++	+	++	-	-

Примечание: ++++ — виды многочисленны; +++ — значительное число видов; ++ — ограниченное число видов; + — отдельные виды; — — виды не обнаружены (использована шкала Энглера).

они бедно представлены в водах Балтийского моря со сравнительно низкой соленостью. Сходную зависимость от степени солёности водоема обнаруживают и красные водоросли: в Средиземном море (соленость 37—39 ‰) обнаружено более 300 видов красных водорослей, в Черном (17—18 ‰) — 129, в Каспийском (10 ‰) — 22 [122]. Зеленые водоросли преимущественно пресноводные организмы, лишь 10 % из них встречаются в морях. Однако среди них имеются виды, способные выдерживать значительное засоление и даже вызывать «цветение» ультрагалинных водоемов (например, *Dunaliella salina* Teod., *Asteromonas gracilis* Artari).

Таким образом, водорослям в целом свойственна очень широкая амплитуда солеустойчивости. Что касается конкретных видов, то лишь немногие из них способны существовать в водоемах с разной соленостью, т. е. большинство водорослей — *стеногалинные виды*. *Эвригалинных видов*, способных существовать при разной солености, сравнительно немного (например, *Bangia*, *Enteromorpha*, *Dunaliella*).

Кислотность воды. Этот фактор также имеет большое значение для жизнедеятельности водорослей. Устойчивость разных таксонов водорослей к изменениям кислотности (pH) столь же различна, как и к изменениям солености. По отношению к кислотности среды выделяют виды, живущие в щелочных водах — *алкалифилы* и, живущие в кислых водах, при низких значениях pH — *ацидофилы*. Ацидофилами, например, является большинство *Desmidiáles*. Наибольшее видовое богатство десмидиевых водорослей наблюдается в эвтрофных и мезотрофных болотах, в условиях пониженной кислотности, однако некоторые десмидиевые могут встречаться и в щелочных водах с высокой минерализацией (например, *Closterium aserosum* (Schrank) Ehr., *C. leibleinii* Kütz.). Харовые, наоборот, преимущественно алкалифилы. Их наибольшее видовое разнообразие наблюдается в слабощелочных водах, однако некоторые из них (*Chara vulgaris* L. em. Wallr.) развиваются и в кислых водах, при pH 5,0.

Биогенные вещества. Наличие в среде макро- и микроэлементов, являющихся необходимыми компонентами тела водорослей, имеет решающее значение для интенсивности их развития.

Элементы и их соединения, относящиеся к макроэлементам (часто их называют *макротрофными биогенными веществами*), требуются организмам в сравнительно больших количествах. Особая роль среди них принадлежит азоту и фосфору. Азот входит в состав всех белковых молекул, а фосфор — обязательный компонент ядерного вещества, играющий значительную роль и в окислительно-восстановительных реакциях. Калий, кальций, сера и магний почти столь же необходимы, как азот и фосфор. Кальций в больших количествах используется морскими и пресноводными водорослями, отлагающими вокруг слоевищ «чехлы» из солей кальция (некоторые красные и харовые водоросли). Магний входит в состав хлорофилла, который является основным фотосинтезирующим пигментом водорослей большинства отделов.

Микроэлементы необходимы растениям в крайне малых количествах, но имеют огромное значение для их жизни, поскольку входят в состав многих жизненно важных ферментов. Причем, при небольшой потребности растений в микроэлементах их содержание в окружающей среде также незначительно. Микроэлементы нередко выступают как лимитирующие факторы. К ним относятся 10 элементов: железо, марганец, цинк, медь, бор, кремний, молибден, хлор, ванадий и кобальт. С физиологической точки зрения их можно разделить на три группы: 1) вещества, необходимые для фотосинтеза: марганец, железо, хлор, цинк и ванадий; 2) вещества, необходимые для азотного обмена: молибден, бор, кобальт, железо; 3) вещества, необходимые для других метаболических функций: марганец, бор, кобальт, медь и кремний.

Водоросли разных отделов имеют неодинаковые потребности в макро- и микроэлементах. Так, для нормального развития диатомовых водорослей необходимы довольно значительные количества кремния, который используется для постройки их панциря. При отсутствии или недостатке кремния панцири диатомовых истончаются, иногда до крайней степени.

Почти во всех пресноводных экосистемах к лимитирующим факторам относятся нитраты и фосфаты. В озерах и реках с мягкой водой к ним могут быть причислены также соли кальция и некоторые другие. В морских водоемах концентрация таких растворенных биогенных веществ, как нитраты, фосфаты и некоторые другие также низка, и они представляют собой лимитирующие факторы, в отличие от хлористого натрия и некоторых других солей. Низкие концентрации ряда биогенных веществ в морской воде, несмотря на то что они постоянно смываются в море, обусловлены тем, что время их жизни в растворенном состоянии довольно непродолжительно.

ФИЗИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ

Свет. Солнечное излучение имеет в жизни растений не меньшее значение, чем вода. Свет необходим растению как источник энергии фотохимических реакций и как регулятор развития. Его избыток, равно как и недостаток, может быть причиной серьезных нарушений развития водорослей. Следовательно, свет также является лимитирующим фактором при максимальной и минимальной освещенности. Каждый зависимый от солнечного излучения процесс осуществляется при участии определенных воспринимающих структур — *акцепторов*, в роли которых обычно выступают пигменты хлоропластов водорослей.

Распределение водорослей в толще воды в значительной степени определяется наличием света, необходимого для нормального фотосинтеза. Вода поглощает солнечное излучение гораздо сильнее, чем атмосфера. Длинно-

волновые тепловые лучи поглощаются уже у самой поверхности воды, инфракрасные — проникают в глубину на несколько сантиметров, ультрафиолетовые — на несколько дециметров (до метра), фотосинтетически активное излучение (длина световой волны около 500 нм) проникает до глубины 200 м.

Световой режим водоема зависит: 1) от условий освещения над поверхностью воды; 2) от степени отражения света ее поверхностью (при высоком стоянии солнца гладкая водная поверхность отражает в среднем 6 % падающего света, при сильном волнении — около 10 %, при низком стоянии солнца отражение столь значительно увеличивается, что большая часть света уже не проникает в воду: под водой день короче, чем на суше); 3) от степени поглощения и рассеивания лучей при прохождении через воду. С увеличением глубины освещенность резко убывает. Свет поглощается и рассеивается самой водой, растворенными веществами, взвешенными минеральными частицами, детритом и планктонными организмами. В мутных проточных водах уже на глубине 50 см освещенность такая же, как под пологом елового леса, где могут развиваться только самые теневыносливые виды высших растений, однако водоросли активно фотосинтезируют и на такой глубине. В прозрачных водах прикрепленные ко дну (бентосные) водоросли встречаются до глубины 30 м, а взвешенные в толще воды (планктонные) — до 140 м.

Слой воды выше границы обитания фотоавтотрофных организмов называется *эвфотической зоной*. В море граница эвфотической зоны обычно находится на глубине 60 м, изредка опускается до глубины 100—120 м, а в прозрачных водах океана — приблизительно до 140 м. В озерных, значительно менее прозрачных водах, граница этой зоны проходит на глубине 10—15 м, в наиболее прозрачных гляциальных и карстовых озерах — на глубине 20—30 м.

Оптимальные значения освещенности для разных видов водорослей варьируют в широких пределах. По отношению к свету выделяют гелиофильные и гелиофобные водоросли. *Гелиофильные* (светолюбивые) водоросли нуждаются в значительном количестве света для нормальной жизнедеятельности и фотосинтеза. К ним относится большинство синезеленых и значительное количество зеленых водорослей, обильно развивающихся в летнее время в поверхностных слоях воды. *Гелиофобные* (боящиеся, избегающие яркого света) водоросли приспособлены к условиям низкой освещенности. Например, большинство диатомовых водорослей избегает ярко освещенного поверхностного слоя воды и в малопрозрачных водах озер интенсивно развивается на глубине 2—3 м, а в прозрачных водах морей — на глубине 10—15 м. Однако далеко не все водоросли, живущие в условиях избыточной освещенности, нуждаются в больших количествах света, т. е. являются подлинно гелиофильными. Так, *Dunaliella salina* Teod. — обитатель открытых соленых водоемов и *Trentepohlia jolithus* (L.) Wallr., живущая на открытых скалах в горах, способны накапливать масла с избытком каротина, очевидно, играющие защитную роль, по сути являются не светолюбивыми, а светостойчивыми организмами.

У водорослей разных отделов в зависимости от состава пигментов — фоторецепторов, максимальная интенсивность фотосинтеза наблюдается при разной длине световых волн. В наземных условиях качественные характеристики света довольно постоянны, так же как интенсивность фотосинтеза. При прохождении через воду свет красной и синей области спектра поглощается и на глубину проникает зеленоватый свет, слабо воспринимаемый хлорофиллом. Поэтому там выживают в основном красные и бурые водоросли, имеющие дополнительные фотосинтезирующие пигменты (фикоцианы, фикоэригрины и пр.), способные использовать энергию зеленого света. Отсюда становится ясным огромное влияние света на вертикальное распределение водорослей в морях и океанах: в приповерхностных слоях,

как правило, преобладают зеленые водоросли, глубже — бурые, и на наиболее глубоководных участках — красные. Однако подобная закономерность не является абсолютной. Многие водоросли способны существовать в условиях крайне низкой, не свойственной им, освещенности, а иногда и в полной темноте. При этом у них могут происходить определенные изменения в пигментном составе или в способе питания. Так, у синезеленых водорослей в условиях низкой освещенности пигментный состав может изменяться в сторону преобладания фикобилинов (фикоциана, фикоэритрина), цвет трихомов при этом меняется от синезеленого к пурпурному. Представители многих отделов водорослей (например, Euglenophyta, Chrysophyta) способны при отсутствии света и избытке органических веществ переходить к сапротрофному способу питания.

Движение воды. Огромную роль в жизни водорослей, обитателей водных биотопов, играет движение воды. Абсолютно стоячей, неподвижной воды не существует, и следовательно, практически все водоросли — обитатели текучих вод. В любых континентальных и морских водоемах наблюдается относительно движение водорослей и водных масс, обеспечивающее приток питательных веществ и удаление продуктов жизнедеятельности водорослей. Только в особых крайних условиях водоросли окружены постоянным слоем воды — в толще льда, на поверхности почвы, в пустотах скал, на других растениях и пр. Движение воды в результате ветрового перемешивания наблюдается даже в небольших лужах. В крупных озерах существуют постоянные приливо-отливные течения, а также вертикальное перемешивание. В морях и океанах, образующих по сути единую водную систему, кроме приливо-отливных явлений и вертикального перемешивания, наблюдаются постоянные течения, имеющие огромное значение в жизни водорослей.

Температура. Диапазон температур, в котором может сохраняться жизнь, сравнительно узок: -200 — $+100$ °C. Водоросли являются организмами, которым свойственны, пожалуй, наиболее широкие диапазоны температурной устойчивости. Они способны существовать в крайних температурных условиях — в горячих источниках, температура которых близка к точке кипения воды, и на поверхности льда и снега, где температуры колеблются около 0 °C.

По отношению к температурному фактору среди водорослей выделяют: *эвритермные виды*, существующие в широком температурном диапазоне (например, зеленые водоросли из порядка Oedogoniales, стерильные нити которых можно найти в мелких водоемах с ранней весны до поздней осени), и *стенотермные*, приспособленные к очень узким, иногда экстремальным температурным зонам. К стенотермным относятся, например, *криофильные* (холодолобивые) водоросли, растущие только при температурах, близких к точке замерзания воды. На поверхности льда и снега можно встретить представителей различных таксонов водорослей: Desmidiaceae (например, Mesotaenium endlicherianum Näg., M. nivale Beck-Mann., Ancylonema nordensköldii Bergr), Ulotrichales (Raphydonema nivale (Lagerh.) Chod., виды рода Koliella), Volvocales (Chlamydomonas nivalis) и др. В окрестных снегах на Кавказе было обнаружено 55 видов водорослей, из которых 18 видов относились к зеленым, 10 — к синезеленым, 26 — к диатомовым и 1 вид — к красным [113]. В водах Арктики и Антарктики найдено 80 видов криофильных диатомовых водорослей. Всего известно около 100 видов водорослей, способных активно вегетировать на поверхности льда и снега. Эти виды объединяет способность выдерживать замерзание без нарушения тонких клеточных структур, и затем, при оттаивании, быстро возобновлять вегетацию, используя минимальное количество теплоты.

Водоросли, как уже указывалось выше, нередко выдерживают и высокие температуры, поселяясь в горячих источниках, гейзерах, вулканических озерах, в водоемах-охладителях промышленных предприятий и пр.

Такие виды называются *термофильными*. Предельные температуры, при которых удавалось находить термофильные водоросли, судя по разным источникам, колеблются от 35—52 до 84 °С и выше. Среди термофильных водорослей можно обнаружить представителей различных отделов, но подавляющее большинство их относится к синезеленым. Всего в горячих источниках обнаружено более 200 видов водорослей, однако облигатно термофильных видов среди них сравнительно немного. Большинство водорослей, обнаруженных в горячих источниках, способны выдерживать высокие температуры, но обильнее развиваются в условиях обычных температур, т. е. по сути являются *мезотермными* видами. Действительно термофильными можно считать только два вида: *Mastigocladus laminosus* Cohn. и *Phormidium laminosum* (C. Ag.) Gom., массовое развитие которых происходит при температуре 45—50 °С. Основная масса водорослей в целом мезотермные организмы, но среди них всегда можно выделить более или менее термофильные, развивающиеся в определенных температурных диапазонах.

Отношение водорослей к температурному фактору влияет на их вертикальное распределение в водоемах. В различных водоемах и водотоках вследствие поглощения солнечного излучения верхними слоями воды прогреваются только эти слои. Теплая вода обладает меньшей плотностью, чем холодная, а вызываемые ветром течения выравнивают ее плотность только до определенной глубины. С началом вегетационного сезона, сезона интенсивного солнечного излучения, в достаточно глубоких континентальных непроточных водоемах возникает очень устойчивая температурная стратификация водных толщ. В этих водоемах образуются ограниченные друг от друга массы воды: теплый и легкий поверхностный слой — *эпилимнион* и лежащая под ним масса более холодной и плотной воды — *гиполимнион*. Осенью вода в водоеме охлаждается и температурная стратификация исчезает. В морях и океанах также имеется постоянный слой температурного скачка. Водоросли могут развиваться только в эпилимнионе (а именно в эвфотической зоне), причем наиболее теплолюбивые и светолюбивые организмы поселяются в поверхностных хорошо прогреваемых слоях воды.

Влияние температуры на водоросли, развивающиеся в водной среде, необычайно велико. Именно температура определяет их географическое распространение. Так, виды бурой водоросли рода *Lessonia* встречаются только в пределах летней изотермы 10 °С, виды родов *Laminaria*, *Agarum*, *Alaria* не пересекают летней изотермы 20 °С, некоторые виды *Sargassum* обитают только при температуре 22—23 °С (Саргассово море). Даже в Балтийском море среди сообществ красных водорослей можно выделить менее теплолюбивые (*Furcellaria*, *Delesseria*, *Dumontia*), обитающие при температурах ниже 4 °С, и более теплолюбивые (*Nemalion*), обитающие при температурах выше 4 °С. В целом, за исключением широко распространенных эвритермных видов (например, некоторые *Fucales*), в распространении водорослей наблюдается *географическая зональность*: конкретные токсоны морских планктонных и бентосных водорослей приурочены к определенным географическим поясам. Так, крупные бурые водоросли (*Macrocystis*) доминируют в северных морях. По мере продвижения к югу все более заметную роль начинают играть красные водоросли, а бурые отходят на второй план. Отношение количества видов красных и бурых водорослей в арктических морях составляет 1,5, в проливе Ла-Манш — 2, в Средиземном море — 3, а у Атлантического побережья Центральной Америки — 4,6. Данное отношение является важной характеристикой зональности принадлежности бентической флоры.

Лабораторные исследования показали, что температурная устойчивость конкретных видов красных и бурых водорослей довольно велика, но их интенсивный рост происходит в довольно узком температурном диапазоне.

Среди зеленых водорослей также известны более и менее теплолюбивые

виды. Например, *Caulerpa prolifera* (Forsk.) Lamour. и *Cladophoropsis fasciculatus* (Kjellm) Børg приурочены к экваториальной зоне мирового океана, а *Codium Ritteri* S. et G., *C. petrocelidus* Kuck. — к северным широтам.

Хорошо выражена географическая зональность и у морских планктонных водорослей. Для морского тропического фитопланктона характерно значительное видовое богатство при очень низкой продуктивности. В планктоне тропических вод чрезвычайно богато представлены динофитовые и золотистые водоросли. Воды тропиков бедны диатомовыми водорослями, господствующими в северных морях.

Температурный фактор оказывает влияние и на вертикальное распределение морских планктонных и бентосных организмов.

Вертикальный оптимум произрастания морских водорослей как правило определяется комплексным воздействием теплового и светового режимов. Известно, что с понижением температуры интенсивность дыхания растений ослабевает быстрее, чем интенсивность фотосинтеза. Момент, когда процессы дыхания и фотосинтеза уравниваются друг друга называется *компенсационной точкой*. Условья, при которых устанавливается компенсационная точка являются оптимальными для развития конкретных видов водорослей. В северных широтах в связи с низкой температурой компенсационная точка устанавливается на больших глубинах, чем в южных. Таким образом, нередки случаи, когда одни и те же виды водорослей встречаются в северных широтах на больших глубинах, чем в южных.

Очевидно, что температура влияет на географическое распределение этих (и других) водорослей в первую очередь косвенным образом — ускоряя или замедляя темпы роста отдельных видов, что приводит к их вытеснению другими, растущими более интенсивно в данном температурном режиме [113].

Все перечисленные абиотические факторы действуют на развитие и распределение водорослей в комплексе, компенсируя или дополняя друг друга.

4.1.2. Биотические факторы

Водоросли, входя в состав экосистем, как правило связаны с остальными их компонентами множественными связями. Претерпеваемые водорослями прямые и косвенные воздействия, обусловленные жизнедеятельностью других организмов, относят к биотическим факторам.

Трофические факторы. В большинстве случаев водоросли в экосистемах выступают как продуценты органического вещества. В связи с этим важнейшим фактором, ограничивающим развитие водорослей в конкретной экосистеме, является наличие *консументов*, существующих за счет поедания водорослей. Например, развитие сообществ с доминированием видов рода *Laminaria* у Атлантического побережья Канады лимитируется численностью морских ежей, питающихся преимущественно этой водорослью. В тропических водах в зонах коралловых рифов встречаются районы, в которых рыбы полностью выедают зеленые, бурые и красные водоросли с мягкими слоевищами, оставляя несъеденными синезеленые водоросли с жесткими обызвествленными оболочками. Наблюдается нечто подобное влиянию интенсивного выпаса на луговые сообщества высших растений. Брюхоногие моллюски также в основном питаются водорослями. Ползая по дну они поедают микроскопические водоросли и проростки макроскопических видов. При массовом развитии этих моллюсков могут происходить серьезные нарушения в водорослевых сообществах литорали [113].

Алделопатические факторы. Влияние водорослей друг на друга нередко обусловлено различными алделопатическими связями. Бентосные водоросли, например, начинают оказывать взаимное влияние с момента

оседания и прорастания спор. Экспериментально доказано, что зооспоры *Lamipagia* не прорастают в соседстве с фрагментами слоевищ бурой водоросли из рода *Ascophyllum*.

Конкуренция. На развитии отдельных видов водорослей могут сказываться и отношения конкуренции. Так, виды рода *Fucales* обычно обитают в зоне приливов, подвергаясь периодическому (иногда до двух суток) пересыханию. Ниже, в постоянно затопляемой зоне, как правило располагаются плотные заросли других бурых и красных водорослей. Однако в тех местах, где эти заросли не очень плотные, *Fucales* произрастают и на большей глубине.

Симбиоз. Особый интерес представляют случаи сожительства водорослей с другими организмами. Чаще всего водоросли используют живые организмы как субстрат. По характеру субстрата, на котором поселяются водоросли обростаний, среди них выделяют *эпифиты*, поселяющиеся на растениях, и *эпизоиты*, живущие на животных. Так, на известнейших раковинах моллюсков нередко можно встретить виды родов *Cladophora* или *Oedogonium*, в обростаниях губок обычны некоторые зеленые, синезеленые и диатомовые водоросли. В сообществах обростаний между растением-хозяином и растением-обрастателем устанавливаются непрочные и кратковременные связи. Сложное и интересное явление эпифитизма до сих пор слабо изучено. Нередко об этом явлении говорят как о безразличном, при котором водоросли-обрастатели используют высшие растения и крупные водоросли только как субстрат, наравне с камнями, бетонными и деревянными сооружениями, днищами кораблей и т. п. Однако в то же время известно, что эпифиты по видовому богатству значительно превышают водоросли-обрастатели неорганических субстратов. Иногда для развития водоросли-обрастателя имеет значение состояние растения-субстрата. В частности, для *Oedogoniales* установлено, что наибольшее их видовое богатство наблюдается в обростаниях отмерших высших растений (манника, тростника, осок).

Водоросли могут жить также в тканях других организмов — как внеклеточно (в слизи, межклеточниках водорослей, иногда в оболочках мертвых клеток), так и внутриклеточно. Водоросли, живущие в тканях или в клетках других организмов называют *эндофитами*. Внеклеточные и внутриклеточные эндофиты из числа водорослей образуют довольно сложные симбиозы — *эндосимбиозы*. Для них характерно наличие более или менее постоянных и прочных связей между партнерами. Эндосимбионтами могут быть самые разные водоросли — синезеленые, зеленые, бурые, красные и другие, но наиболее многочисленны эндосимбиозы одноклеточных зеленых и желтозеленых водорослей с одноклеточными животными. Водоросли, участвующие в них, носят название *зоохлорелл* и *зооксантелл*.

Желтозеленые и зеленые водоросли образуют эндосимбиозы и с многоклеточными организмами — пресноводными губками, гидрами и пр. Свообразные эндосимбиозы синезеленых водорослей с простейшими и некоторыми другими организмами получили название *синцианозов*. Возникающий при этом морфологический комплекс называют *цианомом*, а синезеленые водоросли в нем — *цианеллами*. Нередко в слизи одних видов синезеленых водорослей могут поселяться другие виды этого отдела. Обычно они используют уже готовые органические соединения, образующиеся в изобилии при распаде слизи колонии растения-хозяина, и интенсивно размножаются. Иногда их бурное развитие приводит к гибели колонии растения-хозяина.

Более высокая ступень развития симбиотических отношений характеризуется строгим постоянством видов — компонентов симбиотической системы. Например, в слоевищах пресноводного поротника *Azolla filiculoides* Lam., независимо от того, где бы они ни развивались, всегда поселяются колонии строго определенного вида — *Anabaena azollae* Strassb. Все попытки заражения *A. filiculoides* представителями других родов или видов

синезеленых водорослей успеха не имели. Это свидетельствует о том, что между участниками данного симбиоза существует специфическая физиологическая взаимосвязь. В то же время, несмотря на существующую у этих симбионтов специализацию физиологических процессов, их морфологический облик не претерпевает сколько-нибудь серьезных изменений.

Обычно эндосимбиотический образ жизни приводит к изменению облика участников симбиоза. Так, у синезеленой водоросли *Arhanosarxa*, живущей в тканях морской губки *Arplisilla*, толщина оболочки значительно меньше, чем у свободноживущих видов синезеленых водорослей. Еще более серьезным изменениям подвергаются водоросли — внутриклеточные эндосимбионты: они утрачивают оболочку, строение их жгутиков упрощается, исчезает стигма, так что нередко становится невозможным установить таксономическую принадлежность водоросли. Нередко эндосимбионты формируют такие комплексы, симбиотическая природа которых устанавливается с большим трудом, лишь с помощью специальных цитологических исследований. Примером может служить симбиоз *Cyanofora* с *Glaucocystis*. Однако даже в таком развитом симбиозе оба партнера сохраняют индивидуальные черты. Об этом свидетельствует их способность к раздельному существованию на специально подобранных питательных средах, а также результаты исследований с помощью электронного микроскопа.

Среди симбиозов, образуемых водорослями, наибольший интерес представляет их симбиоз с грибами, известный под названием *лишайникового симбиоза*, в результате которого возникла своеобразная группа растительных организмов, получившая название «лишайники». Этот симбиоз демонстрирует уникальное биологическое единство, которое привело к появлению принципиально нового организма. Вместе с тем каждый партнер лишайникового симбиоза сохраняет черты той группы организмов, к которой он относится. Лишайники представляют собой единственный доказанный случай возникновения нового организма в результате симбиоза двух.

Исследование лишайников как симбиотических организмов дало толчок развитию теории формативного симбиоза [312], а затем и теории симбиогенеза [218]. В наши дни уже на новом уровне развития биологии эти идеи возрождены американской исследовательницей Л. Маргелис в ее гипотезе о происхождении эукариотической клетки [192]. Согласно этой гипотезе такие клеточные органеллы, как митохондрии, базальные тела жгутиков и пластиды эукариотических клеток, возникли из симбиотирующих в них прокариотических клеток синезеленых водорослей и бактерий. В качестве основного довода приводятся некоторые черты сходства в составе, строении и поведении перечисленных органелл и прокариот. Бесспорно, эти факты заслуживают самого пристального внимания, однако они еще очень далеки от того, чтобы их можно было считать безусловно доказанными (см. также раздел 8.5).

4.1.3. Антропогенные факторы

Как и всякое другое живое существо, человек как член биоценоза является биотическим фактором для остальных организмов экосистемы, в которой он находится. Прокладывая каналы и сооружая водохранилища, человек создает новые местообитания для водных организмов, нередко принципиально отличающиеся от водоемов данного региона по гидрологическому и тепловому режиму. В настоящее время уровень продуктивности многих континентальных водоемов часто определяется не столько природными условиями, сколько общественными и экономическими отношениями. Сбросы сточных вод нередко приводят к обеднению видового состава и гибели водорослей или к массовому развитию отдельных видов. Первое происходит при сбросе в водоем токсических веществ, второе — при обогащении

водоема биогенными веществами (особенно соединениями азота и фосфора) в минеральной или органической форме — т. н. *антропогенное эвтрофирование водоемов*. Во многих случаях стихийное обогащение водоема биогенными веществами происходит в таком масштабе, что водоем как экологическая система оказывается перегруженным ими. Следствием этого является чрезмерное бурное развитие водорослей — «цветение воды» (см. разд. 6.5). На водоросли, особенно аэрофитные и почвенные, могут оказывать влияние и атмосферные выбросы токсических промышленных отходов. Часто последствия произвольного или целенаправленного вмешательства человека в жизнь экосистем имеют необратимый характер (см. разделы 5 и 6).

4.2. 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.

4.2.1. Планктонные водоросли

Термин «планктон» по первоначальному определению означал совокупность организмов, парящих в воде¹. 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).

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 водоемах². 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 — ап-

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 *альоугруппировках*.

² Смену видового состава фитопланктона континентальных водоемов по сезонам нередко называют сезонной сукцессией видов.

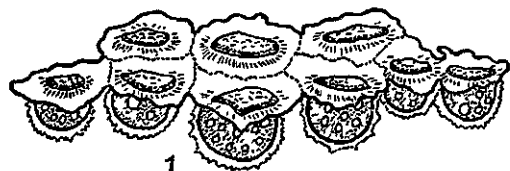
реле, когда уровень солнечного излучения становится достаточным для фотосинтеза водорослей даже подо льдом. В это время появляются довольно многочисленные мелкие жгутиковые — эвгленовые, динофитовые, золотистые, а также холоднолюбивые диатомовые. В период от вскрытия льда до установления температурной стратификации, что обычно бывает при прогреве верхнего слоя воды до 10—12° С, начинается бурное развитие холодолюбивого комплекса диатомовых. Летом, при температуре воды выше 15° С, 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).

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.

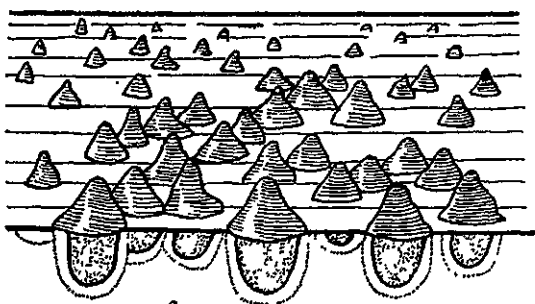
Морской фитопланктон состоит в основном из диатомовых и динофитовых водорослей. Из диатомовых особенно многочисленны представители класса *Centrophyceae*, в частности виды родов *Chaetoceros* Ehr., *Rhizosolenia* Ehr., *Thalassiosira* Cleve, *Corethron* Castr., *Planktoniella* Schütt и некоторые другие, 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 — *Coccolithophoridophycidae*, 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 фитопланктонов, 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.



1



2

Рис. 4.1. Водоросли нейстона: парашюты *Kremastochrysis pendens* (1) и *Kremastochloris* sp. (2), плавающие на поверхности воды, с висющими под ними клетками

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 *Chloococcales*), отдельные виды желтозеленых и диатомовых.

Некоторые нейстонные водоросли имеют характерные приспособления для существования у поверхности воды. У видов рода *Nautilococcus* — это слизистые парашюты, удерживающие их на поверхностной пленке, у *Kremastochrysis* — чешуйчатый парашют (рис. 4.1, 1), у одного вида зеленых водорослей такой микроскопический парашютик выступает над поверхностью натяжения воды в виде конусовидного колпачка (рис. 4.1, 2).

4.2.2. Бентосные водоросли

К бентосным (донным) организмам относится совокупность организмов, приспособленных к существованию в прикрепленном или неприкрепленном состоянии на дне водоемов и на разнообразных предметах, живых и мертвых организмах, находящихся в воде.

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 движения 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 макрокопические 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., *Gyrosigma*, *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); *эндифиты*, 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, *Korschikovella* 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 *Hydrurus* Ag. и др.

Эпипелиты. Преимущественно эпипелиты неприкрепленные водоросли либо расстилающиеся по дну, связывающие и укрепляющие субстрат. Часто они представлены свободно подзающими 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 эпипелитов и эпипелитов служат специальные образования — подошва, ножка, стопа, слизистый тяж или слизистая подушечка, валик и т. п., иногда пропитанные гидроксидом железа (III) и окрашенные в бурый цвет.

Эндифиты. Наиболее распространенным эндифитным видом является *Chlorochytrium lemnae* Cohn, обитающий в теле ряски *Lemna trisulca* L. Определенную тенденцию к эндифитизму проявляют также *Chromulina rosanoffii* Butsch., *Muxochloris sphagnicola* Pasch., *Chlamydomyxa labyrinthoides* 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 *Gyrodinium*, *Blastodinium*, *Syndinium*, *Ichthyodinium*, *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 *Suaeporhoga 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 (дианеллы 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., *Hydurgurus* 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* Borg., *Cocconeis* Ehr. и др.).

Многие организмы перифитона, например, зеленые водоросли родов *Arpicystis* 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 mucicolus* Korsch. поселяется в слизи *Coleochaete pulvinata* A. Br., *Chlorangiochaete epiphytica* Korsch. — в слизи на поверхности нити *Chaetophora tuberculata* (Roth) Agardh., виды рода *Pogochloris* Pasch. — на *Sphagnum*. Среди организмов перифитона есть виды, живущие на различных планктонных организмах. Так, *Stylosphaeri-*

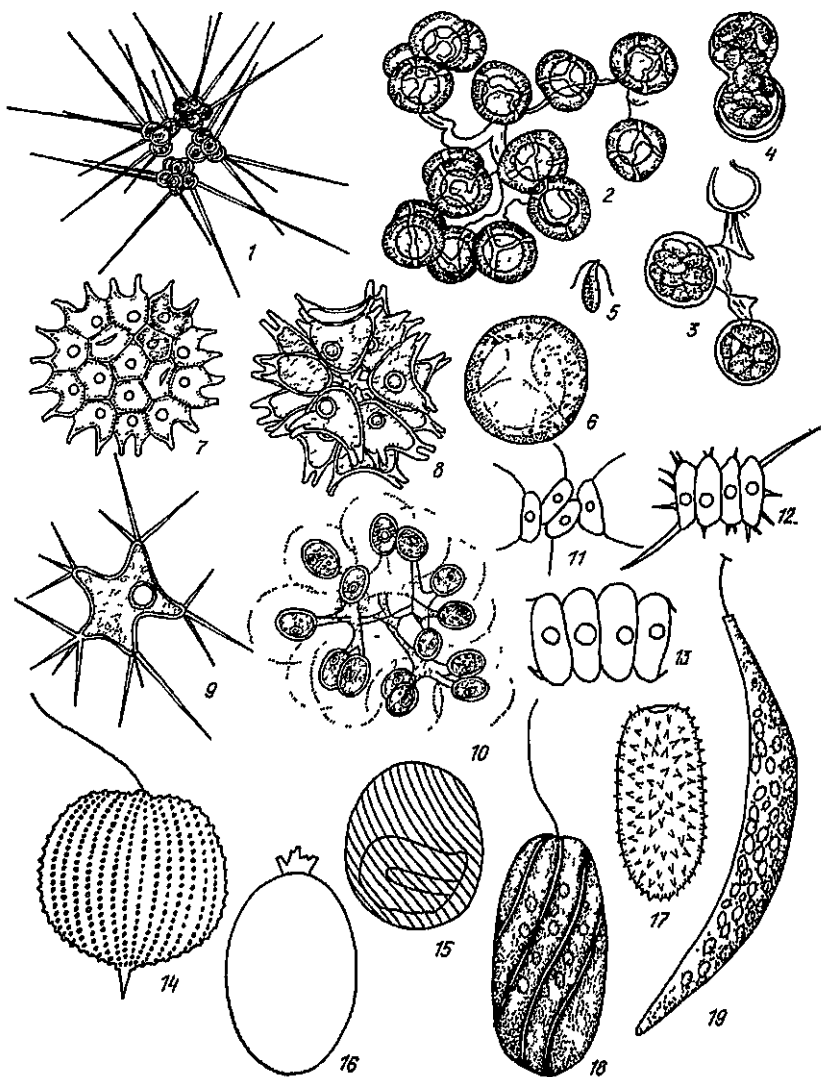


Рис. 4.2. Представители Chlorococcales и Euglenophyta, развивающиеся в разных биотопах:

1 — *Micractinium pusillum* Fres.; 2–6 — *Helcochloris pallida* Korsch.; 7 — *Pediastrum boryanum* (Turp.) Menegh.; 8 — *Sorastrum spinulosum* Nag; 9 — *Polyedriopsis spinulosa* (Schmidle) Schmidle, 10 — *Dictyosphaerium tetrachotomum* Printz; 11 — *Scenedesmus intermedius* Chod. var. *balatonicus* Hortob; 12 — *S. gutwinski* Chod. var. *heterospina* Bodrogl.; 13 — *S. microspina* Chod.; 14 — *Phacus monilatus* Stokes; 15 — *Lepocincis globula* Perty; 16 — *Trachelomonas bernardinensis* W. Vischer em. Deil. f. *acaudata* Vetrova; 17 — *T. conica* Playf. var. *ornata* Asaul; 18 — *Gyropaigne kosmos* Skuja; 19 — *Menoidium tortuosum* (Stokes) Senn

dium stipitatum (Bach.) Geitl. et Gim. поселяется на *Woronichinia naegiliana* (Ung.) Elenk., *Apodochloris simplicissima* (Korsch.) Komárek 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., *Marcochloris* 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 (рис. 4.2). 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.).

4.2.3. Водоросли горячих источников

Водоросли горячих вод вегетируют при температуре 35—52 °С, а в отдельных случаях до 84 °С 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).

4.2.4. 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 nordenskiöldii* Berg. Эти водоросли находятся в поверхностных слоях снега или льда и интенсивно размножаются в талой воде при температуре около 0 °С. Лишь немногие из них имеют стадии покоя, большинство лишены каких-либо специальных морфологических приспособлений для перенесения низких температур (см. также раздел 4.1).

4.2.5. 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 — *гипергалобы*, 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 $250 \cdot 10^8$ 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., *Aphanothece 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., *Surirella* Turp., *Navicula* Bory, *Synechococcus* Näg., *Oscillatoria* Vauch. и др. (см. также раздел 4.1).

4.3. Водоросли вневодных местообитаний

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*, *эдафотфильные* и *литотфильные* с более дробным делением внутри каждой группы.

4.3.1. Аэрофильные водоросли

Основной жизненной средой аэрофильных водорослей является окружающий их воздух. Типичные местообитания — поверхность различных внепочвенных твердых субстратов, не оказывающих на бионтов 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, прибоа 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 исклю-

чительно 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., *Chroothese* 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 *Trentepohlia 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., *Aphanothese* Näg. em. Elenk., *Plectonema* Thur., *Nostoc* Adanson. Диатомовые водоросли редко находят на коре деревьев; встречаются представители родов *Hantzshia* Grun., *Navicula* Borg 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 *Mesotenum* Näg., *Penium* Gréb. и др.) и желтозеленых водорослей, поселяющихся среди сфагновых мхов. Можно наблюдать черпатовато-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» (на скальные пленки и корочки) на кристаллических породах различных горных массивов. В рухляке, скапливаемом 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-синие-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.

4.3.2. 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 оберток, 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 воздушно-сухом 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 $+84$ °С 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 $60-80$ °С. 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 рН, 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 УССР 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, пиррофитовых, 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 эдафотфильных 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.

4.3.3. 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 каменной 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 (эндолитифитон) [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.

4.4. Вопросы географии водорослей

Вопросы географии водорослей разработаны еще крайне слабо. Особенно это касается водорослей континентальных водоемов. Тем не менее уже сейчас накоплен довольно большой материал по отдельным группам, позволяющий достаточно полно осветить некоторые аспекты географии водорослей.

Благодаря широкой приспособленности к разнообразным условиям существования, водоросли распространены по всему земному шару повсеместно. От полярных широт до тропиков, от глубин океанов до высоких гор в несколько тысяч метров над уровнем моря, в воде и на суше, в снегу, льдах и горячих источниках — всюду встречаются водоросли.

Пути распространения водорослей, как и других растений, весьма многообразны и в достаточной мере обеспечивают повсеместное расселение их зародышей. Морские течения разносят их по морям и океанам, реки — с одной части континента на другую. Такую же роль отчасти выполняют и рыбы, особенно мигрирующие, совершающие длинные пути для нереста, так как обнаружено, что некоторые планктонные водоросли нередко застревают у них в жабрах. Выброшенные на берег и высохшие, вместе с пылью и илом, водоросли разносятся по воздуху ветром и птицами. Животные неизбежно переносят их с одного места водопоя на другое.

В различных местообитаниях водоросли создают разнообразные экологические группировки — сообщества, характеризующиеся более или менее определенным составом слагающих их видов, приспособленных к определенной амплитуде экологических факторов (см. разделы 4.1, 4.2, 4.3).

Кроме приуроченности разных видов к тем или иным местообитаниям, в географическом распределении водорослей также имеются определенные закономерности, связанные с общим комплексом внешних условий, меняющихся в зависимости от географического положения.

ГЕОГРАФИЯ МОРСКИХ ВОДОРΟΣЛЕЙ

Географическая зональность распространения особенно отчетливо выражена у морских бентосных водорослей, и наиболее общим ее выражением является распределение видового разнообразия по широтным зонам. Обычно в теплых морях, где условия более благоприятны, чем холодных, мы находим

и большее количество видов, что видно из следующих цифр: в Карском море обнаружено всего 55 видов бурых, красных и зеленых донных водорослей, в Баренцевом — 172, в Средиземном — 423, в Малайском архипелаге — 860, а в Антарктике — только 63 вида.

Географическая зональность распределения водорослей в общем виде проявляется в том, что в относительно холодных морях преобладают бурые водоросли (40—43 %) по сравнению с зелеными (12—13 %), а в теплых — наоборот (18 % бурых и 24 % зеленых), тогда как количество красных водорослей изменяется не столь значительно — 46 % в холодных морях и 58 % в теплых, хотя и среди них широко проявляется специфическая приуроченность к определенным географическим зонам.

Четко выражена приуроченность отдельных видов и целых систематических групп к определенным географическим районам. Так, виды рода *Fucus* характерны для литорали северных морей, *Macrocystis* — для побережья Тихого океана. И, вообще, многие виды имеют вполне определенные области распространения, не встречаясь в других местах.

Наряду с этими среди морских водорослей имеется много видов, встречающихся повсеместно. Например, обширным ареалом характеризуются большинство видов порядка *Ulvales*, обитающих в морях. Существует мнение о широком, вплоть до космополитного, распространения многих из них. Приспособленность *Ulvales* к жизни в различных географических условиях объясняется комплексом их физиологических и биологических особенностей. Многие из них способны в различной форме переживать неблагоприятные условия, плодоносить на разных стадиях морфологического развития, изменять характер размножения и смену форм развития. Слабая дифференцированность слоевища ульвовых определяет способность отдельных его частей и даже отдельных клеток к длительной самостоятельной вегетации и даже к плодоношению. Это свойство отчасти объясняет распространение видов *Ulvales* на большие расстояния. Поскольку *Ulvales* однолетние или сезонные формы, они скорее, чем многолетние, могут найти благоприятные условия для вегетации в различных географических районах. Все эти особенности способствуют широкому расселению их в морях Мирового океана. В частности виды порядка *Ulvales* в морях СССР, расположенных в европейской и азиатской частях страны, представлены одними и теми же видами, подвидами или замещающими видами. Причем их видовой состав, морфологическое разнообразие и обилие изменяются от низких широт к высоким параллельно как в европейских, так и в азиатских морях СССР. В этом отношении Черное море имеет очень много сходства с Японским, в частности с заливом Петра Великого, Белое — с Охотским и т. д.

ГЕОГРАФИЯ ПРЕСНОВОДНЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ

Одним из важных аспектов географии пресноводных водорослей является вопрос об их космополитном распространении. До недавнего времени среди большинства ботаников-географов было распространено мнение, что пресноводные водоросли, особенно одноклеточные, являются космополитами или убиквистами. В защиту этого мнения приводились различные аргументы. Существенным обстоятельством, способствующим более широкому распространению водорослей по сравнению с высшими растениями, является среда обитания водорослей. Вода как среда обитания гораздо менее зависит от климатических факторов, чем воздух, и более постоянна. К тому же, растения, живущие в воде, должны быть приспособленными только к одной среде, в то время как растения, живущие на суше, приспосабливаются к двум средам — воздуху и почве. Все это, несомненно, способствует большей протяженности ареалов водных растений.

Постоянство воды как среды обитания большинства водорослей приводит к тому, что особо важное значение в их распространении приобретают

специальные условия их биотопов, т. е. экологические факторы, которые в водоемах даже одной климатической зоны бывают различными. Среди низших водорослей существует немало убиквистов, обитающих в водоемах разнообразных типов и поэтому широко распространенных, часто независимо от климата. Таковы, например, виды рода *Scenedesmus*. Однако хорошо известно, что многие низшие водоросли развиваются только в узких пределах колебаний физико-химических условий среды, вследствие чего они могут даже служить своего рода биологическими индикаторами, т. е. показателями условий, существующих в водоеме (см. раздел 6.4 и Приложение 3).

Другим аргументом, выдвигаемым в защиту космополитизма пресноводных водорослей является факт отсутствия у многих низших водорослей полового воспроизведения. Предполагают, что при этом темп видообразования снижается, вид имеет тенденцию оставаться постоянным и, в связи с этим, получает более широкое географическое распространение. Считают, что именно поэтому среди организмов, которым присуще только или преимущественно бесполое размножение, число видов с обширными ареалами больше, чем среди организмов, размножающихся строго сексуально. Однако эти рассуждения не подтверждаются фактами, так как установить зависимость между способом размножения (полового или бесполого) и протяженностью ареала не удается.

Рассмотренным выше аргументам в пользу космополитизма пресноводных водорослей можно противопоставить факт существования довольно значительного числа видов, приуроченных к разным географическим районам или обладающих весьма ограниченным ареалом. Хорошо известным (но далеко не единственным) примером водоема, богатого эндемиками, может служить озеро Байкал, во флоре которого обнаружено 9 эндемичных видов рода *Draparnaldia* Borg, 6 — *Chaetophora* Schrank, 3 — *Cladophora* Kütz. и множество видов диатомовых. По отношению к последним количество эндемиков здесь колеблется от 10 до 30 %. Если даже считать, что при дальнейшем пополнении пробелов в еще слабо исследованной флоре диатомовых многие эндемичные виды окажутся в действительности более широко распространенными, то все же едва ли можно сомневаться в том, что явление эндемизма у диатомовых водорослей встречается не так уж редко. Ф. Гесснер и Р. Кольбе [435] утверждают, что число космополитов среди диатомовых водорослей невелико. А. П. Жузе [114] отмечает, что распространение диатомовых в общем показывает определенную зависимость от географических причин, хотя среди них есть и космополиты.

Применительно к разным группам низших водорослей вопрос об их географическом распространении решается по-разному. Согласно М. Лефевру [527], пресноводные перидинейи не являются космополитами и многие их виды очерчены географически. По данным Е. Бижара [347], среди видов рода *Pediastrum* только часть встречается повсеместно, тогда как другие имеют ограниченный ареал. Вопрос о географии синезеленых водорослей в свое время подробно рассматривался А. А. Еленкиным [112]. Он справедливо оспаривал необоснованную точку зрения о космополитизме большинства синезеленых водорослей и убедительно показал плодотворность в ряде случаев применения географического метода к выявлению видов этого отдела. Особенно важными представляются соображения А. А. Еленкина о наличии т. н. полувикирирующих видов синезеленых водорослей (редких в Западной Европе, но господствующих в СССР), и его указание на то, что при формальной возможности отождествления многих видов с западноевропейскими, они все же сплошь и рядом показывают более или менее крупные отличия от них, на выявление которых и должно быть обращено внимание альгологов.

Можно утверждать, что закономерности географического распределения достаточно отчетливо выступают и у *Desmidiaceae*. Многие виды этого

порядка приурочены к определенным географическим районам и могут быть отнесены к эндемикам. В тропиках встречается ряд видов и даже родов, которые до сих пор не обнаружены в других частях земного шара (например, роды *Phymatodocis* Nordst., *Ichtyocercus* West). Род *Streptonema* Wall. из *Desmidiaceae* известен лишь в Индии, *Amscottia* Grönbl. в Бразилии. Другие роды, например, *Pleurotaenium* Näg. имеют преимущественное распространение в тропических странах. Среди одноклеточных родов *Desmidiaceae* имеется большое число видов, которые известны только в тропиках. Например, в Бразилии число космополитов из *Desmidiaceae* очень ограничено. В основном здесь произрастают специфические для Бразилии виды. В то же время исследование в бразильских пробах представителей *Volvocales* и *Chlorococcales* показало, что за немногими исключениями, здесь встречаются космополиты. Значительным числом эндемичных видов *Desmidiaceae* характеризуется также остров Мадагаскар. На некоторых океанических островах, находящихся на больших расстояниях от материков, многие *Desmidiaceae* отсутствуют. Например, на Азорских островах не обнаружены виды рода *Micrasterias* Ag. Большое количество эндемичных видов (более 50 %) указывается для видов рода *Dunaliella* Teod. Узкоэндемичный характер распространения имеют все пресноводные виды десмидиевых, большинство морских видов, а также ряд гипергалинных видов австралийских и туркменских.

Отмечено зональное распределение определенных сообществ водорослей, особенно из диатомовых и *Desmidiaceae* в районах Арктики [69, 170, 436]. В водоемах Западной Сибири также обнаружена широтная зональность в распределении водорослей. Причем здесь зональность проявляется не только в различии видового состава сообществ, но и в особенности развития и продуктивности водорослей.

При подробном изучении отдельных видов *Desmidiaceae* можно легко установить различие состава их сообществ в разных флористических областях мира. Так, например, сообщества *Desmidiaceae* альпийских болот в горах отличаются от таковых в небольших низменных водоемах. Особые сообщества *Desmidiaceae* образуются в узких влажных ущельях и на голых или моховых поверхностях скал, обрызгиваемых водопадами. На равнинах, где создаются сходные с горными экологические условия, образуются сходные ассоциации *Desmidiaceae*. Поэтому горные, или альпийские, виды встречаются также на равнинах, в олиготрофных болотах или в более высоких широтах.

В пользу наличия зависимости распределения водорослей от географических и экологических факторов говорит и возможность фитогеографического районирования континентальных водоемов по альгофлоре. В этих случаях речь идет, правда, не о географических границах расселения отдельных видов, но несомненно, что сама возможность такого районирования говорит в пользу того, что такая зависимость существует.

Весьма интересная трактовка проблемы географического распространения водорослей континентальных водоемов принадлежит Н. Н. Воронихину [61—63], который полагал, что один и тот же вид в разных географических районах различается по входящим в его состав *элементарным расам*, или вариантам. Схожую мысль относительно высших растений высказывал и Н. И. Вавилов [31]. Изучение элементарных рас очень перспективно с точки зрения флористической альгологии, причем особое значение приобретает сравнительное исследование местных флор районов, различающихся климатически, а также параллельные исследования в одноименных биотопах разных областей [61]. Кроме того, при современном уровне систематики водорослей трудно гарантировать, что тот или иной вид, найденный в одном регионе, действительно идентичен встречаемому в другом регионе, так как в этих случаях не исключена возможность конвергенции. Весьма возможно, что при значительном морфологическом сходстве, не

дающем права говорить о разных видах, в пределах широко распространенных форм имеется ряд различных физиологических рас, приуроченных к разным частям ареала. Нельзя забывать и о видах-двойниках — вопрос совершенно не изученный у водорослей.

В последнее время, в связи с использованием приемов сравнительной флористики получены интересные данные, подтверждающие наличие определенных закономерностей в географическом распространении водорослей. Так, сравнение систематической структуры флор *Desmidiaceae* двух горных стран (Украинских Карпат и Крыма) и трех физико-географических областей равнинной части СССР показало не только сходство, но и различие в соотношении ведущих родов, слагающих богатство данных флор. Сходные соотношения ведущих родов равнинной части СССР свидетельствуют о единстве систематической структуры сравниваемых флор и наличии общих региональных факторов, обуславливающих особенности структуры флор этих частей. Некоторые различия в этих соотношениях подчиняются определенным географическим закономерностям. Прежде всего, наблюдается повышение роли господствующих родов в сложении флор *Desmidiaceae* в направлении с севера на юг, а именно: Украинское Полесье — 59,0 %; Лесостепь — 61,4; Степь — 68,0 %. Постепенно, с севера на юг, уменьшается общая доля родов *Euastrum* Ehr., *Staurodesmus* Teil., *Cosmoastrum* Pal.-Mordv., *Raphidiastrum* Pal.-Mordv., *Spondylosium* Bréb. и увеличивается доля родов *Micrasterias* C. Ag., *Penium* Bréb. Несомненно, что указанные закономерности определяются общими зональными климатическими факторами. Сходные результаты были получены при исследовании флор других регионов СССР на примере других водорослей.

Таким образом, наличие определенных ботанико-географических закономерностей в распространении пресноводных водорослей, подтверждено многочисленными исследованиями; представление о космополитизме большинства пресноводных водорослей следует считать ошибочным.

ГЕОГРАФИЯ ПОЧВЕННЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ

Определенным закономерностям зонального характера подчинено распространение почвенных водорослей. В данном случае зональность проявляется в распространении сообществ. На больших континентах с равнинным рельефом, в частности на территории СССР, хорошо выражена зональность в распределении почв и растительности, которая находит отражение и в зональности водорослевых сообществ. По мере перехода от одной почвенно-растительной зоны к другой меняются состав и количество почвенных водорослей, характер их приспособления к жизни в почве. При этом в составе сообществ наблюдаются определенные закономерные изменения. Наряду с убиквидами, встречающимися повсюду, в разных почвах получают преобладание разные группы водорослей. Из всех зональных почв наибольшим разнообразием водорослей отличаются дерново-подзолистые; здесь обнаруживаются разнообразные синезеленые, зеленые, желтозеленые и диатомовые, причем зеленые и синезеленые представлены равным числом видов. К северу и к югу от мест залегания этих почв уменьшается общее число видов водорослей; к северу — главным образом за счет диатомовых и синезеленых, к югу — за счет зеленых, желтозеленых и диатомовых. Одновременно изменяется относительная роль отдельных систематических групп в формировании сообществ. Роль зеленых, которые господствуют в тундровых почвах и сильно развиты в почвах дерново-подзолистой зоны, неуклонно уменьшается с севера на юг; одновременно уменьшается и число видов синезеленых.

Есть некоторые сведения и о вертикальной зональности распределения почвенных водорослей в горных массивах. Так, на Западном Памире с изменением почв и растительности по мере увеличения высоты от 2400 до

3930 м н. у. м. уменьшается разнообразие водорослей. В Апеннинах Центральной Италии наибольшее разнообразие водорослей с доминированием синезеленых обнаружено в почве высокогорного пастбища на высоте 2500 м н. у. м. Здесь же отмечена и наибольшая численность — 1 млн 399 тыс. зачатков водорослей в 1 г почвы. Из них 50 % синезеленых, 48 % диатомовых и 2 % зеленых. На меньших высотах, особенно в зоне лесов на кислых почвах, повышается численность зеленых водорослей за счет снижения роли синезеленых. На больших высотах, при переходе к нивальному поясу, численность водорослей также уменьшается. В Восточных Альпах, при движении вверх от 3000 до 3800 м н. у. м., обнаружено редкое сокращение числа видов водорослей.

В описанных случаях зональная смена сообществ водорослей обусловлена совокупным влиянием нескольких взаимообусловленных факторов: климатических условий, свойств почвы и состава растительности. Таким образом, в горных местностях сообщества почвенных водорослей особенно разнообразны в связи с разнообразием почв, растительности и микроклиматических условий.

В целом, если сравнивать флористические списки водорослей, выявленных в почвах разных стран, то обнаруживается их значительное сходство. Однако сравнение водорослевых сообществ дает четкую картину приуроченности отдельных группировок водорослей к определенным почвенно-климатическим условиям, т. е. к определенным биогеоценозам. Можно полагать, что географическое распространение почвенных водорослей подчиняется законам распространения высших растений [62].

Следует подчеркнуть, что далеко не все почвы и растительные формации земного шара изучены в альгологическом отношении. Более подробное исследование почвенных водорослей несомненно углубит представления о закономерностях развития водорослей в различных целинных почвах.

ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ ЭЛЕМЕНТ ФЛОРЫ

Следующим не менее важным аспектом географии водорослей является вопрос об установлении ареалов отдельных видов водорослей и применимости к водорослям такого фитогеографического понятия, как географический элемент флоры, который характеризуется типом ареала. Следует подчеркнуть, что для водорослей морей и океанов фитогеографическая принадлежность видов устанавливается гораздо легче, чем для пресноводных. Фитогеографический анализ водорослей морей является обязательным элементом анализа морской флоры. Такой анализ в значительной мере облегчается наличием разработанного фитогеографического (зонального) районирования прибрежной полосы Мирового океана [121]. Для континентальных водоемов такого районирования нет в связи с отсутствием сведений об ареалах многих видов пресноводных водорослей, что объясняется недостаточной изученностью флоры водорослей многих территорий земного шара. Однако некоторый опыт установления ареалов хорошо изученных видов пресноводных водорослей и определения их фитогеографической принадлежности уже имеется.

Интересные закономерности отмечены в географическом распространении водорослей порядка *Desmidiaceae* в районе Полярного Урала [170]. Там наблюдается постепенное снижение с запада на восток роли видов атлантического или океаническо-маритимного комплекса и повышение роли видов *Micrasterias* в южном или западном направлении. В материалах из этого района обнаружено много видов порядка *Desmidiaceae* с аркто-альпийским типом распространения. Наблюдения над *Fuustrum montanum* W. et G. S. West, который первоначально был определен как аркто-альпийский вид, показали, что на самом деле этот вид имеет бореально-альпийский

тип распространения. Он встречается не только в высокогорных областях Британских островов и Фенноскандии, но и Голландии, северных областей ФРГ и ГДР, Швеции, а также в Альпах, Татрах, а в Болгарии и на Корсике был обнаружен на высоте 2000 м н. у. м. Здесь можно провести параллель с аналогично распространёнными высшими растениями, которые рассматриваются в качестве ледниковых реликтов.

Исследования в данной области внесли новое в представления об аркто-альпийских видах *Desmidiaceae* [566]. Некоторые виды этого порядка, рассматриваемые как арктические или аркто-альпийские, были найдены в тропиках и субтропиках, в горах на высоте 1000 м н. у. м. и ниже. Полагают [566], что эти виды происходят из северных районов земного шара и их следует рассматривать как пришельцев и останцев. Продвинутое на протяжении геологических эпох на экватор, они сохранились здесь лишь в горных районах, где существует суровый климат.

Первая попытка классификации географических элементов на примере *Desmidiaceae* сделана при анализе флоры УССР [242]. Приведенные выше факты о проявлении широтной зональности в географическом распространении водорослей позволили положить в основу географического анализа флоры *Desmidiaceae* УССР зональный принцип классификации географических элементов, приняв классификационную схему географических элементов, разработанную для лишайников [238]. Для флоры *Desmidiaceae* УССР установлено 8 географических элементов: аркто-альпийский, montанный, бореальный, бореально-монтанный, бореально-арктический, неморальный, pontический и мультирегиональный. Как видно из названий этих географических элементов они выделены на основе современных ареалов видов и в зависимости от той растительно-климатической зоны, в которой они наиболее распространены. Дальнейшие исследования в этом направлении, несомненно, приведут к важным и интересным выводам, позволят решить многие вопросы географии водорослей.

5. РОЛЬ ВОДОРΟΣЛЕЙ В ПРИРОДЕ

Повсеместно распространенные в природе водоросли входят в состав разнообразных гидро- и геобиоценозов, вступая в различные формы взаимовязей с другими организмами, принимая участие в круговороте веществ. В триаде групп организмов, осуществляющих круговорот веществ в природе (*продуценты* — *консументы* — *редуценты*), водоросли вместе с аутотрофными бактериями и высшими растениями составляют звено продуцентов, за счет которого существуют все остальные бесхлорофилльные нефотосинтезирующие организмы нашей планеты.

РОЛЬ ВОДОРΟΣЛЕЙ В БАЛАНСЕ ЖИВОГО ВЕЩЕСТВА

Роль водорослей в общем балансе живого вещества Земли определяется их количественным развитием, которое колеблется в больших пределах в зависимости от условий конкретного местообитания и сезона года. Так, биомасса фитопланктона в арктических морях может достигать 6—14 г/м³ воды, в Каспийском море в среднем равна 1—3 г/м³, а в приустьевой зоне поднимается до 100—140 г/м³, в Азовском — в летние месяцы — до 270 г/м³. В днепровских водохранилищах при «цветении» воды в летние месяцы биомасса водорослей может составлять 500 г/м³ [265] и более [201].

Донные водоросли в Баренцевом море у Мурманского побережья дают 4,5—15 кг сырой массы на 1 м², в отдельных случаях — до 30 кг/м², в Черном море их биомасса в среднем составляет 3 кг/м². У побережья Шотландии биомасса морских водорослей варьирует в пределах 20—45 т/га,

в некоторых районах Антарктиды она составляет в среднем 70 т/га, у Калифорнийского побережья — 100 т/га. В пресных водоемах биомасса донных водорослей обычно меньше, и только в случаях массовых разрастаний видов *Cladophora* сырая масса может составлять около 3 кг/м².

Благодаря высокой скорости самовозобновления продукция водорослей (определяемая как прирост биомассы организмов за определенный промежуток времени в расчете на единицу площади) иногда во много раз превышает их биомассу. Годовая продукция фитопланктона в Баренцевом море определяется в 30—50 т органического вещества (в сырой массе) на гектар, донных водорослей — до 231 т/га. В Черном море продукция донных водорослей несколько ниже: от 77 т/га в год в открытом море до 170 т/га в год в защищенных местах. Суточная продукция океанов колеблется от сотых долей грамма до 3 г связанного углерода на 1 м². Самые высокие значения продукции были зарегистрированы у западного побережья Южной Африки в водах Бенгальского течения: 6 т С/га в год. Самые низкие значения отмечаются в тропических районах океанов: 1—2 кг С/га в год.

Продуктивность пресных водоемов (особенно по фитобентосу) значительно ниже, чем морей и океанов. Во вневодных местообитаниях продукционная роль водорослей обычно несоизмерима с ролью высших растений, хотя продукция почвенных водорослей по первым приблизительным расчетам составляет 54—642 кг/га в год, во много раз (на 720—32 000 %) превышая их биомассу в почве [327]. Тем не менее основной вклад в общую продукцию органического углерода на Земле принадлежит водорослям, обитающим в воде, где их место и роль в биоценозах сравнимы с таковыми высших растений на суше.

Средняя первичная продукция (продукция первичного звена пищевой цепи водного биоценоза, которое представлено водорослями) океанов, определенная радиоуглеродным методом, составляет 550 кг С/га в год [659]. Она в 2,5 раза меньше по сравнению с продуктивностью суши. На суше такая продуктивность отмечается лишь в пустынях. Однако благодаря необозримым просторам Мирового океана, занимающего свыше 70 % поверхности Земли, суммарная величина его первичной продукции составляет 550,2 млрд т (в сырой массе) в год, превышая суммарную биомассу водорослей (1,7 млрд т) в 306 раз. Согласно оценкам разных ученых, вклад водорослей в общую продукцию органического углерода на нашей планете составляет 26—90 % [80, 109, 180, 290].

РОЛЬ ВОДОРΟΣЛЕЙ В БАЛАНСЕ КИСЛОРОДА

Не меньшее значение имеет также то, что в водной среде водоросли являются единственными продуцентами свободного кислорода, необходимого для дыхания водных организмов, как животных, так и растений. Аэробный тип дыхания преобладает в энергетике водных экосистем, а содержание кислорода в воде нередко намного ниже нормального [156]. По образному выражению В. И. Вернадского, борьба за существование в гидросфере — это борьба за кислород. Поэтому роль водорослей как основных продуцентов органической пищи и кислорода в водных экосистемах Земли трудно переоценить. От их жизнедеятельности в значительной степени зависит общая биологическая продуктивность водоемов и их рыбопродуктивность [70, 132]. Являясь источником пищи и кислорода, заросли водорослей в Мировом океане служат пристанищем и защитой для многочисленных видов животных, местом нереста рыб. Наблюдениями над прибрежными зарослями *Cystoseira barbata* (Good. et Wood.) Ag. в Новороссийской бухте на Черном море установлено, что столб воды диаметром 15 см и высотой 35 см объемом 5 л с кустом этой водоросли содержит 150—250 экземпляров

моллюсков, 300—500 клещей, 34—56 тыс. ракообразных — всего до 60 тыс. особей. Наряду с беспозвоночными в зарослях *S. barbata* обитают многие виды рыб.

Водоросли, кроме того, играют большую роль в общем балансе кислорода на Земле. Вклад наземной растительности не дает длительной чистой прибавки к глобальному балансу кислорода, так как на суше высвобождаемый при фотосинтезе кислород расходуется примерно в таком же количестве микроорганизмами, разлагающими органический опад. В водоемах же разложение отмерших организмов идет в основном на дне анаэробным путем. Возмещение кислорода, непрерывно отчуждаемого из атмосферы в результате процессов горения, возможно только благодаря активности фитопланктона. Океаны служат главным регулятором баланса кислорода атмосферы. Этому способствует и то, что содержание кислорода в самом верхнем слое воды, активно участвующем в обмене, может быть в 2—3 раза выше, чем в воздухе.

ВОДОРΟΣЛИ — КОМПОНЕНТ БИОЦЕНОЗОВ, АГЕНТЫ САМООЧИЩЕНИЯ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ И ПОЧВООБРАЗОВАТЕЛЬНЫХ ПРОЦЕССОВ

Водоросли являются источником разнообразных химических соединений, выделяемых в окружающую среду, в том числе биологически активных веществ. Оказывая регуляторное воздействие на развитие других организмов, они участвуют в процессах формирования гидробиоценозов, влияют на органолептические показатели воды, на формирование качества природных вод [133, 276, 319]. Обогащая воду кислородом, необходимым для жизнедеятельности аэробных бактерий, водных грибов и других организмов — активных агентов самоочищения загрязненных естественных вод, многие виды водорослей вместе с тем принимают непосредственное участие в утилизации некоторых органических соединений, солей тяжелых металлов, радионуклидов, очищая, облагораживая окружающую среду. С другой стороны, при массовом развитии водоросли могут быть причиной вторичного биологического загрязнения и интоксикации природных вод [70, {8, 123, 319}].

В наземных местообитаниях водорослям наряду с другими микроорганизмами принадлежит роль пионеров растительности. Исследования различных горных массивов показали, что в условиях отсутствия органического вещества поверхность выветривающихся пород заселяется прежде всего микроколониями одноклеточных водорослей и сопутствующих им бактерий, образующими т. н. горный загар. Нередко также комплексы водорослей и бактерий обнаруживают способность к усвоению молекулярного азота. Таким образом за счет углекислого газа и азота атмосферы происходит первичное накопление органических веществ. Кроме скальных пород, подобные явления наблюдались на вулканическом пепле, на безжизненных минеральных субстратах антропогенного происхождения (золотоотвалы, пылящие промышленные отходы, шлаки и другие промышленные отвалы). На территориях, по той или иной причине лишенных растительности и почвенного покрова, формируются примитивные почвы, в образование которых водоросли нередко вносят существенный вклад, образуя начальную стадию сукцессий. Обсуждается значение почвенных водорослей в процессах формирования структуры, плодородия почвы, повышения ее влагоемкости, противозерозионной стойкости [85, 327].

ЕСТЕСТВЕННО-ИСТОРИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ВОДОРΟΣЛЕЙ В ЭВОЛЮЦИИ АТМОСФЕРЫ И БИОСФЕРЫ ЗЕМЛИ

Велика историческая роль водорослей — древнейших фотоавтотрофных организмов нашей планеты. Их ископаемые остатки, обнаруженные в архейских породах Южной Африки, имеют возраст 3,2 млрд. лет. Открытие их в корне изменило прежние представления о времени возникновения жизни на Земле. Считают, что это событие произошло около 4 млрд лет тому назад, почти одновременно с возникновением водной оболочки Земли [166]. В первичной атмосфере Земли, которая в основном состояла из паров воды, углекислого газа, азота, диоксида серы, аммиака, метана и соляной кислоты, преобладали восстановительные процессы. Существующий в настоящее время т. н. озонный щит планеты, образовавшийся из кислорода, в первичной атмосфере отсутствовал. Жесткое ультрафиолетовое излучение Солнца, приносившее на поверхность Земли значительное количество коротковолновой энергии, проникало в воду вплоть до 10-метровой глубины.

Появление синезеленых водорослей положило начало эре фотосинтеза, история которой запечатлена в отложениях железных руд, состоящих из чередующихся слоев богатых и бедных оксидами железа. Образование последних связывают с периодами бурного и менее интенсивного выделения кислорода фотосинтезирующими прокариотами. Когда количество кислорода, выделяемого водорослями, превысило способность водной среды к его связыванию, газ начал накапливаться на поверхности океана. Восстановительные свойства атмосферы стали превращаться в окислительные. Постепенно в атмосфере Земли сформировался слой озона, защитивший поверхность планеты от жесткого ультрафиолетового излучения Солнца. Когда концентрация кислорода увеличилась до десятой доли от современной, жизнь начала завоевывать сушу. Таким образом, возникновение кислород-содержащей атмосферы, выход живых существ на сушу и развитие аэробных форм жизни, доминирующих ныне на нашей планете — все это результаты жизнедеятельности древнейших фотосинтезирующих организмов — прокариотических водорослей. Прокариотам (как водорослям, так и бактериям) принадлежит важная роль в фиксации атмосферного азота, перевода его в связанную форму, доступную всем остальным живым существам планеты.

В настоящее время осознано большое естественно-историческое значение водорослей в развитии растительного мира, в возникновении эукариотической клетки, положившей начало разнообразному и вездесущему царству эукариот [95, 192]. В связи с этим совсем недавно стало осознаваться непреходящее научно-методологическое значение водорослей как «живых ископаемых», осколков давно исчезнувших с лица Земли флор, «живых свидетелей» эволюции органического мира в познании путей и закономерностей его эволюции, в воссоздании научной картины мира.

ВОДОРΟΣЛИ КАК ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКТОР

Массовое развитие водорослей в прошедшие геологические эпохи привело к образованию мощных толщ горных пород. Во многих районах земного шара распространены толщи своеобразных известняков, получивших название «плосчатые известняки», «скорлуповатые породы» или «строматолиты» (рис. 5.1). Это постройки колоний древнейших синезеленых водорослей, которые извлекали из воды растворенные соли кальция и откладывали в слизистых чехлах своих нитей зерна кальцита. За многие тысячелетия водоросли образовали толщи известняков мощностью до 1100 м, простирающиеся иногда на несколько километров. Такие отложения извест-

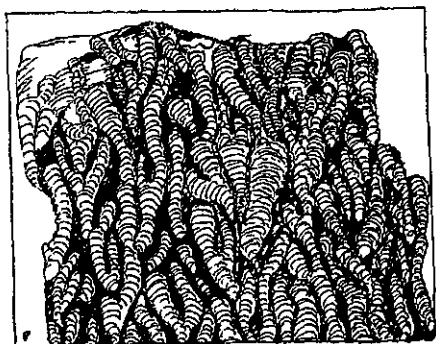


Рис. -5.1. Строматолитовый известняк в продольном разрезе

грандиозности можно судить по Большому Барьерному рифу, который тянется почти на 2 тыс. км вдоль северо-восточного берега Австралии. Рифы — это острова и целые архипелаги, на которых живут люди; в рифах находят пищу и убежище миллиарды живых существ — обитателей морей и океанов. Наряду с животными, древнейшими рифостроителями являются водоросли, способные концентрировать в своем теле карбонат кальция; это преимущественно красные, некоторые зеленые и синезеленые. Если кораллы, как правило, растут на глубине 10—20 м, то водоросли обычно поселяются ближе к поверхности, образуя гребни рифов. Мощные толщи известняков (до 1000 м), представляющие собой водорослево-коралловые рифы юрского периода, обнаружены в Альпах. Рифовые постройки красных водорослей образовали в Крыму живописные вершины Яйлы, Ай-Петри и др. Скалистые холмы, тянущиеся вдоль Восточных Карпат в районе Днестра, известные под названием Толтры, — это древний барьерный риф, построенный в основном красными водорослями в прибрежной полосе тепловодного неогенового моря.

В третичных отложениях Киргизии и Тувы обнаружены *харацинты* — известняки, сложенные почти исключительно обызвествленными оогониями харовых водорослей¹. В штате Колорадо раннедевонские *харацинты* образуют 12-метровый пласт, простирающийся на 240 м.

В образовании меловых пород, кроме фораминифер, принимали участие золотистые водоросли из порядка *Coccolithales*. С помощью электронного микроскопа установлено, что меловые породы почти на 95 % состоят из *кокколитов* (частиц известкового панциря этих водорослей), размеры которых не превышают 10 мкм.

Из массового скопления панцирей диатомовых водорослей образовались *диатомиты*, мощность которых местами достигает нескольких сотен метров. Крупные залежи диатомитов, имеющих промышленное значение, обнаружены в США, Франции, ФРГ, Алжире, в СССР — в Тюменской области, в Поволжье, Приморском крае, на восточном склоне Урала, Кавказе, Сахалине.

Водоросли явились исходным материалом для образования жидких и твердых нефтеподобных соединений — сапропелей, горючих сланцев, углей, возможно также нефти. *Сапропель* — однородная желеобразная жирная масса желтого, зеленого, бурого или оливковым оттенком или почти черного цвета, образовавшаяся в результате длительного химического преобразования органического вещества отмерших пресноводных или

¹ Диаметр отдельного оогония обычно не превышает 1 мм.

слоноватоводных организмов, преимущественно планктонных водорослей. Запасы сапропелей только в СССР исчисляются сотнями миллиардов тонн. Считают, что сапропели явились предшественниками нефти и некоторых горючих сланцев. *Горючие сланцы* Ленинградской области, Эстонии, Минусинской котловины обязаны своим происхождением древним синезеленым водорослям из родов *Gloeocapsomorpha* и *Gloeocapsithos*. За счет органического вещества синезеленых, в массе развивавшихся в континентальных водоемах в карбоновое время, возникли гумусово-сапропелевые угли — *богхеды*. Залежи их открыты в Подмоскowie, на Южном Урале, в Шотландии и Пенсильвании. Многие месторождения нефти (например, в Башкирии, Иране, США) связаны с древними рифами, созданными водорослями, кораллами и мшанками. Не исключено, что нефть образовалась из массы органического вещества водорослей, населявших древние морские бассейны [72].

Таким образом, развиваясь в массовом количестве и участвуя в образовании горных пород, водоросли явились мощным геологическим фактором. Эта их деятельность местами продолжается и в наше время. В тропических морях наблюдается чрезвычайно быстрый рост красных водорослей из семейства *Corallinaceae*, слоевища которых ежегодно удлиняются на 24—26,5 см. Имеются наблюдения, что судоходные каналы глубиной 2 м, проложенные через рифы, полностью зарастают красными водорослями в течение 10 лет. Еще быстрее растет зеленая водоросль из рода *Halimeda Lamour*. На аттоле Фунафути (острова Эллис) прирост халимеды за 2,5 месяца составил в высоту 55 см, в диаметре 8 см. Слоевища этой водоросли сплошь оплетают коралловые рифы.

В теплых морях и океанах нередко наблюдается массовое развитие планктонных золотистых водорослей (из порядка *Coccolithales*) численность которых в тропической части Тихого океана местами достигает 1 685 000 экземпляров в 1 м³ воды. Клетки этих водорослей, извлекая растворенные в воде соли кальция, используют их для построения своих панцирей. Отмирая, клетки опускаются на дно, их клеточные покровы распадаются на отдельные известковые образования — кокколиты. Так происходит образование кокколитовых илов.

Колоссальной энергией размножения обладают диатомовые водоросли. Удвоение числа их клеток может происходить в природе каждые 4 ч, в условиях опыта число клеток за 8 ч увеличивалось в 10 раз. Во время массового развития диатомовых, сопровождающегося «цветением» воды, численность диатомей в поверхностном слое воды может достигать 12 млн клеток в 1 л. Расчеты показывают, что в Мировом океане эти микроскопические водоросли ежегодно извлекают из воды и используют на построение своих панцирей до $154 \cdot 10^9$ т кремнезема. Отмирая, клетки диатомей опускаются на дно водоемов, где постоянно накапливается осадок, состоящий из их панцирей. Предполагают, что за 1000 лет может отложиться слой осадков толщиной 7,5—30 см.

Наряду с созидательной деятельностью водорослей следует упомянуть об их участии в процессах выветривания горных пород. Особенно интенсивную коррозионную способность проявляют синезеленые водоросли. К экологической группе *сверлящих водорослей* принадлежат также некоторые зеленые и красные водоросли. Процессы биологического выветривания скальных массивов осуществляют *эпилитические* и *эндолитические* сообщества. Среди эндолитов различают *хазмолиты*, которые заселяют расщелины камней, образовавшиеся под влиянием физических причин, и *эндолитофиты*, которые поселяются в щелях, образованных растворяющим действием кислот, выделяемых самими водорослями (азотной, щавелевой и др.). Прямое эрозивное действие водорослей наблюдается до глубины 1,5 м. Разрушая минеральный субстрат, водоросли получают из него необходимые минеральные соли. Например, диатомовые способны извлекать необходимую

им кремниевую кислоту из различных минералов, разрушая каолиновое ядро алюмосиликатов и освобождая гидроксид алюминия. Экспериментально установлена способность водорослей разрушить мусковит, биотит и другие минералы.

ВОПРОСЫ ОХРАНЫ ВОДОРΟΣЛЕЙ

Являясь неотъемлемой частью природных экосистем, водоросли сыграли и продолжают играть важную историческую роль в развитии природы на нашей планете. Как и другие ее компоненты, они нуждаются в тщательном изучении и охране. Многочисленные факты свидетельствуют о сильнейшем давлении на них антропогенного фактора. Многолетние наблюдения над флорой водорослей и водными экосистемами демонстрируют высокие темпы сукцессионных процессов в водной среде [201, 335]. Об этом свидетельствует также высокая чувствительность многих стенотопных видов водорослей к воздействию факторов внешней среды, на чем базируется их широкое использование в качестве биологических индикаторов и тест-объектов (см. раздел 6.4). Учитывая важную роль водорослей в природе, их непреходящее историческое, научно-методологическое и практическое значение, разработка принципов и методов их охраны является неотложной задачей. Между тем вопросам охраны генофонда низших фотоавтотрофных растений все еще уделяется мало внимания [301].

В первую очередь нуждаются в охране морские водоросли-макрофиты, являющиеся объектом промысла или страдающие в результате морской нефтедобычи. Принципы и методы их охраны, по-видимому, не будут существенно отличаться от разработанных для высших растений. В некоторых странах (Норвегия, Франция и др.) уже существует законодательство, ограничивающее траловый промысел водорослей, вызвавший резкое сокращение запасов рыбы, до восстановления подводной растительности.

Охрана микроводорослей должна базироваться на общих мероприятиях по охране окружающей среды от загрязнений, оптимизации ландшафтов, стабилизации существующих экосистем. Индивидуальная охрана отдельных видов микроводорослей и их местообитаний, по-видимому, малоэффективна. Поэтому большое значение приобретает метод научного прогнозирования последствий деятельности человека, научной экспертизы природоизменяющих проектов. Актуальным также является создание государственных коллекций культур микроводорослей и банков их генов. Необходима разработка критериев и составление списков редких и исчезающих видов водорослей, которые могут оказаться полезными при обосновании необходимости охраны какого-то конкретного участка территории или акватории. Поскольку охране подлежат не отдельные экземпляры водорослей, а их популяции, необходимо специальное изучение этих популяций, их вегетационных циклов, географического распространения, изменчивости в зависимости от конкретных факторов окружающей среды, в первую очередь антропогенных.

6. ХОЗЯЙСТВЕННОЕ ЗНАЧЕНИЕ ВОДОРΟΣЛЕЙ

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 [107, 172—174, 266, 293, 301, 490].

6.1. Роль водорослей в решении продовольственной проблемы

6.1.1. Водоросли как продукт питания

Одна из наиболее острых проблем, стоящих в настоящее время перед человечеством, — недостаток продовольствия, в первую очередь пищевого и кормового белка. Согласно данным ФАО при ООН в развивающихся странах свыше 700 млн человек (из них 30 % дети в возрасте до 10 лет) ведут полуголодный образ жизни. Нормального питания лишены более 30 % людей в Латинской Америке, около 60 % в Азии. Согласно прогнозу, к 2000 г., когда население Земли превысит 6 млрд человек, а производство продуктов питания удвоится, эта проблема решена не будет, ибо прирост производства пищи на одного человека не превысит 15 % при увеличении ее стоимости по крайней мере в 2 раза [235]. Поэтому проблема продовольствия, обеспечения растущего населения планеты полноценным питанием стала важным экономическим, социальным и политическим фактором в современном мире. В связи с этим растет интерес к новым нетрадиционным источникам белков, жиров, углеводов, витаминов, ферментов и других физиологически активных веществ [275 и др.].

По своим пищевым качествам водоросли не только не уступают известным сельскохозяйственным культурам, но в некоторых отношениях даже превосходят их. Они содержат высокий процент белка (до 70 % сухой массы), включающего все аминокислоты, необходимые для нормального питания человека, в том числе незаменимые [173, 174 и др.]. Благодаря этому белки водорослей могут дополнять белки продуктов, содержащих мало лизина и треонина. Выход белка на единицу площади за единицу времени при выращивании водорослей на 1—3 порядка превышает таковой по сравнению с другими традиционными источниками (бобовые, злаки, крупный рогатый скот и др.) [491].

Учитывая все возрастающий дефицит белков в продуктах питания (по данным Всемирной организации здравоохранения в 1980 г. он составлял 3,5 млн т, а к 2000 г. увеличится до 60 млн т) водоросли как дополнительный источник белковых веществ представляют большой интерес.

Водоросли — богатейший источник витаминов (тиамина, рибофлавина, фолиевой, никотиновой и аскорбиновой кислот, β-каротина), микроэлементов и других физиологически активных веществ [20, 173, 174, 195]. Содержание витаминов в 100 г зеленой водоросли *Chlorella Beijer.* превышает суточную потребность в них человека. Поэтому рекомендуют вводить водоросли в рацион больных сердечно-сосудистыми и желудочными заболеваниями.

Большим преимуществом водорослей является физиолого-биохимическое разнообразие и лабильность их химического состава, позволяющие осуществлять управляемый биосинтез ценных химических соединений. Так, в одной и той же культуре водорослей, в зависимости от условий выращивания, можно получить биомассу с содержанием белков 8—58 %, углеводов — 6—37 и жиров — 4—85 %. В зависимости от условий выращивания в значительной степени изменяется также содержание свободных аминокислот, пигментов, витаминов, микроэлементов [22, 195, 281].

Водоросли, особенно микроскопические, характеризуются наиболее высоким КПД усвоения световой энергии по сравнению с другими фотосинтезирующими организмами [22, 23]. Многие виды способны к микрострофизму [169] и эффективной утилизации света низкой интенсивности. Это позволяет снизить энергетические затраты на единицу получаемой продукции.

Продуктивность водорослей, особенно микроскопических, приближается к потенциально возможной. В закрытых, полностью автоматизирован-

ных опытных установках (космического назначения) при искусственном освещении продуктивность хлореллы составляет 100—140 г сухого вещества на 1 м² в сутки [22, 23]. Это соответствует 1000—1400 кг/га (в сухой массе) в сутки или 360—500 т/га в год. Средняя продуктивность микроводорослей при их массовом культивировании в установках открытого типа при естественном освещении находится в пределах 14—35 г/м² (в сухой массе) в сутки, максимальная достигает 60 г/м² в сутки. Если исходить из средней суточной продуктивности 20 г/м² и продолжительности вегетационного периода 6 месяцев, среднегодовая продуктивность установок этого типа должна составить 72 т/га (в сухой массе) в год. Практически такая продуктивность (50—80 т/га в год) достигнута в разных странах в открытых культиваторах разного типа [3, 345, 617, 628]. Культивирование видов рода *Spirulina Turp.* позволяет получать 128 т белка на гектар в год [615]. Таким образом, продуктивность культуры микроводорослей на порядок выше по сравнению с продуктивностью пшеничного поля [3]. Продуктивность плантаций морских водорослей составляет 60—120 т/га (в сырой массе) в год.

Водоросли не являются конкурентами высших растений, поскольку их выращивание может осуществляться в водоемах и искусственных установках на площадях, не пригодных для земледелия; их культура менее зависима от климатических условий по сравнению с культурой наземных растений. Не следует забывать также об огромных ресурсах Мирового океана для получения пищи и кормов [235, 699].

Макроскопические морские и пресноводные водоросли используются человеком в качестве пищевых и кормовых продуктов еще с XIII ст. [564]. В настоящее время известно около 170 видов съедобных макроскопических водорослей, из них 81 вид красных, 54 бурых, 25 зеленых, 8 синезеленых [625]. Интенсивное использование морских водорослей-макрофитов в хозяйственных целях (в Калифорнии, например, в подводных «лесах» *Macrocystis Ag.* ежегодно собирают до 150 тыс. т биомассы) исчерпало их природные запасы и привело к необходимости их искусственного выращивания [337, 699, и др.]. Поэтому в последние 30 лет значительное развитие получила аквакультура водорослей [298, 687 и др.]. В частности, в довольно больших количествах выращиваются виды родов *Porphyra Ag.*, *Laminaria Lamour.*, *Undaria Suring.*, *Macrocystis Ag.*, *Gelidium Lamour.*, *Gracilaria Grév.*, *Pterocladia J. Ag.*, *Monostroma Thur.*, *Rhodomyenia Grév.*, *Eucheuma J. Ag.*, *Chondrus Stack.*, *Ulva L.*, *Enteromorpha Link*, *Spirulina Turp.* и др. [293]. Среди них наибольшее пищевое значение имеют виды рода *Porphyra*. Их начали выращивать в Японии еще в XVII ст., и в настоящее время по объему культивирования они занимают первое место в мире [625]. В 1945—1951 гг. урожай видов *Porphyra* составлял 3 тыс. т/год, в 1969—1970 гг. — около 18 тыс. т, в последующие — свыше 100 тыс. т [337]. Только в Японии ежегодная продукция водорослей в целом возросла с 310 тыс. т в 1960 г. до 690 тыс. т в 1978 г. Из 10 млн т морских продуктов, получаемых в этой стране ежегодно, 1 млн т поступает за счет аквакультуры. Уже сейчас в пищевом рационе японцев водоросли составляют почти 20 %.

Предполагают, что в будущем доля водорослей в пищевом рационе человека будет неуклонно возрастать. Полученные в Японии штаммы и японские технологии аквакультуры широко используют в других странах: США, Канаде, Франции, Норвегии, Дании, Великобритании [293]. В нашей стране морские водоросли выращивают в дальневосточных морях, на Черном, Белом и Баренцевом морях [155, 298]. Их используют в качестве пищевого продукта как в свежем, так и в консервированном виде, а также при изготовлении хлебобулочных и кондитерских изделий.

Целесообразность использования морских водорослей в качестве пищевых и кормовых продуктов, а также источников промышленного сырья в настоящее время не вызывает сомнений [293, 600]. Разработаны техноло-

гии контролируемого получения спор водорослей, использования искусственных субстратов для их выращивания, методы хранения и переработки биомассы, механизмируются работы по сбору урожая, проводится селекция продуктивных штаммов, оптимизируется минеральное питание [539]. Выращивание морских водорослей приобретает промышленный характер и становится все более рентабельной отраслью растениеводства, несмотря на некоторые экономические и экологические трудности [293]. В частности, при освоении шельфа под водорослевые плантации проявляется побочный негативный эффект от применения удобрений, особенно в мелководных лагунах: нарушается экологическое равновесие, уменьшается содержание кислорода в воде, развиваются токсические виды водорослей [687]. Возникают проблемы борьбы с болезнями и адвентивными растениями, засоряющими плантации промышленно ценных видов водорослей.

Значительно медленнее приобретают признание микроводоросли как источник продуктов питания и кормов. В течение сравнительно короткого периода (40 лет) неоднократно изменялись объем и направление научно-исследовательских работ, связанных с изучением возможностей использования микроводорослей в хозяйственной сфере. Так, после второй мировой войны в США, ЧССР и некоторых других странах микроводоросли усиленно изучали в качестве добавочного источника пищевых и кормовых продуктов. Однако, начиная с 60-х годов, внимание к ним как к объектам промышленного культивирования значительно снизилось, и лишь в Японии, КНР, Мексике и Советском Союзе исследования в этом направлении продолжались и дали практические результаты. Временное разочарование в перспективах использования культур микроводорослей можно объяснить недостаточностью научного обоснования, отсутствием предварительных селекционно-генетических исследований, несовершенством методов выращивания и переработки биомассы водорослей, высокой себестоимостью получаемых продуктов. Не всегда положительными были результаты потребления нативной биомассы водорослей. Низкая перевариваемость водорослей нередко обуславливалась наличием у них крепкой целлюлозной оболочки, нуждающейся в предварительной обработке и разрушении, или токсичностью отдельных объектов [293]. В 70-е годы число работ по массовому культивированию микроводорослей увеличилось.

В качестве объектов культивирования используют различные штаммы видов родов *Chlorella* Beijer., *Scenedesmus* Meyen., *Ankistrodesmus* Corda., *Kirchneriella* Schmid., *Lagerheimia* Chod., *Coelastrum* Näg., *Chlamydomonas* Ehr., *Selenastrum* Reinsch., *Dunaliella* Teod., *Spirulina* Turp., *Synechococcus* Näg., *Microcystis* Lem., *Tolypothrix* Kütz., *Phormidium* Kütz., *Gloeotheca* Näg., *Aphanothece* Näg., *Porphyridium* Näg., *Monochrysis* Skuja, *Isochrysis* Parke, *Tetraselmis* Stein и др. Но в целом культивируемые виды составляют незначительную часть мировой альгофлоры, насчитывающей около 40 тыс. видов.

В настоящее время микроводоросли культивируют в значительных масштабах в ряде стран [107]. Так, на острове Тайвань массовая культура *Chlorella* насчитывает уже более 14 лет, давая ежегодно 1,5 тыс. т сухой биомассы; в Малайзии и на Филиппинах для пищевых целей ежегодно используют более 500 т хлореллы [625]. В Мексике за 9 лет культивирования *Spirulina* в водах рисовых полей получено свыше 3 тыс. т биомассы; предполагается увеличить урожай до 2 тыс. т в год [615]. В этой стране разработана технология получения из *Spirulina* бесцветного порошка, который в количестве 5—10 % добавляют к хлебобулочным изделиям и другим пищевым продуктам. По данным мексиканских исследователей, белки этих водорослей хорошо усваиваются человеком, не вызывая побочных явлений. Некоторый опыт использования хлореллы и других микроводорослей накоплен в Японии, Канаде, США, Франции, Новой Зеландии, Австралии, Корее и других странах.

6.1.2. Водоросли — источник белкового корма, витаминов и других физиологически активных веществ в рационе сельскохозяйственных животных и рыб

Значительно шире используются водоросли в животноводстве в качестве корма и кормовых добавок [172, 173, 350]. Эффективность их использования доказана в многочисленных опытах на разнообразных животных. Применение водорослей в животноводстве в качестве источника белков, витаминов и других физиологически активных веществ повышает устойчивость животных к различным заболеваниям, в первую очередь авитаминозным, ускоряет их рост и размножение, повышает объем и качество товарной продукции [172, 173 и др.].

В США большие хозяйства для выращивания крупного рогатого скота и птицы обеспечены водорослевыми водоемами, в которых отходы животноводства утилизируются водорослями. При этом 40 % азота из сточных вод снова поступает в биомассу водорослей и поедается животными. Подсчитано, что водорослевые реакторы на площади 4 млн га со средней продуктивностью 12 г/м² (в сухой массе) в сутки полностью обеспечивают США в белке, для получения которого в настоящее время используется 121 млн га сельскохозяйственных угодий [317]. Весьма эффективным оказалось введение хлореллы в рацион уток, цыплят, бройлеров, кур-несушек, свиней, а также крупного рогатого скота в Узбекской ССР [173]. Так, ежегодная прибыль от применения микроводорослей при откорме крупного рогатого скота в этой республике составляет 12,96 руб. на голову, подсвинков — 2,12 руб. Благодаря этому строительство промышленных водорослевых реакторов в Узбекистане окупается за 5—6 месяцев, а ежегодная прибыль от применения водорослей в животноводстве и шелководстве составляет 290 млн руб. [173, 174]. Культуры микроводорослей используют в животноводстве и других республик Советского Союза.

Одно из важных направлений в повышении эффективности кормов — применение хлореллы в качестве биостимулирующей добавки в кормовые рационы [275]. Добавление 1,5—2,5 % биомассы хлореллы к белкам зерна повышает биологическую ценность рациона животных на 60 % [173]. Работы в этой области быстро расширяются, особенно на юге нашей страны [275]. Имеются сведения об использовании водорослей в звероводстве для питания и лечения животных. Так, введение суспензии хлореллы в рацион больных животных способствует реабилитации при острой потере крови и ухудшении ее состава, ускоряет регенерацию костного мозга [173].

Находят применение микроводоросли в рыбном хозяйстве в качестве белково-витаминных кормовых добавок в рацион рыб и других гидробионтов [87].

Указанные пути использования водорослей для решения продовольственной проблемы являются вместе с тем одним из эффективных путей охраны окружающей среды, поскольку позволяют уменьшить антропогенную нагрузку на наземные экосистемы, являющиеся пока основным источником пищи и кормов.

6.1.3. Роль водорослей в повышении почвенного плодородия

В условиях интенсификации сельскохозяйственного производства и резкого повышения антропогенного воздействия на окружающую среду и, в частности, на почвенный покров, значительно возрастает роль биологических факторов повышения плодородия почв и их рекультивации. Большую роль в этом может оказать умелое использование и регулирование развития почвенной биоты, постоянной и существенной составляющей которой являются водоросли.

Почвенные водоросли оказывают разнообразное воздействие на почвенное плодородие, наиболее важными аспектами которого являются накопление органического вещества (включая фиксацию молекулярного азота), изменение физико-химических свойств почв, стимуляция их микробиологической активности. Кроме того, в настоящее время доказано положительное воздействие водорослей на рост высших растений (благодаря выделению водорослями физиологически активных веществ). Почвенные водоросли могут также служить индикаторами состояния почв и участвовать в биологической регуляции нарушенных почв.

НАКОПЛЕНИЕ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА

Роль водорослей как накопителей органического вещества особенно велика в биоценозах, развивающихся в экстремальных условиях, где высшие растения либо вообще не развиваются, либо ценозообразующая роль их существенно снижена. Например, на некоторых этапах формирования такыров водоросли служат единственным источником обогащения почвы органическим веществом. Их биомасса здесь составляла 0,5—0,7 т/га (в сухой массе) [85]. На водорослево-лишайниковых такырах это значение достигало (суммарно с лишайниками) 1,4 т/га. В полынных пустынях США водоросли накапливают до 300 кг/га органического вещества [231].

В биологической продуктивности сформировавшихся фитоценозов доля органического вещества водорослей достаточно незначительна (1—2 % массы высших растений), однако водоросли, заполняя пространство, не занятые высшими растениями, служат фактором дополнительной ассимиляции лучистой энергии и дополнительной биомассы, что особенно ярко проявляется в случаях их массового разрастания на поверхности почв. Кроме того, за счет водорослей удлиняется вегетационный период фитоценоза, что также создает предпосылки дополнительной ассимиляции. Водоросли занимают поверхность почвы на полях, лугах с разреженным травостоем, эродированных участках других фитоценозов, а также развиваются на антропогенных безжизненных субстратах. Биомасса водорослей при отсутствии их макроскопических разрастаний достигает 1 т/га, а при «цветении» почвы приближается к 1,5 т/га.

Роль водорослей как накопителей органического вещества особенно возрастает при применении минеральных удобрений, которые более эффективны в присутствии органического вещества и стимулируют развитие водорослей [325]. Так, при весенней подкормке посевов, когда удобрения вносятся на влажную поверхность почвы, происходит бурное развитие водорослей, в результате чего почва «цветет», т. е. покрывается зеленым налетом. Органическое вещество водорослей разлагается быстрее растительных остатков, что делает его более доступным для других обитателей биоценоза. Скорость мобилизации азота и углерода из биомассы водорослей определяется типом почвы и ее гидротермическим режимом. Интенсивность минерализации повышается с повышением влажности и температуры почвы [214].

АЗОТФИКСАЦИЯ

Одним из важных факторов повышения почвенного плодородия является биологическая фиксация атмосферного азота. Ведущая роль в этом процессе принадлежит синезеленым водорослям, которые, в отличие от гетеротрофных азотфиксаторов, не требуют для усвоения молекулярного азота готового органического вещества, а сами привносят его в почву. Например, для почв умеренной зоны годовую продукцию азотфиксирующих синезеленых водорослей оценивают в 20—577 кг/га (в сухой массе) [248]. Способность к самостоятельной азотфиксации в размерах, имеющих реальное

значение для плодородия почвы, свойственна только гетероцистным формам синезеленых водорослей (представителям порядков *Nostocales* и *Stigonematales*). Всего их известно более 500 видов, в почвах СССР обнаружено 132 вида из этих порядков. Наиболее распространенными являются представители родов *Nostoc* Adan., *Anabaena* Bory, *Cylindrospermum* Kütz., *Calothrix* (Ag.) V. Poljansk. s. l., *Tolypothrix* Kütz. Нитрогеназная активность у безгетероцистных форм синезеленых водорослей проявляется преимущественно в микроаэробных и анаэробных условиях. Возможность азотфиксации безгетероцистных форм в условиях кислородного дефицита помогает не только выживанию водорослей в экстремальных условиях, но в ряде случаев ведет к их доминированию в биоценозах.

Значение азотфиксирующих водорослей неодинаково в различных почвенно-климатических зонах. Они являются важным компонентом флоры аридных районов. Накопление азота корочками синезеленых на поверхности аридных почв составляет от 1,5 кг/га (Австралия) до 10—100 кг/га (США) или даже 21—205 кг/га в год (Туркменская ССР) [246]. В почвах умеренной зоны СССР годовое азотонакопление составляет 1,6—26,0 кг/га, зарубежные авторы для почв этой зоны приводят цифры 2,0—51,0 кг/га [248]. Большую роль играют азотфиксирующие синезеленые водоросли в тропических почвах, где они широко распространены и накапливают значительную биомассу. Восстановление азота в некоторых тропических почвах вообще считается не бактериальным, а альгологическим процессом [246].

Благоприятные условия для развития синезеленых водорослей создаются в затопляемых почвах рисовых полей. Наиболее обычны для рисовых полей СССР такие виды как *Anabaena variabilis* Kütz., *Nostoc linckia* (Roth) Born. et Flah. in sensu Elenk., *Cylindrospermum michailovscoense* Elenk. Ведущая роль представителей родов *Nostoc*, *Anabaena*, *Cylindrospermum* характерна и для рисовых полей Вьетнама, Китая, Индии. Более ограниченное распространение имеют азотфиксирующие водоросли, обнаруженные на рисовых полях тропической зоны — *Chlorogloeopsis fritschii* Mitra, *Anabaena ambigua* Rao, *A. fertilissima* Rao, *Aulosira fertilissima* Ghose, *Tolypothrix camptilonemoides* Ghose и некоторые другие. Азотонакопление в почвах рисовых полей составляет 15—90 кг/га в год [248]. Вклад водорослей в экономику азота почв составляет 1044,2 тыс. т в год [247].

Таким образом, почвенные водоросли как продуценты оказывают существенное воздействие на плодородие почв. Большая часть углерода, входящего в их состав, удерживается почвой в виде гуминовых кислот и фульвокислот. Скорость минерализации органических соединений водорослей того же порядка, что и органических азотсодержащих веществ других почвенных микроорганизмов. Внеклеточный азот их выделений (40—60 % фиксированного азота) доступен бактериям, грибам, нефиксирующим водорослям и мхам. Доказано, что водоросли способны обеспечить 4,3—15 % потребности высших растений в азоте.

ВЛИЯНИЕ НА ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА ПОЧВ

Установлено, что водоросли способны улучшать физико-химический режим почв. Развиваясь на поверхности почв в массовых количествах, водоросли могут поглощать большое количество минеральных солей, что предохраняет их от вымывания из почвы, так как после отмирания клеток эти вещества становятся доступными для корней высших растений. Таким же образом осуществляется и биологическое закрепление смываемых с полей удобрений. Замечено, что на пониженных участках и на местах стока

вблизи полей нередко развиваются дернины водорослей, «перехватывающих» сток и фиксирующих какую-то часть минеральных солей. Избирательное поглощение солей водорослями влияет на перераспределение подвижных форм химических элементов в почвенных слоях. Одной из форм связывания химических элементов почвы является хелатизация — образование комплексных соединений металлов с некоторыми органическими веществами водорослей [85]. Хелатообразователями выступают как внеклеточные продукты, выделяемые водорослями в окружающую среду, так и слизистые вещества оболочек, а также вещества, остающиеся после отмирания клеток. Хелатообразующие вещества переводят ионы металлов из нерастворимого в растворимое состояние, поддерживают резервы элементов в полудоступной для высших растений форме.

Еще одной формой химического воздействия водорослей на почву является изменение ее рН. Известно, что водоросли, ассимилируя в процессе жизнедеятельности углекислый газ, подщелачивают среду, что наблюдается в природных водоемах, в условиях культуры, а также в почвах. Так как в почве водоросли распределены неравномерно, существенное подщелачивание почвы за счет водорослей происходит в местах их скопления, где условия особо благоприятны для их развития. В качестве положительного фактора химического воздействия водорослей на почву необходимо упомянуть аэриацию почв за счет кислорода, выделяемого при фотосинтезе. Особенно важно это для заболоченных, тяжелых, плохо аэрируемых почв. Кислород водорослей способствует улучшению дыхания корней высших растений и жизнедеятельности аэробных микроорганизмов [85].

ВЛИЯНИЕ НА СТРУКТУРУ ПОЧВ

Поверхностные пленки водорослей могут иметь большое противозероизонное значение. Слизистые вещества чехлов и клеточных оболочек склеивают почвенные частицы, переплетающиеся нити водорослей механически скрепляют их. Особое значение имеют нитчатые формы со слизистыми обертками, например виды порядка *Oscillatoriales* из синезеленых водорослей. В ряде случаев скрепляющее значение имеют и одноклеточные зеленые водоросли, выделяющие обильную слизь. Развитие водорослей влияет на структурирование мелкозема, придавая ему водостойкость и препятствуя выносу с поверхностного слоя. Ослизненные покровы синезеленых водорослей в присутствии влаги способны абсорбировать ее и удерживать какое-то время после наступления сухого периода. Благодаря этому влажность почвы под водорослевыми пленками обычно выше, чем там, где они отсутствуют. Показано, что после роста водорослей водоудерживающая способность почвы возрастала на 10—15 %, а в некоторых случаях до 40 % [85]. Кроме того, пленки водорослей уменьшают водопроницаемость почвы и замедляют испарение воды, что оказывает влияние и на солевой режим почвы. Уменьшается вымывание легкорастворимых солей, их содержание под макроразрастаниями водорослей выше, чем на других участках. В то же время замедляется поступление солей из более глубоких горизонтов почвы. Н. Н. Большев [28] наблюдал на солончаках пятна, покрытые влажной водорослевой пленкой, на поверхности которой отсутствовали соли. Это свойство водорослей послужило поводом для предположения о возможности уничтожения засоления почвы путем интродукции водорослей [85].

ВЛИЯНИЕ НА МИКРОБИОЛОГИЧЕСКУЮ АКТИВНОСТЬ ПОЧВ

Почвенные водоросли оказывают непосредственное влияние на жизнедеятельность населяющих почву микроорганизмов. Оно проявляется в двух основных формах — ассоциации и антагонизма. Антагонистическое действие

водорослей осуществляется прежде всего путем выделения антибиотических веществ. Выделяемые водорослями ингибиторы обладают специфичностью действия, подавляя развитие одних видов, они могут быть полезными для других. Спектр ингибирующего действия различен у разных видов водорослей. Кроме того, водоросли могут подавлять развитие других микроорганизмов и иными средствами: молекулярный кислород водорослей может подавлять деятельность анаэробных бактерий; известно ингибирование развития бактерий высоким рН среды в культурах водорослей; многие виды азотфиксирующих водорослей обладают фунгицидным действием.

В то же время в литературе есть много данных о взаимной стимуляции водорослей и микроорганизмов, прежде всего, бактерий. Органическое вещество водорослей отличается легкой усвояемостью и дает высокий энергетический эффект, благодаря чему его используют многие гетеротрофные микроорганизмы почвы. Поэтому водоросли стимулируют развитие многих бактерий. Показано, что усиление развития водорослей в почве ведет к увеличению численности многих физиологических групп микроорганизмов [102]. Способность водорослей к образованию слизи, часто обильной, благоприятствует развитию в них бактерий. Колониальная слизь, слизистые клеточные ободочки и слизистые чехлы водорослей обильно заселены бактериями. Особое значение имеет сосуществование водорослей с азотфиксирующими и олигонитрофильными бактериями (последние преобладают среди бактерий — спутников водорослей). Азотфиксирующая способность альгобактериальных сообществ, как правило, выше, чем фиксация азота отдельными ее компонентами. Кроме того, водоросли оказывают стимулирующее действие на свободноживущих азотфиксаторов, что позволило разработать рекомендации по включению водорослей в бактериальные препараты с целью повышения их эффективности в почве [247]. Сущность взаимодействия бактерий и водорослей состоит в том, что водоросли снабжают гетеротрофные организмы энергетическим материалом, содержащимся в слизи и внеклеточных выделениях: органические кислоты, слизи и растворимые полисахариды, жирные кислоты и вещества липоидного характера, растворимые полипептиды, свободные и незаменимые аминокислоты, биологически активные вещества. Среди выделений водорослей обнаружены витамины, ауксины и многие внеклеточные ферменты, влияющие также и на развитие бактерий. Кроме того, водоросли повышают активность окислительных ферментов в почве. Искусственное обогащение почвы водорослями усиливает развитие тех групп микроорганизмов, которые считаются наиболее важными для повышения плодородия почвы [85, 103]. Все это свидетельствует о том, что водоросли в почвенных условиях оказывают стимулирующее воздействие на микробиологическую активность почв.

ВЛИЯНИЕ НА РАЗВИТИЕ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

Почвенные водоросли оказывают влияние и на рост и развитие высших растений. Выделяя физиологически активные вещества, они ускоряют рост проростков, особенно их корней. Например, семена хлопчатника, предварительно замоченные в суспензии смешанной культуры зеленых микроводорослей, прорастают быстрее и из них скорее развиваются растения, чем из необработанных семян. Выращивание растений в присутствии водорослей или фильтратов из их культур способствует увеличению массы корней и побегов (у ржи на 42—64 % и 17—27 % соответственно), а также более интенсивному росту проростков [326]. Обработка семян суспензией клеток синезеленой водоросли *Nanalosiphon fontinalis* (Ag.) Born. em. Elenk. приводила не только к увеличению всхожести семян и урожайности растений, но и к повышению содержания в семенах первой репродукции общего азота, незаменимых аминокислот и липидов. Такая обработка при-

водила к прибавке урожая риса на 10—12 %, арахиса на 23—32 %, арбуза на 25 % [225]. Указана также возможность использования неазотфиксирующих водорослей с целью регулирования роста и урожая риса. Таким образом, уже не вызывает сомнений положительное влияние водорослей на высшие растения, что также служит повышению почвенного плодородия.

ПРАКТИЧЕСКОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ВОДОРΟΣЛЕЙ ДЛЯ ПОВЫШЕНИЯ ПОЧВЕННОГО ПЛОДОРОДИЯ

Практические подходы к использованию почвенных водорослей для повышения почвенного плодородия в настоящее время развиваются в двух направлениях. Первое — это стимулирование автохтонного комплекса водорослей в почве. Как уже отмечалось выше, развитие водорослей стимулирует внесение минеральных удобрений. Синезеленые водоросли, как наиболее ценная в практическом отношении группа водорослей, нуждаются в таких агротехнических приемах, как, например, известкование почв, внесение фосфорных, молибденовых удобрений, положительно влияют на их развитие небольшие стартовые дозы азотных удобрений. Развитие водорослей улучшает агротехника с минимализацией обработки почвы, что уменьшает ее иссушение [247]. Второе направление — внесение живых культур водорослей в почву (альгализация). Ее проводят до посева растений или при посеве вместе с семенами (например, хлопчатника), либо водоросли вносят после посева, что оказалось особенно эффективно на рисовых полях. Альгализация как метод практического использования водорослей имеет значительные перспективы в условиях поливного земледелия. Так, в республиках Средней Азии разрабатываются способы использования зеленых микроводорослей для повышения урожайности сельскохозяйственных культур и, прежде всего, хлопчатника [103]. В странах Юго-Восточной Азии, где сосредоточены основные площади мирового рисосеяния, альгализация успешно применяется и дает большой экономический эффект. В условиях умеренной зоны этот метод не продуктивен. Большой эффект дает совместное применение водорослей и бактериальных удобрений (азотобактерина, нитрагина и др.), агротехническое действие которых эффективно на фоне высокого плодородия. Важной задачей является поиск штаммов водорослей, обладающих высокой азотфиксирующей активностью, выживаемостью и способностью размножаться в природных условиях.

ВОДОРΟΣЛИ — ИНДИКАТОРЫ СОСТОЯНИЯ ПОЧВ

Почвенные водоросли могут не только служить для повышения почвенного плодородия, но и быть его индикаторами — будучи автотрофами, как и высшие растения, они сходным образом реагируют на условия среды. Многочисленные данные свидетельствуют о том, что водоросли могут служить тест-объектами как при определении потребности почвы в удобрениях, так и при испытании различных пестицидов, в частности оценки остаточной токсичности гербицидов в почве. Водоросли могут быть использованы для изучения механизма действия различных гербицидов, а также в качестве тест-объекта при изучении фитотоксических химических соединений и индикации их структуры [165]. Отмечена связь между развитием некоторых видов водорослей и отдельными факторами почвенной среды — влажностью, значением pH и др. Однако более надежными индикаторами состояния почвы являются не отдельные виды водорослей, а их сообщества [324].

Перестройка альгоценоза, обеднение его видового состава, изменение численности водорослей в почве может служить показателем

стойкого загрязнения почвы фитотоксическими веществами. Известно, что численность водорослей в почве отражает динамику элементов питания, а по их видовому составу можно судить о выходе эдафических факторов за пределы толерантности [226]. Таким образом, почвенные водоросли, четко реагирующие на любые воздействия на почву, должны быть обязательно включены в почвенный мониторинг.

БИОЛОГИЧЕСКАЯ РЕГУЛЯЦИЯ НАРУШЕННЫХ ПОЧВ

В заключение необходимо кратко остановиться на таком аспекте практической значимости почвенных водорослей, как их участие в биологической рекультивации нарушенных почв. Известно, что водоросли первыми из автотрофов начинают осваивать лесные пожарища [37]. Поселение водорослей становится первым этапом естественного зарастания различных антропогенных субстратов — зольных, шламовых, песчаных и угольных отвалов, выработанных торфяников. На отвалах всех типов водоросли являются постоянным источником обогащения субстратов органическим веществом. На 10—14-летних участках отвалов биомасса водорослей превышала таковую в зональных почвах Кузбасса до 30 раз; основным компонентом разрастающийся выступают здесь синезеленые водоросли [329]. Водоросли участвуют в биологической рекультивации почв, нарушенных сильными загрязнениями, например, при заливании нефтью и пластовыми растворами в районе нефтепромыслов [328]. После нефтяных разливов почва заселяется прежде всего синезелеными и диатомовыми водорослями. Очевидно, что процесс полной рекультивации земель, пострадавших от хозяйственной деятельности, исключительно медленный и не может обеспечить их ввод в хозяйственный оборот без специальных мероприятий. Усиление антропогенных воздействий на почву требует научного обоснованных прогнозов об изменениях в направлении и скорости различных процессов, происходящих в почве. В их составление могут внести свой вклад и материалы о почвенных водорослях, влияющих на биологическое освоение техногенных участков и первичное почвообразование.

6.2. Энергетическая проблема и водоросли

В XX ст. перед человечеством встала проблема рационального использования природных ресурсов, в первую очередь, энергетических. Традиционные источники энергии — нефть, газ, уголь, горючие сланцы, образовавшиеся в результате фотосинтетической деятельности растений (причем значительная доля в этих процессах принадлежала низшим фотоавтотрофным растениям — водорослям) — в настоящее время считаются практически невозобновляемыми [4]. Энергетический кризис, охвативший в настоящее время многие страны мира, привел к необходимости поиска новых нетрадиционных источников энергии. К их числу относят энергию Солнца, консервируемую в биомассе фотосинтезирующих растений (*биоконсервация солнечной энергии*). Так, М. Кальвин вычислил, что с 1950 г. мировые запасы нефти уменьшились в 5 раз; для покрытия возникшего дефицита он рекомендует использовать «годовой приход энергии», обеспечиваемый солнцем [447]. В отличие от атомной энергии, этот источник энергии абсолютно безопасен; использование его не вызывает нарушения экологического равновесия, не ведет к радиоактивному или тепловому загрязнению среды [317].

Из общего количества солнечного излучения, ежегодно достигающего поверхности Земли, растения утилизируют в среднем около 0,1 %. Эта величина почти в 10 раз превышает мировое потребление энергии. Поэтому возникла идея использования *биогаза* — топлива, получаемого из органи-

ческой массы путем ее биоконверсии [447, 448]. Оказалось, что наиболее перспективными первичными утилизаторами солнечной энергии являются микроводоросли, позволяющие повысить эффективность преобразования солнечной энергии в среднем до 3—5 %. Максимальные значения КПД фотосинтеза у видов *Dunaliella Teod.* достигают 10 %, у синезеленых — 12—18, а у некоторых зеленых водорослей — 21 %, т. е. более чем в 200 раз превышает среднее значение КПД фотосинтеза на земном шаре [22, 288, 307, 367, 443, 444, 592, 629]. Обсуждаются биотехнические аспекты фотосинтетического преобразования солнечной энергии [2], предлагаются новые конструкции «солнечных реакторов», способствующие повышению его эффективности [592].

Наиболее экономически выгодным процессом считают метанизацию биомассы водорослей, выращенных на сточных водах [617, 628]. Установки для получения метана из водорослей, выращенных на сточных водах, созданы в США, Японии; их продуктивность составляет соответственно 50 и 80 т/га (в сухой массе) в год, а 50—60 т сухой биомассы водорослей может дать 74 тыс. кВт · ч электроэнергии [317]. По заданию американских военно-морских сил, в Тихом океане изучается возможность разведения гигантских донных бурых водорослей с целью переработки их в метан и другие продукты. Подсчитано, что с площади 400 км², занятой плантациями *Macrocystis purifera* (L.) Ag., можно получить 620 млн м³ метана [699].

Отходы брожения при метанизации биомассы растений, являются богатым источником питания и могут быть использованы повторно при выращивании водорослей или в сельском хозяйстве в качестве удобрений [454].

В качестве перспективных источников для получения биогаза испытываются также другие морские макроводоросли — виды родов *Ulva* L., *Gracilaria* Gréв. [452, 454]. Энергия, получаемая за счет фотосинтеза водорослей с последующей наиболее рентабельной конверсией ее в газ, считается конкурентоспособной в глобальных масштабах с ядерной энергией [293], хотя не все исследователи рассматривают эту биотехнологию как экономически выгодную [270, 444].

Таким образом, разработанная биотехнология получения биогаза из биомассы водорослей, выращенных на сточных водах, позволяет одновременно решать несколько вопросов: очистки стоков, охраны окружающей среды от загрязнений, получения дополнительных источников энергии и удобрений, экономии природных ресурсов [33].

6.3. Водоросли — источник промышленного сырья

МАКРОВОДОРОСЛИ

Водоросли являются продуцентами большого количества многообразных ценных, дефицитных и уникальных биоорганических соединений. Использование макроводорослей в качестве источника промышленного сырья имеет сравнительно длительную историю. Еще в начале прошлого столетия из морских водорослей-макрофитов начали получать иод, несколько позже — бром, натрий, калий и некоторые другие элементы. Однако водоросли оказались слишком ценным сырьем, содержащим уникальные, остродефицитные соединения органической природы, чтобы расходовать их на получение химических элементов, извлекаемых ныне из морской воды после ее предварительного концентрирования. К наиболее ценным продуктам, получаемым из водорослей, принадлежат фикоколлоиды (агар, агаронд, агароза, каррагенан, агаролектин), альгиновая кислота и ее соли — альгинаты, маннит, сорбит и др.

Фикоколлоиды, являющиеся уникальными продуктами биосинтеза красных водорослей (основные продуценты—виды родов *Gracilaria* Grév., *Gelidium* Lamour., *Ahnfeltia* Fries, *Chondrus* Stack., *Phyllophora* Grév. и др.), находят широкое применение в пищевой, фармацевтической, химической, микробиологической, текстильной, целлюлозно-бумажной, парфюмерной и других отраслях промышленности [180, 545]. В больших количествах потребляют агар для научных целей (в бактериологии, экспериментальной микологии и альгологии), а также в санитарно-эпидемиологической практике и технике. Не менее широко применяют альгиновую кислоту и альгинаты, уникальными продуцентами которых являются бурые водоросли. Альгинаты используют в химической промышленности (для стабилизации растворов и суспензий, в производстве клеев, лаков, красок, пластмасс, синтетических волокон), в пищевой промышленности (при изготовлении консервов, мороженого, фруктовых соков, хлеба-булочных и кондитерских изделий), при изготовлении строительных материалов, в книгопечатанье, в текстильной, фармацевтической промышленности (при изготовлении растворимых хирургических нитей, паст, лечебных мазей, биопротекторов и т. д.), в парфюмерии, литейном производстве, электросварке и т. д. [180, 252]. Маннит используют в фармакологии (изготовление лекарств для диабетиков), в пищевой промышленности (продукты питания для диабетиков), химической — при изготовлении синтетических смол, красок, целлюлозно-бумажной, кожевенной, оборонной промышленности и т. д. Из водорослей готовят кормовую муку, использование которой в животноводстве способствует повышению его продуктивности, увеличению содержания иода и других микроэлементов в продуктах питания. Морские водоросли являются сырьем для получения дорогостоящих дефицитных медицинских препаратов — онкостатических, заменителей крови, препаратов для лечения лучевой болезни и др. [252].

Потенциальные возможности применения морских водорослей-макрофитов, несомненно, шире масштабов их современного использования. Они рассматриваются как перспективный объект для выделения гемагглютининов [350], гликопротеидов, получения полиэлектролитов [494], простых сахаров и кормовых дрожжей [111], как сырье для целлюлозно-бумажной промышленности [504]. Из морских водорослей выделены метаболиты, обладающие антимикробным, противовоспалительным, антигельминтным, антикоагулирующим действием. Полученный из ламинарии ламинин является гипотензивным средством, фукостерин способствует снижению содержания холестерина в организме млекопитающих. Некоторые комплексные полимеры водорослей являются противоядием против сильнейших токсинов типа кураре [603]. Особый интерес для фармакологии представляют токсикообразующие водоросли [88].

Бурный рост водорослевой промышленности привел к необходимости учета естественных запасов промысловых водорослей, исследования темпов их естественного возобновления при промышленном использовании. Ведется разведка новых видов сырья и оценка перспектив их использования водорослевой промышленностью. Промысловые водоросли стали объектом марикультуры; разрабатывается технология их искусственного культивирования в промысленных масштабах, сбора урожая, оценки качества сырья, способов его хранения и комплексной переработки. Реальностью стали морские плантации промысловых водорослей [363, 709]. Ряд морских держав, таких как Япония, США, Канада, Франция, Дания, СССР, Филиппины, Индонезия и другие, особенно те, для которых водоросли являются важной статьей экспорта и государственного дохода, планируют дальнейшее расширение их площадей, интенсификацию методов марикультуры [550, 709].

МИКРОВОДОРОСЛИ

Масштабы использования микроводорослей в качестве промышленного сырья пока более ограничены, хотя перспективы здесь практически неограничиваются. Особенно ценятся водоросли — продуценты стеролов, витаминов, пигментов, ферментов, веществ гормональной природы, антибиотиков, альгицидов, инсектицидов, репеллентов и других физиологически активных соединений [195, 280], концентраты ценных и редких элементов — кобальта, никеля, молибдена, золота и др. [264]. Обсуждаются возможности использования микроводорослей для промышленного получения липидов [396], углеводов [341], водорода [340], глицерина, полисахаридов [345], меченых и дейтерированных соединений [320]. Внеклеточные полисахариды микроводорослей могут быть использованы как эмульгаторы, флокулянты, сырье для получения очищенной нефти [345]. Разрабатываются способы одновременного получения из видов рода *Dunaliella* Теод. глицерина, каротина и белка; причем стоимость глицерина из водорослей составляет 1 доллар за 1 кг [345].

Микроводоросли находят применение в микробиологической промышленности — как биостимуляторы, заменители пищевых продуктов (мяса, молока и др.) в питательных средах, а также для осуществления управляемого биосинтеза различных органических соединений. Заслуживают внимания факты использования микроводорослей в фармацевтической, пищевой, парфюмерной промышленности в качестве источников жиров, красителей, ароматических, физиологически активных соединений и других веществ [530]. Из водорослей изготавливают лекарственные препараты для лечения незаживающих ран, сердечно-сосудистых, желудочно-кишечных, онкологических заболеваний [582].

Важное значение приобретают водоросли как источник иммобилизованных ферментов [449, 677], используемых в пищевой и мясо-молочной промышленности для получения аминокислот. Гидрогеназы применяют в искусственных фотосинтетических системах [364, 395]. Обсуждаются перспективы использования водорослей для обогащения руд при извлечении благородных металлов [332].

Более широкое использование массовых культур микроводорослей как источника промышленного сырья лимитируется сравнительно высокой стоимостью их биомассы, обусловленной несовершенством методов их выращивания и сбора урожая, применением дорогостоящих сред для их выращивания и т. д. [293]. Наиболее рентабельным считают производство промышленного сырья из микроводорослей, сопряженное с очисткой сточных вод [267, 317, 345, 672]. Почти в 3—5 раз снижается себестоимость биомассы при использовании специально отобраных высокопродуктивных штаммов водорослей. Рентабельность промышленной культуры микроводорослей повышается при использовании биомассы для получения ценных метаболитов, в первую очередь, лекарственных препаратов.

Дешевым источником промышленного сырья является биомасса водорослей, вызывающих «цветение» воды [290]. Разработана технология сбора, консервирования и промышленной переработки биомассы синезеленых водорослей для получения кормовых концентратов, аминокислот, хлорофилл-каротиновой пасты, ароматических соединений, компонентов питательных сред для выращивания кормовых дрожжей, энтомопатогенных микроорганизмов, флокулянтов, репеллентов, антифудантов и пр. [290, 292].

ИСКОПАЕМЫЕ ВОДОРОСЛИ

Важным промышленным сырьем являются также полезные ископаемые, образовавшиеся в результате фотосинтетической деятельности древних водорослей в минувшие геологические эпохи. К ним принадлежат мощные

залежи графита, известняков, мела, диатомитов и трепелов, горючих сланцев и газов, сапропелей, некоторых разновидностей каменного угля, возможно, также нефти. На территории Тюменской области недавно открыты огромные залежи диатомитов — до 500 триллионов м³. Считают, что это открытие можно поставить в один ряд с обнаружением за Уралом запасов нефти и газа, так как диатомиты — сырье многоцелевого назначения. Уже сегодня они могут служить источником около 100 разнообразных продуктов, в том числе хрустала, жидкого стекла, шлифовальных материалов, сорбентов, оптического кварца, оптического стекловолокна, необходимого для развития электроники, энергетики и некоторых других отраслей народного хозяйства. Диатомиты используют при изготовлении динамита и бездымного пороха, в парфюмерии, металлургии и других отраслях легкой и тяжелой промышленности. Это превосходный, принципиально новый строительный материал — красивый, легкий, дешевый, доступный, огнеупорный, с высокими звуко- и теплоизоляционными свойствами. Обсуждается возможность использования его для получения принципиально новых промышленных материалов, а также в сельском хозяйстве. Трудно назвать отрасль, в которой диатомиты не нашли бы применения [180].

Не менее разнообразно применение сапропелей. Это источник получения кокса, смол, бензина, керосина, парафина, горючих газов, органических кислот, спиртов, смазочных масел, аммиака, пластмасс, изоляционных материалов, лаков, красок, бумаги, фармацевтических препаратов и т. д. В больших количествах сапропели используют как топливо, а в сельском хозяйстве — как высококачественное органическое удобрение и в качестве добавок к корму скота.

В химическом отношении до сих пор изучена лишь небольшая часть мировой флоры водорослей — не более 1—2 % их видового состава. Учитывая огромное разнообразие мира водорослей, а также все возрастающий интерес к ним со стороны ученых и практиков народного хозяйства, можно ожидать в недалеком будущем новых открытий в этом мире уникальных органических соединений, выделения новых перспективных продуцентов ценных метаболитов, в том числе лекарственных препаратов, выявления новых аспектов их применения в различных отраслях народного хозяйства и медицины. Сегодня микроводоросли являются одним из признанных объектов биотехнологии [60, 254]. Есть все основания ожидать, что они станут одним из основных объектов промышленного фотосинтеза, идея которого, принадлежащая К. А. Тимирязеву, ныне близка к осуществлению.

6.4. Использование водорослей как индикаторных организмов

6.4.1. Использование водорослей для биологического анализа воды

Биологический анализ воды наряду с другими методами используется при оценке состояния водоемов и контроля за качеством воды [310]. Водоросли благодаря стенопотности многих видов, их высокой чувствительности к условиям окружающей среды играют важную роль в биологическом анализе воды.

Качество или степень загрязнения воды по составу водорослей оценивают двумя способами: 1) по индикаторным организмам; 2) по результатам сравнения структуры сообщества на участках с различной степенью загрязнения и контрольном. В первом случае по присутствию или отсутствию индикаторных видов или групп и их относительному количеству, пользуясь заранее разработанными системами индикаторных организмов, относят водоем или его участок к определенному классу вод. Во втором случае, заклю-

чение делают по результатам сопоставления состава водорослей на разных станциях или участках водоема, в разной мере подверженных загрязнению.

В настоящее время существует несколько систем для биологической индикации загрязненных вод. В альгологии для этих целей применяют систему *сапробности* вод, оцениваемую степенью их загрязнения органическими веществами и продуктами их распада. Как известно, наибольшее признание получила система определения сапробности, предложенная в 1908 г. Р. Кольквитцем и М. Марссоном, и ее последующие модификации. Эти авторы считали, что распад находящегося в составе сточных вод органического вещества носит ступенчатый характер. В связи с этим водоемы или их зоны в зависимости от степени загрязнения органическими веществами подразделяют на поли-, мезо- и олигосапробные [156].

В *полисапробной зоне*, находящейся вблизи от места сброса сточных вод, происходит расщепление белков и углеводов в аэробных условиях. Эта зона характеризуется почти полным отсутствием свободного кислорода, наличием в воде неразложившихся белков, значительных количеств сероводорода и диоксида углерода, восстановительным характером биохимических процессов. Число видов водорослей, способных развиваться в этой зоне, сравнительно невелико, но зато они встречаются в массовых количествах.

В *мезосапробной зоне* загрязнение выражено слабее: неразложившихся белков нет, сероводорода и диоксида углерода немного, кислород присутствует в заметных количествах, однако в воде есть еще такие слабоокисленные азотистые соединения, как аммиак, аминок- и амидокислоты. Мезосапробная зона подразделяется на α - и β -*мезосапробные подзоны*. В первой встречаются аммиак, аминок- и амидокислоты, но уже есть кислород. В этой зоне отмечаются синезеленые водоросли родов *Oscillatoria* Vauch. и *Phormidium* Kütz. Минерализация органического вещества в основном идет за счет аэробного окисления, в частности бактериального. Следующая, мезосапробная подзона характеризуется присутствием аммиака и продуктов его окисления — азотной и азотистой кислот. Аминокислот нет, сероводород встречается в незначительных количествах, кислорода в воде много, минерализация идет за счет полного окисления органического вещества. Видовое разнообразие водорослей здесь больше, чем в предыдущей подзоне, но численность и биомасса организмов ниже. Наиболее характерными для этой подзоны являются диатомовые водоросли из родов *Melosira* Ag., *Diatoma* D. C., *Navicula* Forq и зеленые из родов *Cosmarium* Corda ex Ralfs, *Spirogyra* Link, *Cladophora* Kütz., *Scenedesmus* Meyen.

В *олигосапробной зоне* сероводород отсутствует, диоксида углерода мало, количество кислорода приближается к нормальному насыщению, растворенных органических веществ практически нет. Для этой зоны характерно высокое видовое разнообразие водорослей, но численность и биомасса их незначительны.

Совершенствование системы Р. Кольквитца и М. Марссона шло путем расширения списка и уточнения видов — индикаторов загрязнения, а также переводом качественных оценок в количественные (*индекс сапробности* по Р. Пантле, Г. Буку; *дифференциация характерности индикаторных организмов* и учет их численности на единицу пространства по М. Зелинке и П. Марвану).

Перечень видов водорослей — индикаторов степени загрязнения водоемов, предложенный комиссией СЭВ [31], приведены в Приложении 3.

В связи с тем, что индикаторное значение многих видов водорослей нередко зависит от условий их произрастания, в настоящее время признано необходимым учитывать не только наличие конкретных видов — индикаторов сапробности воды, но и их численность, соотношение с другими видами в данной экосистеме. Необходимы и другие дополнительные

показатели, позволяющие более дифференцированно подходить к использованию конкретных видов водорослей в качестве индикаторов. В частности, целесообразно учитывать данные о состоянии популяции видов-индикаторов (особенности их возрастных и морфологических спектров, частоту встречаемости уродливых структур и др.). Необходимо создать специальный атлас морфологических уродств — показателей загрязнения окружающей среды. Разработка тестов морфологического контроля состояния популяций водорослей — один из реальных путей совершенствования методов экологического мониторинга [301].

Весьма чувствительной к условиям внешней среды является структура фитопланктона. Наряду с численностью, биомассой, обилием видов в качестве показателей загрязнения вод перспективными могут быть *индекс видового разнообразия* и *информационные индексы*.

Разработка методов биологического анализа чистоты вод необходима для организации их экологического мониторинга. Анализ следует осуществлять на основании изучения особенностей изменения видового и количественного разнообразия индикаторных организмов, физиологического состояния гидробионтов, выявления нарушений в ходе интегральных процессов (соотношение между продукцией и деструкцией органического вещества и др.). Эти данные должны быть формализованы в цифровом выражении: в виде кодов, матриц, индексов — видового разнообразия, сапробности, биоиндексов (Вудвигса), баллов Шендлера и др. — и по возможности быть представлены графически (Самочистение и биондикация загрязненных вод. — М., 1980).

Для разработки унифицированной системы оценки качества вод по гидробиологическим показателям следует принять за основу проект системы комплексной оценки качества поверхностных сточных вод, предложенной Институтом гидробиологии АН УССР [115].

Водоросли широко используют в *токсикологическом контроле* воды. Они пригодны для установления токсичности многих веществ, содержащихся в воде водоемов и сточных водах, таких как соединения тяжелых металлов, детергенты, пестициды и др. На основании данных, полученных при изучении водорослей, делают научно обоснованные заключения о предельно допустимых концентрациях различных веществ, сбрасываемых в водоемы. Для токсикологического контроля часто используют зеленые водоросли из родов *Scenedesmus* Meyen, *Ankistrodesmus* Corda, *Chlamydomonas* Ehr., *Rhizoclonium* Kütz., *Hydrodictyon* Roth.

6.4.2. Использование водорослей в геологии и юридической практике

Использование водорослей в качестве индикаторных организмов в геологии и юридической практике зиждется на наличии среди них большого количества *стенотопных видов*, нуждающихся для своего существования в определенной комбинации внешних условий, привязанных к определенному биотопу, вне которого они не могут существовать. В противоположность им широко распространенные *эвриотопные виды*, способные существовать в разных биотопах, в качестве индикаторных организмов непригодны. Использование водорослей как индикаторных организмов в геологии, кроме того, возможно благодаря их большой древности, а также способности некоторых из них сохраняться в ископаемом состоянии.

Водоросли принадлежат к древнейшим организмам, населяющим нашу планету. Согласно имеющимся данным [274, 321, 586], синезеленые водоросли возникли почти одновременно с водной оболочкой Земли, около 4 млрд лет тому назад, и в течение почти 2 млрд лет вместе с бактериями были единственными представителями органической жизни на нашей планете [118, 321]. В ходе эволюции водорослей наблюдалось несколько узло-

вых моментов [125]: появление синезеленых (их достоверные остатки найдены в горных породах раннего архея возрастом 2,7—3,5 млрд лет), появление эукариот в начале рифея (1,5—1,4 млрд лет назад), формирование в рифее многоклеточных слоевищ и первых зеленых, возможно, также красных и бурых водорослей (1,3—0,7 млрд лет тому). От начала кембрия (570 млн лет тому) сформировались все основные отделы (классы) водорослей: в силуре Charophyta, в карбоне — Xanthophyta, в мезозое — Dinophyta, Bacillariophyta, Chrysophyta, и, возможно, Euglenophyta (табл. 6.1). Определенная последовательность в их развитии позволяет использовать находки палеоальгеологических объектов (*макро- и микрофосилий*) для датировки возраста геологических пород, что способствует развитию исторической геологии, палеогеографии и палеоэкологии, биостратиграфии, относительной геохронологии, облегчая геологическое картирование осадочных пород, поиск полезных ископаемых [56—59, 71, 72, 105, 125, 157, 167, 193, 194, 215, 241].

Особое значение в геологии имеют водоросли, обладающие прочными клеточными покровами или внутриклеточным скелетом, благодаря которому они хорошо сохраняются в ископаемом состоянии (*дурипартическая сохранность*). К ним принадлежат диатомовые и золотистые (включая Silicoflagellatophyceae и Coccolithales) с кремнеземовыми панцирями или внутриклеточными скелетами (Silicoflagellatophyceae); у представителей порядка Coccolithales клеточные покровы включают известковые чешуйки — *кокколиты*. Некоторые синезеленые, зеленые (включая Charophyceae) и красные водоросли образуют вокруг своих слоевищ в процессе фотосинтеза известковые чехлы или откладывают карбонаты в клеточных стенках. Их органические соединения постепенно замещаются кристаллами кальция — происходит *нетрификация*, возникают *окаменелости*. Из таких окаменелостей в морях и океанах вырастают огромные подводные скалы — рифы, которые тянутся на тысячи километров (например, у берегов Австралии). *Харациты* — известняки, сложенные обызвествленными оогониями Charophyceae, образуют пласты толщиной до 12 м. Мощные известняки толщиной до 1100 м возникли благодаря жизнедеятельности древних докембрийских синезеленых водорослей. Некоторые ископаемые водоросли сохраняются в виде *фитолейм* (обугленных остатков) или отпечатков. Они принимают участие в образовании углей (богхедов), твердых и жидких нефтеподобных соединений (горючих сланцев, сапропелей), графита.

Все типы остатков — это ценнейшие документы, позволяющие судить о физико-географических условиях среды в различные геологические периоды. Изучение их имеет большое практическое значение. Помимо непосредственного использования полезных ископаемых, образовавшихся в результате жизнедеятельности древних водорослей (см. раздел 6.3), находки их имеют большое индикационное значение. К рифовым известнякам, например, приурочены залежи алюминиевых бокситовых руд, месторождения нефти и каменного угля. Широкое применение в геологической разведке приобрел разработанный советскими учеными (А. П. Жузе, М. М. Забелина, И. А. Киселев, В. С. Порецкий, А. И. Прошкина-Лавренко, В. С. Шешукова) *метод диатомового анализа*. Этот метод пытаются использовать в юридической практике для выяснения обстоятельств гибели людей (особенно в водной среде), однако возможность таких подходов дискутируется [411].

Особый интерес для геологической науки представляет открытие ископаемых остатков синезеленых водорослей — *строматолитов* и *онколитов* — в докембрийских отложениях, ранее считавшихся «немыми». Докембрий по времени составляет $\frac{1}{3}$ геологической истории нашей планеты. В докембрийских отложениях сосредоточены важнейшие полезные ископаемые: до 70 % мировых запасов железных руд, $\frac{2}{3}$ залежей урана и марганца, 95 % кобальта, важнейшие месторождения меди, золота, фосфоритов и других полезных ископаемых. Строматолиты, называемые *плойча-*

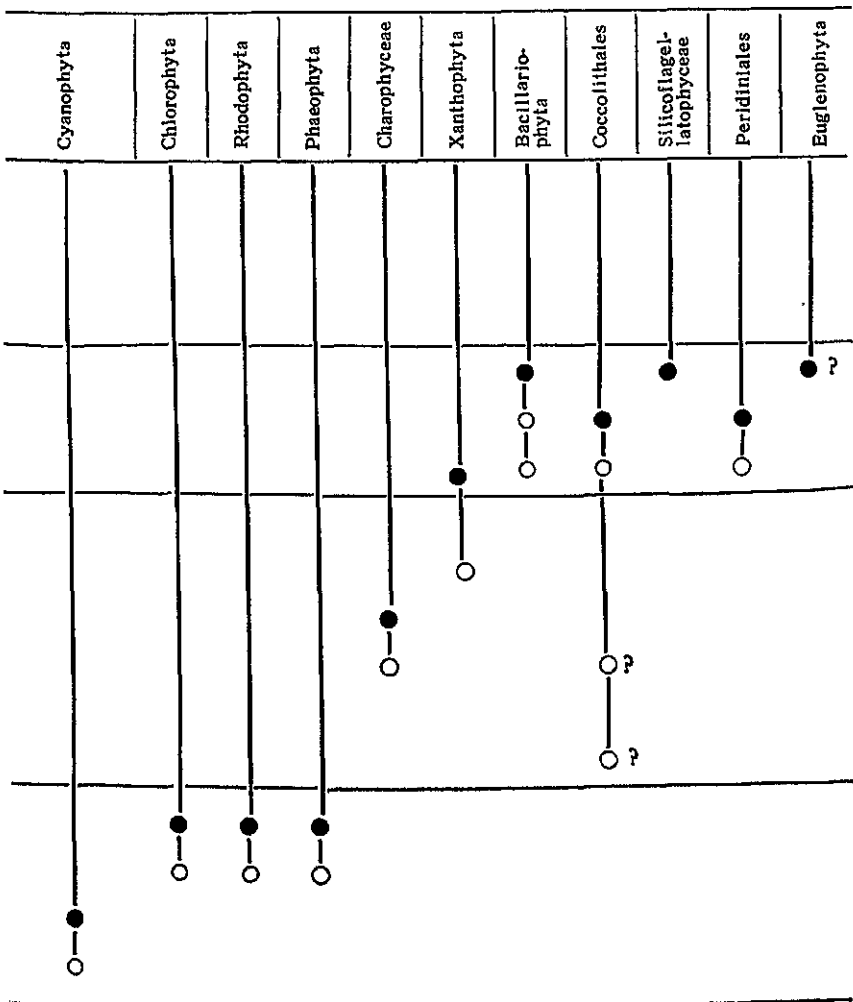
Т а б л и ц а 6.1. Появление водорослей из разных отделов (классов)

Геологическая эра	Геологический период	Продолжительность геологического периода, млн лет	Абсолютный возраст, млн лет
Кайнозой	Четвертичный	1,8	1,5—2
	Неоген	25	26
	Палеоген	41	67
Мезозой	Мел	70	137
	Юра	58	195
	Триас	45	240
Палеозой	Пермь	45	285
	Карбон	55	340
	Девон	70	410
	Силур	30	440
	Ордовик	60	500
	Кембрий	70	570
Докембрий	Венд	110	680
	Рифей	920	1600
	Нижний протерозой	900	2500
	Архей	1500—2000	4000

Примечание: ○ — первые единичные находки остатков водорослей; ● — массо

выми известняками, или скорлуповатыми породами, внешне напоминают многочисленные стопки часовых стекол, плотно прижатых друг к другу (см. рис. 5.1). Их мощные пласты тянутся иногда на несколько километров. Онколиты — желваки размером от 1 мм до нескольких сантиметров в поперечнике со слоистостью такого же типа, как у строматолитов, но облекающей желвак со всех сторон. Онколиты и строматолиты — результат жизнедеятельности древних сообществ синезеленых водорослей и бактерий. Открытие их в докембрийских отложениях имело также мировоззренческое значение, коренным образом изменив наши представления о времени возникновения жизни на Земле, способствуя воссозданию научной картины мира.

и порядков) в геологической истории Земли (по [125], с изменениями)



● — находки остатков; | — время существования группы водорослей.

6.5. «Цветение» воды, обрастание судов и гидротехнических сооружений, коррозия наземных материалов и конструкций. Токсические водоросли

«ЦВЕТЕНИЕ» ВОДЫ

В последние десятилетия во многих континентальных водоемах, а также в морях и океанах участились случаи «цветения» воды, возникающие вследствие массового развития одного или нескольких наиболее приспособленных к данным условиям видов водорослей.

Под «цветением» воды понимают интенсивное развитие водорослей в толще воды, в результате чего она приобретает различную окраску [171]. При этом цвет воды может варьировать от сине-зеленого, ярко-зеленого, серого до желто-зеленого, каштанового или ярко-красного, кирпично-красного и красно-бурого и коричневого (в зависимости от окраски организмов, вызывающих «цветение», и их численности).

Массовому развитию водорослей вплоть до «цветения» воды способствует увеличение эвтрофирования водоемов, которое происходит как под влиянием природных факторов (за тысячи и десятки тысяч лет), так и в значительно большей степени под влиянием антропогенных факторов (за годы, десятки лет).

«Цветение» воды наблюдается как в континентальных водоемах (пресных, солоноватых и соленых), так и в морях и океанах (в основном в прибрежных районах). В морях и океанах «цветение» воды вызывают главным образом диатомовые (*Centrophyceae*) и динофитовые (*Dinophyta*), а также синезеленые. В арктических морях отмечается весенне-летнее «цветение» воды, обусловленное интенсивным развитием диатомовых (из родов *Fragilaria* Lyngb., *Amphirogona* Ehr., *Achnanthes* Bory, *Bacterosira* Gran., *Chaetoceros* Ehr. В морях северного полушария (Балтийское, Черное, Азовское) «цветение» воды вызывают летом синезеленые водоросли, весной и осенью — диатомовые. Так, в Балтийском море летом происходит массовое развитие *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs ex Born. et Flah., *Nodularia spumigena* Mert., видов рода *Anabaena* Bory [136]. Для морей тропических и субтропических широт наиболее характерны т. н. *красные приливы*, обусловленные интенсивным развитием динофитовых водорослей, которое наиболее часто наблюдается в прибрежной части Южной Америки и Африки, а также у берегов Индии и Японии. Красное море свое название получило из-за обильного развития в нем синезеленой водоросли *Oscillatoria erythroa* Kütz. В морях умеренных широт описаны случаи красного «цветения», обусловленные интенсивным развитием диатомовых водорослей: *Scletonema costatum* (Grév.) Cl., *Eutreptiella pascheri*, *Aulacodiscus kittonii* Arn. var. *africana* (Cottan) Rattr., *Pyramimonas cruciata*. Очень опасно «цветение» воды, вызываемое токсическими видами пиропитовых водорослей (виды родов *Gonyaulax* Diesing, *Gymnodinium* Stein).

Красное «цветение» наблюдается и в континентальных водоемах. Так, в Японии нередко обильно развивается пресноводная золотистая водоросль *Uroglena americana* Calkins. Токсическая золотистая водоросль *Gruntziopsis parvum* Carg. вызывает «цветение» в озерах, горных бассейнах и эстуариях Западной Европы и Ближнего Востока. Лужеобразные пресные водоемы Средней Европы нередко окрашиваются в красный цвет *Haematococcus pluvialis* Flotow, а соленые водоемы юга Советского Союза — в кирпично-красный *Dunaliella salina* Teod. из зеленых водорослей.

Из пресноводных водоемов, подверженных «цветению», в первую очередь следует отметить большие равнинные реки и построенные на них водохранилища, а также пруды различного назначения (биологические, технические, рыбоводные, всевозможные отстойники), озера, водоемы-охладители.

В пресных водоемах летом «цветение» воды чаще всего вызывается синезелеными и динофитовыми водорослями, весной и осенью — диатомовыми. Реже «цветение» воды обуславливают зеленые или желто-зеленые водоросли. Из синезеленых водорослей, вызывающих «цветение» в днепровских водохранилищах, встречаются *Microcystis aeruginosa* Kütz. em. Elenk., *M. wesenbergii* Komárek, *Woronichinia naegeliana* (Ung.) Elenk., *Anabaena flos-aquae* Bréb., *A. lemmermannii* P. Richt., *A. circinalis* (Kütz.) Hansg., *A. spiroides* Klebs., *A. affinis* Lemm., *A. scheremetievi* Elenk., *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs ex Born. et Flah.

В период «цветения» пресноводных водоемов биомасса водорослей до-

стигает 1,5—2,0 кг/м³, а в местах их скоплений — 5—7 кг/м³. В штилевую погоду водоросли собираются в поверхностных слоях воды в т. н. *пятнах «цветения»*, где их биомасса достигает 40—50 кг/м³ (в пересчете на сухое вещество, представленное сестоном) [30]. Для сравнения можно указать, что в арктических морях при «цветении» воды биомасса фитопланктона достигает 6—14 г/м³, в Каспийском море 1—3, в Азовском 270 г/м³ [80].

Считают, что умеренная вегетация синезеленых водорослей, до 250 г/м³ (в сырой массе) [237, 265], не сказывается отрицательно на экосистеме водоема и даже напротив влияет на нее положительно. При значительном увеличении биомассы водорослей (до 500 г/м³ и выше), начинает проявляться биологическое загрязнение, вследствие чего значительно ухудшается качество воды. В частности, изменяется ее цветность, рН, вязкость, снижается прозрачность, меняется спектральный состав проникающей в водную толщу солнечной радиации в результате рассеивания и поглощения водорослями световых лучей. В воде появляются токсические соединения (продукты жизнедеятельности водорослей и сопутствующих им бактерий) и большое количество органических веществ, служащих питательной средой для бактерий, в том числе и патогенных. Вода приобретает неприятный запах (например, при обильном развитии *Aphanizomenon flemmingii* P. Richt. вода приобретает затхлый запах). Возникает дефицит растворенного кислорода, который расходуется на дыхание водорослей и разложение отмершей органической массы. Недостаток кислорода приводит к летним заморам рыб и других гидробионтов, а также тормозит процессы самоочищения и минерализации органического вещества. Все это способствует накоплению в воде все большего количества различных вредных веществ, многие из которых небезопасны для человека (токсины, канцерогенные соединения, аллергены). При брожении и разложении водорослей в воде накапливается ацетон, масляная и уксусная кислоты, бутиловый спирт, фенолы, амины типа трупных ядов и др.

Кроме того, из-за большого количества взвесей в «цветущей» воде ее фильтрование при очистке затрудняется, а повышенная концентрация солей приводит к образованию накипей и осадков в системе технического водоснабжения.

Борьба с «цветением» должна быть направлена прежде всего на предотвращение антропогенного эвтрофирования водоемов, а также на ликвидацию уже имеющихся отрицательных последствий «цветения» [290]. В то же время нельзя забывать о перспективах использования биомассы водорослей, изъятых из водоемов, в хозяйственных целях (см. раздел 6.1.2).

Для профилактики эвтрофирования искусственных водоемов рекомендуется строго выполнять комплекс водоохраных мероприятий, который включает уборку территории будущего ложа водохранилища, надежное захоронение торфяников, создание вокруг водоемов водоохранной зоны, т. е. насаждение наземной и водной растительности. Считают, что из водных растений очень хороши для этой цели тростник и камыш, которые поглощают из воды огромное количество химических элементов и детоксицируют разнообразные ядовитые соединения. Тростник, кроме того, подавляет развитие синезеленых водорослей.

Меры профилактики эвтрофирования разнообразных водоемов предусматривают также ограничение на территории водосбора водоема развития животноводческих комплексов, изменение агротехники сельскохозяйственных работ (использования гранулированных удобрений, увеличения глубины их заделки в почву, соблюдения сроков их внесения в почву) и осуществление мероприятий по защите почвы от эрозии. Заслуживают внимания также водоохраные мероприятия, как прекращение сброса сточных вод или отвод их за пределы водных объектов; строительство буферных водоемов и предводохранилищ, не допускающих сточные воды в основной водоем; улучшение очистки сточных вод, связывание и осаждение фосфора в

водоемах; использование искусственной аэрации водоемов с помощью воздуха или кислорода; сброс из озер и водохранилищ обогащенного питательными веществами придонного слоя воды; использование альгицидов для подавления развития водорослей и, наконец, удаление из водоемов избыточного органического вещества. При этом изъятая биомасса является ценным природным органическим веществом, которое может найти самое разнообразное применение в народном хозяйстве.

Отмечена положительная роль растительноядных рыб (в частности белого толстолобика) в очищении водоемов, подверженных «цветению». При этом толстолобик не отравляется токсинами и не накапливает их в своем теле, если «цветение» воды не превышает определенных пределов; попадая же в массовые скопления синезеленых водорослей, особенно находящихся в стадии разложения, белый толстолобик, также как и другие рыбы, погибает. В некоторых странах для деэвтрофикации водохранилищ с успехом используют теплолюбивую тилляпию. В озере Чад (Африка) тилляпии выедают синезеленые водоросли, предпочитая их зеленым и диатомовым [156].

ОБРАСТАНИЕ СУДОВ И ГИДРОТЕХНИЧЕСКИХ СООРУЖЕНИЙ

Организмы обрастаний могут существовать не только в водной среде (перифитон), но и в воздушной (аэрофитон). Среди водных обрастаний встречаются бактерии, водоросли, актиномицеты, грибы, губки, кораллы, ракообразные. В Черном море эта своеобразная группа организмов состоит исключительно из диатомовых водорослей: *Melosira moniliformis* (O. Mill.) Ag., *Navicula pennata* var. *pontica* Mert., *Amphora angustata* (Greg.) Cl., *Licmophora ehrenbergii* (Kütz.) Grun., *Synedra tabulata* (Ag.) Kütz., *Achnanthes longipes* Ag., *Hyalodiscus scoticus* (Kütz.) Grun., *Pleurosigma elongatum* W. Sm. [24]. Диатомовые водоросли вместе с бактериями образуют слизистую бактериально-диатомово-детритную пленку, которая для одних организмов является необходимым условием существования, для других — необязательным субстратом, а для третьих — даже фактором, препятствующим их развитию. Эта слизистая пленка вместе с поселяющимися на ней организмами-обрастателями создает серьезные помехи в хозяйственной деятельности человека. Из-за нее снижается скорость движения судов, увеличивается расход топлива, снижается эффективность работы гидроакустических приборов, появляются коррозия и различные повреждения на металлических конструкциях. Кроме того, слизистая пленка, образуемая обрастателями, может нарушать эксплуатацию водопроводных труб, как на кораблях, так и на берегу, засорять и даже разрушать (коррозия) водоводы, нарушать процессы теплообмена в холодильных установках.

Основной способ защиты от таких обрастаний — применение красок, содержащих различные яды, преимущественно оксид меди (I), оксид ртути (II). Для борьбы с обрастаниями труб их также делают из металлов (в основном из меди), на которых организмы не селятся. Осевшие в трубах организмы уничтожают с помощью горячей или хлорированной воды, ультразвуком, электрическим током, электромагнитным полем и др.

КОРРОЗИЯ НАЗЕМНЫХ МАТЕРИАЛОВ И КОНСТРУКЦИЙ

Организмы-обрастатели, существующие в воздушной среде, при определенных условиях могут повреждать промышленные и строительные материалы, памятники архитектуры, картины и т. п., если они не защищены ядовитыми покрытиями. Эти организмы могут быть представлены водорослями, бактериями, грибами и лишайниками. При исследовании обрастаний промышленных и строительных материалов (стекла, стеклопластика, пенопласта, капрона, органического стекла, стекловолокна, сплавов алю-

миния и др.) в условиях влажных субтропиков СССР почти на всех материалах были обнаружены зеленые водоросли из родов *Chlorhormidium* Fott., *Chlorella* Beijer., *Stichococcus* Näg. Из всех обрастаемых материалов наиболее подверженными воздействию водорослей оказались образцы стеклопластика. На стенах древних соборов (Киево-Печерская Лавра и Выдубецкий монастырь в Киеве, Екатерининская церковь, Спасский и Борисоглебский соборы в Чернигове) в местах повреждения штукатурки были обнаружены представители зеленых водорослей из родов *Desmococcus* Brand. em. Visch., *Chlorhormidium* Fott., *Stichococcus* Näg., *Trebouxia* Puym., *Chlorella* Beijer. *Diplosphaera* и диатомовых водорослей из родов *Nitzschia* Hass., *Navicula* Bory, а также один представитель из отдела синезеленых водорослей (*Phormidium* Kütz.)

На поверхности фресковой живописи обнаружены грибы, бактерии, а также водоросли. Они росли на влажной поверхности, освещенной солнцем, образуя пятна разнообразных оттенков зеленого цвета, от очень темного, почти черного, до желто-зеленого [666]. В районах с умеренным климатом среди таких водорослей-обрастателей встречены зеленые водоросли из родов *Pleurococcus* Menegh., *Chlorococccum* Menegh., *Trentepohlia* Mart., в условиях тропиков — синезеленые водоросли из родов *Oscillatoria* Vauch. и *Scytonema* C. Ag.

Причиной перечисленных повреждений являются продукты метаболизма обрастателей, в основном — органические кислоты. Организмы, их выделяющие, особенно распространены во влажных тропиках, где имеется достаточно влаги, тепла и пыли органического происхождения, являющейся питательной средой для их развития. Биоповреждения от различных объектов обрастаний могут быть довольно значительными.

ТОКСИЧЕСКИЕ ВОДОРΟΣЛИ

В последние десятилетия токсические водоросли стали предметом интенсивных исследований. В природных условиях токсичность водорослей проявляется обычно при их обильном развитии, когда многократно суммируется токсический эффект отдельных микроскопических индивидов, не оказывающих заметного отрицательного действия при их обычном развитии. Токсические виды встречаются среди динофитовых, золотистых, синезеленых и зеленых водорослей [88]. Среди динофитовых водорослей, вызывающих «красные приливы» (см. выше) на огромных морских акваториях, к токсическим относятся представители родов *Gonyaulax* (*G. acatenella*, *G. catenella* (Lev.) Kof., *G. monilata* Howell., *G. polyedra* Stein., *G. tamarensis* (Lev.), *Gymnodinium* (*G. breve* Ballantine, *G. venificum* Danis), *Noctiluca* (*N. scintillan* Lebour), *Amphidinium* (*A. klebsii* Kof. et Swezy, *A. rhynchocephalum* Anissim., *A. carterae* Hubert) [101].

Токсическое действие динофитовых проявляется в массовой гибели рыбы и других морских животных, в раздражении дыхательных путей людей, живущих на побережье, а также в их отравлении (часто со смертельным исходом) при употреблении в пищу некоторых видов моллюсков из родов *Mytilus* и *Saxidomus*, которые аккумулируют водорослевые токсины, но сами к ним не чувствительны. Подобные отравления были давно известны жителям морских побережий, которые называют их «моллюсковым токсикозом». Симптомами этой болезни являются прогрессирующий паралич и нарушение дыхания. Смерть в результате «моллюскового токсикоза» может наступить через 2—12 ч в зависимости от полученной дозы.

Выделены и детально исследованы токсины только из нескольких видов динофитовых водорослей: *Gonyaulax catenella*, *G. tamarensis*, *Gymnodinium breve*. Сильное периферическое действие выделенных из них токсинов сходно с действием растительного алкалоида кураре и тетродо-

токсина [101]. К токсическим динофитовым относится также пресноводная водоросль *Peridinium polonicum* Wotosz. (= *Glenodinium gimnodinium* Pezard), обильно развивающаяся в озерах Японии и вызывающая массовую гибель рыбы.

Среди золотистых водорослей известен один токсический вид — *Prymnesium parvum* Cart., который довольно широко распространен в равнинных и горных озерах и эстуариях Западной Европы. Выделяемый этим видом токсин также может быть причиной гибели рыб. На нашей территории *P. parvum* зарегистрирован в Азовском море и в солоноватых прудах на Арабатской Стрелке, где наблюдалась гибель сеголетков карпа и других рыб.

Токсичные виды зеленых водорослей относятся к родам *Scenedesmus* Meyen (*S. quadricauda* Bréb. и *S. obliquus* Kütz.) и *Coelastrum* Näg. (*C. microporum* Näg.) из порядка *Chlorococcales* [88].

Наибольшее количество токсических видов выявлено среди синезеленых водорослей. Это *Microcystis aeruginosa* Kütz. em. Elenk., *M. wesenbergii* Komárek, *M. (Aphanocapsa) farloviana* Drouet et Daily, *Coelosphaerium kuetzingianum* Näg., *Woronichinia naegelianae* (Ung.) Elenk., *Oscillatoria erythraea* (Ehr.) Geitl., *O. thiebautii* (Gom.) Geitl., *Lyngbya majuscula* (Dillw.) Harv., *Anabaena flos-aquae* Bréb., *A. variabilis* Kütz., *A. lemmermannii* P. Rich., *A. oscillarioides* Bory f. *turkestanica* (J. Küss.) Elenk., *Nodularia spumigena* Mert., *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs, *Gloeotrichia echinulata* (J. Sm.) P. Rich., *G. pisum* (Ag.) Thur., *Nostoc rivulare* (Kütz.) Elenk., *Napalosisiphon fontinalis* (Ag.) Born. em. Elenk. f. *tenuissima* (Grun.) Cool. et Setch. [88, 89, 133, 148, 676].

Токсическое действие синезеленых водорослей проявляется в массовой гибели гидробионтов, водоплавающей птицы и домашних животных. У человека при отравлении токсинами этих водорослей развивается аллергия, конъюнктивит, пищевая интоксикация. При длительном употреблении воды или рыбы из водоемов, подверженных интенсивному «цветению», человек заболевает гаффской, или юксовско-сартланской, болезнью, в ходе которой поражаются почки, нервная и мышечная система, нарушаются двигательные функции и т. д. Болезнь нередко имеет летальный исход. В общем по своему действию токсины синезеленых водорослей в несколько раз превосходят такие яды, как кураре и ботулин. Токсичность синезеленых водорослей зависит от их количества, особенностей обитания, видового состава и физиологического состояния.

Токсическое действие *Microcystis aeruginosa* обусловлено двумя токсинами: один (*эндотоксин*) образуется непосредственно в теле водоросли и представляет собой циклический полипептид, называемый фактором быстрой смерти (FDF), второй выделяется сопутствующими бактериями [492]. *Aphanizomenon flos-aquae* выделяет несколько токсинов, из которых изучен только *сакситоксин* [618]. Виды рода *Anabaena* продуцируют *анатоксин*, названный по скорости действия фактором очень быстрой смерти (VFDF), который представляет собой алкалоид. Из *Lyngbya majuscula* выделен и идентифицирован *лингебиотоксин А*, также алкалоид.

Технология очистки воды от токсических веществ очень сложна, поэтому предпочтение следует отдавать профилактике чистоты водоемов. Нельзя допускать скопления водорослей вблизи водозаборов и мест отдыха людей, водопоя животных, а также их накопления в системах водоочистки [171].

6.6. Значение водорослей для решения природоохранных вопросов

6.6.1. Водоросли — агенты самоочищения естественных водоемов и доочистки сточных вод в системах искусственной очистки

Под *самоочищением* водоемов понимают совокупность биологических и физико-химических процессов, обуславливающих способность водоема освобождаться от загрязнений. Водоросли являются важным компонентом комплекса организмов, принимающих участие в самоочищении водоемов, формировании качества воды, улучшении санитарно-гигиенического состояния водоемов. Биологически полноценной считается вода, которая содержит не только все соли и микроэлементы, но также белки, ферменты, витамины и другие продукты жизнедеятельности гидробионтов, в том числе и водорослей.

Для ускорения многих процессов биологического самоочищения и улучшения питьевых качеств воды большое значение имеет обогащение ее кислородом, выделяющимся водорослями в процессе фотосинтеза. Установлено, что фотосинтетическая аэрация часто превосходит атмосферную или вполне соизмерима с нею. Так, в Волгоградском водохранилище фотосинтетическая продукция кислорода за вегетационный период достигает 10,5 млн т и примерно равна атмосферной [156]. Фотосинтетическое аэрирование воды не только усиливает минерализацию органических веществ, но и ускоряет многие процессы биологической детоксикации, тем самым улучшая качество воды.

На качество воды огромное влияние оказывают метаболиты, выделяемые в процессе жизнедеятельности водорослей. В экстрактах водорослей обнаружены вещества с антирадикальными и антиокислительными свойствами: α -токоферол, каротиноиды и др. В «цветущих» водоемах обнаруживаются токоферолы, витамины А, D, К и каротиноиды, обладающие антиокислительной активностью, в концентрации 10^{-9} — 10^{-6} моль/л. Присутствие в воде большого количества водорослей, способных ферментативно расщеплять перекиси, служит дополнительным фактором подавления неблагоприятных последствий окисления растворенных органических веществ [156].

На основании гипотезы о биологическом иницировании радикальных процессов самоочищения водоемов предложена динамическая модель природной воды как каталитической окислительно-восстановительной системы открытого типа [297]. Роль отдельных групп водорослей в этих процессах различна. Так, зеленые и диатомовые водоросли выделяют в процессе фотосинтеза перекись водорода, способствуя переводу примесей природной воды в окисленное состояние и активируя процессы самоочищения. Синезеленые водоросли, наоборот, выделяют в среду вещества-восстановители, тормозящие эти процессы.

Важным вопросом общей проблемы охраны водоемов является *биологическая очистка* сточных вод, основанная на деятельности различных микроорганизмов. В системе очистных сооружений для доочистки различных типов сточных вод наиболее широко используют *биологические пруды, биофильтры, поля фильтрации*. Биологическое самоочищение в них осуществляется в результате жизнедеятельности всех групп организмов, входящих в данную экосистему. Важными компонентами данной системы являются бактерии и водоросли. Бактериальный биосинтез и фотосинтез водорослей — главные биологические процессы, которые обеспечивают доочистку сточных вод. Особый интерес представляет использование для доочистки сточных вод одноклеточных зеленых водорослей. С одной стороны, их развитие, спонтанное или индуцированное, играет важную роль в

процессах биологического самоочищения водоемов, с другой — биомасса водорослей может быть использована для получения ценных органических веществ, продуцируемых водорослями.

Основные теоретические представления о факторах и условиях, которые определяют эффективность очистки сточных вод в биологических прудах, сформулированы в ряде работ отечественных и зарубежных авторов [43, 565]. Согласно этим представлениям, в нормально функционирующих аэробных и факультативно аэробных биологических прудах кислород, необходимый для бактериального окисления загрязняющих веществ, доставляют водоросли, которые выделяют его в процессе фотосинтеза. Бактерии, используя растворенный кислород в процессе жизнедеятельности, минерализуют загрязняющие органические вещества. Диоксид углерода, фосфаты, аммонийный и нитратный азот, освобожденные при бактериальном разложении, легко потребляются водорослями, что иногда приводит к их масовому развитию в водоемах.

Исследование состава водорослей различных водоемов, в которые поступают сточные воды различных типов, свидетельствует о том, что основное место в них занимают зеленые, эвгленовые и диатомовые водоросли, а в некоторых случаях — синезеленые. Среди зеленых водорослей доминируют обычно *Chloococcales*, устойчивые к длительному воздействию многих токсических веществ.

Клетки водорослей способны аккумулировать из воды различные химические элементы, причем коэффициенты их накопления достаточно высоки. Наиболее мощными концентраторами являются пресноводные зеленые водоросли, особенно нитчатые. При этом интенсивность накопления в них металлов гораздо выше, чем в других пресноводных гидробионтах. Немалый интерес представляет способность водорослей концентрировать в себе радиоактивные элементы. Фитопланктон играет роль ловушки для радионуклидов, он сорбирует большинство продуктов ядерного распада: стронций-90, цирконий-95, йод-131, рутений-106, цезий-137, церий-144, [171]. Отмершие клетки водорослей удерживают накопленные элементы не менее прочно, чем живые, а в некоторых случаях десорбция из мертвых клеток меньше, чем из живых. Способность водорослей концентрировать в клетках и прочно удерживать химические элементы и радионуклиды позволяет использовать их в специализированных системах очистки (дезактивации) промышленных сточных вод.

В связи с разработкой методов массового культивирования одноклеточных зеленых водорослей стало возможным интенсифицировать процессы самоочищения различных типов сточных вод. Так, в культуре водорослей из порядка *Chloococcales* на сточных водах резко снижается биологическая потребность в кислороде (БПК), сокращается анаэробный период и раньше наступает стадия нитрификации. При культивировании зеленых водорослей на сточных водах в них снижается содержание минеральных форм азота и фосфора, повышается щелочность, что является одним из существенных факторов очистки.

При массовом развитии зеленых водорослей в сточных водах, как в естественных условиях, так и в культуре, значительно увеличивается скорость отмирания патогенных микроорганизмов. Некоторые зеленые, синезеленые и диатомовые водоросли являются антагонистами вируса гриппа, полиовируса и др. [171]. Выделяемые водорослями биологически активные вещества играют важную роль в обеззараживании воды и подавлении жизнедеятельности патогенной микрофлоры.

Водоросли, так же как и бактерии, принимают участие в очистке сточных вод от ряда органических соединений, утилизируя необходимые биогенные элементы [182]: фосфопротеиды, фосфолипиды, фосфогликозиды, нуклеиновые кислоты. Как источник фосфора водоросли могут утилизировать даже синтетические детергенты. Имеются сведения о деструкции во-

дрослями таких органических соединений, как сахара, аминокислоты, пептон, гидролизат казеина, а также таких компонентов сточных вод как фенол и алкилсульфат. В специальных биологических прудах сообщества водорослей и бактерий используют для разложения и детоксикации гербицидов. Доказана способность ряда зеленых водорослей (*Chlorella*, *Chlamydomonas* Ehr.) и синезеленых (*Gloeocapsa* (Kütz.) em. Gollerb., *Anabaena* Borg, *Tolypothrix* Kütz.) гидролизовать ациланилидный гербицид пропанил, превращая его в 3,4-дихлоранилин, который быстрее разрушается бактериями. Некоторые синезеленые водоросли разлагают фенолкарбаматные гербициды — профам и хлорпрофам — соответственно на анилин и хлорпроизводные [171].

Сточные воды, очищенные с помощью наиболее совершенных методов, все же остаются токсическими по отношению к гидробионтам. Альгобактериальные сообщества, которые используются для доочистки сточных вод, позволяют получить воду, которая по гидрохимическим и бактериологическим показателям соответствует ГОСТу «Вода питьевая» [182].

6.6.2. Задачи альгологов в организации экологического мониторинга окружающей среды и прогнозирования развития водорослей

Мониторинг — система организованных долгосрочных наблюдений, оценки и прогноза состояния природной среды по ряду показателей, установленных программой [124, 313]. Задачей экологического мониторинга является обнаружение в экосистемах изменений антропогенного характера. Решить эту задачу можно различными методами: периодически определяя изменения некоторых показателей загрязнения данной биоты или непрерывно собирая интегральные показатели на весьма значительных территориях. Задача службы мониторинга — диагноз и прогнозирование событий, основные приемы сбора информации — наблюдения и эксперимент.

Наблюдения являются основной формой организации *диагностического мониторинга*, регистрирующего положение дел в экосистеме в текущий момент времени. Система диагностического мониторинга должна предусматривать также наблюдения за разнообразными биологическими показателями, в которых ожидается отклик (изменение численности отдельных видов, изменение видового разнообразия) и появление которых следует считать откликом (возникновение уродств, нарушение морфологических признаков в пределах популяции).

Водоросли широко используют как индикаторные организмы при экологическом мониторинге (см. раздел 6.4). Физико-химические методы индикации состояния окружающей среды не дают непосредственного ответа на вопрос о возможном отклике экосистемы на те или иные загрязнения. Поэтому большое значение приобретают методы биологического анализа вод, почв, воздуха, в системе которых водоросли, благодаря стенотопности многих видов, их высокой чувствительности к условиям окружающей среды, играют важную роль [124, 309]. Морские водоросли — удобный тест-объект при исследовании загрязнения моря, в том числе радиоактивного и нефтяного.

При отборе регистрируемых показателей следует использовать разнообразные подходы, облегчающие обнаружение отклика на различных уровнях биологической организации — субклеточном, клеточном, организменном, популяционном и биоценологическом. На субклеточном и клеточном уровнях регистрируют первичные нарушения биохимических механизмов и макромолекулярных структур живой клетки под действием загрязнителей; на клеточном и организменном — морфоцитологические отклонения и нарушения клеточных структур в результате локального действия загрязнителя; на организменном и популяционном — морфологические отклонения

в онтогенезе индивидов и нарушения основных физиологических показателей, определяющих состояние организма в результате воздействия загрязнителя; на популяционном и биоценотическом — перестройку структуры природных сообществ, изменения продуктивности образующих его популяций и показателей устойчивости экосистемы по отношению к данному воздействию.

Все биологические показатели разделяют на две категории:

1) функциональные, которые могут быть выражены производной по времени, т. е. как скорость изменения некоторой функции (показатели продуктивности и др.); 2) структурные, которые могут быть выражены интегралом по времени, т. е. как некоторый итог действий к моменту регистрации показателей. К этой категории относятся показатели, характеризующие количество биомассы, число видов, содержание веществ в системе и др.

При экологическом мониторинге роль интегральных признаков и характеристик экологических систем, усредненных в больших масштабах, становится исключительной. Важное место при организации экологического мониторинга должно отводиться дистанционным методам как наиболее экспрессивным и репрезентативным.

Особенно перспективны среди них методы, использующие космические средства. В СССР созданы спутниковые системы «Метеор», «Метеор — Природа», наблюдения которых за водохранилищами и природными водными объектами позволяет с большой точностью судить об изменении состояния этих объектов, в том числе антропогенного характера [124]. При *дистанционном мониторинге* в качестве индикатора биологической продуктивности водоемов обычно служит фитопланктон. Основным параметром, на котором может основываться дистанционное зондирование фитопланктона, — поглощающие и флуоресцентные характеристики хлорофилла *a* в видимом диапазоне спектра [138].

Методической основой *прогностического мониторинга* является постановка активного эксперимента. Результаты направленного сбора информации, позволяющие определить тенденции изменений в окружающей среде, дают возможность осуществить постановку эксперимента, результаты которого могут служить основой прогнозирования биологических последствий изменений условий жизни.

Прогноз состояния водных экосистем и выявление тенденций их изменения крайне важны для перспективного планирования рациональной эксплуатации водоемов. Поэтому особое значение приобретают исследования, направленные на создание теории прогноза изменения экосистем в водоемах, находящихся под воздействием различных антропогенных влияний. Эталонами для сравнения могут быть водоемы заповедных зон [156].

Таким образом, диагностический мониторинг в комбинации с прогностическим составляют основу основ стратегии экологического мониторинга, контролирующего последствия изменений, связанных с деятельностью человека на суше, в воде и атмосфере.

7. МЕТОДЫ СБОРА, КУЛЬТИВИРОВАНИЯ, ИЗУЧЕНИЯ И ХРАНЕНИЯ ВОДОРОСЛЕЙ

7.1. Методы сбора и изучения водорослей

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 флористико-систематических 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 (рис. 7.1).

Планктонная сеть состоит из латуинного кольца и пришитого к нему конического мешка из мельничного шелкового или капронового сита № 77, имеющего 5929 ячеек в 1 см². Схема выкройки сетяного конуса для планктонной сети представлена на рис. 7.2. 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.

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 определенной 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

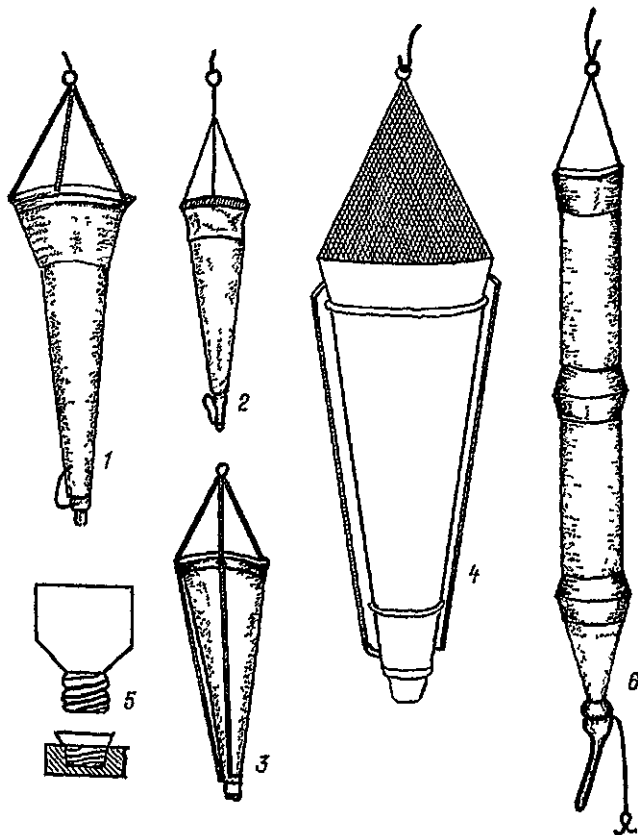


Рис. 7.1. Планктонные сети:

1—3 — сети Апштейна; 4 — сеть Берджа; 5 — стаканчик к ней; 6 — цилиндрическая сеть «целлюлин»

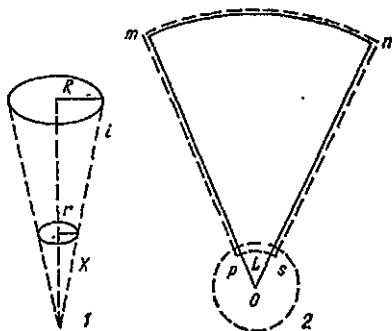
часть его — цилиндр, изготовленный из металла или плексигласа, емкостью 1—5 л. Прибор снабжен верхней и нижней крышками, плотно закрывающими цилиндр. Под воду батометр опускают с открытыми крышками. При достижении требуемой глубины в результате сильного встряхивания веревки крышки закрывают отверстия цилиндра, который в закрытом виде извлекают на поверхность. Заключенную в цилиндре воду через боковой патрубок, снабженный краном, сливают в подготовленный сосуд.

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

Рис. 7.2. 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)



их предварительной фиксации и отставания 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.

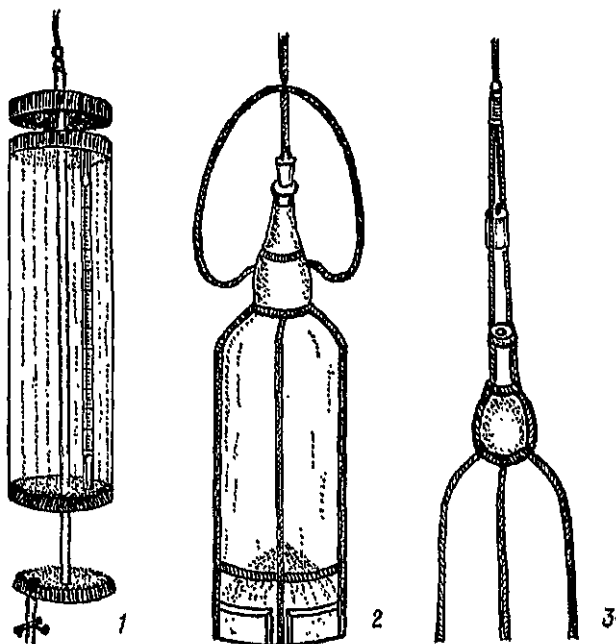


Рис. 7.3. Приборы для сбора количественных проб фитопланктона: 1 — батометр Рутнера; 2, 3 — сосуд Мейера (опускается в воду в закрытом виде — 2; при достижении определенной глубины открывается рычагом за трос, прикрепленный к пробке, и после заполнения его водой поднимается в открытом состоянии — 3)

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 (рис. 7.4, 1). На больших глубинах качественные пробы отбирают с помощью ведерка или стакана,

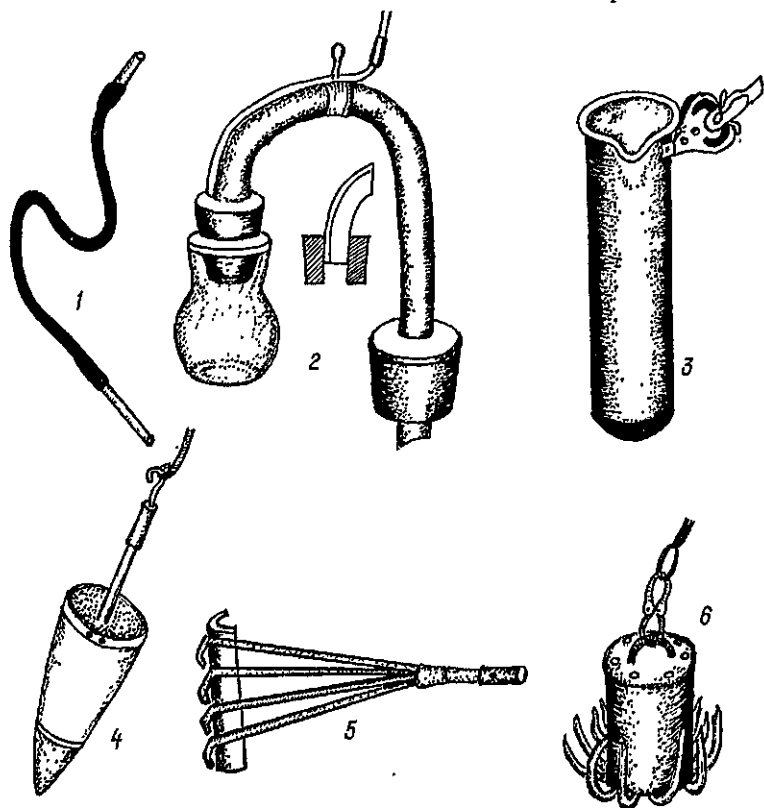


Рис. 7.4. Приборы для сбора проб фитобентоса: 1 — сифон; 2 — илосос Перфильева; 3 — стакан для ила; 4 — ведро для ила; 5 — грабельки; 6 — «кошка»

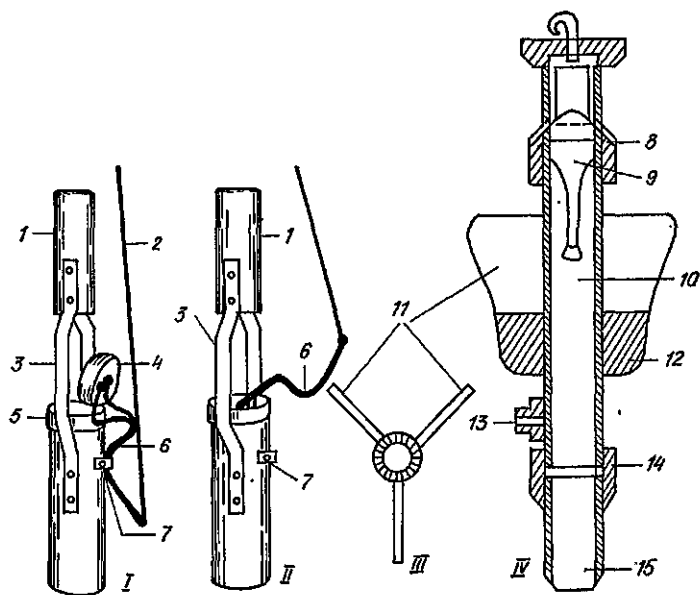


Рис. 7.5. Микробентометры Владимировой в открытом (I) и закрытом (II) виде и Травяно и Евдокимовой в поперечном (III) и продольном (IV) сечении:

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

прикрепленного к палке, а также различными грабельками, «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 гунта. Открыв крышку, осторожно сливают верхние слои воды в стеклянную посуду до появления муты. Эту первую порцию воды, содержащую планктонные организмы, выливают за борт. Оставшиеся в трубке воду, ил и 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.

Более совершенная модель микробентометра, позволяющая отбирать пробы с любых глубин, предложена В. С. Травянко и Л. В. Евдокимовой (рис. 7.5). 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 врежется 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 патрубков, 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 (галыки, 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 (рис. 7.6). Однако при этом гибнет много интересных организмов. Часть их уносится течениями 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.

Для количественного учета перифитона водоросли тщательно смывают с поверхности извлеченного субстрата с помощью воды и щетки над широ-



Рис. 7.6. Приспособления для отбора проб перифитона:

1 — сачок со скребком; 2 — ложка

ким сосудом (ковчетой, 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 среднезвешенных площадей: полученный контур поверхности субстрата переводят на кальку и вырезают; из этой же бумаги вырезают квадрат со стороной 1 см (площадью 1 см²) 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 ВОДОРΟΣЛЕЙ

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 [85].

ЭТИКЕТИРОВАНИЕ 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 *йодидом 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 рН, температуры воды и воздуха, схематический рисунок и подробное описание исследуемого водоема, развивающейся в нем высшей водной растительности и другие наблюдения.

МЕТОДЫ КАЧЕСТВЕННОГО ИЗУЧЕНИЯ МАТЕРИАЛА

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.

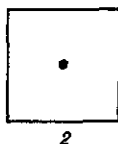
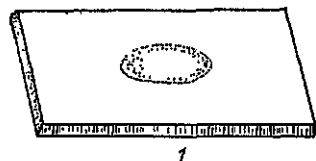
Для микроскопического изучения водорослей готовят препараты: на предметное стекло наносят каплю исследуемой жидкости и накрывают ее покровным стеклом. Если водоросли обитают вне воды, их помещают в каплю водопроводной воды или оводненного глицерина. При длительном изучении препарата жидкость под покровным 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 вислячей 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 (рис. 7.7). 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 внешнего 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 хлорагидрата или хлороформом. Длительность экспозиции над парами фиксаторов устанавливают экспериментально, в зависимости от специфики объекта. Наиболее удобны для изучения слабо фиксированные препараты, в которых часть

Рис. 7.7. 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



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.

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

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 В (реактив Шиффа): 1 г основного фуксина растворяют в 200 мл кипящей воды, охлаждают до 50 °С, фильтруют, добавляют 20 мл раствора А и после охлаждения до 25 °С растворяют 1 г безводного Na_2SO_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 Na_2SO_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 °С, затем на мгновение — в холодный раствор А, ополаскивают водой и погружают на 1 ч в раствор В; 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 Деллафильда. Первый краситель созревает достаточно быстро, приготовление второго занимает несколько месяцев. Для окраски гематоксилином Гейденгайна готовят два раствора. Раствор А содержит 2,5 г железосамниачных квасцов в 100 мл воды, раствор В — 10 мл 10 %-го спиртового раствора гематоксилина (на абсолютном этиловом спирте) в 90 мл воды. Раствор В 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 В 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 (рис. 7.8, 1).

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 рекомендуются в течение нескольких минут подвергать материал воздействию 1 н. HCl при 60 °С. 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 (пиренонды остаются бесцветными), а жгутики и их базальные тела — в светло-красный цвет.

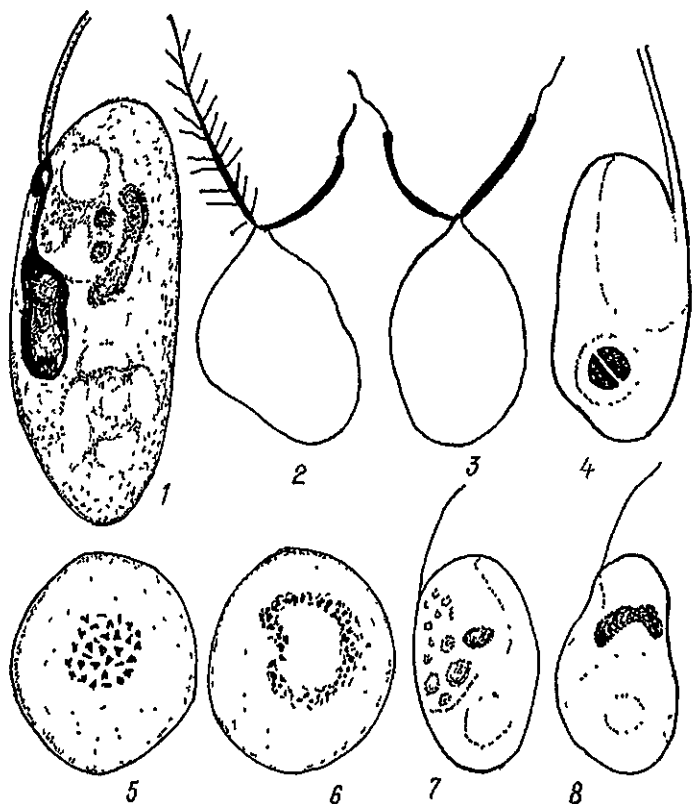


Рис. 7.8. Цитохимические реакции:

1 — окраска ядра, базального тела жгутика, ризопласта 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 пиренонда укусным азокармином в клетке *Pedinomonas minor* Korsch; 5, 6 — окраска крахмальных зерен хлоралом нода у *Actinochloris sphaerica* Korsch (вид сверху в оптическом разрезе), 7 — окраска капель масла суданом III в клетке *Pedinomonas minor* Korsch; 8 — окраска митохондрии зеленым 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 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 (рис. 7.8, 4).

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 (рис. 7.8, 5, 6). Присутствие парамилона можно обнаружить, растворяя его 4 %-м КОН. Наличие хризаламинарина 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 (рис. 7.8, 7).

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 светопреломления. 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, прокалывают 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 прокалывают 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 дистилли-

рованной 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_3 . После ее охлаждения осадок пипеткой переносят в пробирку с водой, осторожно добавляя кислоты с диатомовыми в воду, чтобы избежать вскипания и разбрызгивания кислоты, и отмывают осадок до нейтральной реакции.

Полученный после прокаливания 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, делят 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 тонкого 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, *Chaetophyceae*), или живущих в известковых породах (сверлящие водоросли), применяют молочную кислоту, способствующую также просветлению препарата, а при отсутствии ее используют соляную кислоту.

МЕТОДЫ ИЗМЕРЕНИЯ РАЗМЕРОВ ВОДОРΟΣЛЕЙ

При изучении видового состава водорослей измеряют их размеры, являющиеся важными диагностическими признаками. Для измерения микроскопических объектов применяют *окуляр-микрометр с измерительной линейкой* (рис. 7.9). Цену делений окуляр-микрометра определяют с помощью *объект-микрометра* (предметное стекло с нанесенной на ней линейкой, цена каждого деления которой 10 мкм; рис. 7.9), индивидуально для каждого микроскопа и объектива (подробнее см. [239, вып. 1, с. 158—162]). При изучении линейных размеров водорослей желательно проводить

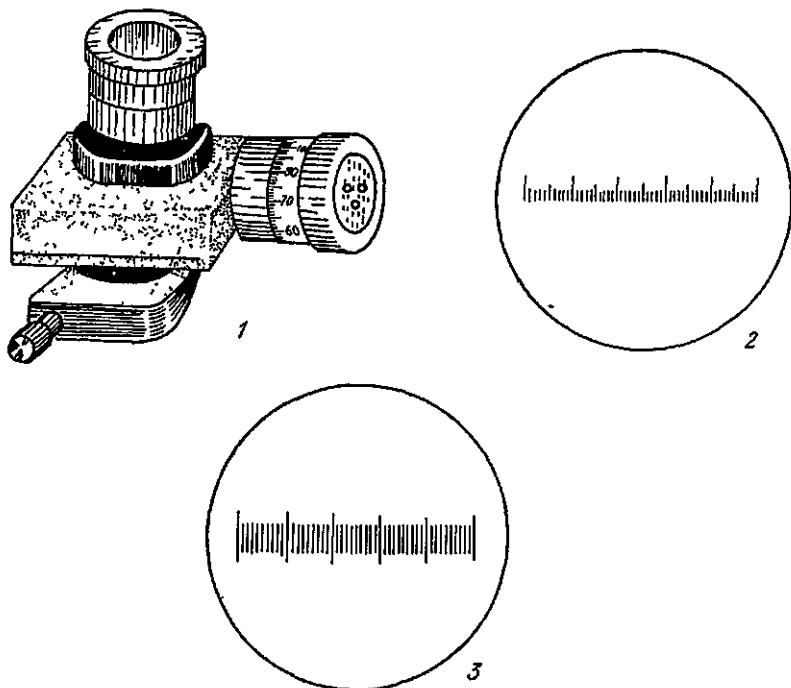


Рис. 7.9. Окуляр-микрометр (1), измерительная линейка окуляр-микрометра (2) и линейка объект-микрометра (3)

измерения возможно большего количества экземпляров (10—100) с последующей статистической обработкой полученных данных [181, 256, 271].

Все изучаемые объекты следует тщательно зарисовывать с помощью *рисовальных аппаратов* (РА-4, РА-5) и параллельно фотографировать, пользуясь *микрофотонасадкой* (МФН-1, МФН-2).

При идентификации водорослей следует добиваться точности определения. Изучая оригинальный материал, необходимо отмечать любые, даже незначительные отклонения от диагноза в размерах, форме и других морфологических особенностях, фиксировать их в своих описаниях, на рисунках, микрофотографиях.

При качественной обработке проб желательно определить частоту встречаемости отдельных видов, пользуясь для этого условными обозначениями. Существуют различные шкалы для оценки частоты встречаемости водорослей. В качестве примера ниже приводится *шкала Стармаха* [650]: + — очень редко (вид присутствует не в каждом препарате); 1 — единично (1—6 экземпляров в препарате); 2 — мало (7—16 экземпляров в препарате); 3 — порядочно (17—30 экземпляров в препарате); 4 — много (31—50 экземпляров в препарате); 5 — очень много, абсолютное преобладание (более 50 экземпляров в препарате).

Все шире в практике альгологических исследований используется *трансмиссионная* и *сканирующая электронная микроскопия*. Методы

подготовки препаратов и изучения их с помощью трансмиссионного и сканирующего электронного микроскопа описаны в специальной литературе [27, 130, 183, 228, 262, 308, 627].

МЕТОДЫ КОЛИЧЕСТВЕННОГО УЧЕТА ВОДОРΟΣЛЕЙ

Количественному учету могут подвергаться только количественные пробы фитопланктона, фитобентоса и перифитона. Данные о численности водорослей являются исходными для определения их биомассы и пересчета других количественных показателей (содержания пигментов, белков, жиров, углеводов, витаминов, нуклеиновых кислот, зольных элементов, интенсивности дыхания, фотосинтеза и т. д.) на одну клетку или на единицу биомассы. Численность водорослей может быть выражена в количестве клеток, ценобиев, колоний, отрезков нитей определенной длины и др.

Подсчет численности водорослей осуществляют на специальных *счетных стеклах* (разграфленных на полосы и квадраты), на поверхность которых *штемпель-пипеткой* (рис. 7.10, 1) определенного объема (большей частью 0,1 см³) наносят каплю воды из тщательно перемешанной исследуемой пробы. При отсутствии счетного стекла можно пользоваться обычным предметным стеклом при условии перемещения его на столике микроскопа с помощью препаратоводителя. Если нет штемпель-пипетки, используют обычную градуированную пипетку, отрезав нижнюю оттянутую ее часть, чтобы сделать входное отверстие шире. Для учета численности водорослей применяют также *счетные камеры Нажотта* объемом 0,01 см³ (рис. 7.10, 2), «*Учинскую*» (0,02 см³) и др. Можно пользоваться также камерами, заменяемыми для подсчета форменных элементов крови — *Горяева*, объемом 0,9 мм³ (рис. 7.10, 3, 4), *Фукса-Розенталя* и др. При использовании камер Горяева и Фукса-Розенталя покрывное стекло тщательно притирают к боковым поверхностям предметного счетного стекла до появления колец Ньютона, а затем заполняют камеру каплями исследуемой пробы с помощью пипетки. В зависимости от количества организмов в исследуемой пробе можно просчитывать либо все, либо часть дорожек (квадратов) на поверхности счетного стекла. Необходимо обязательно проводить повторные подсчеты нескольких (не менее трех) капель из одной и той же пробы, каждый раз отбирая пипеткой образец для подсчета после тщательного взбалтывания пробы.

Расчет численности фитопланктона. При исследовании количественных проб фитопланктона (или культуральной суспензии водорослей) пересчет численности организмов на 1 л воды производят по формуле

$$N = kn \left(\frac{A}{a} \right) v \left(\frac{1000}{V} \right),$$

где N — количество организмов в 1 л воды исследуемого водоема (культуральной жидкости); k — коэффициент, показывающий во сколько раз объем счетной камеры меньше 1 см³; n — количество организмов, обнаруженных на просмотренных дорожках (квадратах); A — количество дорожек (квадратов) на счетной пластинке (в камере); a — количество дорожек (квадратов), на которых производился подсчет водорослей; V — первоначальный объем отобранной пробы (см³); v — объем сгущенной пробы (см³).

Расчет численности бентоса и перифитона. При изучении количественных проб фитобентоса и перифитона, в которых обычно преобладают сравнительно крупные организмы, пользуются преимущественно штемпель-пипеткой объемом 0,1 см³. Расчет численности водорослей в пробах бентоса и перифитона ведут на 10 см² поверхности субстрата по формуле

$$N = \frac{n \cdot 10v}{S} \cdot 10,$$

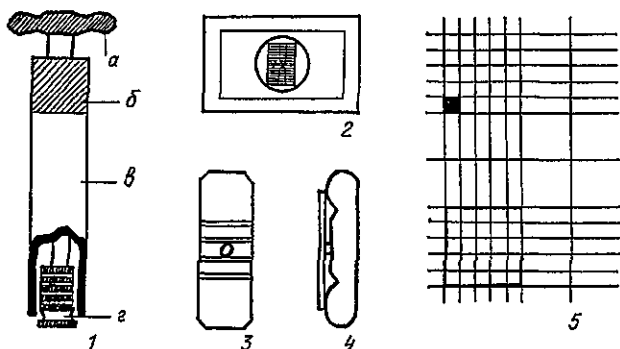


Рис. 7.10. Приборы, применяемые при количественном учете водорослей: 1 — штемпель-пипетка (а — ручка; б — металлическая обойма; в — стеклянная трубка; г — катушка с выемкой определенного объема); 2 — счетная камера Нажотта; 3, 4 — счетная камера Горяева (3 — вид сверху, 4 — вид сбоку); 5 — фрагмент сетки, на которой производится подсчет клеток водорослей

где N — количество организмов на 10 см^2 поверхности субстрата; n — число организмов в просчитанной капле воды объемом $0,1 \text{ см}^3$; v — объем пробы (см^3); S — площадь сечения трубки в микробентометре (для бентосных проб) или площадь поверхности субстрата, с которого смыты водоросли (для проб обрастаний) (см^2).

Расчет численности эпифитных водорослей. При изучении эпифитных водорослей их численность, кроме того, рассчитывают на 1 г сырой (или воздушно-сухой) массы растения-субстрата по следующей формуле:

$$N = \frac{n \cdot 10v}{P},$$

где N — число организмов на 1 г сырой (воздушно-сухой) массы растения-субстрата; n — число организмов в просчитанной капле воды объемом $0,1 \text{ см}^3$; v — объем пробы (см^3); P — сырая или воздушно-сухая масса (г) того участка растения-субстрата, с которого были смыты эпифиты.

Количественное содержание водорослей в пробах наиболее полно отражают показатели их биомассы, которые определяют с помощью счетно-объемного, весового, объемного, разнообразных химических (радиоуглеродного, хлорофиллового и др.) методов.

Определение биомассы. Для определения биомассы водорослей *счетно-объемным методом* необходимо располагать данными об их численности в каждой конкретной пробе для каждого вида отдельно и их средних объемах (для каждого вида из каждой конкретной пробы). Существуют разные методы определения объема тела водорослей [135, с. 317—318]. Наиболее точным считается *стереометрический метод*, при использовании которого тело водоросли приравнивается к какому-нибудь геометрическому телу или комбинации таких тел, после чего объемы их вычисляют по известным в геометрии формулам на основании линейных размеров конкретных организмов. Иногда пользуются готовыми, вычисленными ранее средними объемами тела для разных видов водорослей, которые приводятся в работах многих авторов (см. библиографические ссылки в работе [135] на с. 318). Относительную плотность по воде пресноводных водорослей принимают обычно за 1,0—1,05, гипергалобных — за 1,1—1,2. Биомассу рассчитывают для каждого вида отдельно, а затем суммируют. Счетно-объемный метод определения биомассы широко используют в практике гидробиологических

исследований при изучении количественных соотношений различных компонентов биоденозов, закономерностей распределения водорослей в различных биотопах одного и того же водоема или в разных водоемах, сезонной и многолетней динамики развития водорослей и др.

При интенсивном развитии водорослей можно пользоваться *весовым методом*. При этом исследуемую пробу фильтруют через предварительно высушенный и взвешенный бумажный фильтр (параллельно через контрольные фильтры фильтруют дистиллированную воду). Затем фильтры взвешивают и сушат в сушильном шкафу при 100 °С до постоянной массы. На основании полученных данных вычисляют сухую и сырую массу осадка. В дальнейшем путем сжигания фильтров в муфельной печи можно определить содержание в осадке органических веществ.

Недостатки этого метода заключаются в том, что он дает представление лишь о суммарной массе всех взвешенных в пробе органических и неорганических веществ, живых организмов и неживых примесей, животного и растительного происхождения. Вклад представителей отдельных таксонов в эту суммарную массу можно лишь приблизительно выразить в массовых долях после подсчета под микроскопом их соотношения в нескольких полях зрения.

Наиболее полное представление о биомассе водорослей можно получить, сочетая несколько разных методов исследования.

7.2. Методы лабораторного культивирования водорослей

Метод культур все шире используют в практике таксономических [195, 639], флористических [85], гидробиологических [294] работ. Наличие чистых культур — необходимая предпосылка успешного физиолого-биохимического, цитологического и генетического изучения микроскопических водорослей.

МЕТОДЫ ПОЛУЧЕНИЯ ЧИСТЫХ КУЛЬТУР

Собранный в природе живой материал служит источником получения смешанных и чистых лабораторных культур водорослей. Исходный материал, помещенный в колбе на северное окно лаборатории, может сохраняться длительное время при периодическом добавлении (в меру подсыхания) воды из исходного местообитания, стерильной водопроводной воды или подходящей питательной среды, имеющих активную реакцию (рН), как в исходной среде. Такие *смешанные культуры* могут быть источником живого материала в качестве контроля при изучении фиксированных формалином проб. Однако, поскольку в таких культурах присутствует смесь разных видов, которые могут вытеснять друг друга, для систематических целей желательнее иметь *чистые культуры* исследуемых объектов.

Для выделения монадных форм и стадий обычно используют их положительный фототаксис, благодаря которому подвижные организмы скапливаются на освещенной стороне сосуда (капли), где их можно собрать с помощью пипетки. Нейстонные водоросли и синезеленые, обладающие газовыми вакуолями, отделяют от других водорослей центрифугированием, в процессе которого они скапливаются в верхних слоях жидкости. Чистую культуру некоторых видов водорослей можно получить из их покоящихся клеток (зигот, акинет, спор, цист), подвергая исходный материал воздействию экстремальных факторов (высушивая, замораживая, нагревая в термостате), разрушающих сопутствующие организмы, которые не образуют покоящихся стадий.

Для выделения отдельных организмов широко используют *пипеточный метод* — отлавливание единичных клеток, колоний или нитей с помощью стерильной пипетки Пастера с тонко оттянутым длинным концом под бинокулярной лупой или при малых увеличениях микроскопа. Водоросли, отловленные благодаря всасывающей силе капилляра, последовательно переносят из одной капли стерильного питательного раствора в другую, пока в капле не останется искомая водоросль без посторонних примесей, после чего ее переносит в пробирку со стерильной питательной средой и выставляют на рассеянный свет, искусственный или естественный (этот метод в отдельных случаях позволяет избавиться не только от посторонних видов водорослей, но и от сопутствующих бактерий).

Более удобным является *метод агаровых пластинок*. Для этой цели используют агаризованные питательные среды, содержащие 0,5—2 % агар-агара. Среда, содержащая меньше 0,5 % агар-агара, наиболее пригодна для изоляции нежных жгутиковых организмов, не обладающих плотными клеточными покровами. На поверхность агаровой пластинки в чашке Петри диаметром 9 см равномерно наносят 0,1 мл суспензии водорослей со средней плотностью 1 клетка в 1 мм^3 . На одни сутки чашки Петри помещают на рассеянный дневной свет (окно с северной стороны), а затем переносят на осветительную установку с люминесцентными лампами (освещенность около 2 тыс. лк). Отдельные колонии, выросшие на поверхности агаровой пластинки, снимают (желательно с кусочками агаровой среды) стерильными инструментами (пипеткой, препаровальной иглой, ланцетом и др.) и вносят в пробирки с жидкой питательной средой. Двукратное повторение этой процедуры позволяет не только избавиться от посторонних видов водорослей, но и получить *клоновые культуры* [131].

Хотя для целей систематики нет необходимости в получении бактериально чистых (аксенических) культур (поскольку альгологически чистые культуры более близки к естественным условиям обитания водорослей), однако при проведении ряда физиолого-биохимических исследований возникает необходимость очистки водорослей от сопутствующих бактерий. Аксенические культуры водорослей получают с помощью антибиотиков, ультрафиолетового облучения или путем многократной проводки через стерильные агаризованные питательные среды с примесью органических веществ, способствующих проявлению бактериального загрязнения [294, 639]. Следует иметь в виду, что применение антибиотиков и ультрафиолетового облучения, оказывающих мутагенное действие, может вызвать необратимые генетические изменения изучаемой культуры.

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) культур¹.

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.). Источ-

¹ Способы хранения коллекционных культур описаны в разделе 7.3.

ником 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 °С 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, содержащая 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 сводах [52, 175, 195, 294, 453, 639, 703]. Ниже приведены лишь некоторые из них.

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

Ca (NO ₃) ₂	— 0,25
MgSO ₄ · 7H ₂ O	— 0,06
KH ₂ PO ₄	— 0,06
KCl	— 0,08
Fe ₂ Cl ₆	— одна капля 1 %-го раствора

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

KNO ₃	— 0,10
K ₂ HPO ₄	— 0,01
MgSO ₄ · 7H ₂ O	— 0,01
Арап-арап	— 1,2 %
FeCl ₃ · 6H ₂ O	— 0,001

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

	KNO_3	— 5,0
	$\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$	— 2,50
	KH_2PO_4	— 1,25
	$\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$	— 0,003
Раствор микроэлементов*	— 1 мл, ЭДТА	— 0,037

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

	$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$	— 0,04
	K_2HPO_4	— 0,01
	$\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$	— 0,025
	Na_2CO_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):

KNO_3	— 100	$(\text{NH}_4)_6\text{Mo}_7\text{O}_{24} \cdot 4\text{H}_2\text{O}$	— 1
K_2HPO_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
KH_2PO_4	— 2,5	$\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$	— 0,008
H_3BO_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*):

NH_4NO_3	— 1,0
$\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$	— 0,2
KH_2PO_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):

NaNO_3	— 0,25
KH_2PO_4	— 0,25
$\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$	— 0,15
CaCl_2	— 0,05
NaCl	— 0,05
Fe_2Cl_6	— следы (3 капли 1 %-го раствора)

* Раствор микроэлементов: H_3BO_3 — 2,86 г/л; $\text{MnCl}_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ — 1,81 г/л; $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ — 0,222 г/л; MoO_3 — 176,4 мг/10 л; NH_4VO_3 — 229,6 мг/10 л.

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

NaCl	— 116,0
MgSO ₄ · 7H ₂ O	— 50,0
KNO ₃	— 2,5
K ₂ HPO ₄	— 0,2
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 ₂ HPO ₄	— 0,02
MgSO ₄	— 0,02
CaCl ₂	— следы
FeCl ₃	— следы
Вода дистиллированная	— 100 мл

ВЫРАЩИВАНИЕ ВОДОРΟΣЛЕЙ

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.

7.3. Хранение водорослей

В зависимости от целей и задач, стоящих перед исследователями при изучении альгологического материала, определяют способ хранения водорослей — в живом, высушенном или фиксированном состоянии и подбирают соответствующий консервант.

Живые музейные культуры хранят на *твердых агаровых косяках* или иногда в жидких суспензированных питательных средах¹ не менее чем в трех экземплярах. Длительность выращивания культуры водорослей без пересева в жидкой среде зависит от различных факторов: темпов роста водоросли, запаса питательных элементов в среде и т. п. На агаризованных средах водоросли растут медленнее, чем на жидких, в связи с этим твердые среды чаще используют для хранения водорослей в музее. Чтобы агаризованная среда с посеянной водорослью не подсыхала, пробирки или колбы после посева плотно закрывают ватно-марлевыми пробками и покрывают

¹ Описание питательных сред см. в разделе 7.2.

колпачком из полиэтилена или пергаментной бумаги. Затем пробирки помещают на 1—1,5 недели на свет для нарастания клеток. Обычно для хранения музейных культур на агаровых косяках используют холодильный шкаф с температурой 6—16 °С, освещаемый слабым источником света в 300—500 лк (люминесцентная лампа или лампа накаливания в 15—25 Вт). В таких условиях культуры можно хранить довольно долго, если их периодически (через 1—3 месяца, в зависимости от специфики объекта) пересевать на свежие питательные среды. Например, синезеленые водоросли допустимо не пересевать длительное время (1—1,5 года), а зеленые — только 1—2 месяца, диатомовые — до месяца, хотя и эти сроки весьма ориентировочны.

Длительно выдерживать водоросли без посева не рекомендуется, так как даже на богатой питательной среде водоросли могут прекратить рост в результате самоотравления (автоингибирования) продуктами своей жизнедеятельности. Признаками угнетения жизнедеятельности водоросли и прекращения роста могут быть пожелтение культуры, появление белесого оттенка на среде или ее помутнение.

Каждый штамм водоросли хранят в коллекции под определенным номером и снабжают паспортом, в котором указывается его систематическая принадлежность, фамилия выделившего его исследователя, номер в коллекции этого исследователя, происхождение штамма, дата его выделения, условия дальнейшего выращивания, хранения и поддержания культуры, ее характеристика, а также некоторые другие данные [52, 294].

Для общих систематических исследований и непродолжительного хранения водорослей применяют различные фиксаторы и консерванты. С целью хранения водорослей менее 3 месяцев можно использовать как консервант концентрированный *раствор Люголя* с добавкой *уксуснокислого натрия* (10 г KI растворяют в 20 мл дистиллированной воды, а затем добавляют 5 г иода и после чего еще 50 мл воды, в которой растворено 5 г уксуснокислого натрия, и доводят общий объем до 100 мл) или *спиртowo-глицериновую смесь I* (180 мл 96 %-го спирта, 80 мл глицерина (х.ч.), 700 мл дистиллированной воды) [651]. Альгологическая проба с одним из указанных консервантов хорошо хранится в пластмассовой посуде, а при необходимости ее дальнейшего хранения требуется введение нового консерванта. *Лактофенол* (*кулактоль*) и *раствор Кинга* относятся к консервантам краткосрочного действия и не изменяют окраски хлоропластов. Состав чистого нейтрального лактофенола следующий: кристаллический фенол — 20 г, молочная кислота — 20 г, глицерин — 40 г, вода дистиллированная: я — 200 мл.

Кроме чистого лактофенола используют также его смеси с другими фиксаторами или с добавлением солей меди. Так, два раствора, приготовленных отдельно (0,4 г хлористой меди в 100 мл дистиллированной воды и 0,44 г сульфата меди в 100 мл дистиллированной воды) смешивают после полного растворения солей и добавляют 5 мл лактофенола, отстаивают 1—2 дня и фильтруют. Фильтрат должен иметь нежно-голубой оттенок и его необходимо использовать в течение 1—2 недель. Когда этот консервант приобретает зеленую окраску, он становится негодным к применению. Лактофенол (и его смеси с фиксаторами) пригоден для консервации всех пресноводных водорослей, кроме синезеленых, но особенно хорошие результаты дает при фиксации зеленых и эвгленовых водорослей. Под воздействием катионов меди содержимое синезеленых водорослей становится мутным и водоросли приобретают коричневый оттенок. В экспедиционных условиях для фиксации водорослей обычно применяют концентрированные растворы (смесь 1 г хлористой меди в 100 мл воды и 1,7 г сульфата меди в 100 мл воды), которые готовят по указанной выше методике и разбавляют мягкой кипяченой или дистиллированной водой в 6—10 раз. В данном консерванте сохраняется форма клетки, зеленая окраска хлоропластов, а также способность крахмала к окраске. Однако необходимым условием приготовления кон-

серванта является химическая чистота реактивов и свежесть самого раствора, а также определенная жесткость воды. Поскольку при добавлении лактофенола к природной жесткой воде часто образуются коричневые слои вокруг водорослей, перед консервацией водоросли необходимо промыть дистиллированной или кипяченой водой и лишь затем добавлять лактофенол.

Раствор Кинга состоит из камфорной воды — 50 мл, дистиллированной воды — 50 мл, ледяной уксусной кислоты — 0,5 мл, сульфата меди — 0,2 г, хлористой меди — 0,2 г. Камфорную воду готовят, оставляя одну фасованную таблетку камфоры в 100 мл воды на 5 дней. Водоросли, выдержанные несколько дней в данном фиксаторе, переносят в консервант — *спиртovo-глицериновую смесь II* (600 мл 96 %-го спирта, 80 мл глицерина (х. ч.), 280 мл дистиллированной воды) с добавлением тимола (см. ниже).

Довольно практичным фиксатором оказался *метаформ* (*этаформ*), состоящий из 3 частей метилового (этилового) спирта и 1 части формальдегида, который добавляют к пробе в соотношении 1 : (5—6). Однако этот фиксатор вызывает легкий плазмолиз содержимого клетки. Добавление ледяной уксусной кислоты предупреждает плазмолиз, но тогда консервант необходимо заменить на следующий день. Кислоту следует добавлять непосредственно перед использованием фиксатора, при этом желательно добавлять водоросли к фиксатору, а не наоборот.

Наиболее распространенным и обычно применяемым в экспедиционных условиях фиксатором является 4 %-й *нейтральный формалин*. Его готовят из покупного формалина, нейтрализуя его содой или мелом (эти вещества добавляют непосредственно в бутылку с формалином) и разбавляя дистиллированной водой в 10 раз, нейтрализуют муравьиную кислоту несколькими каплями насыщенного раствора бикарбоната натрия (х. ч.), добавленными непосредственно в пробу. Аптечный 40 %-й формалин используют для консервации в соотношении 1 : 9 (или приблизительно 20 капель на 10 мл пробы либо около 200 капель на 100 мл). При длительном хранении водорослей в формалине наблюдается некоторое обесцвечивание клеток и они теряют способность к окраске гистологическими красителями, но большинство видов с прочной оболочкой (например, зеленые водоросли порядка *Chlocoococcales*, *Desmidiaceae*, а также диатомовые, пиропитовые и т. д.) хорошо определяются после 50 и более лет хранения. В целом, формалин пригоден для хранения всех водорослей, за исключением водорослей с метаболическими клетками. Однако в идеальном случае водоросли, особенно макрофиты, не должны храниться в формалине более 3 дней, после чего их необходимо несколько раз промыть дистиллированной водой или 20 %-м спиртом, а для дальнейшего хранения поместить в смесь спирта и глицерина с добавлением тимола (см. ниже).

Равноценным, а в некоторых отношениях более удобным для хранения всех групп водорослей, является *раствор Пфайффера* (смесь равных частей формалина, метилового спирта и уксусной кислоты). В этом фиксаторе хорошо сохраняется форма водорослей, их органеллы, хлоропласты, а также наружная слизистая оболочка или слизистые влагалища, но он не пригоден для фиксации наиболее нежных жгутиковых форм. Данный раствор добавляют к пробе в соотношении (3—4) : 1, и после 5—20 ч фиксации водоросли промывают в воде до исчезновения запаха уксусной кислоты. Затем фиксированный материал помещают в постоянный консервант (например, спиртово-глицериновую смесь II).

Для длительного хранения водорослей используют спиртово-глицериновую смесь II с добавлением кристалла тимола. В данный консервант можно переводить также водоросли, содержащиеся ранее в растворе формалина, смеси формалина и спирта, лактофенола и других фиксаторах, тщательно промыв их в дистиллированной воде. После промывки водоросли помещают на 2—3 дня в спиртово-глицериновую смесь I и затем переносят в более концентрированную спиртово-глицериновую смесь II.

Нежные жгутиковые формы фиксируют парами *осмиевой кислоты* или ее 1 %-м раствором

Водоросли, инкрустированные известью, хранят в нейтральных консервантах и фиксируют нейтральным формалином (при длительном хранении) или концентрированными растворами, описанными выше. Удобным фиксатором с дополнительным эффектом обезвреживания является следующий спиртовый раствор [651]: 96 %-й спирт — 75 мл, дистиллированная вода — 24 мл, концентрированная соляная кислота — 5 мл, ледяная уксусная кислота — 1 мл, хромовая кислота — 0,5 г. После растворения углекислого кальция, водоросли промывают водой до исчезновения запаха уксусной кислоты и переносят в постоянный консервант.

Некоторые водоросли, в частности аэрофитные синезеленые, харовые, крупные зеленые (*Cladophorales*, *Zygnematales* и др.), а также водоросли с хорошо развитым слизистым покровом могут храниться довольно долго в высушенном состоянии на стандартных листах, подобно гербарным экземплярам высших растений, или как эксикаты в пакетах (обычно, микроводоросли). Макроскопические водоросли сушат на воздухе в тени, разместив их тонким слоем и расположив их слоевища наиболее естественным образом на бездревесной бумаге, целлофане или на тонких прозрачных листах пластика. При этом водоросли прикрепляются к листу своей слизью, а при ее отсутствии для этой цели используют гуммиарабик, клей ПВА, клейкую ленту типа «скоч» и т. д. В некоторых случаях, особенно при высушивании легкозагнивающих крупных слоевищ водорослей, требуется их предварительная фиксация.

Микроводоросли (например, некоторые зеленые, синезеленые, вызывающие «цветение» воды, и в целом, планктонные водоросли, при отсутствии в пробе большого количества беспозвоночных животных) также можно сохранять в высушенном состоянии [651]. В этом случае материал помещают в коническую пробирку, фиксируют раствором Люголя (см. выше), затем сливают надосадочную жидкость, оставляя слой воды над осадком в 2—3 раза превышающим его толщину, после чего гомогенизируют смесь и заливают пятикратно разбавленным глицерин-желатиновым раствором. Капли пробы переносят на прозрачные пластинки и помещают в эксикатор для испарения воды и высыхания желатины. Высушенные пластинки заливают по сторонам парафином или сохраняют в целлофане, размещая на гербарном листе в пакете. Приготовленные таким образом прозрачные пластинки со слоем застывшей пробы располагают на предметном стекле с каплей воды вниз желатином и после его разбухания исследуют материал.

Правильная фиксация, промывка и подборка наиболее соответствующего консерванта водорослей являются главными условиями длительного хранения альгологических проб в неизменном состоянии (в качестве материала для таксономического определения и сравнения). *Альгологическая проба* как единица количественного учета представляет собой совокупность видовых и внутривидовых таксонов, собранных одновременно в одном местонахождении и хранящихся в склянке, бумажном пакете, или в виде гербарных образцов, собранных также одновременно в одном местонахождении (пункте, точке). Коллекции фиксированных проб или гербарных образцов водорослей хранят в специальном гербарии — *альготекке*; они должны соответствовать требованиям длительного хранения по способам фиксации и оформлению документации. Такая альготекка, в которой хранятся крупные коллекции, организована в Институте ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР (г. Киев). Она основана в 1934 г. В ее основу положены коллекции водорослей, собранные отечественными альгологами А. В. Топачевским и Я. В. Роллом. В настоящее время основной фонд альготекки насчитывает около 27 тыс. проб. В альготекке хранятся не только водные формы водорослей континентальных водоемов Украины и ряда районов Советского Союза, но и аэрофитные, в основном трентеполиевые водоросли (*Ulotri-*

схалес), а также некоторое количество морских. Этот коллекционный материал представляет неограниченные возможности как для изучения различных систематических групп водорослей флоры Украины, так и для выяснения многих вопросов экологического, общебиологического и филогенетического характера.

Водные формы водорослей сохраняют в альготекке Института ботаники им. Н. Г. Холодного в склянках из темного стекла объемом 100 мл с плотно накрученными металлическими крышками, которые покрыты сверху (для исключения испарения фиксатора) полиэтиленовой пленкой, прижатой к горлышку склянки резиновым кольцом. Если объем собранного материала менее 25—30 мл, его помещают в пенициллиновые бутылочки, закрытые резиновой пробкой и полиэтиленовой пленкой. Консервантом является 4 % -й раствор нейтрального формалина, приготовленный на дистиллированной воде.

Вневодные формы водорослей (воздушные, водно-воздушные, наземные, водно-наземные) хранят в склянках из темного стекла, заранее наполненных 4 % -м раствором формалина, или в бумажных пакетах, сложенных в картонные коробки.

Морские макрофиты, крупные пресноводные и солоноватоводные пластинчатые и трубчатые формы, реже харовые водоросли, высушенные по обычной методике гербаризации цветковых растений, сохраняют, как обычные гербарные образцы, наклеенные или лежащие свободно на гербарных листах, вложенных в «рубашки» из кальки.

Пробы в альготекке имеют две этикетки: внешнюю в виде бланка, изготовленного печатным способом и заполненного тушью, и внутреннюю (рабочую, экспедиционную) — этикетку, написанную простым карандашом. Формат внешних этикеток к склянкам из темного стекла или склянкам для пенициллина $7 \times 4,5$ см, внутренних — $5 \times 4,5$ см. В склянках из темного стекла внутренние этикетки, свернутые вчетверо, помещают под резиновой прокладкой металлических крышек, в склянках для пенициллина — между двумя слоями полиэтиленовой пленки, прижатой к горлышку резиновым кольцом. Формат внешних этикеток для пакетов — $11,3 \times 9,4$ см, внутренних 10×7 см, последние лежат в пакетах возле материала. В гербарных образцах к экспедиционным этикеткам, написанным в полевых условиях, добавляют стандартные чистовые этикетки (типографские бланки) размером $11,3 \times 9,4$ см, заполненные тушью.

Каждой пробе, которая сохраняется в альготекке Института ботаники, соответствует карточка *генерального каталога* альгологических проб, общие сведения о пробе можно найти в *хронологическом каталоге*. На обратную сторону карточки генерального каталога, по ходу обработки проб, вносят названия обнаруженных в пробах разными исследователями таксонов водорослей. Существует самостоятельный каталог новых для науки видовых и внутривидовых таксонов водорослей, а в отдельных случаях только новых или редких для альгофлоры УССР и СССР, описанных по материалам альготекки. Все пробы альготекки имеют сквозную нумерацию и хранятся в специальных многосекционных металлических альготечных шкафах оригинальной конструкции с одинаковыми гнездами, на 8—9 см выше склянок, и плотно закрытыми дверцами.

8. ПРИНЦИПЫ И МЕТОДЫ СИСТЕМАТИКИ ВОДОРΟΣЛЕЙ. ВОПРОСЫ НОМЕНКЛАТУРЫ

8.1. Общие положения

Систематика — это наука о многообразии организмов и их совокупностей. Основной ее задачей является построение такой системы, которая, основываясь на данных всего комплекса биологических наук, по возможности пра-

вильно отражала бы реально существующее в природе разнообразие организмов и, вместе с тем, облегчала бы понимание взаимосвязей между их группами, в том числе филогенетических. Предметом систематики являются организмы и группы сходных и (или) родственных организмов (популяций, таксонов разного ранга)¹, рассматриваемые с точки зрения построения их системы (классификации). В связи с этим к методам систематики относятся методы классифицирования (систематизации) живых объектов (в том числе математические), а также способы анализа результатов применения этих методов².

В понимании терминов систематики имеются существенные разногласия. Это касается уже самих понятий «систематика», «таксономия», «классификация», нередко сопровождаемых различными определениями и приставками (биосистематика, геносистематика, фенетическая и филогенетическая систематика, хемосистематика, нумерическая таксономия и др.)³. Вероятно правы те авторы, которые рассматривают систематику, как единую широкую науку, включающую *таксономию* в качестве особого раздела, основной задачей которого является разработка принципов и правил классифицирования (систематизации) организмов и построения их *классификаций* (систем) [143, 151].

При проведении работ в области систематики следует отличать, с одной стороны, термины «систематизация» и «классифицирование» (как логические операции, процессы) от терминов «система» и «классификация» (т. е. логических конструкций, возникших в результате процессов систематизации и классифицирования), а с другой стороны — процесс классифицирования от процесса систематизации (систематизирования), представляющего собой более высокий (по сравнению с классифицированием) этап упорядочивания знаний о разнообразии организмов. *Классифицирование* (ведущее к построению классификации) можно понимать не только как деление (разбиение) множество объектов на подмножества, но и как типизацию, при которой одни (обычно впервые описанные объекты) условно воспринимаются как «типичные» (о номенклатурных типах см. раздел 8.4), а остальные сравниваются с ними и в случае сходства объединяются в одну группу с «типичными».

Все до сих пор построенные «системы» водорослей фактически являются классификациями. Только наиболее удачные из классификаций (отражающие те или иные существующие в природе закономерности) несут определенные черты систем, трактуемых с позиций системного подхода⁴.

Результаты классифицирования кладут в основу соответствующих справочных пособий, позволяющих определять (идентифицировать) систематическое положение изучаемых организмов, дать им определенные наименования, что облегчает взаимопонимание исследователей. Однако систематику организмов нельзя воспринимать только как вспомогательную науку, концентрирующую наши знания о многообразии организмов и их совокупностей и создающую таким образом источник сведений о свойствах и назва-

¹ Точнее, знания об этих организмах и группах.

² Прямой обязанностью ученых-систематиков является не экспериментальное или описательное изучение конкретных структур и явлений, но теоретический анализ сведений, полученных другими исследователями. Систематик сам приступает к изучению свойств определенных организмов только из-за недостатка данных, подлежащих систематизации, или из-за желания глубже понять сущность тех или иных явлений.

³ Добавление различных определений и приставок можно объяснить стремлением исследователей подчеркнуть значимость какого-то определенного аспекта этой науки.

⁴ *Любичев А. Д.* К логике систематики // Проблемы эволюции. — Новосибирск. — 1972. — 2. — С. 45—68.

ниях *таксонов* водорослей. Она является «теоретической (и в некоторых своих разделах даже метатеоретической) наукой, которая имеет большое методологическое значение для развития других биологических дисциплин, играет существенную роль в интеграции, а также в становлении новых знаний и способна влиять на мировоззрение ученых» [146, с. 79].

8.2. Внутривидовая фенотипическая изменчивость. Популяционный подход

Грамотное решение проблем систематики (и многих других проблем) невозможно без познания закономерностей изменчивости организмов в пределах вида. *Изменчивость* живых существ проявляется в процессе их изменения, ведущего к разнообразию организмов, т. е. наличию в пределах их совокупностей особей, отличающихся друг от друга по генотипам и (или) по фенотипам¹. В последнем случае говорят о *фенотипическом разнообразии*. Во внутривидовом фенотипическом разнообразии находит свое отражение как *генотипическая*, так и *негенотипическая изменчивость* (модификационная, возрастная). К сожалению, при исследовании фенотипической изменчивости в природе очень часто трудно решить, какая часть ее обусловлена генотипическим фактором, а какая изменениями, происходящими в пределах т. н. *нормы реакции* организма². Поэтому систематики нередко рассматривают фенотипическое разнообразие без выделения его компонентов³.

Литература о внутривидовой изменчивости водорослей (и прежде всего морфологической) огромна и требует обобщения. Исследования внутривидового *морфологического разнообразия* направлены главным образом на оценку нормы реакции видов (и внутривидовых таксонов) по конкретным признакам и на поиск возможностей их лучшего разграничения, что в наши дни проводится с использованием методов (обычно одномерной) статистики (см., например [53]). Однако в последнее время внимание начинает привлекать также изучение внутривидового фенотипического (и прежде всего морфологического) разнообразия как явления, в том числе количественная оценка и сопоставление (главным образом с помощью коэффициента вариации) частных случаев этого разнообразия. На примере синезеленых водорослей с позиций системного подхода создана первая для водорослей *классификация внутривидового фенотипического разнообразия*, выделены его основные таксоны (точнее «*варионы*»), дана количественная оценка некоторых из них, установлены некоторые закономерности разнообразия [53]. Показана, в частности, зависимость обнаруживаемого уровня изменчивости объектов от их систематической принадлежности, свойств учитываемых признаков, способа составления выборок исходных значений признака и др.

Исследование изменчивости водорослей необходимо проводить на всех *уровнях их организации* и познания (см. раздел 1.1), в том числе *популяционном* [53, 145, 147]. Именно *популяцию* (понимаемую как определенную совокупность особей одного вида) считают *основной единицей эволюции, охраны и управления живого мира* [334]. Однако сущность этого понятия

¹ О терминах «генотип», «фенотип», «модификация» см., например, в [25, 53].

² «Норма реакции — способность реагирования организма на изменение внешних условий. Определяется генотипом, передается по наследству и проявляется в форме модификаций» [25, с. 332].

³ Исследование генотипической изменчивости водорослей относится к области генетики (см., например, [675]).

трактуют неодинаково. По мнению Е. Н. Панова [249], в наши дни можно выделить три основные точки зрения на понятие «популяция». Становление первой точки зрения связано с развитием популяционной генетики, объектом которой является *менделевская популяция* (совокупность свободно скрещивающихся особей); второй — с развитием популяционной экологии, для которой популяция является прежде всего реальной пространственной (хорологической) динамической единицей; третьей — с изучением интегрирующих механизмов, обуславливающих (наряду со внешними преградями) целостность и изолированность конкретных популяций.

Намечается тенденция к синтезу упомянутых представлений, что, по мнению Е. Н. Панова, не может произойти автоматически. Более того, даже в случае выработки общего, приемлемого для всех наук определения популяции, вряд ли можно будет отказаться от частных определений, так как общее (слишком абстрактное) определение термина «популяция» вряд ли окажется пригодным для практического использования во всех случаях [213]. С точки зрения систематики наиболее удобен второй из указанных выше взглядов при понимании популяции как *местной (локальной) популяции*, представляющей собою «относительно обособленное поселение, устойчиво занимающее определенную территорию и способное к самовоспроизведению» [117]. В таком понимании термин «популяция» может быть использован не только по отношению к половоразмножающимся организмам, но и к агамным формам. Однако популяции разных групп организмов могут иметь свою специфику. В связи с этим популяции *Cyanophyta* названы цианопопуляциями¹ [53]. Уже сформировалась особая отрасль знаний — *популяционная биология* (см. например, [334]) к которой относят разные разделы и научные направления (популяционную генетику, популяционную экологию, популяционную морфологию, фенетику популяций и др.). Популяционный подход является одной из характерных особенностей современного стиля научного мышления биологов, в том числе и систематиков. Осознана необходимость специального исследования популяционной структуры вида.

Систематик-морфолог микроскопических водорослей издавна исследует не только отдельные особи, но и их совокупности, содержащиеся в конкретных альгологических пробах, и при этом интуитивно применяет популяционный подход. Термин «популяция» нередко используют при проведении гидробиологических и других исследований. Однако теоретические проблемы популяционной биологии (в том числе касающиеся содержания термина «популяция», ее структуры, границ, типов и др.) при этом обычно не рассматриваются. И только в последние десятилетия появились работы, специально направленные на изучение популяции водорослей как целого и проводимые обычно с применением математических методов. Применительно к водорослям апробирован ряд статистических методов [53, 149, 150, 154], из числа применяемых [333, 334] при исследовании вопросов популяционной и внутривидовой изменчивости организмов. Интенсификация этих работ со временем приведет к становлению *популяционной альгологии* как особого раздела популяционной биологии, что, помимо прочего, будет содействовать познанию популяционной структуры вида водорослей и разработке трудных вопросов систематики этих организмов.

¹ Термин «цианопопуляция» не следует смешивать с термином «ценопопуляция», которым обозначают совокупность особей одного вида, произрастающих в конкретном ценозе [108, 269 и др.].

8.3. Методические и теоретические вопросы систематики водорослей

8.3.1. Общие подходы

За весь период развития систематики живых организмов существовало пять теорий классифицирования: эссенциализм (типология), номинализм, эмпиризм, кладизм и эволюционизм [185]. Сейчас господствуют три подхода: *фенетический*, основанный на сходстве исследуемых объектов без учета их родства, *филогенетический (кладистический)* и *эволюционный*. Большинство современных альгологов-систематиков являются сторонниками эволюционной теории классификации. Однако на деле, в практической работе, по крайней мере в большинстве случаев, все еще продолжают применять *типологический подход (типизацию)*, используемый, правда, уже на других, материалистических, основаниях ¹, так как нередко именно он оказывается единственно возможным и доступным. И только после вычленения таксонов и построения предварительной классификации начинают обсуждать вероятные родственные связи между теми или иными группами организмов. Принятие эволюционного подхода не исключает возможности использования (в качестве исходных данных) результатов применения фенетического подхода, при котором широко используют методы числовой (нумерической) таксономии [646] (см. также раздел 8.3.3).

Отметим еще, что методические подходы к классифицированию организмов следует отличать от *методов определения (идентификации)* их систематического положения, обычно разрабатываемых уже после построения классификаций. Если в процессе классифицирования желательно использовать оптимальные, пускай даже очень сложные, приемы (например, методы гено-систематики) ², то способы определения систематического положения изучаемых организмов должны быть по возможности просты и доступны специалистам разного профиля. Удобными поэтому являются таблицы для определения водорослей, построенные по морфологическим признакам объектов, собранных непосредственно в природных местообитаниях.

8.3.2. Таксономические категории и таксономические признаки

В систематике водорослей различают *таксономические группы организмов (таксоны)* тех же основных *категорий* (рангов, уровней иерархической классификации), что и в систематике высших растений, а именно: отдел (phylum), класс (classis), порядок (ordo), семейство (familia), род (genus) и вид (species). Нередко говорят также о таксонах внутривидового ранга — подвидах (subspecies), разновидностях (varietas), формах (forma), а иногда также о подклассах, подпорядках и других категориях.

Для выделения таксонов указанных рангов используют различные признаки водорослей, выступающие в роли *критериев, принципов классифицирования*. В связи с этим важное значение имеет определение сущности тер-

¹ Популяционный подход следует противопоставлять не типологическому, но *организмоцентрическому*. В качестве «типичных объектов» (как условных эталонов) можно рассматривать не только организмы, но и локальные популяции, оцениваемые (как целое) по разным их свойствам: морфологическим, биохимическим и др. [152].

² При этом, однако, необходимо учитывать, что «качество будущих классификаций определяется не только мощностью используемых при их построении методов, но и объемом данных, на которых эти классификации основываются» [42, с. 116]. Получить же достаточно большое количество сведений легче всего с помощью морфологических методов.

мина «признак» и разработка классификации признаков, что производится не всегда одинаково. Под признаком удобнее всего подразумевать любое свойство (черту) объекта, вне зависимости от того, отличается ли он по этому свойству от других сравниваемых с ним объектов или не отличается. «Признак» может иметь разные *состояния (значения)*. Например, признак «ширина клетки» в одних случаях имеет значение 5 мкм, в других 6—7 мкм и т. д. Цвет особей может быть зеленым, сине-зеленым, желто-зеленым и др. Признаки классифицируют с разных точек зрения: исходя из уровня организации живого (признаки клеток, особей, популяций, вида, рода и др.), по уровню изменчивости их значений (стабильные, изменчивые), прерывистости, характера проявления (качественные, количественные), с точки зрения предмета исследования (морфологические, химические и др.) и т. п. К классифицированию признаков возможно подходить также с точки зрения их пригодности для решения конкретных задач. С позиций систематики живых существ говорят о таксономических (систематических) и диагностических признаках. «Таксономический признак — это любая особенность члена какого-либо таксона, по которой он отличается или может отличаться от члена другого таксона» [185, с. 143]. В качестве таксономических признаков нередко выступают определенные состояния конкретных признаков (например, определенные лимиты размерных признаков). *Диагностический признак* — это таксономический признак, учитываемый в таблицах (ключах) для определения таксонов, т. е. признак (или его состояние), наиболее удобный для разграничения близких таксонов и определения систематической принадлежности изучаемых особей [53]. Именно диагностические признаки прежде всего следует учитывать в т. н. *диагнозах (кратких описаниях)* таксонов, типа тех, которые приводятся в пособиях для идентификации организмов.

С позиций популяционного подхода существенное значение имеет представление о *групповых признаках*, т. е. признаках, характеризующих совокупность особей (например, популяцию) как целое. К числу групповых признаков относятся средняя величина признака, характеризующая группу (множество объектов, среднее арифметическое — \bar{x} , модальное значение — M_0 , медиана — Me), уровень разнообразия объектов в группе (измеряемый, например, коэффициентом вариации — v), такие особенности, как уровень рождаемости, смертности, структура совокупности особей и др.

С точки зрения популяционной биологии и эйдологии (науки о виде) особенно интересны современные представления о *структуре популяции* (генетической, экологической, морфологической, пространственной, возрастной и др.) и *популяционной структуре вида*, который в наши дни принято, вне зависимости от его систематической принадлежности, рассматривать как динамическую, структурно многоплановую, самовоспроизводящуюся систему, состоящую из качественно неоднородных группировок особей разного ранга.

8.3.3. Современное состояние систематики водорослей

Подавляющее большинство диагнозов таксонов и таблиц для их определения, входящих в общеизвестные пособия для идентификации водорослей, базируются на морфологических данных (полученных на субклеточном, клеточном и индивидуальном уровнях), иногда сопровождаемых некоторыми другими сведениями и обычно не опирающихся на результаты математического анализа. При построении схем, отражающих вероятные пути исторического развития водорослей, альгологи текущего столетия особое значение придают данным о составе пигментов фотосинтетического аппарата водорослей, представлениям об основных формах строения их тела, явлениям параллелизма, особенностям онтоморфогенеза, т. н. рядам мор-

фологического прогресса и др. Этот подход (при сильном учете экологических и палеоальгологических сведений) используется и сейчас [141, 144]. Однако в наши дни в процессе классифицирования и построения *филогенетических схем* водорослей ¹ исследователи все чаще стремятся к использованию новейшей информации о водорослях, полученной методами разных наук, и прежде всего в результате электронно-микроскопических и биохимических исследований. При классифицировании диатомовых и динофитовых водорослей все чаще используют методы сканирующей микроскопии, при классифицировании и построении филогенетических схем зеленых водорослей стремятся к учету сведений о тонком строении подвижных стадий, а также клеток в состоянии деления и в интерфазе, при исследовании генетических связей прокариотических водорослей учитывают сведения о гомологической последовательности РНК; в ряде случаев основываются на результатах электрофоретического анализа и др. [625 и др.]. Филогения водорослей уже изучается на молекулярном уровне. Вместе с тем в систематических и филогенетических исследованиях водорослей продолжают использовать и традиционные методы, прежде всего морфологические. Систематики все более осознают необходимость использования при классифицировании водорослей комплексных критериев и установления корреляционных связей между признаками, что может содействовать созданию *филогенетической системы* этих организмов [195, 196].

Для решения вопросов систематики начали привлекать математические методы. Уже сделана попытка введения в описания видов сведений о выборочных параметрах размерных признаков (таких, как среднее арифметическое, модальные значения, медиана и др.) [140, 148]. При сравнении близких видов и внутривидовых совокупностей особей пытаются использовать статистические методы (в том числе методы многомерной статистики [149, 150, 153, 154 и др.]), из числа применяемых в количественной (нумерической) систематике, флористике, геоботанике и других дисциплинах ² [119, 151, 251, 561, 646, 647].

Появление новой информации о водорослях привело не только к усовершенствованию многих диагнозов и открытию новых таксонов разных рангов (даже в ранге отдела — *Prochlorophyta* Lewin [532]; *Chlorarachniophyta* Hibberd et Nogriss [478]), но и к принципиальному пересмотру ряда классификаций и филогенетических схем. Заново обсуждается объем группы организмов, называемых водорослями (*Algae*). Их нередко распределяют между разными царствами или надцарствами живых организмов [120, 142, 303, 498 и др.]. Нет общего мнения о числе отделов водорослей. Считают, что сейчас легче договориться о числе и объеме классов водорослей, чем о числе их отделов. Принципиальные (и нередко недостаточно обоснованные) изменения предлагают внести в классификации водорослей конкретных отделов, например, зеленых [144, 197, 625 и др.]. К сожалению, при этом иногда недоучитывают обязательное для систематики *требование достаточности данных*, подтверждающих избранный принцип выделения таксонов,

¹ *Филогенетические схемы* (нередко имеющие древовидный облик) нельзя смешивать с *дендрограммами сходства (различия)*, получаемыми в результате применения определенных математических подходов.

² При использовании математических методов следует помнить, что показатели, применяемые в нумерической таксономии, имеют разную математическую природу и нередко передают разные аспекты существующих зависимостей. Поэтому в случае их параллельного использования не всегда можно получить биологически одинаковые результаты. Существует проблема объективного выбора методов математического анализа. Использование математических показателей требует соблюдения определенных правил [119, 150, 153, 251 и др.]. При их нарушении можно получить ошибочные результаты.

или не указывают своих исходных теоретических позиций, что ведет к нестабильности классификации водорослей.

По-видимому, сейчас мы находимся только на этапе накопления новых знаний о водорослях. И прежде чем стремиться к построению новых классификаций, эти знания надо пополнить, обобщить и проанализировать с определенных теоретических и методологических позиций (в том числе с позиций популяционного подхода). Вместе с тем несомненно, что систематика водорослей сейчас находится накануне нового большого синтеза.

8.4. Принципы ботанической номенклатуры и ее применение в альгологии

Ботаническая номенклатура является универсальной и стабильной системой названий таксонов растений. Термин «номенклатура» происходит от латинских слов *popere* (имя) и *salare* (называть) и означает буквально «называть по имени». Научные названия растений очень широко используются ботаниками и учеными других специальностей, а роль номенклатуры состоит в том, чтобы снабдить общепринятыми названиями таксоны всех рангов и тем самым облегчить и унифицировать общение между ботаниками. Названия, каким бы способом они ни сообщались, должны сразу и однозначно ассоциироваться с теми же представлениями, которые вкладывают в них те, кто сообщает эти названия. Таков основной принцип номенклатуры и важнейший критерий, по которому можно судить об эффективности любой системы номенклатуры. Для соблюдения этого принципа необходимо, чтобы названия были недвусмысленными и универсальными [34, 102, 110, 185, 455, 496].

Основными требованиями, предъявляемыми к любой системе передачи информации, в том числе и к научной номенклатуре, являются универсальность, уникальность и стабильность.

Универсальность. Назначение названий — служить средством общения. Названия могут эффективно выполнять эту функцию только в том случае, если они понятны и имеют один и тот же смысл для всех, кто ими пользуется. Обмен научной информацией был бы практически невозможен, если бы растения имели лишь народные названия. Кстати, спорные растения, в том числе большинство водорослей, вообще не имеют народных названий. Во избежание этого ботаники приняли по международному соглашению единый язык, который используется во всем мире.

Уникальность. Каждое название должно быть уникально, поскольку оно является ключом ко всей литературе, относящейся к определенному таксону. Если одному и тому же таксону было дано несколько названий, должен существовать четко определенный способ, с помощью которого можно было бы определить, какое из этих названий действительно.

Стабильность. Названия как символы для распознавания объектов в значительной степени потеряли бы смысл, если бы их часто и произвольно меняли.

Этим трем основным требованиям системы связи, используемой таксономистами, соответствует свод правил — «Международный кодекс ботанической номенклатуры» (МКБН) [210]. В преамбуле его указывается, что «кодекс имеет целью дать устойчивый метод наименования таксономических групп, отвергая такие названия, которые могут повести к ошибкам или неясностям либо внести путаницу в науку. Важно также избежать бесполезного создания названий».

Основное содержание МКБН составляют принципы, статьи (правила) и советы, приложение I (названия гибридов), приложение IIA (консервируемые и отвергаемые названия семейств водорослей, грибов и папоротников), приложение IIIA (консервируемые и отвергаемые родовые названия), при-

ложение II В (консервируемые названия семейств мхов и сперматофитов), приложение III В (консервируемые и отвергаемые видовые названия), приложение IV (отвергаемые видовые названия).

В основу системы ботанической номенклатуры положены шесть принципов: а) кодекс применяется к названиям таксономических групп, рассматриваемых как растения, независимо от того, рассматривались эти группы первоначально как растения или нет¹; б) применение названий таксономических групп определяется с помощью номенклатурных типов; в) номенклатура таксономической группы основывается на приоритете в обнародовании; г) каждая таксономическая группа с определенными границами, положением и рангом может иметь, кроме особо оговоренных случаев, лишь одно правильное название — наиболее раннее, которое соответствует правилам; д) научные названия таксономических групп рассматриваются как латинские независимо от их происхождения; е) правила номенклатуры имеют обратную силу, если только они специально не ограничены.

Статьи (правила) обязательны для всех ботаников. Их следует соблюдать во всех случаях, когда названия присваиваются или используются. Названия, противоречащие какой-либо статье, не могут быть сохранены. Советы касаются вспомогательных вопросов и указывают наилучшие пути их решения, Задача советов — внесение большего единообразия и большей ясности. Названия, противоречащие какому-либо совету, не могут быть отвергнуты только на этом основании, но они не являются примером, достойным подражания.

Положения МКБН не имеют никакого юридического статуса в государственном или международном праве. Однако несоблюдение этих положений может привести к нестабильности ботанической номенклатуры. Поэтому систематики должны следовать всем положениям кодекса, даже если кто-то из них не согласен с отдельными положениями.

Всякий хороший закон — это живой закон. Это относится в полной мере и к МКБН. Правила МКБН предотвратили хаос в наименовании растений и значительно способствовали стандартизации таксономических процедур. Любое изменение этих правил приводит к нарушению установленного порядка и потому не может совершаться произвольно. Однако правила не должны оставаться косными и не должны утрачивать контакт с развитием таксономических концепций. Именно правила должны изменяться в соответствии с развитием концепций таксономии, а не наоборот. Многие положения МКБН представляют собой некий компромисс между противоречивыми концепциями.

МКБН публикуется от имени Международного ботанического конгресса (МБК). Изменения в него могут быть внесены только по решению пленарной номенклатурной секции МБК, которая заседает раз в 5 лет.

Номенклатурная секция МБК обсуждает предложения по улучшению МКБН и назначает членов различных номенклатурных комитетов. Решения, принятые секцией, представляются для утверждения на пленарное заседание конгресса. В промежутках между заседаниями МБК номенклатурные комитеты ведут работу под эгидой Международной ассоциации по таксономии растений (International Association for Plant Taxonomy — IAPT), которая в свою очередь является секцией Международного союза биологических наук (International Union of Biological Sciences — IUBS). Все номенклатурные комитеты составляют Международную комиссию по ботанической номенклатуре Международного союза биологических наук (International Commission on Botanical Nomenclature of IUBS). В функцию комитетов входит рассмотрение различных новых предложений, касающихся ботанической номенклатуры. Одному из них, а именно Редакционному

¹ Понятие «растения» не включает бактерии.

комитету, поручается подготовка и публикация очередного выпуска МКБН в соответствии с процедурой, принятой МБК. Введение в МКБН или исключение из него отдельных статей утверждается на МБК голосованием. Каждый имеет право представлять на рассмотрение номенклатурной секции конгресса случаи, затрагивающие проблемы ботанической номенклатуры.

НАУЧНЫЕ НАЗВАНИЯ

В соответствии с требованиями МКБН все научные названия должны быть по форме латинскими, т. е. написанными буквами латинского алфавита, и подчиняться правилам латинской грамматики. Для обеспечения единообразия научных названий МКБН устанавливает правила, которые необходимо соблюдать при их образовании.

Названия видов и внутривидовых таксонов. Названия видов являются биномиальными (бинарными). Линнеевская биномиальная номенклатура представляет собой компромисс между аристотелевской логикой и простой системой извлечения информации. Названия видов состоят из двух слов — это бинарная комбинация из названия рода и сопровождающего его видового эпитета, например *Mclosira scabrosa* (первое слово обозначает род, к которому вид принадлежит, а второе слово обозначает сам вид). Видовой эпитет может быть прилагательным (в этом случае он должен быть согласован в роде с родовым названием), существительным в виде прилагательного к родовому названию или существительным (реже прилагательным в значении существительного) в родительном падеже. Пишется видовое название со строчной буквы, хотя разрешается использование прописной буквы в названиях, которые произошли от личных имен либо являются народными (нелатинскими). Если полное название вида было (например, *Cladogramma californicus*) уже употреблено в тексте, то при всех последующих упоминаниях его первое слово, т. е. родовое название, сокращается до начальной буквы (можно писать «*C. californicum*», что не вызовет неясности).

При создании видовых эпитетов ботаникам рекомендуется руководствоваться следующими советами: а) употреблять по возможности латинские окончания; б) избегать слишком длинных и трудных для произношения на латинском языке эпитетов; в) не создавать эпитетов путем сочетания слов из разных языков; г) избегать эпитетов, образованных из двух или большего числа слов, соединенных дефисом; д) избегать эпитетов, имеющих то же значение, что и родовое название (плеоназм); е) избегать эпитетов, отражающих какой-либо признак, общий для всех или почти всех видов рода; ж) избегать в пределах одного рода слишком сходных между собой эпитетов, особенно таких, которые отличаются только последними буквами или расположением двух букв; з) избегать эпитетов, уже использованных ранее в каком-либо близкородственном роде. Все частные случаи, связанные с образованием видовых названий, определены статьей 23 МКБН.

Названия внутривидовых таксонов (подвид, разновидность, подразновидность, форма, подформа) являются триниональными (тринарными). Они включают названия вида, к которому таксон принадлежит, и следующее за ним третье слово, обозначающее сам внутривидовой таксон (например, *Trachysphena australis* var. *elliptica*, *Cyclotella baicalensis* f. *stellata*). Эти элементы названия соединяются термином, показывающим ранг таксона (например, var. (*fetas*) — разновидность, f. (*orma*) — форма и др.), и пишутся со строчной буквы. Все частные случаи, связанные с образованием внутривидовых названий, определены статьями 24—27 МКБН.

Названия родов и внутривидовых таксонов. Названия родов униномиальны. Они представляют собой имя существительное в единственном числе, написанное с заглавной буквы, например: *Cyclotella*, *Coscinodiscus*, *Stephanogonia*.

Названия внутриродовых таксонов (подрод, секция, подсекция, ряд, подряд) являются комбинацией названия рода, к которому этот таксон относится, и слова, обозначающего сам таксон (например, *Chaetoceras* subg. *Hyalochaete*, *Coscinodiscus* sect. *Inordinati*). Эти элементы названия внутриродового таксона соединяются термином, показывающим ранг таксона (subg. (epus) — подрод, sect.(ion) — секция). Название внутриродового таксона может быть существительным в единственном числе либо прилагательным во множественном числе, написанным с заглавной буквы. Употребление в пределах одного рода одного и того же эпитета для подразделений этого рода, даже если они различного ранга и основаны на разных типах, является незаконным. Все внутриродовые таксоны, включающие типовой вид правильного названия рода, к которому они отнесены, имеют в качестве своего эпитета неизменное название рода без указания фамилии какого-либо автора (например, секции рода *Navicula*, куда входит типовой вид *N. vulgaris*, автоматически присваивается эпитет *Navicula* без указания фамилии какого-либо автора). Все более частные случаи, связанные с образованием родовых и внутриродовых названий, определены статьями 20—22, 46, 64 МКБН.

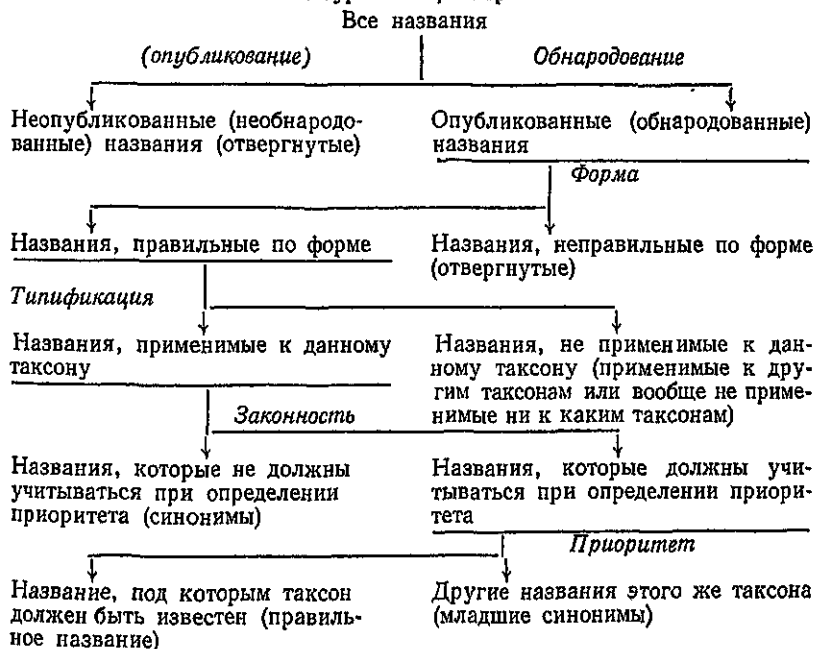
Названия таксонов рангом выше рода. Названия таксонов рангом выше рода — колен, подколен, подсемейств, семейств, подпорядков, порядков, подклассов, классов, подотделов и отделов — униномиальные и представляют собой имя прилагательное во множественном числе, употребляемое как имя существительное, написанное с заглавной буквы. Чтобы ранг таксона можно было понять из его названия, МКБН ставит условие, по которому окончания названий всех таксонов одного ранга должны быть стандартизированы. Названия подколен должны оканчиваться на *-inae*, колен — на *-eae*, подсемейств — на *-oideae*, семейств — на *-aceae*, подпорядков — на *-ineae*, порядков — на *-ales*, подклассов (водорослей)¹ — на *-phycidae*, классов (водорослей) — на *-phyceae*, подотделов (водорослей) — на *-phytina*, отделов (водорослей) — на *-phyta*.

Названия семейств образуются добавлением окончания *-aceae* к основе законного названия одного из включенных в данное семейство родов (например, название семейства *Naviculaceae* основано на названии рода *Navicula*, *Diatomaceae* — на *Diatoma*). Названия, предлагаемые в качестве названий семейств, но обнародованные в ранге, обозначенном терминами «порядок» (*ordo*) или «естественный порядок» (*ordo naturalis*), рассматриваются, как если бы они были опубликованы как названия семейства. Если название семейства было опубликовано с неправильным латинским окончанием, то окончание должно быть заменено в соответствии с правилом МКБН без изменения фамилии автора.

Названия подсемейств, колен, подколен представляют собой имя прилагательное во множественном числе, употребляемое как имя существительное; они образуются добавлением окончаний *-oideae*, *-eae*, *-inae* (соответственно) к основе законного названия одного из включенных в данный таксон рода. Причем название таксона рангом ниже семейства и выше рода, который включает типовой род семейства, к которому он отнесен, должно быть основано на названии этого рода (например, типовой род семейства *Naviculaceae* — *Navicula*, и потому подсемейство и колено, которые включают род *Navicula* должны называться соответственно *Naviculoideae* и *Naviculeae*). Принцип типификации не применяется к названиям таксонов рангом выше семейства, за исключением названий, которые типифицируются автоматически как основанные на родовых названиях. Все более частные случаи, связанные с образованием названий таксонов рангом выше рода, определены статьями 16—19 МКБН.

¹ Для некоторых групп растений окончания названий таксонов, начиная с подклассов, отличны от окончаний названий таксонов водорослей.

Т а б л и ц а 8.1. Номенклатурные «фильтры»



Важнейшими из принципов, на которых основываются образование и использование названий таксонов растений, являются: эффективное и действительное обнародование, типификация и приоритет. Применение этих принципов для определения названия, которое должно быть присвоено таксону, приведено в номенклатурных «фильтрах» (табл. 8.1).

Эффективное и действительное обнародование. Правильное название должно удовлетворять двум условиям: выполнять требование эффективного и действительного обнародования и сопровождаться описанием в соответствии с требованиями МКБН. Эффективное обнародование, согласно МКБН, производится только путем распространения печатных произведений для широкой публики или по крайней мере для ботанических учреждений с доступными для ботаников библиотеками. По существу, МКБН требует обнародования в виде печатных, достаточно долговечных работ, широко доступных для всех заинтересованных лиц. Устное сообщение, микрофильм, снятый с рукописей, машинописных текстов, и существующие в единственном числе документы, переданные в библиотеки, не являются эффективным обнародованием. Обнародование посредством несмываемой автографии является эффективным, если оно было произведено до 1 января 1953 г. Опубликование нового названия в торговых каталогах или в ненаучных информационных периодических изданиях начиная с 1 января 1953 г., а также в обменных списках начиная с 1 января 1973 г., не составляет эффективного обнародования. Авторам настоятельно рекомендуется избегать обнародования новых названий или описаний в эфемерных изданиях, популярной периодике, в любых изданиях, которые вряд ли могут дойти до большинства ботаников, равно как в реферативных журналах и изданиях, долговечность которых маловероятна из-за низкого качества. Начиная с 1 января 1953 г. распространение печатных произведений, сопровождающих экспикаты (*exsiccata*), не составляет эффективного обнародования. Но даже

если название было эффективно обнародовано, оно еще не является законным, так как это зависит от содержания опубликованного материала.

Для того чтобы название было действительно (validly) обнародованным, оно должно соответствовать ряду специфических критериев статей 32—45 МКБН, о которых речь пойдет ниже.

Действительность — термин, характеризующий права названий по отношению к синонимам и омонимам. Для того чтобы быть действительно обнародованным, название таксона должно сопровождаться описанием, или диагнозом, таксона либо ссылкой на его ранее и эффективно обнародованное описание, или диагноз. Начиная с 1 января 1953 г. для действительно обнародования названия нового таксона необходимо сопровождать это название латинским описанием, или диагнозом. Название вида или внутривидового таксона, опубликованное до 1 января 1908 г., рассматривается как действительно обнародованное, если оно сопровождается только изображением с деталями, показывающими существенные признаки.

При описании новых таксонов необходимо указывать *родство* (affinitas). Отсутствие таких указаний создает большие трудности для последующих систематиков, заставляя их проделывать ту работу, которую обязаны были выполнить первооткрыватели таксонов. По сути дела эти последние лишь тогда имеют право описывать новый таксон, когда устанавливают, что он по каким-либо определенным признакам четко отличается от другого уже известного. При описании новых таксонов водорослей следует давать изображение с деталями строения, чтобы облегчить определение.

Комбинация не является законной, если автор не указывает ясно, что данный эпитет должен употребляться именно в этой комбинации. Начиная с 1 января 1953 г. новая комбинация (comb. nov.) или прямая замена (postea nov.) являются действительно обнародованными, если их базисом (синоним, несущий название или эпитет) либо заменяемый синоним (когда предлагается новое название или эпитет) указывается ясно, с полной и прямой ссылкой на его автора и первоначальное обнародование. Например, комбинация *Hyalodiscus adelius* (Manguin) Nikolaev, *Новости систематики низших растений*, 21, 1984: 33, является законной, так как при ее обнародовании была проведена полная и прямая ссылка на базисом — *Melosira adelius* Manguin, *Rev. algol.* n. s. 3, 3, 1957: 112, pl. 1, 1; 7, 48 a, b, c. Следует учесть и то, что ссылка на любую сводную работу, а не на первоисточник, не составляет полной и прямой ссылки на базисом. Начиная с 1 января 1953 г. в случае, когда для одного и того же таксона одновременно одним и тем же автором предлагается два или больше различных названий (альтернативные названия), ни одно из этих названий не является действительно обнародованным.

С 1 января 1953 г. обнародование названия нового таксона в ранге семейства или в более низком ранге является действительным только тогда, когда указывается *номенклатурный тип*, т. е. называется тот составной элемент таксона, с которым постоянно соединено название таксона, независимо от того, правильное ли это название или сомнительное. Если типом является образец, то необходимо указать, где он хранится. Обнародование родового таксона должно сопровождаться описанием, или диагнозом, с указанием типа или ссылкой на ранее и эффективно обнародованное описание, или диагноз, данного рода в этом же ранге или в качестве какого-либо подразделения рода. Обнародование названия монотипного нового рода, основанного на новом для науки виде, признается действительным при наличии *объединенного родового и видового описания* (descriptio generico-specificae), а для родовых названий, обнародованных до 1 января 1908 г., — при наличии изображения с деталями, показывающими существенные признаки. Описание, или диагноз, нового для науки вида, отнесенного к монотипному новому для науки роду, рассматривается и как родовое описание, если род при этом не характеризуется отдельно. Название таксона рангом

ниже рода может быть действительно обнародованным только в том случае, когда название рода или вида, к которому этот таксон отнесен, было действительно обнародовано одновременно либо ранее. Все более частные случаи, связанные с эффективным и действительным обнародованием, регламентируются статьями 29—45 МКБН.

Типификация. Опубликование служит способом, с помощью которого названия вводятся в ботаническую номенклатуру, а типификация — средством, с помощью которого они связываются с таксонами. В таксономической практике часто возникают сомнения относительно правильности идентификации тех таксонов, которым даны названия. Нередко для правильной идентификации недостаточно одних описаний, особенно весьма кратких описаний старых авторов. Часто одно описание одинаково хорошо подходит к нескольким видам, поскольку в раннем описании не были упомянуты видоспецифичные признаки. Что касается надвидовых таксонов, то их состав изменяется по мере открытия новых видов. Когда такой таксон подразделяют, возникает вопрос, какой из его частей придать название разделенного таксона. Следовательно, необходимы какие-то надежные стандарты для сравнения, обеспечивающие отнесение таксономических названий к определенному объективно выделенному таксону. Такими стандартами служат типы, а метод использования типов для отнесения названий к определенным таксонам называется *методом типа*. Сегодня мало кто представляет себе, насколько в сущности недавно возник метод типа [185]. Его внедрение было одним из основных концептуальных изменений в теории таксономии и ботанической номенклатуры.

На ранних стадиях таксономии в ней господствовала аристотелевская концепция типов. До принятия МКБН, все экземпляры, которые соответствовали представлению таксономиста о типе какого-либо таксона, считались типовыми. Типов было столько, сколько было типичных экземпляров. К. Линней, например, всегда не колеблясь, заменял в своих коллекциях экземпляры, которые ныне считались бы типовыми, на лучшие экземпляры» [366]. Современный метод типа является основным методом отнесения названий к определенным таксонам. Именно с помощью метода типа правильное применение названий таксонов определяется объективно и недвусмысленно независимо от изменений классификации. Таким образом, типификация обеспечивает стабильность использования названий.

Номенклатурный тип (typus) — это тот элемент, к которому постоянно присоединено название таксона, независимо от того, правильное ли это название или синоним. Номенклатурный тип — не обязательно наиболее типичный или характерный элемент таксона; это элемент, на котором было основано описание при первоначальном опубликовании названия. Согласно МКБН, тип названия семейства и внутрисемейственных таксонов представляет собой род; тип названия рода и внутривидовых таксонов — вид, а тип названия вида или внутривидового таксона — экземпляр. *Тип* — это исключительно номенклатурное понятие, не имеющее значения для классификации. Номенклатурный тип, связанный с названием, под которым таксон должен быть известен, не обязательно типичен в отношении ряда изменчивости этого таксона. Назначение типа не в том, чтобы быть типичным в смысле изменчивости, а в том, чтобы служить носителем названия в ряду изменчивости организмов. Это дает возможность решить вопрос о применении названия объективно и недвусмысленно независимо от того, где имеются разрывы и проходят границы между таксонами [102, 455].

МКБН устанавливает несколько *категорий типов*. **Голотип** — это тот экземпляр или другой элемент, который автор использовал или указал как номенклатурный тип. До тех пор, пока существует голотип, он автоматически устанавливает применение соответствующего названия. Общей ошибкой в алгологической практике является определение живых культур в качестве голотипов для видов, что недопустимо и противоречит статье 9.5.

МКБН, где сказано: «Типовые экземпляры названий таксонов должны храниться постоянно и не могут быть ни живыми растениями, ни культурами».

Изотип — каждый дубликат голотипа (это всегда экземпляр). *Синтип* — это либо любой из двух или большего числа элементов, использованных автором названия, не указавшим голотип, либо один из двух или большего числа элементов, обозначенных автором одновременно как типы. *Лектотип* — это элемент, выбранный впоследствии из синтипов, чтобы служить в качестве номенклатурного типа. Выбор лектотипа должен быть основан на тщательном рассмотрении всех данных, приводимых автором названия в оригинальной публикации. *Неотип* — это элемент, который выбирается для того, чтобы служить номенклатурным типом в том случае, если вследствие утраты или разрушения отсутствует голотип, лектотип или синтип.

Тип названия вида или внутривидового таксона — это единственный экземпляр либо другой элемент таксона. Для водорослей тип может состоять из множества особей, которые должны постоянно храниться вместе, на одном гербарном листе или в одном препарате. *Тип названия рода* или любого таксона рангом между родом и видом — это вид. *Тип названия семейства* или любого таксона между семейством и родом — это род. Принцип типификации не применяется к названиям таксонов, рангом выше семейства, за исключением названий, которые типифицируются автоматически, как основанные на родовых названиях. Подробную информацию по вопросу типификации названий содержит «Руководство по определению типов» МКБН и статьи 7—10 кодекса.

Приоритет. Наибольшие разногласия возникают в номенклатуре тогда, когда одному и тому же таксону было дано два или больше названий. В этом случае необходимо решить, под каким названием должен быть известен таксон. Это решение диктуется приоритетом. Справедливость и здравый смысл подсказывают выход: преимущество должно получить то название, которое было дано раньше. В соответствии с принципом приоритета из двух или большего числа названий, относящихся к одному и тому же таксону, преимущество отдается обычно старейшему. Под старейшим понимается первое действительно общепризнанное название. Название, под которым таксон должен быть известен, называется правильным названием. Для любого таксона в ранге от семейства до рода правильным названием является наиболее раннее законное название в том же самом ранге. Для любого таксона рангом ниже рода правильным названием является комбинация наиболее раннего законного эпитета в том же самом ранге с правильным названием этого рода или вида, к которому отнесен этот таксон.

Действие принципа приоритета ограничено определенными пределами. Эти ограничения связаны с правилами установления исходных дат, присвоения названий таксонам в зависимости от их ранга, исключения некоторых групп названий из рассмотрения при решении вопроса о приоритете, а также с процедурами консервации и отвержения названий.

Исходная дата — это дата выхода в свет такой работы, до которой ни одно из ранее опубликованных названий не было признано действительно общепризнанным. Названия различных групп растений имеют разные исходные даты в зависимости от того, какая систематическая работа считается положившей начало современной номенклатуре той или иной группы. Исходные даты могут быть изменены только по решению пленарного заседания Международного ботанического конгресса. Решением XIV Международного ботанического конгресса (Западный Берлин, 1987) исходной датой опубликования для водорослей принято 1 мая 1753 г. — время появления работы К. Линнея «Species Plantarum»¹. Исключения: Nostocaceae Нопо-

¹ Два тома книги К. Линнея, которые появились в мае и августе 1753 г. соответственно, рассматриваются как опубликованные одновременно 1 мая 1753 г.

cystee (Gomont, Monographie des Oscillariees, Ann. Sci. Nat. Bot., ser. 7.15: 263—368; 16:19—264)¹. Nostocaceae Heterocystee (Bornet et Flahault, Revision des Nostocacees heterocystees, Ann. Sci. Nat. Bot., ser. 7.3: 323—381, 4: 343—373, 5: 51—129; 7: 177—262 — 1 января 1886² г.; Desmidiaceae (Ralfs, British Desmidiaceae) — 1 января 1848 г.; Oedogoniaceae (Hirn, Monographie und Iconographie der Oedogoniaceen, Acta Soc. Sci. Fenn. 27 (1)) — 1 января 1900 г.

Согласно МКБН принцип приоритета не распространяется на таксоны рангом выше семейства. Для семейства и таксонов более низкого ранга приоритет ограничен в пределах каждого ранга, и название ни в коем случае не имеет приоритета вне ранга таксона, к которому оно относится. Существует несколько различных типов названий, которые, будучи действительно обнаруженными, тем не менее не принимаются во внимание при определении приоритета, когда решается вопрос об установлении того названия, под которым таксон должен быть известен. Исключение таких названий из рассмотрения может быть абсолютным или действовать только при определенных обстоятельствах, что предусмотрено МКБН. Не соответствующие положениям кодекса названия, которые поэтому не должны учитываться при определении приоритета в связи с решением вопроса о правильном названии таксона, обозначаются как незаконные.

Наиболее важны следующие незаконные названия: поздние (младшие) омонимы; названия, излишние в номенклатурном отношении; тавтономы, названия ископаемых таксонов, конкурирующие с названиями современных таксонов; названия, широко и постоянно употребляемые в ошибочном смысле. Не должны использоваться также названия, отвергнутые посредством процедуры консервирования или отвержения названий, предусмотренной кодексом.

Омонимы — названия, одинаковые по написанию (или написанные настолько сходно, что могут рассматриваться как одинаковые), но основанные на различных типах. Следовательно, если бы такие названия получили широкое распространение, то это привело бы к путанице, и требование о недвусмысленности научных названий было бы нарушено. Поэтому кодекс устанавливает правило, согласно которому из двух или большего числа омонимов все, кроме старейшего, должны быть исключены из употребления, иными словами, более поздние (младшие) омонимы никогда не могут быть названиями таксонов, под которыми последние должны быть известны. Согласно МКБН название является незаконным и должно быть отвергнуто, если оно представляет собой более поздний омоним. Названия двух подразделений одного и того же рода или двух внутривидовых таксонов в пределах одного и того же вида, даже если они различного ранга, рассматриваются как омонимы, если они имеют один и тот же эпитет, но не основаны на одном и том же типе. Один и тот же эпитет может употребляться для подразделений разных родов или внутривидовых таксонов в пределах разных видов.

Излишнее название (nomen superfluum) — опубликованное название, входящее в таксон, который в установленных его автором границах включает тип другого названия, которое и должно быть принято в соответствии с МКБН. Цель этого правила состоит в том, чтобы предотвратить ненужное увеличение числа названий.

¹ Две части монографии Гомона, которые вышли соответственно в 1892 и 1893 гг., рассматриваются как обнародованные одновременно 1 января 1892 г.

² Четыре части «Ревизии...», которые вышли соответственно в 1886, 1887 и 1888 гг., рассматриваются как обнародованные одновременно 1 января 1886 г.

Тавтоним — это название вида, в котором второе слово точно повторяет название рода (например, *Diatoma diatoma*). Согласно МКБН видовой эпитет не может в точности повторять родовое название, как без добавления, так и с добавлением выраженного словами условного знака (например, *Diatoma diatoma-aquaticum*).

Консервирование и отвержение названий. Согласно МКБН название должно быть отвергнуто, если оно широко и постоянно употребляется в общепринятом смысле, т. е. используется для обозначения таксона, не включающего тип этого названия. Такие названия помещаются в список отвергаемых названий.

Для того чтобы обеспечить стабильность и целостность номенклатуры, МКБН предусматривает исключения из правил, позволяющие избежать неблагоприятных изменений, которые нужно было бы осуществить при условии неукоснительного соблюдения предписаний кодекса. Во избежание вредных изменений в номенклатуре от родов до семейств включительно, вызываемых применением кодекса, действие которого начинается с исходных дат, указанных в статье 13, МКБН снабжен в приложениях списком консервируемых названий семейств (*nomina familiarum conservandum*) и списком консервируемых и отвергаемых родовых названий (*Nomina generica conservanda et rejicienda*)¹.

Все консервируемые названия должны сохраняться, как нужные исключения. Целью консервирования является сохранение названий, которые более всего служат стабильности номенклатуры. Предложения по консервированию или отвержению названий представляются Комитету по номенклатуре для изучения и рассмотрения. После одобрения комитетом они рассматриваются МКБ. Перечень консервируемых и отвергаемых названий постоянно остается открытым для добавлений. Консервируемое название сохраняется взамен всех других названий того же ранга, основанных на том же типе. Если консервируемое название конкурирует с одним или большим числом других названий, основанных на других типах, и не является определенно консервируемым взамен этих названий, то принимается наиболее раннее из конкурирующих названий (например, родовое название *Aulacodiscus* Ehr. (1844) было законсервировано по отношению к трем более ранним названиям: *Tripodiscus* Ehr. (1839), *Tetrapodiscus* Ehr. (1843), *Pentapodiscus* Ehr. (1843).

Написание и транслитерация названий. МКБН содержит более или менее подробные правила и рекомендации (см. статью 73) относительно написания и транслитерации названий, переведенных на биологическую латынь с других языков. Первоначальное написание названия или эпитета должно быть сохранено, кроме случаев, когда необходимо исправить опечатки или орфографические ошибки. Выражение «первоначальное написание» здесь подразумевает написание названия при его действительном обнародовании. Свобода в исправлении названия может распространяться на изменение в обе стороны, особенно если перемена касается первого слова в бинаминальных названиях или чаще всего первой буквы названия. Согласно буквам *w* и *y*, чуждые классической латыни, а также буква *k*, редкая в этом языке, разрешаются к использованию в названиях водорослей. Буквы *j* и *v* должны быть заменены на *i* и *u* соответственно, если это гласные, обратные изменения необходимо произвести, если изменяются согласные буквы (например, родовое название *Verrucaria* должно быть изменено на *Verrucaria*).

Диакритические знаки в латинских названиях растений не употреб-

¹ Согласно МКБН, утвержденному XIII и XIV МКБ, принято решение о консервировании и отвержении видовых понятий (вопрос о консервировании видовых названий дискутируется с Кембриджского МКБ, который состоялся в 1930 г.).

ляются. Если названия (как старые, так и новые) произведены от слов, в которых такие знаки имеются, то знаки должны быть изъяты с необходимым транскрибированием видоизмененных букв. Так, *ā, ð, ÿ* становятся соответственно *ae, oe, ue; é, è, ê* становятся *e* или иногда *ae; ñ* — становится *n; ø* становится *oe; á* становится *ao*; однако разделительный знак (диэрез) является допустимым (например, *Serphaëlis* вместо *Serphaelis*).

Если изменения в правописании, сделанные ранними авторами, которые использовали в номенклатуре личные, географические или местные названия, представляют собой намеренную латинизацию, то они сохраняются (например, название *Valantia* (1753), посвященное Вайяну (*Vaillant*), не может быть заменено на *Vaillantia*, так как К. Линней намеренно латинизировал фамилию этого французского ботаника). Употребление неправильной составной части в каком-либо эпитете, употребление дефиса после составной части какого-либо эпитета, неправильное употребление окончаний, например, *-i, -ii, -ae, -anus, -ianus*, рассматриваются как орфографические ошибки, подлежащие исправлению.

В случае, когда новое название для рода или внутриродового таксона производится от фамилии (или имени) какого-либо лица, его следует оформлять следующим образом: а) если фамилия (или имя) оканчивается на гласную, то к ней прибавляется буква *a* (например, *Ottoa* от *Otto*, *Sloanea* от *Sloane*); при окончании фамилии (или имени) на *-a* прибавляют буквы *ea* (например, *Collaea* от *Colla*); если фамилия или имя оканчивается на *-ea* (например, *Corgea*), тогда ничего не прибавляется; б) если фамилия (или имя) оканчивается на согласную, то к ней добавляются буквы *ia*, при окончании на *-er* прибавляют буквы *a* (например, *Kergera* от *Kerner*); в латинизированных фамилиях (и именах), оканчивающихся на *-us* это окончание опускается перед добавленным суффиксом (например, *Dillenia* от *Dillenius*).

Новый видовой или внутривидовой эпитет образуется от фамилии (или имени) следующим образом: а) если фамилия (или имя) оканчивается на гласную или на *-er*, то эпитет в форме существительного образуется флексией родительного падежа соответственно роду и числу лиц, в честь которых называется растение (например, *fedtschenkoi* от *Fedtschenko* (мужской род), *glazioui* от *Glaziou* (мужской род), *laseae* от *Lace* (женский род), *hookerorum* от *Hooker* (во множественном числе); в случаях окончания на *-a* добавляется *e* (для единственного числа) или *-um* (для множественного числа) (например, *balansae* от *Balansa*); б) если фамилия (или имя) оканчивается на согласную (кроме *-er*), то эпитет в форме существительного образуется добавлением *-ii* (например, *romandii* от *Romand*), при окончании *-er* добавляется *i* (например, *oxperii* от *Oxper*); в) если фамилия (или имя) оканчивается на гласную или *-er*, то эпитет в форме прилагательного образуется добавлением *-an* и флексии именительного падежа в единственном числе соответственно грамматическому роду родового названия (например, *Diatoma heslerana* от *Hesler*, *Desmidium heupneanum* от *Heupne*), кроме случаев окончания фамилии (или имени) на *-a*, когда добавляется *-n* и соответствующая флексия (например, *balansanus* — мужской род, *balansana* — женский род, *balansanum* — средний род от фамилии *Balansa*); г) если фамилия (или имя) оканчивается на согласную (кроме *-er*), то эпитет в форме прилагательного образуется добавлением *-i-* (приставки к основе) и *-an-* (основы суффикса прилагательного), а также флексии именительного падежа в единственном числе соответственно грамматическому роду родового названия (например, *Diatoma webbiana* от *Webb*, *Agarum griffithianum* от *Griffith*); д) если фамилия (или имя) уже является греческим или латинским, то для образования эпитетов в форме существительных должен употребляться соответствующий латинский родительный падеж (например, *Alexandri* от *Alexander*, *augusti* от *Augustus*, *beatricis* от *Beatrix*, *hectoris* от *Hector*).

Эпитет, произведенный от географического названия, образуется предпочтительно в форме прилагательного и обычно получает окончание *-ensis*, *-(a)nus*, *-inus*, *-ianus* или *-icus* (например, *Spermatochyus quebecensis* от Quebec, *Spargassum pensylvanicum* от Pennsylvania).

Грамматический род родовых названий. Греческое или латинское слово, принятое в качестве родового названия, сохраняет свой грамматический род. Родовым названиям, состоящим из двух или большего числа греческих или латинских слов, дают грамматический род по последнему слову. Новообразованным сложным названиям, оканчивающимся на *-codon*, *-odon*, *-panax*, *-podon*, *-stemon* и другие слова мужского рода, дается мужской род. Исключение делается для названий, оканчивающихся на *-achne*, *-chlamys*, которые, строго говоря, должны были бы иметь женский род, но в соответствии с принятым в ботанике обычаем считаются словами мужского рода. Новообразованным словам, оканчивающимся на *-ceras*, *-dendron*, *-nema*, *-stigma*, *-stoma* и другие слова среднего рода, присваивается средний род. Исключение должно делаться для названий, оканчивающихся на *-anthos* (или *-anthus*) и *-chilos* (*-chilus* или *-cheilos*), которые должны были бы иметь средний род, поскольку таков грамматический род греческих слов *-anthos* и *-cheilos*, однако в ботанике они обычно рассматриваются как слова мужского рода, и поэтому им присваивается мужской род.

Произвольно образованные родовые названия, народные названия, употребляемые как родовые названия имена прилагательные, грамматический род которых неясен, сохраняют грамматический род, данный им авторами. Если первый автор названия не указал его грамматического рода, то ближайший последующий автор может выбрать по своему усмотрению грамматический род, и его выбор следует принимать. Родовые названия, оканчивающиеся на *-oides* или *-odes*, должны рассматриваться как имеющие женский род, а оканчивающиеся на *-ites*, как имеющие мужской род, независимо от того, какой грамматический род был дан им их первоначальному автором. Если род разделяется на два или более родов, то новому родовому названию (или названиям) нужно давать грамматический род того родового названия, которое сохраняется (например, если разделяется род *Escocarpus*, то грамматический род новых родовых названий должен быть мужским). Более подробно о грамматическом роде родовых названий см. статью 73—76 МКБН.

Изменения названий. Изменения названий не только досаждают тем, кого это непосредственно касается, но и уменьшают эффективность ботанической номенклатуры как справочной системы. Чтобы свести число изменений к минимуму, МКБН точно оговаривает условия, при которых название может быть изменено, и указывает, каким образом это должно быть сделано. Во всех остальных случаях изменения названий не допускается. Согласно МКБН название таксона не может быть изменено либо по причине того, что кто-то считает его неподходящим или неудачным, либо потому, что другое название признается более известным, либо вследствие того, что название утратило свое первоначальное значение. Изменение названия, под которым таксон уже известен, разрешается только в том случае, если необходимо исправить номенклатурную ошибку, внести изменение в классификацию или исправить допущенное в прошлом ошибочное определение. Общепринятое название может быть изменено по номенклатурным причинам, т. е. из-за несоответствия требованиям кодекса. Существуют три главные причины номенклатурных изменений названий: а) в прошлом часто использовались такие названия, которые не соответствуют требованиям существующего кодекса; б) многие названия в прошлом применялись ошибочно в основном из-за отсутствия типификации; в) многие названия вошли в употребление вопреки принципу приоритета, так как более ранние названия были опубликованы в малоизвестных работах и не были заменены последующими авторами. В последние десятилетия приближается к завершению про-

цесс изменения названий по номенклатурным причинам. Процесс выявления не замеченных ранее названий, опубликованных в старых работах, близок к завершению.

Таксономические причины изменения названий возникают в ходе критико-систематической таксономической ревизии. Чем полнее система классификации отражает разные степени сходства организмов, тем больше ее прогностическая ценность, тем более достоверное представление она дает о свойствах классифицируемых организмов. Критерии, определяющие таксоны, не могут быть установлены а priori, а являются результатом самого процесса классификации. В этом отношении таксоны отличаются от многих научных понятий, которые имеют общепринятое точное и неизменное значение. Таксономические критерии изменяются как с течением времени по мере накопления знаний, так и в связи с возникающими среди систематиков разногласиями по вопросу о том, как данные критерии должны использоваться. Следствием этого является то, что границы таксонов подвергаются изменениям. Поскольку это относится как к высшим, так и к низшим таксонам, их систематическое положение внутри системы также изменяется.

Подвержен изменениям и ранг таксона. Если вид разделяется на два или большее число видов, то видовой эпитет должен быть сохранен за одним из них или, если он не был сохранен, должен быть восстановлен для одного из них. Если экземпляр, описание или изображение которого были первоначально указаны как тип, то видовой эпитет должен быть сохранен за видом, включающим этот элемент. Если тип не был указан, то он должен быть выбран. Это же относится к внутривидовым таксонам, например, к подвиду, разделяемому на два или большее число подвидов, или к разновидности, разделяемой на две или большее число разновидностей. Если род делится на два или больше родов, название рода должно сохраниться за одним из них; если же оно не было сохранено, то должно быть восстановлено для одного из этих родов. Если определенный вид был первоначально указан как тип, то родовое название должно быть сохранено за родом, включающим этот вид. Если тип не был определен, то он должен быть выбран.

Если внутривидовой таксон переносится в другой род либо помещается под другим родовым названием для этого же рода без перемены ранга, то его эпитет должен быть сохранен, либо, если эпитет не был сохранен, он должен быть восстановлен, если только не встречается одно из следующих препятствий: а) получающаяся комбинация существовала прежде и действительно обнародована для подразделения рода, основанного на другом типе; б) пригоден более ранний законный эпитет того же самого ранга.

Если вид переносится в другой род или помещается под другим родовым названием для этого же рода без перемены ранга, то видовой эпитет, если он законный, должен быть сохранен или, если он не был сохранен, должен быть восстановлен, если только не встречаются следующие препятствия: а) получающееся бинарное название представляет собой более поздний омоним или тавтоном; б) пригоден более ранний законный видовой эпитет (например, *Disiphonia australis* Ehr. после перенесения в род *Diatoma* должна называться *Diatoma australis* (Ehr.) Grév.).

Если внутривидовой таксон переносится без перемены ранга в другой род или вид, то первоначальный эпитет, если он законный, должен быть сохранен или, если он не был сохранен, должен быть восстановлен, если только не встречается одно из следующих препятствий: а) получающаяся тройная комбинация была ранее и действительно обнародована для внутривидового таксона, основанного на другом типе, даже если этот таксон другого ранга; б) пригоден более ранний законный эпитет (например, разновидность *Diatoma aestivale* var. *flavotacta* Ehr. по перенесении ее в качестве разновидности в *D. mediofusca* сохраняет свой эпитет в ранге разновидности и становится *D. mediofusca* var. *flavotacta* (Ehr.) S. Wasser).

Если объединяются два или большее число таксонов одинакового ранга, то сохраняется старейшее законное название или (для таксонов рангом ниже рода) старейший законный эпитет, при условии, что не будет принято более позднее название или эпитет в соответствии с рядом статей МКБН. Автор, который первым объединяет таксоны, имеющие названия или эпитеты одинаковой даты, должен сделать выбор среди них и его выбору нужно следовать.

Авторы, которым нужно выбрать одно из двух родовых названий, должны учитывать следующие соображения: а) из двух названий одинаковой даты следует предпочесть то, которое первым сопровождалось описанием вида; б) из двух названий одинаковой даты, оба из которых сопровождались описанием видов, следует предпочесть то, к которому в то время, когда автором производился выбор, относится большее число видов. Все более частные вопросы, связанные с сохранением, выбором и отвержением названий и эпитетов, рассмотрены в статьях 51—58 МКБН.

Синонимы и синонимика. Два и более названий, которые считаются относящимися к одному и тому же таксону, называются синонимами. Согласно принципу приоритета, только один из всех синонимов может быть законным названием. Обычно это наиболее ранний (старший) синоним. В этом случае более поздние (младшие) синонимы составляют то, что называется синонимикой признанного названия таксона. При использовании таксономических работ важно ясно различать названия, признанные правильными, или валидными, и названия, которые приводятся в синонимике. Обычно их отделяют друг от друга тем или иным способом, кроме того, синонимам может предшествовать сокращение «syn.» (например, *Neorodonela sachaliensis* (Masuda) Perest., *Новости систематики низших раст.*, 21, 1984: 44.— Syn.: *Rhodomela sachaliensis* Masuda, *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ.*, ser. V, 12, 4, 1982: 255).

Существующие в настоящее время средства общения и международные таксономические ассоциации уменьшают вероятность многократного описания одного и того же таксона под разными названиями, хотя и теперь еще нелегко быть в курсе всей современной литературы несмотря на наличие компьютерных систем и служб информации.

Существует два типа синонимов — номенклатурные и таксономические. **Номенклатурные синонимы** — это синонимы, основанные на одном и том же типе. Поэтому их синонимия абсолютна, вследствие чего они называются также облигатными, объективными, или гомотипными, синонимами. Номенклатурная синонимия обычно обозначается математическим знаком конгруэнтности (\equiv). **Таксономические синонимы**, напротив, основаны на разных типах и являются синонимами до тех пор, пока соответствующие им типы считаются принадлежащими к одному и тому же таксону, вследствие чего они называются субъективными, или гетеротипными, синонимами. Таксономическая синонимия обычно обозначается знаком равенства ($=$).

Цитирование фамилий авторов. За научными названиями водорослей следует одно или несколько личных имен, очень часто сокращенных (например, *Actinella punctata* F. W. Lewis, *Diatoma vulgare* Bory, *Nitzschia elongata* Hass., *Cystoseira concatenata* C. Ag.). Эти личные имена представляют собой фамилии авторов тех названий, за которыми они следуют. Автором названия является тот, кто впервые его опубликовал в той форме, которая удовлетворяет критериям действительного обнародования. Так, название *Actinella punctata* F. W. Lewis говорит о том, что Ф. У. Льюис был первым, кто действительно обнародовал название *Actinella punctata*. Фамилия автора не входит в состав научного названия, но представляет собой, по существу, сокращенную библиографическую ссылку, использование которой увеличивает номенклатурную точность. Наличие фамилии автора оказывает существенную помощь в различении омоимов.

Фамилии авторов, приводимые после названий водорослей, могут быть сокращены, если они сами по себе не являются короткими. Для этого опускаются грамматические частицы, если только они не составляют неотделимой части фамилии, и даются без пропусков первые буквы (например, L. вместо Linnæus, Grun. вместо Grunow). Если односложная фамилия длинна, то при сокращении даются только ее первые согласные (например, С. Ag. вместо С. Agardh); если же фамилия состоит из двух или большего числа слогов, то берется первый слог и первая буква следующего слога или же две его первые буквы, при условии, что они обе согласные (например, Nass. вместо Nassall). Имена и другие дополнительные обозначения, служащие для различения альгологов с одинаковыми фамилиями, сокращаются тем же способом (С. Ag. вместо С. Agardh, J. Ag. вместо J. Agardh). Если исторически установился обычай сокращать какую-либо фамилию другим способом, то самое лучшее — следовать ему (например, L. вместо Linnæus). Если название было обнародовано совместно двумя авторами, нужно приводить фамилии обоих авторов, соединив их при помощи союза *et* (например, *Stephanodiscus perforatus Genkal et Kuzmin*). Если название было обнародовано совместно более чем двумя авторами, необходимо ограничить ссылку фамилией первого автора, за которой должны следовать слова *et al.* (например, *Stephanodiscus arcticus Hohn, Heller, Hust et Huber-Pestalozzi* следует приводить как *S. arcticus Hohn et al.*).

Иногда ссылки на авторов состоят из двух фамилий, соединенных латинским предлогом *in* или *ex*. Если название с описанием или диагнозом, данное одним автором, публикуется в работе другого автора, то фамилии этих авторов следует связывать при помощи предлога *in*. Ссылка, например, *Diatoma vulgaris Bory in Ehr.* означает, что Бори был автором названия *D. vulgaris* действительно обнародованного в работе, изданной (или написанной) Эренбергом. В таких случаях фамилия, стоящая перед предлогом *in* — фамилия автора названия (если необходимо прибегнуть к сокращенной форме цитирования, слова «*in Ehr.*» можно опустить). Они добавляются обычно только для того, чтобы легче было найти соответствующую работу в библиографиях или библиотечных каталогах. Если автор, который первым действительно обнародовал название, созданное другим автором (другой автор мог просто написать это название на этикетке или опубликовать его без соблюдения правил действительного обнародования), тогда их фамилии соединяются предлогом *ex*. Например, *Diatoma subgracilis Ung. ex S. Wasser* означает, что С. Вассер был автором действительно обнародованного названия *Diatoma subgracilis*, которое было впервые создано Ф. Унгером, но никогда не было им действительно обнародовано. Предлог *ex* может также присоединять фамилию первого автора названия таксона, опубликовавшего его до исходной даты.

Если род либо таксон более низкого ранга изменяется в ранге, однако сохраняет свое название или эпитет, то фамилия автора, первым обнародовавшего это название или эпитет как законное, должна быть приведена в круглых скобках, а за ней будет следовать фамилия автора, который произвел это изменение (автор нового названия). Так, вид, который вначале назывался *Rhodomela larix* Turn., был позднее перенесен в род *Neorhodomela*, поэтому фамилия автора названия приводится таким образом: *Neorhodomela larix* (Turn.). Если кроме фамилии первоначального автора названия вида (в данном случае Turner) приводится и фамилия автора, переместившего таксон в другой род (в данном случае Perestenko), то фамилия второго пишется за скобками, внутри которых указывается фамилия первого автора, например, *Neorhodomela larix* (Turn.) Perest. Двойное цитирование показывает, что тип более позднего названия (обнародованного автором, фамилия которого стоит за скобками) тот же, что и тип более раннего названия (обнародованного автором, фамилия которого заключена в скобки). Двойное цитирование свидетельствует о том, что более позднее название

базируется на более раннем. Поэтому более раннее называется *базионимом* более позднего названия. Так, *Rhodomela larix* Turp. — это базионим *Neorhodomela larix* (Turn.) Perest.

Согласно МКБН ссылка в квадратных скобках указывает фамилию автора названия, присвоенного таксону до исходной даты. При приведении синонимов квадратные скобки часто используются для указания ошибочности определения.

При цитировании названия, обнародованного в качестве синонима, следует добавлять указание «pro sup.» (как синоним). При цитировании названия, обнародованного без диагноза, или описания, нужно указать его статус добавлением слов «nomen nudum» (nom. nud.).

Омонимы можно разграничивать ссылками на их авторов и даты, а также, если необходимо, союзами «pop» (не) и «пес» (а не). Например, запись *Nitzschia Haas. pop Ehr.*

Фамилия автора названия вместе с библиографической справкой и датой имеет совершенно определенное значение в таксономической литературе. Она указывает на то, что этот автор первым опубликовал данное название в цитируемой работе в указанный срок таким способом, который удовлетворяет критериям действительного обнародования. Позднее другими авторами в других работах было использовано это название для обозначения экземпляров или популяций, которые, как они считают, принадлежат к изученному первым автором таксону. Если же возникает необходимость сослаться на последующих авторов, употреблявших это название, то важно процитировать их так, чтобы не возникло впечатления, будто они являются авторами более поздних (младших) омонимов. Это достигается использованием не запятой или точки, а иных знаков препинания, в частности точки с запятой.

В альгологической литературе многие названия использовались в нескольких смыслах, т. е. применялись разными авторами к таксономически различным, хотя часто в значительной степени сходным, организмам. Это во многом обусловлено недостаточной полнотой первоописания, что затрудняет недвусмысленную типификацию. Другими словами, название, применение которого вызвало сомнения, при последующем использовании его различными авторами в разных смыслах стало двусмысленным. Чтобы показать, что название сохраняет тот же либо получило новый смысл по сравнению с его первоначальным значением, в ссылках используется слово «sensu» (в смысле): например, *Microcystis pulverea* (H. Wood.) Forti em. Elenk. sensu Elenk., Kuck non sensu S. Wasser. Эта ссылка говорит о том, что автор использует название Еленкина, которое основано на более раннем названии, впервые действительно обнародованном Вудом (в том смысле, в котором его использовали Еленкин и Кукк, но не в том, в котором его использовал Вассер).

Конструкцию «sensu ... pop» можно употреблять и в ссылке на ошибочное определение. Однако чаще ошибочное определение цитируется с помощью слов «auct.» (у авторов) или «sensu auct.» (в смысле авторов).

Изменение диагностических признаков или границ таксона (без исключения его типа) не является основанием для изменения в ссылке автора названия таксона. Однако в случае необходимости можно после фамилии автора добавить соответствующую ограничивающую фразу, а затем фамилию автора, ответственного за изменение таксона (например, *Microcystis pulverea* (H. Wood.) Forti em. Elenk., т. е. первоначальное описание *M. pulverea* исправил, изменил, улучшил позже Еленкин). В альгологии используются следующие основные ограничивающие фразы: *mutatis characteribus* (mut. char.) — с изменением признаков; *pro parte* (p. p.) — отчасти, частично; *excluso genere* или *exclusis generibus* (excl. gen.) — исключенный род; *exclusa specie* или *exclusis speciebus* (excl. sp.) — исключенный вид; *exclusa varietate* или *exclusis varietatibus* (excl. var.) — исключенная

разновидность; *sensu lato* (s. l.) или *sensu amplo* (s. ampl.) — в широком смысле; *sensu stricto* (s. str.) — в узком смысле.

Все более частные вопросы, связанные с цитированием фамилий авторов, рассмотрены в статьях 46—50 МҚБН.

8.5. Обзор важнейших современных систем водорослей

Для современной альгологической систематики характерно множество разнообразных систем. Даже на самых высоких таксономических уровнях царств (надцарств, подцарств), отделов и классов систематики не могут прийти к единому мнению (табл. 8.2, см. вклейку). Некоторые ученые вообще отказываются от таких таксономических категорий как надцарство, царство, подцарство [77, 356, 417, 426, 483, 484, 685] и отдел [426, 632, 633]. В последнем случае в качестве наивысшей таксономической категории принимается класс. От объединения классов водорослей в таксоны более высоких рангов отказались также редакторы известного издания «*Süßwasserflora von Mitteleuropa*» (1978—1985)¹.

В современной альгологической систематике наблюдаются две противоположные тенденции: с одной стороны, тенденция к сокращению количества отделов и умножения количества классов, с другой, — к увеличению числа отделов и уменьшению классов. М. Шадефо [371] впервые выдвинул концепцию четырех отделов водорослей, относящихся к двум царствам (см. табл. 8.2). Эту концепцию принял Т. Христенсен [374, 376]. Однако системы этих двух авторов неидентичны, они различаются, как номенклатурно, так и по систематическому статусу отдельных таксонов, например, по положению *Euglenophyceae*: у М. Шадефо этот класс отнесен к отделу *Chromophyta*, у Т. Христенсена — к *Chlorophyta*. Концепцию четырех отделов (но без выделения царств) принимают также Б. Фотт [417] и Ф. Гиндак с соавторами [484]. Однако объем отделов *Chromophyta* и *Chlorophyta* у этих авторов не одинаков, так как Б. Фотт выделяет из состава первого отдела классы *Cryptophyceae* и *Chloromonadophyceae*, а из второго — *Euglenophyceae*, создавая искусственную группу «жгутиковых с неясным систематическим положением» [417, с. 413].

Тенденция к объединению многочисленных классов водорослей в немногие крупные группы еще ярче выражена в одной из более поздних работ М. Шадефо [372]. Автор рассматривает три большие группы водорослей, не придавая им статус отдела или таксона иного ранга: 1) архаическую цианородофицевую, объединяющую два класса прокариотических (*Cyanoschizophyceae*, *Chloroschizophyceae*) и два класса эукариотических водорослей (*Glaucophyceae* и *Rhodophyceae*), 2) хромофицевый цикл (*Xanthophyceae*, *Raphidophyceae* и *Eustigmatophyceae*; *Chrysophyceae*, *Haptophyceae*, *Diatomophyceae* и *Phaeophyceae*; *Cryptophyceae* и *Dinophyceae*; *Euglenophyceae*) и 3) хлорофицевую ветвь (*Pocillophyceae*, *Prasinophyceae*, *Phragmophyceae*, *Zygothryxaceae* и *Euchlorophyceae*).

С другой стороны, Ф. Гиндак и др. [483] рассматривают пять отделов: наряду с *Cyanophyta*, *Rhodophyta*, *Chromophyta* и *Chlorophyta*, в самостоятельный отдел выделены *Euglenophyta*. В системе Т. Калины [685] — восемь отделов: наряду с *Cyanophyta*, *Rhodophyta*, *Chromophyta*, *Chlorophyta* и *Euglenophyta*, в качестве самостоятельных отделов рассматриваются также *Dinophyta*, *Cryptophyta* и *Chloromonadophyta*. Х. Этгл [405] рассматривает эукариотические водоросли между девятью отделами: кроме перечисленных выше, выделены также отделы *Phaeophyta* и *Charophyta*.

¹ Исключение сделано лишь для классов зеленых водорослей, объединенных в отдел *Chlorophyta*.

В системе Д. К. Зерова [120], в несколько модифицированном виде положенной в основу настоящего издания, 11 отделов, отнесенных к двум царствам — Prosaugota и Eusaugota (см. табл. 8.2; рис. 8.1). В последнее время описан или выделен из состава других отделов ряд новых отделов: Prochlorophyta [533], Haptophyta, или Prymnesiophyta [469], Eustigmatophyta [584], Chlorarachniophyta [478], Zygnematomophyta [54]. Некоторые из них признаны многими альгологами и приводятся в учебниках [54, 584].

Таким образом, для современной систематики водорослей характерно наличие множества систем, различающихся между собой в большей или меньшей степени даже на самых высоких таксономических уровнях. Еще больше разногласий существует на более низких уровнях. Нередко один и тот же таксон в одном и том же объеме рассматривается то в качестве отдела (Charophyta — М. Голлербах, Х. Эттл [79, 405]), то в качестве класса (Charophyceae — Д. Зеров, Б. Фотт [120, 417], то как порядок (Charales — Т. Христенсен [376]). Различный таксономический ранг придается диатомовым, желтозеленым, золотистым, рафидофитовым и многим другим систематическим группам водорослей. Иногда в работах одного и того же автора, опубликованных в разные годы, принимаются различные системы (сравни, например, работы Б. Фотта [414] и [417], Ф. Гиндака и др. [483] и [484]). Наблюдается переоценка систематических признаков и критериев. Все большее значение, особенно на уровне высших таксонов, приобретают биохимические и ультраструктурные признаки. Одновременно наблюдается снижение таксономического уровня значимости морфологического критерия. Продолжается интенсивный процесс описания новых таксонов и перевода некоторых ранее описанных в синонимы. Существенные изменения предлагают внести в классификацию зеленых, диатомовых, динофитовых и других групп водорослей [368, 612, 625 и др.]. Так, зеленые растения (Chlorophyta в широком понимании [см. 120]) предлагают выделить в самостоятельное царство Viridiplantae, в пределах которого рассматривают шесть отделов; четыре из них (Charophyta, Prasinophyta, Ulvophyta, Chlorophyta) объединяют водоросли, а два (Bryophyta и Tracheophyta) — высшие растения. Филогенетические системы, основанные на новых принципах, подчас кажутся парадоксальными или преждевременными, так как филогенетическая значимость используемых при их построении признаков нередко остается неясной (сравни [555]) или недостаточно большим оказывается объем проведенных исследований. Многообразие существующих систем водорослей допускает определенную степень свободы их выбора при проведении исследований несистематического профиля.

Причины нестабильности альгологической систематики кроются, прежде всего, в неразработанности общей теории систематики как науки [151], в частности, — в отсутствии общепринятого понимания сущности основных таксономических категорий. Известно, что «Международный кодекс ботанической номенклатуры» (см. раздел 8.4) утверждает лишь названия таксономических единиц и их последовательность в иерархической системе таксономических категорий, но не дает толкования их сущности, их оперативных определений. Обычно в систематических работах содержание основных таксономических категорий не обсуждается, а описание новых или ревизия уже существующих таксонов проводится без достаточно четкого определения позиций авторов относительно принципов выделения и сущности основных таксономических единиц. Однако без такого обсуждения работа систематика приобретает стихийный, интуитивный характер, а предлагаемые системы являются недостаточным обоснованными. Все еще недостаточно разработаны вопросы о специфике вида в альгологии как основной таксономической единицы, о принципах внутривидовой классификации, особенностях процессов макро- и микроэволюции.

Нестабильность современной альгологической систематики обусловлена также информационным взрывом, наблюдающимся в XX ст. в связи

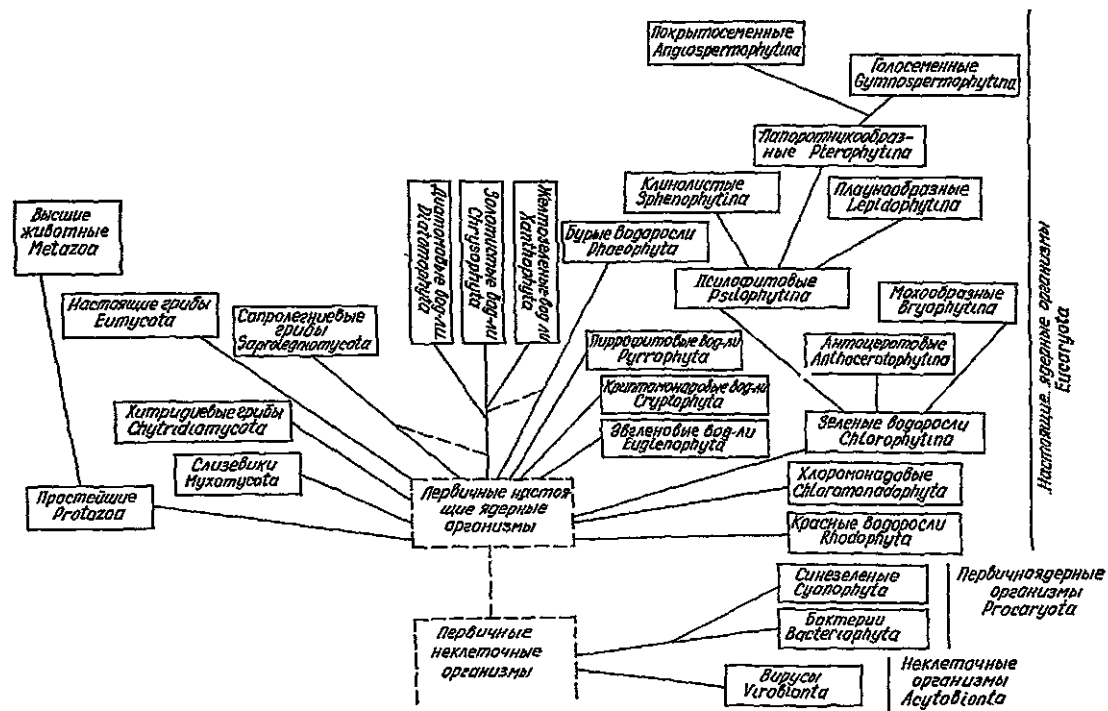


Рис. 8.1. Схема филогенетических связей между отделами (филами) и подотделами растительного мира (по Д. К. Зерву)

с внедрением новых методов исследования: электронно-микроскопических, биохимических, физиологических, генетических и других, со стремлением к использованию в филогенетических и систематических целях всей суммы информации о водорослях, полученной с помощью разнообразных методов исследования [301].

Одним из важнейших событий в эволюционной биологии XX ст. было открытие двух типов строения клетки: прокариотического и эукариотического, а также осознание глубоких, принципиальных различий между прокариотическими и эукариотическими организмами, проявляющихся не только в ультраструктурном, но и в генетическом, химическом, физиологическом и биологическом отношениях (сравни [91, 197]).

К числу важнейших цитологических признаков прокариот принадлежат отсутствие в их клетках окруженных мембранами ядер, пластид, митохондрий, аппарата Гольджи и других органелл, отсутствие тонопласта, эндоплазматической сети и микротрубочек, своеобразное строение клеточных покровов, более мелкие, чем у эукариот, размеры рибосом (70S). ДНК прокариот не имеет хромосомной организации, не связана с гистонами и обычно сосредоточена в нуклеоиде, не отделенном от цитоплазмы мембранами. Митоз и мейоз не наблюдаются. Цитоплазматическая ДНК находится в плазмиде и эписомах. Жгутики имеют субмикроскопические размеры и уникальное строение (наличие одной или нескольких микрофибрилл, не организованных в систему «9 + 2»). Дыхательная система сосредоточена в мембранах или мезосомах. Фотосинтетический аппарат представлен одиночными тилакоидами, расположенными непосредственно в цитоплазме, преимущественно в ее периферической области. В цитоплазме нередко наблюдаются окруженные мембранами газовые вакуоли; вакуоли с клеточным соком отсутствуют. К числу химических особенностей прокариот следует отнести отсутствие у них гистонов, своеобразный состав клеточных оболочек (наличие муреина), продуктов ассимиляции и комплексов фотосинтетических пигментов, отсутствие в мембранах стеролов. Из физиологических особенностей заслуживают внимания уникальные способности некоторых прокариот к облигатному анаэробизму, к усвоению молекулярного азота, совмещению оксигенного и аноксигенного фотосинтеза, их исключительная устойчивость к экстремальным значениям различных факторов среды (длительному высушиванию, высоким температурам, высоким дозам ультрафиолетового и γ -излучений и пр.). Половой процесс фрагментарный (обычно передается лишь часть наследственной информации) (см. раздел 9).

Эукариотам свойственна компартиментализация клетки на окруженные мембранами органеллы — ядро, митохондрии, аппарат Гольджи и другие, наличие эндоплазматической сети и микротрубочек, более крупные, чем у прокариот, размеры рибосом (80S), хромосомная организация ДНК (молекула ДНК в хромосоме обычно связана с гистонами). Как правило наблюдается митоз и во многих случаях мейоз. Цитоплазматическая ДНК обнаружена в митохондриях, пластидах, по данным некоторых авторов, также в центриолях, базальных телах, аппарате Гольджи. Жгутики микроскопических размеров построены из 20 микротрубочек по типу «9 + 2»¹. Газовые вакуоли отсутствуют, в клетках нередко обнаруживаются вакуоли с клеточным соком или сократительные вакуоли. Цитоплазматические мембраны содержат стеролы. Дыхательная система сосредоточена в митохондриях, фотосинтетическая — в пластидах. Эукариоты неспособны к облигатному анаэробизму, азотфиксации, аноксигенному фотосинтезу; верхние пределы устойчивости к экстремальным значениям факторов внешней

¹ Отклонения от типа «9 + 2» редки, немногочисленны и, по-видимому, являются его вариантами.

среды ниже, чем у прокариот. При половом процессе передается весь набор хромосом ¹.

Выявление этих кардинальных различий между прокариотами и эукариотами при полном отсутствии каких-либо промежуточных организмов выдвинуло проблему происхождения эукариотической клетки. Существующие разнообразные точки зрения можно свести к двум основным гипотезам: *эндогенной*, или *автогенной*, согласно которой эукариотическая клетка возникла путем постепенных преобразований, постепенного усложнения прокариотической [671], и *экзогенной*, или *эндосимбиотической*, согласно которой эукариотическая клетка с ее органеллами возникла путем симбиоза между разнородными микроорганизмами.

Выдвинутая в конце XIX — начале XX ст. А. Е. Шимпером (цит. по [91]), К. С. Мережковским [218] и А. С. Фаминциным [312] *гипотеза симбиогенеза*, получившая поддержку в работах известных советских ботаников А. А. Еленкина и Б. М. Козо-Полянского, снова возродилась на основе достижений генетики, биохимии и молекулярной биологии. Наличие в клеточных органеллах эукариот собственной ДНК, отличающейся по размеру молекулы, нуклеотидному составу, способности к ренатурации и степени молекулярной гибридизации от ядерной и более напоминающей по этим характеристикам ДНК прокариот, чем ДНК, заключенную в ядре той же клетки, отличия хлоропластных рибосом (по размеру и константе седиментации) от цитоплазматических рассматриваются как доказательства в пользу теории симбиогенеза.

Открытие разных типов тонкой структуры хлоропластов у красных, криптофитовых, зеленых водорослей и представителей хромофитной группы (Dinophyta, Chrysophyta, Xanthophyta, Bacillariophyta, Phaeophyta), коррелирующих с составом фотосинтетических пигментов, послужило основанием для предположения о нескольких независимых актах симбиогенеза между гетеротрофными организмами и фотосинтезирующими прокариотами — предшественниками хлоропластов эукариотических растений. Описание нового отдела прокариотических водорослей (Prochlorophyta) (см. раздел 9.2) послужило новым подтверждением предположения о независимом возникновении симбиогенным путем различно окрашенных фотосинтезирующих эукариот [686]. В связи с открытием нуклеоморфа возникло предположение, что предшественниками хлоропластов эукариот могли быть не только прокариотические, но и эукариотические внутриклеточные симбионты типа одноклеточных красных водорослей [562]. Предполагают, что предшественниками хлоропластов красных водорослей, обладающих фикобилиновыми пигментами, были синезеленые, зеленых водорослей и всех зеленых растений, для которых характерно наличие хлорофиллов *a* и *b* — прохлорофитовые, криптофитовых — одноклеточные красные водоросли, а представителей желтой пигментной группы — неизвестные в настоящее время прокариотические фотосинтетики с хлорофиллами *a* и *c*.

Все существующие в настоящее время системы водорослей несмотря на их огромное разнообразие имеют одно общее свойство. Все они являются иерархическими, имеют древовидный (или веерообразный) характер и основаны на принципе монофилии. Э. Майр [185] утверждает, что монофилия является одним из постулатов эволюционной систематики. Однако признание *синтезогенеза* как одного из путей эволюции органического мира [67, 199], возможности недивергентного происхождения таксонов в результате гибридизации, горизонтального переноса генов или симбиогенеза [90, 158, 192, 625] приведет к необходимости пересмотра формальной структуры системы на принципиально новой основе [197, 199].

¹ Сравнительная характеристика прокариот и эукариот содержится в ряде работ [96, 227 и др.].

ПРОКАРИОТИЧЕСКИЕ ВОДОРОСЛИ

9. ОТДЕЛЫ СИНЕЗЕЛЕННЫХ (СУАНОРНОТА) И ПРОКАРИОТИЧЕСКИХ ЗЕЛЕННЫХ (PROCHLOROPHYTA) ВОДОРОСЛЕЙ

В отличие от всех других отделов водорослей Cyanophyta и Prochlorophyta принадлежат к *надцарству* прокариотических организмов (прокариот, дробянок) — Procaryota Murrey [558] (= Schizosporeae Cohn [379], Schizophyta Cohn [380]), *царству* фотосинтезирующих прокариотических организмов — Photoprocaryota Kondrat. [142] и *подцарству* прокариотических водорослей — Procaryophycobionta Kondrat. [142] (=Cyanobionta Jeffrey¹, Cyanobionta [302, 303], Oxyphotobacteriae Gibbons, Murray [437, 438]).

Для прокариотических водорослей характерно наличие кислородного фотосинтеза при отсутствии в клетке настоящего ядра и других органелл (в том числе хлоропластов), окруженных двойной мембраной (см. раздел 1.2.1)². Фотосинтез у них (подобно другим водорослям и высшим растениям) происходит в аэробных условиях при участии хлорофилла *a*, который входит в состав двух фотосистем (ФС I и ФС II), с использованием воды как экзогенного донора электронов и выделением в окружающую среду свободного кислорода.

Как уже упоминалось выше (см. раздел 1.2.1) прокариотические, или первичные, зеленые, водоросли отличаются от Cyanophyta прежде всего наличием (наряду с хлорофиллом *a*) хлорофилла *b* и отсутствием фикобилипротендов, чем напоминают зеленые (эукариотические) водоросли. Однако настоящие, окруженные мембраной, ядра у Prochlorophyta, как и у других прокариотических организмов, отсутствуют, а в клеточных стенках, подобно стенкам клеток синезеленых водорослей, имеется муреиновый (пептидогликановый) слой, что сближает их с бактериями и отличает от эукариот, у которых муреин не найден. (О строении муреина см., например, в книге [96].) Более подробные сведения о прокариотических зеленых водорослях (Prochlorophyta) приведены в разделе 9б.

¹ См.: Kew Bull.— 1971.— 25, N 2.— P. 291—299.

² Помимо прокариотических водорослей к царству Photoprocaryota принадлежит подцарство фотобактерий — Photobacteriobionta Kondrat. [142] (= Аноксифотобактерии Gibbons, Murray [437, 438]), для представителей которого, в отличие от прокариотических водорослей, характерен аноксигенный (без выделения кислорода) фотосинтез, происходящий в анаэробных условиях. Об отличиях между прокариотическими и эукариотическими организмами см. раздел 8.5.

9а. ОТДЕЛ 1. СИНЕЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРΟΣЛИ — СУАНОРНУТА¹ (МУХОРНУСЕАЕ, СУАНОРНУСЕАЕ, SCHIZОРНУСЕАЕ. СУАНОБАКТЕРИАЕЛЕС)²

9а.1. Общая характеристика Cyanophyta

Отдел Cyanophyta Schussnig [622] (включает около 2 тыс. видов, широко распространенных в разнообразных водных и вневодных биотопах, их и н д и в и д ы одноклеточные или многоклеточные, «простые» или колонизальные (с одноклеточными или многоклеточными³ цианоидами; см. рис. 9.2 и 9.3). Они могут быть прикрепленными и неприкрепленными к субстрату, неподвижными или способными к скользящему движению, однако жгутиков и ресничек никогда не образуют. Особи Cyanophyta обычно микроскопические, но колонизальные индивиды у ряда видов (например, у *Nostoc grunifforme* Ag.) могут измеряться сантиметрами. Индивиды очень часто образуют разнообразные соединения — колонии индивидов, иногда занимающие большие пространства, и продуцируют значительное количество слизи, нередко заметно влияющей на форму и общий габитус колоний.

Индивиды и колонии индивидов синезеленых водорослей обычно имеют специфический синезеленый цвет. Однако их окраска может сильно варьировать в зависимости от комбинации пигментов — быть почти зеленой, оливковой, желтовато-зеленой и др. Для одноклеточных Cyanophyta характерна коккоидная форма строения тела. Для многоклеточных — нитчатая (трихомальная), реже разноритчатая [141]⁴. Очень редко наблюдается определенная тенденция к пластинчатому или объемному расположению клеток. Жгутиковая (монадная) форма строения тела отсутствует. Обязательной составной частью тела особой гормононьевых водорослей является трихом — нитевидное (неразветвленное или разветвленное) образование, состоящее из одного, реже двух — многих рядов физиологически взаимосвязанных клеток. Нитевидными у Cyanophyta бывают и колонии одноклеточных форм. Плазматическая взаимосвязь между клетками в этом случае отсутствует (рис. 9.1, 2). Понятие «нить» (у представителей круп-

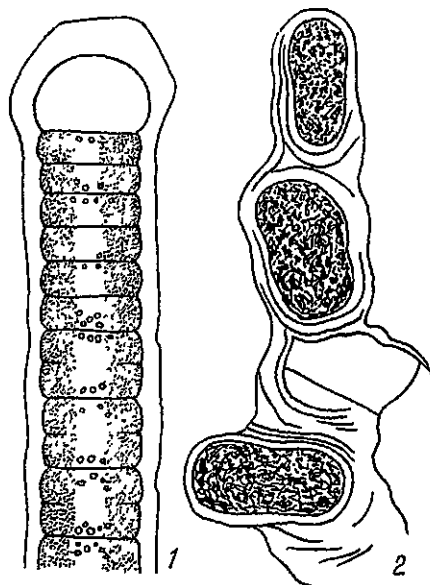
¹ Синезеленые водоросли иногда называют цианеями, или циановыми водорослями, а в последнее время нередко именуют цианобактериями; что нежелательно (см. ниже).

² Мухорнусеае Wallr. (см. [388]), Cyanophyceae Sachs [613], Schizophyceae Sohn (см. [430]), Cyanobacterales Stanier ex Gibbons and Murray [437, 438] и др.

³ Термин «многоклеточный» по отношению к Cyanophyta означает, что тело особой состоит из нескольких или многих клеток, между которыми существует плазматическая связь.

⁴ В разделе 1.3 вместо термина «форма строения тела» употреблен термин «тип структуры», имеющий несколько иной смысл, хотя бы потому, что определяется на основании изучения строения тела только взрослых особей. Формы строения тела синезеленых водорослей устанавливаются безотносительно возраста индивидов, в связи с чем одна и та же особь на разных этапах своего развития (или при разных условиях существования) может характеризоваться разной формой строения тела [42, вып. 1, ч. 1; 141]. По сути «форма строения тела» у синезеленых водорослей рассматривается как особый интегральный признак (свойство) индивида. Основные формы строения тела взрослых особей Cyanophyta соответствуют свойствам «основных типов структуры» в смысле, принятом автором раздела 1.3.

Рис 9.1. Части нитей гормо-
гониевой водоросли *Tolypothrix*
Kütz (1) и хамесифоновой *Hu-*
ella Born. et Flah. (2)



нередко имеют колониальные индивиды, которые в этом случае часто тоже называют нитями.

В пределах упомянутых выше основных форм строения тела особей синезеленых водорослей можно выделить подформы. Например, в пределах трихомальной формы строения тела можно различать подформу *голоцитную* (клетки не дифференцированы по форме и функции), *гетероцитную* с неразветвленными трихомами и гетероцитную с разветвленными трихомами (см. рис. 1.5). У представителей разных таксонов Суанорфита нередко наблюдаются параллельные формы строения тела (см. рис. 1.5; 9.2). Морфологически наиболее прогрессивной формой строения тела особей синезеленых водорослей является та, которая характеризуется разветвленными многорядными гетероцитными трихомами, нарастающими с помощью специальной верхушечной клетки (см. рис. 1.14, 4) и имеющие тенденцию к объемному (или пластинчатому) расположению клеток.

Форма клеток синезеленых водорослей описана в разделах 1.2.1, 9а.2 и 9а.3. Тонкое строение клеток (и их размеры) — в разделе 1.2.1. Здесь напомним только, что настоящих ядер, хлоропластов и вакуолей, выполненных клеточным соком, в клетках Суанорфита нет. Нередко встречаются газовые вакуоли. Оболочка клеток многослойная, с внутренним пептидогликановым (мурейновым) слоем. Из хлорофиллов имеется только хлорофилл *a*. Хлорофилл *b* и бактериохлорофилла нет. Наличие фикобиллипротеиды и каротиноиды. Продуктом ассимиляции является гликогенподобный полисахарид. Крахмал не образуется.

Клетки и одноклеточные особи Суанорфита размножаются равным, реже неравным делением. При этом внутренние слои оболочки клетки врастают вовнутрь клетки (подобно закрывающейся ирисовой диафрагме; см. рис. 1.6; 1.12). В отдельных случаях наблюдается *множественное деление* содержимого. Митоза и мейоза нет. Размножение особей *вегетативное*, реже собственно *бесполое* (экто- и эндоспорами). У ряда представителей образуются *покоящиеся споры* (акинеты). Типичного полового процесса нет, но обнаружены *парасексуальные процессы* [42, вып. 1, ч. 1, с. 56],

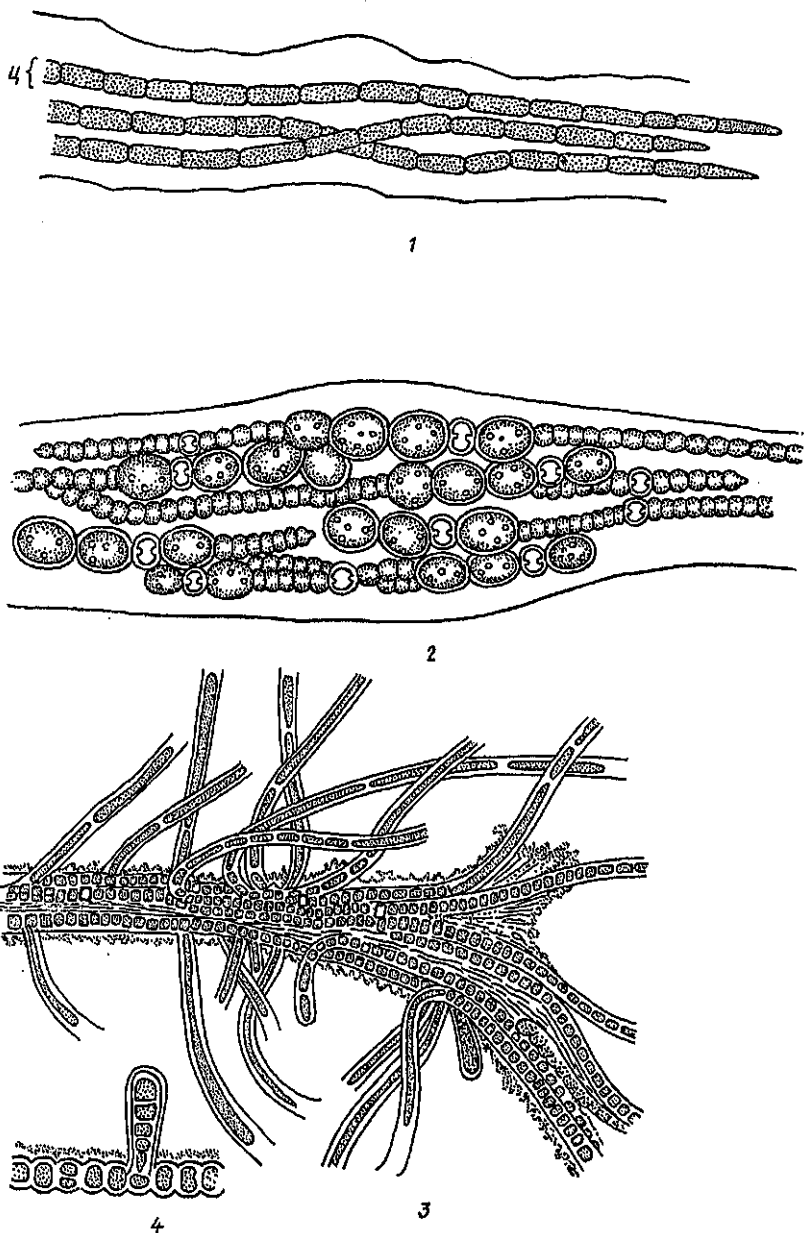


Рис. 9.2. Параллельные формы строения тела (нити с общими влагалищами) у представителей разных порядков:

1 — *Microcoleus tenerrimus* Gom. (Oscillatoriales); 4 — цианобд; 2 — *Anabaena solicola* Kondrat. (Nostocales); 3, 4 — *Fischerellopsis harrissii* Fritsch (Stigonematales)

т. е. явления, при которых происходит только частичное объединение геномов разных клеток [96, с. 127], например, трансформация.

Циклы развития синезеленых водорослей кратко охарактеризованы в разделе 3.1.

Внутривидовая изменчивость наблюдается на всех уровнях организации (в том числе на популяционном; см. разделы 1.1 и 8.2) и касается не только зрелых особей, но и особей, находящихся на промежуточных возрастных этапах (что следует учитывать при идентификации синезеленых водорослей). С позиций уровняемого подхода уже разработана и апробирована первая классификация внутривидового фенотипического разнообразия *Cyanophyta* [53].

Что же касается с х о д с т в а синезеленых водорослей с другими организмами, то наиболее близки к ним прокариотические зеленые водоросли, которые, подобно *Cyanophyta*, характеризуются окисленным фотосинтезом при прокариотическом строении клетки, но отличаются от них наличием хлорофилла *b* и отсутствием фикобилипротеидов), а также фотосинтезирующие бактерии (фотобактерии — *Photobacteriobionta*) и группа бесцветных прокариотических микроорганизмов спорного систематического положения. От фотобактерий синезеленые водоросли принципиально отличаются окисненным фотосинтезом, осуществляющимся с помощью иного комплекса пигментов¹ и протекающего в аэробных условиях. Показано, однако, что при определенных условиях некоторые *Cyanophyta* способны переходить к фотосинтезу, сходному с бактериальным. Бесцветные прокариотические микроорганизмы спорного систематического положения (в частности представители семейств *Beggiatoaceae* Mig. и *Vitreoscillaceae* Pringsh.; см., например [42, вып. 1, ч. 2; 651a]) внешне очень сходны с представителями некоторых таксонов *Cyanophyta*, но не имеют ассимиляционных пигментов. Часть из них принадлежит к царству бактерий (*Bacteria*), но некоторые могут оказаться вторично бесцветными синезелеными водорослями.

Вопрос о сходстве синезеленых водорослей с бактериями издавна привлекал внимание исследователей. В настоящее время известны как общие для них признаки, так и признаки их отличающие. Однако вряд ли правильно решать вопрос об уровне обособленности *Cyanophyta* от *Bacteria* путем формального подсчета признаков сходства и различия. Правильнее обсуждать его с позиций определенных методологических подходов и, прежде всего, взглядов о ходе развития жизни на Земле и значимости появления конкретных свойств у организмов для развития всей ее биосферы. С этой точки зрения уже только одно наличие у *Cyanophyta* *окисленного фотосинтеза* дает основания для обособления их от бактерий, тогда как все известные признаки сходства этих организмов с бактериями, в том числе прокариотическое строение клетки, может рассматриваться как результат их принадлежности к одному надцарству (*Procarcyota*). В связи с этим предложенное бактериологами переименование синезеленых водорослей (*Cyanophyta*) в цианобактерии (*Cyanobacteriales*) нельзя считать оправданным и целесообразным [142, 511], тем более, что термин «водоросли» (как и термин «микроорганизмы») не является таксономическим. И совсем уж неправильным, и даже вредным для развития науки, следует считать предложение подчинить н о м е н к л а т у р у *Cyanophyta* правилам «Международного кодекса номенклатуры бактерий» [211]², представляющего собой по сути кодекс номенклатуры культивируемых бактерий, тогда как *Cyanophyta* уже более столетия изучают главным образом по материалам, собранным непосредственно в природе. Принятие этого предложения внесет в систематику

¹ У фотобактерий типичного хлорофилла нет, но имеется бактериохлорофилл и бактериовиридин [139].

² Сейчас номенклатура *Cyanophyta* подчиняется правилам «Международного кодекса ботанической номенклатуры» [493].

Суанорфита дополнительную путаницу, усложнит и без того трудную идентификацию их таксонов. Правильнее общими усилиями ботаников-альгологов и бактериологов разработать, как это сделано в отношении высших растений (см. [212]) Международный кодекс номенклатуры культивируемых микроскопических, и в том числе синезеленых, водорослей, который давал бы дополнительные рекомендации относительно наименования их культивируемых форм. Но в целом, по крайней мере при современном уровне знаний, номенклатуру Суанорфита следует по-прежнему подчинять действию «Международного кодекса ботанической номенклатуры» [42, вып. 1, ч. 1]. Содержание сущности дискуссии по вопросам номенклатуры Суанорфита освещено в опубликованных нами ранее статьях [142, 511], а также в работах других авторов.

Среди Eucaryota определенные черты сходства с Суанорфита имеют мезокариотические водоросли (отсутствие связи ДНК с гистонами, отсутствие экваториальной пластинки и др.), к которым принадлежат динофитовые. Однако у них, в отличие от прокариот, имеется ядро, окруженное оболочкой. Синезеленые водоросли сравнивают также с хлоропластами растений, которые, согласно симбиогенетической (экзогенной, эндосимбиотической) теории могли возникнуть в результате внедрения одноклеточных прокариотических водорослей в клетку гетеротрофного организма-хозяина (см. раздел 8.5). В связи с этим Суанорфита являются ценным модельным объектом для решения вопроса о путях становления растений, тем более, что они были первыми в истории Земли организмами, перешедшими к *оксигенному фотосинтезу*.

Вопрос о происхождении и отдела Суанорфита до сих пор не решен. Наиболее вероятным является взгляд о дивергентном происхождении бактерий и синезеленых водорослей от неизвестных нам первичных прокариотических форм и более позднем историческом становлении отдела Суанорфита по сравнению с бактериями. Считают, что первыми (еще в архее) возникли одноклеточные формы синезеленых водорослей, из которых (вероятно в результате их незавершенного деления) образовались трихомальные формы. Общепринят взгляд, согласно которому синезеленые водоросли достигли современного уровня морфологической дифференцированности еще в далекие геологические времена и дошли до наших дней, не претерпев принципиальных морфологических преобразований.

В связи с тем что возникновение многих таксонов Суанорфита произошло еще в глубине архея, т. е. в ранний период становления жизни, не оставивший достаточного количества ископаемых остатков, для установления родственных связей в пределах отдела Суанорфита палеонтологические методы почти не применимы. Данные, полученные с помощью физиолого-биохимических методов, для филогенетических обобщений еще недостаточны. Наиболее перспективно в смысле познания вероятных путей эволюционного развития Суанорфита на данном этапе остается использование сравнительно-морфологического анализа с учетом особенностей онтоморфогенеза и условий их существования в далекие времена. С этой точки зрения можно принять что исходные одноклеточные Суанорфита, не имеющие утолщенных клеточных покровов, дали начало как современным одноклеточным (прикрепленным и не прикрепленным к субстрату), так и нитчатым (трихомальным) формам синезеленых водорослей.

Все современные формы отдела синезеленых водорослей теоретически (исходя главным образом из существующих представлений об основных направлениях их морфологического прогресса) могут быть сгруппированы в два, три или четыре класса¹. Если принять представление о трех основных

¹ Многие авторы, однако, рассматривают синезеленые водоросли не как отдел, но как таксон более низкого ранга, и в связи с этим делят его не на классы, но непосредственно на порядки или семейства.

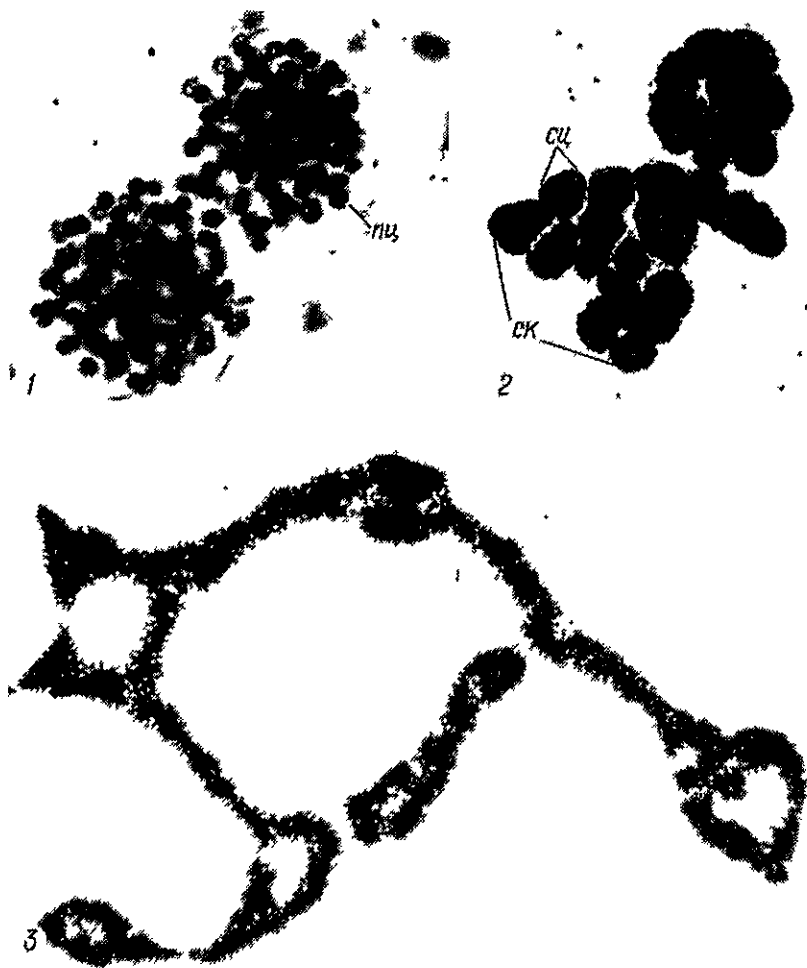


Рис. 9.3. *Microcystis aeruginosa* Kutz. em. Elenk. f. *aeruginosa*:
 1 — *st. simplex*; 2 — *st. viridis*, 3 — *st. scriptus* (пц — «простой» одноклеточный
 цианоб, ск — сложная колония, сц — сложный цианоб)

путях эволюционного развития синезеленых водорослей от исходных кокковидных одноклеточных форм, то можно согласиться в выделении в пределах Cyanophyta трех классов: Chroococcophyceae — хроококковые водоросли, Chamaesiphonophyceae — хамесифоновые водоросли и Hormogoniophyceae — гормогониевые водоросли. Характеристика этих классов приведена в разделах 9а 2 — 9а.4.

Представители Cyanophyta играют существенную роль в природе и немаловажны в хозяйственном отношении (см. раздел 6) Благодаря способности к усвоению свободного азота атмосферы при оксигенном фотосинтезе и значительной устойчивости к воздействию неблагоприятных факторов многие из них вегетируют в условиях, непригодных

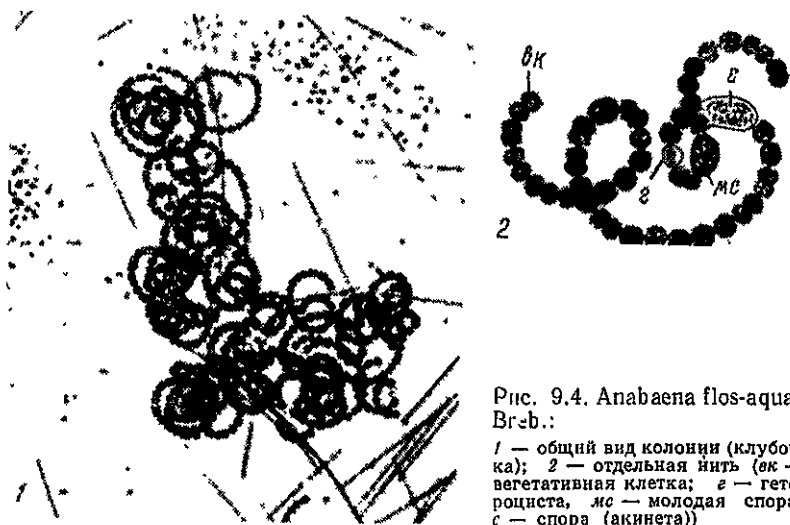


Рис. 9.4. *Anabaena flos-aquae* Gréb.:

1 — общий вид колонии (клубочка); 2 — отдельная нить (вк — вегетативная клетка; г — гетероциста, мс — молодая спора; с — спора (акинета))

для развития эукариот. Они селятся на бесплодных субстратах (голых скалах, продуктах извержения вулканов и пр.) и принимают участие в процессе формирования первичных почв. Передки случаи массового развития этих организмов (на такырах, в щелочных термальных источниках, толще воды многих водоемов и др.). В результате их жизнедеятельности заметно изменяется химизм окружающей среды, что сказывается на функционировании экосистем. Биомасса, образованная планктонными Cyanophyta в период интенсивного «цветения» воды (см. раздел 6.5), может составлять 80—90 % биомассы всех водорослей. Однако интенсивное развитие синезеленых водорослей наблюдается далеко не во всех современных биотопах. В развитых фитоценозах они уступают высшим растениям, а при определенных условиях даже отсутствуют или почти отсутствуют (при pH менее 4—5, в толще воды быстрых горных рек и др.).

Известны синезеленые водоросли, живущие в симбиозе с другими организмами. В частности они являются компонентами слоевища многих лишайников, сожительствуют с высшими растениями, например, с водным папоротником *Azolla* и др.

Синезеленые водоросли принадлежат к числу древнейших организмов, их ископаемые остатки и продукты жизнедеятельности обнаружены в породах, образовавшихся 2,3 (а может быть 2,7—3,2) млрд лет назад, т. е. еще в архейскую эру. Полагают, что первые на Земле (докембрийские) экосистемы состояли только из прокариотических организмов, в том числе Cyanophyta. Говорят даже о «веке синезеленых водорослей». Интенсивное развитие синезеленых водорослей имело громадное значение для развития жизни на Земле, и не только из-за накопления ими органического вещества, но и в связи с обогащением первичной атмосферы кислородом. Существенную роль синезеленые водоросли сыграли и в создании известковых пород. Способность отлагать известь свойственна также ряду современных видов синезеленых водорослей. Говорят о «современных аналогах строматолитов». Некоторые Cyanophyta, напротив, способны к разрушению горных пород.

Хозяйственное значение Cyanophyta связано со съедобностью некоторых их представителей (*Nostoc pruniforme* Ag., *Spirulina platensis* (Nordst.) Geitl. и др.), возможностью использования азотфиксирующих форм для повышения плодородия почв (по крайней мере в районах



Рис. 9.5. *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs:

1 — общий вид колонии (пучка нитей), 2 — концы трихомов; 3 — акинета

орошаемого земледелия)¹, необходимостью предотвращения чрезмерного «цветения» воды в водоемах, нередко обусловливаемого токсическими формами Cyanophyta, такими как *Microcystis aeruginosa* Kütz. em. Elenk. (рис. 9.3), *Anabaena flos-aquae* Bréb. (рис. 9.4), *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs (рис. 9.5) и др. (см. раздел 6.5). Разрабатываются способы массового (промышленного) культивирования некоторых видов Cyanophyta, например *Spirulina platensis* [602].

В заключение подчеркнем, что в связи с теоретической и практической значимостью исследования синезеленых водорослей, а также их существенной ролью в жизни естественных экосистем, рассматриваемая группа организмов издавна привлекала внимание исследователей. Уже опубликованы многие обобщающие работы, определительные пособия, сборники и монографии, специально посвященные Cyanophyta, причем не только флористико-систематические и морфологические [42, вып. 1; 112; 162; 239, вып. 2; 388; 430—432; 651a и др.], но также (главным образом во второй половине XX ст.) посвященные другим, как теоретическим, так и прикладным вопросам [26, 89, 91, 97, 169, 289, 290, 319, 412, 673, 674 и др.].

9а.2. Класс 1. Хроококковые — Chroococophyceae

Представители класса Chroococophyceae [651a] встречаются в виде отдельных клеток — одноклеточных «простых» индивидов (рис. 9.6) или чаще образуют колонии (колониальные индивиды и колонии индивидов; см. разделы 1.1; 9а.2.1). Колонии бывают «простыми» и сложными. «Простые» колонии состоят из отдельных клеток «простых» цианоидов, соединенных между собой слизью. Сложные колонии состоят из двух и более сложных цианоидов, внешне сходных с «простыми» колониями (см. рис. 9.3; 9.7. 1; 9.8).

Колониальные и одноклеточные и н д и в и д ы одиночные или образуют разнообразные соединения: случайные скопления, своеобразные скопления (агрегаты) и поселения [42, вып. 1, ч. 1]. Строение и форма колоний зависит от способа деления клеток и особенностей слизиобразования. При делении клеток в двух взаимно перпендикулярных плоскостях образуются однослойные пластинчатые колонии (*Merismopedia* (Meyen) em. Elenk.; рис. 9.9). Деление клеток в трех взаимно перпендикулярных плоскостях ведет к образованию колоний в виде куба (*Eucapsis* Clem. et Shantz.; рис. 9.10). Если при делении в трех взаимно перпендикулярных плоскостях дочерние клетки смещаются и ускоряется деление клеток на периферии, то образуются колонии типа *Gloeocapsa* (Kütz.) Hollerb. (см. рис. 9.7). У видов рода *Microcystis* (Kütz.) Elenk. деление клеток происходит во многих плоскостях и поэтому клетки располагаются беспорядочно по всей толщине слизи, а форма колоний может быть самой разнообразной.

Колониальная слизь соединяет простые и сложные цианоиды колоний.

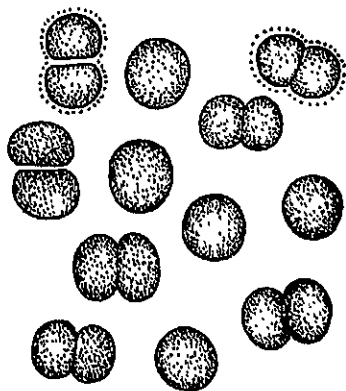


Рис. 9.6. *Synechocystis minuscula* Woronich.

¹ В Японии, например, с целью получения «живого удобрения» в производственных условиях выращивают *Tolypothrix tenuis* Kütz. Во Вьетнаме для удобрения полей издавна используют водный папоротник *Azolla*, в симбиозе с которым живет *Anabaena azollae* Strasb.

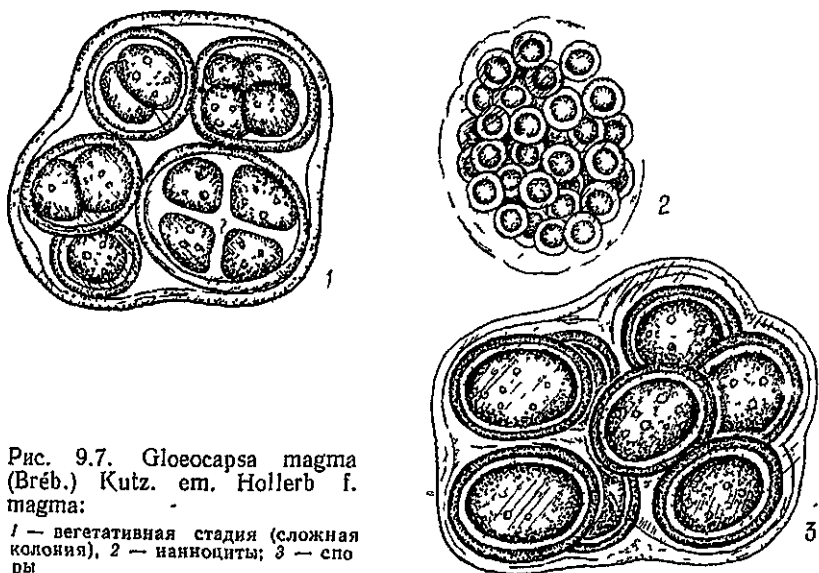


Рис. 9.7. *Gloeocapsa magma* (Bréb.) Kütz. em. Hollerb f. *magma*:

1 — вегетативная стадия (сложная колония), 2 — нанноциты; 3 — споры

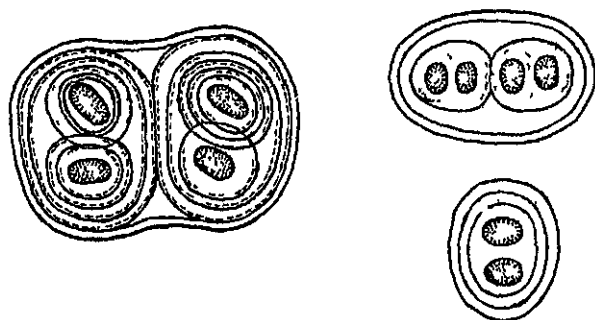


Рис. 9.8. *Gloeotheca rupestris* (Lyngb.) Born. l. *rupestris*

Она бывает гомогенной или дифференцированной, в виде последовательно вставленных один в другой слизистых пузырей (виды родов *Gloeocapsa* — см. рис. 9.7, 1, *Gloeotheca* Näg. — см. рис. 9.8). Иногда колониальная слизь образует тяжи (*Gomphosphaeria* Kütz.; рис. 9.11) или конусовидные трубки (*Woronichinia* Elenk., рис. 9.12, 2). Колониальная слизь бывает бесцветная или окрашенная в сине-зеленые, сероватые, оливковые, бурые, красноватые, фиолетовые, черные тона

Клетки хроококковых водорослей в основном шаровидные или эллипсоидные, реже удлинённые, иногда разнообразно согнутые, цилиндрические или веретеновидные, у некоторых видов яйцевидные, грушевидные или сердцевидные. Нанноциты (рис. 9.7, 2), или мелкие шаровидные клетки, образующиеся в большом количестве вследствие ускоренного неоднократного деления материнской клетки, известны у представителей родов *Arhanotheca* (Nag.) em. Elenk., *Gloeocapsa*, *Gloeotheca*.

Хроококковым водорослям свойственно вегетативное размноже-

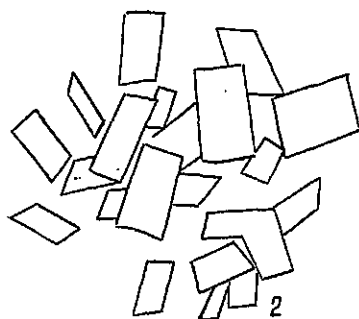
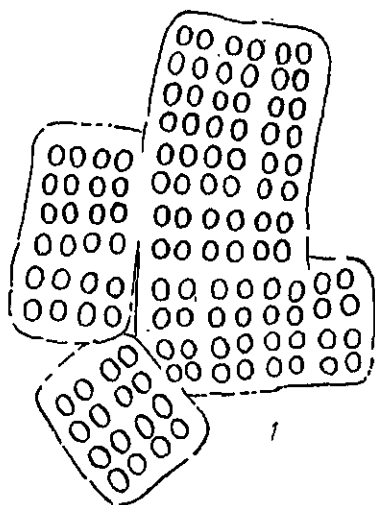


Рис. 9.9. Пластинчатая колония
Morpedia tenuissima Lemm.
1 — общий вид колонии; 2 — очер-
тания колоний при небольшом уве-
личении

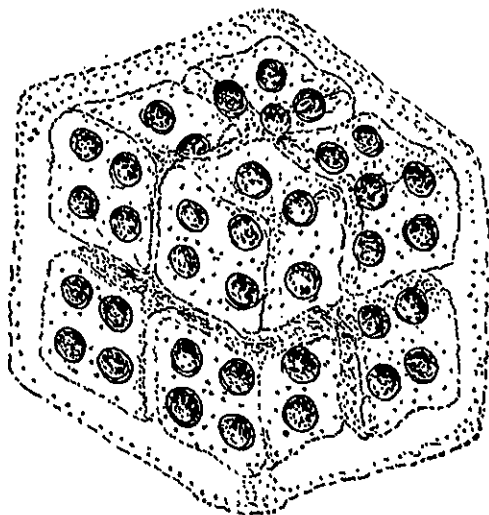


Рис. 9.10. Кубическая
колония *Eucapsis alpina*
Clem et Shantz.

и и е. Клетки («простые» индивиды и «простые» цианонды) делятся надвое в одном, двух, трех — многих плоскостях. Колониальные индивиды размножаются делением колоний, образованием эндогенных колоний, с помощью обычных вегетативных клеток и спор (см. рис. 9.7, 3). Наиболее часто размножение происходит делением колоний. В пределах этого способа различают фрагментацию колоний, т. е. разрыв их на несколько частей (под действием внешних и, возможно, внутренних факторов), собственно деление колоний, или перешнуровывание предварительно несколько удлинившейся материнской колонии, и почкование колоний, т. е. образование на материнской колонии выступов (горбиков), со временем отделяющихся от нее.

Рис. 9.11. Колония *Gomphosphaeria aponina* Kütz. f. *cordiformis* (Wolle) Elenk.

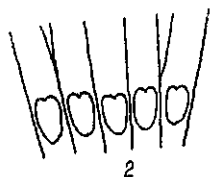
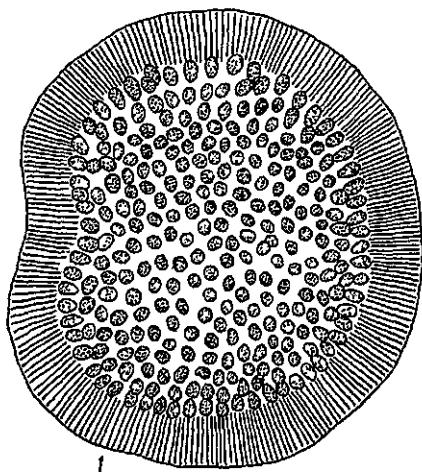
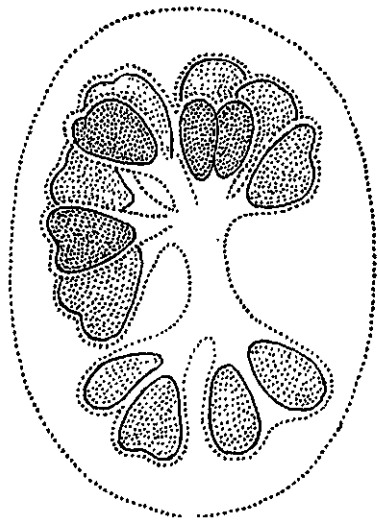


Рис. 9.12. *Woronichinia naegeliiana* (Ung.) Elenk.:

1 — общий вид колонии, окруженной колоннальной периферической слизью; 2 — концы слизистых трубочек, образующих периферический слой колоннальной слизи

Относительно классификации хроококковых водорослей нет единого мнения. Разногласия касаются в основном ранга, придаваемого этой группе как в целом, так и отдельным ее подгруппам, толкования происхождения, родственных связей и выбранных критериев филогенетической продвинутой отдельных родов в пределах собственно хроококковых водорослей (подробнее см. [42, вып. 1, ч. 1]).

В пределах класса различают 3 порядка.

9а.2.1. Порядок 1. Хроококковые — *Chroococcales* Geitl.

Индивидуны одноклеточные, или чаще колониальные. Колонии свободные, разнообразной формы (шаровидные, эллипсоидные, удлиненные, табличеобразные и кубообразные и др.). Возможно образование макроскопических разрастаний. Колониальная слизь, объединяющая клетки в колонии и окружающая отдельные колонии, однородная (незаметная до четкой) или дифференцирована на тяжи (ножки), конусовидные трубочки или последовательно включенные один в другой слизистые пузыри. Клетки шаровидные, эллипсоидные, цилиндрические до веретеновидных, прямые или разнообразно изогнутые, в основном не дифференцированы на верхушку и основу (последнее наблюдается только в свободноплавающих колониях с периферическим расположением клеток). К порядку хроококковых водорослей относятся 9 семейств.

Семейство 1. Синехококковые — *Synechococcaceae* Starmach. Клетки шаровидные, эллипсоидные или цилиндрические, иногда веретеновидные,

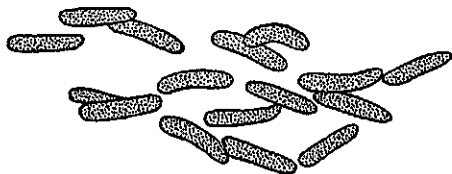


Рис. 9.13. *Rhabdoderma lineare* Schmidle et Laut em. Holterb.

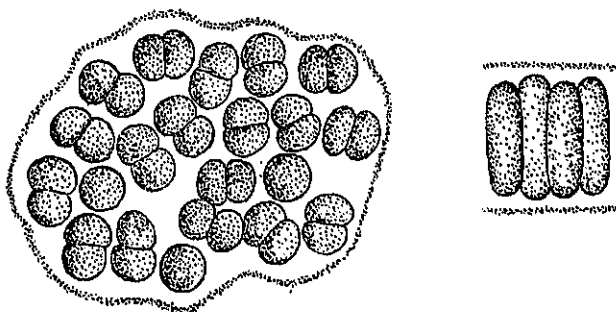


Рис. 9.14. *Holopedia geminata* Lagerh.

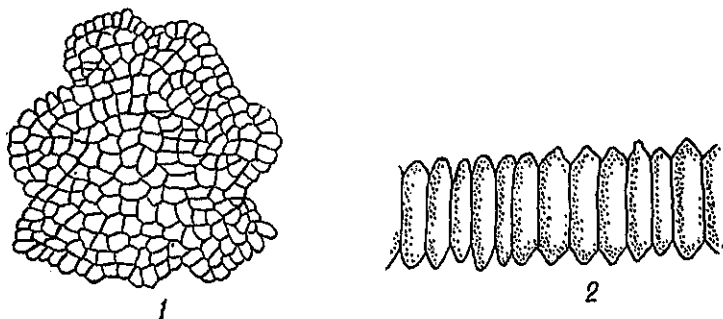


Рис. 9.15. *Beckia bella* (G. Beck) Elenk.:

1 — общий вид колонии сверху при незначительном увеличении; 2 — часть колонии, вид сбоку



Рис. 9.16. *Microcystis wesenbergii* Komárek:

1 — общий вид небольшой колонии; 2 — часть крупной колонии

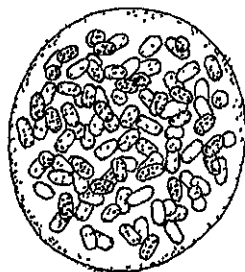


Рис. 9.17. *Aphanothece stagnina* f. *stagnina*:

1 — внешний вид макроскопических колоний; 2 — микроскопическая колония под микроскопом

прямые или разнообразно изогнутые, одиночные или соединены почти незаметной слизью в колонии, в которых расположены беспорядочно или линейными рядами, иногда пучками. Клетки делятся в одной или двух плоскостях.

Представители: *Synechocystis minuscula* Woronich. (см. рис. 9.6), *Rhabdoderma lineare* Schmidle et Laut. em. Hollerb. (рис. 9.13).

Семейство 2. Голопедиевые — *Holopediaceae* Elenk. Колонии слизистые, пластинчатые, однослойные, разнообразных очертаний. Клетки шаровидные, эллипсоидные или цилиндрические, делятся в двух плоскостях, в колониях расположены беспорядочно.

Представитель: *Holopedia geminata* Lagerh. (рис. 9.14).

Семейство 3. Беккиевые — *Beskiaceae* Elenk. Колонии однослойные, пластинчатые, клетки цилиндрические, плотно срастаются оболочками друг с другом, расположены беспорядочно. Продольные оси клеток перпенди-

кулярны плоскости колонии. Слизь незаметна. Клетки делятся в двух плоскостях.

Представитель: *Beckia bella* (G. Beck.) Elenk. (рис. 9.15).

Семейство 4. Мерисмопедиевые — *Merismopediaceae* Elenk. Колонии слизистые, пластинчатые, в основном квадратные или прямоугольные, иногда складчатые и даже свернутые. Колониальная слизь однородная, бесцветная. Клетки шаровидные или слабоэллипсоидные, и в последнем случае расположены длинной осью перпендикулярно к поверхности колонии. Клетки делятся в двух направлениях пространства.

Представитель: *Merismopedia tenuissima* Lemm. (см. рис. 9.9).

Семейство 5. Микроцистиевые — *Microcystidaceae* Elenk. Колонии «простые» или сложные от шаровидных, эллипсоидных до неправильных, нередко вытянутых, разветвленных, сплошных или продырявленных. Колониальная слизь однородная, более или менее заметная, крепкая или расплывающаяся, бесцветная или окрашенная. Клетки шаровидные, от эллипсоидных до палочковидно цилиндрических. Слизистые оболочки иногда заметны вокруг отдельных клеток. Клетки делятся во многих или одной плоскости. Располагаются в основном в колониальной слизи беспорядочно.

Представители: *Microcystis aeruginosa* Kütz. em. Elenk. f. *aeruginosa* (см. рис. 9.3), *M. wesenbergii* Komárek (рис. 9.16), *Aphanothece stagnina* (Spreng.) em. B.-Peters et Geitl. (рис. 9.17).

Семейство 6. Глеокапсовые — *Gloeocapsaceae* Elenk. et Hollerb. Колонии «простые» или сложные, округлые кубические, микроскопические, реже макроскопические, одиночные или образуют разнообразные скопления. Колонии, как правило, состоят из последовательно включенных один в один слизистых пузырей, из которых внутренние окружают непосредственно клетки, иногда пузыри нечеткие или отсутствуют вовсе. Клетки от шаровидных или эллипсоидных до цилиндрических.

Представители: *Gloeocapsa magma* (Bréb.) Kütz. em. Hollerb. (см. рис. 9.7), *Gloeotheca rupestris* (Lyngb.) Born. (см. рис. 9.8), *Eucapsis alpina* Clem. et Shantz. (см. рис. 9.10).

Семейство 7. Целосферные — *Coelosphaeriaceae* Elenk. Колонии микроскопические, свободноплавающие, в основном шаровидные. Слизь однородная, бесцветная. Клетки шаровидные или палочковидные, почти всегда без слизистых оболочек, располагаются по периферии колонии в один слой.

Представитель: *Coelosphaerium kuetzingianum* Näg. (рис. 9.18).

Семейство 8. Гомфосфериевые — *Gomphosphaeriaceae* Elenk. Колонии микроскопические, слизистые, свободноплавающие, более или менее округлые. Внутренняя колониальная слизь дифференцирована в виде центрального тела с отходящими от него слизистыми тяжами (ножками), на концах которых размещены шаровидные, эллипсоидные, яйцевидные или заокругленно конусовидные клетки.

Представитель: *Gomphosphaeria aponina* Kütz. (см. рис. 9.11).

Семейство 9. Вороникиниевые — *Woronichiniaceae* Elenk. Колонии микроскопические, слизистые, свободноплавающие разнообразной формы. Колониальная слизь имеет радиально-волоконисто-трубчатое строение.

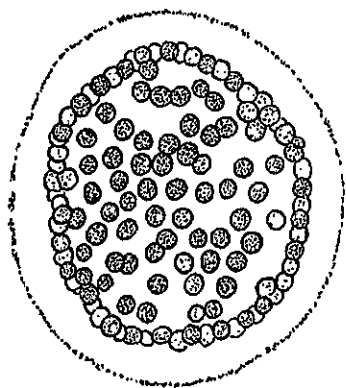


Рис. 9.18. *Coclosphaerium kuetzingianum* Näg.

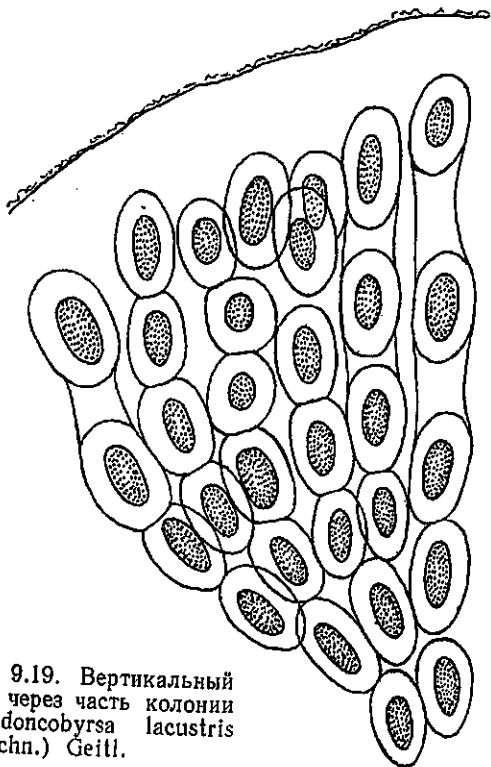


Рис. 9.19. Вертикальный срез через часть колонии *Pseudonobyrsa lacustris* (Kirchn.) Geitl.



Рис. 9.20. Общий вид колонии *Chlorogloea sarcinoides* (Elenk.) Troitzk. при незначительном увеличении

Клетки эллипсоидные или яйцевидные, расположены под слоем периферической колониальной слизи. Клетки делятся вдоль своей удлинненной оси в двух взаимно перпендикулярных плоскостях.

Представитель: *Woronichinia naegeliana* (Ung.) Elenk. (см. рис. 9.12).

9а.2.2. Порядок. 2. Энтофизалиевые — *Entophysalidales* Geitl.

Индивиды колониальные, образуют полушаровидные или корковидные разрастания, плотно прикрепляющиеся к субстрату. Клетки шаровидные или эллипсоидные, с собственными слизистыми обертками или без них, расположены прямостоячими и сросшимися один с другим рядами. Изредка встречаются споры и нанноциты. К порядку относятся 2 семейства.

Семейство 1. Хлороглеевые — *Chlorogloeaceae* Geitl. Разрастания в основном прикреплены к субстрату, состоят из более или менее четких вертикальных параллельных или радиальных клеточных рядов, иногда — из свободно разветвленных слизистых нитей. Шаровидные клетки в этих нитях расположены беспорядочно или рядами, иногда находятся только на концах нитей.

Представители: *Pseudoncobyrta lacustris* (Kirchn.) Geitl. (рис. 9.19), *Chlorogloea sarcinoides* (Elenk.) Troitzk. (рис. 9.20).

Семейство 2. Энтофизалиевые — *Entophysalidaceae* Geitl. Разрастания накипные,

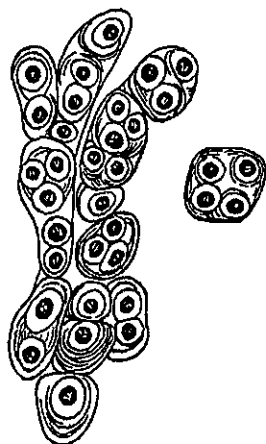


Рис. 9.21. Колония *Entophysalis samoensis* Wille

неопределенной формы, состоят из глеокапсовидных (типа *Gloeocapsa*) колоний, расположенных прямостоячими рядами. Клетки шаровидные до эллипсоидных. Слизистые обертки толстые, более-менее плотные, пузыревидные, вставленные одна в другую. Встречаются споры.

Представители: *Entophysalis samoensis* Wille (рис. 9.21).

9а.2.3. Порядок 3. Тубиеловые — *Tubiellales* Elenk.

Индивиды колониальные, представляют собой цилиндрические длинные слизистые трубки, в которых находятся удлинненные, дисковидные, или округло-линзовидные клетки, расположенные плотно или рыхло в один или больше рядов. Размножение индивидов происходит путем освобождения клеток из трубок или фрагментации трубок. Порядок имеет 1 семейство.

Семейство 1. Тубиеловые — *Tubiellaceae* Elenk. Трубки цилиндрические, клетки удлинненные, дисковидные или округло-линзовидные, окружены слизистыми обертками.

Представитель: *Johannesbaptistia pellucida* (Dickie) Taylor et Drouet (рис. 9.22).

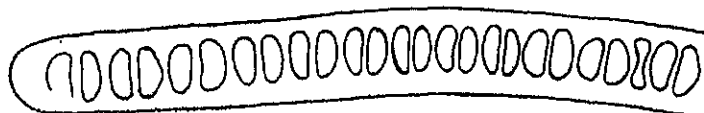


Рис. 9.22. Колония *Johannesbaptistia pellucida* (Dickie) Taylor et Drouet

9а.3. Класс 2. Хамесифоновые — Chamaesiphonophyceae¹ (Chamaesiphonaceae, Chamaesiphoneae)²

Класс Chamaesiphonophyceae [42, вып. 1, ч. 1] включает одноклеточные «простые» (часто дифференцированные на основание и верхушку) и колониальные (с одноклеточными цианоидами), обычно прикрепленные к субстрату и н д и в д ы. Характерно образование спор собственно бесполого размножения (эндо- и экзоспор).

К л е т к и могут иметь разную форму: шаровидную, овалоидную, яйцевидную, грушевидную, относительно цилиндрическую, палицеобразную. Нередко от взаимного давления они многократно сжатые, часто с хорошо выраженными бесцветными или окрашенными в желтоватые или коричневые (реже другие) тона слизистыми обертками (т. н. глеокапсовидными оболочками, слизистыми влагалищами и др.). Иногда встречаются слизистые волоски (рис. 9.23). Деление клеток происходит в одной — трех плоскостях. При делении в одной плоскости возникают ряды клеток, а в случае наступления нового деления до окончания предыдущего — структуры, напоминающие малоклеточные трихомы.

Клетки в колониях нередко объединены в глеокапсовидные группы или расположены неправильно; часто они очень сжаты и образуют ложную паренхиму, иногда расположены несколькими слоями. Для многих видов свойственно образование относительно четких рядов клеток, которые напоминают нити. Но плазматическая связь между клетками таких «нитей», обычно отсутствует. «Нити» ползут по субстрату, углубляются в него или поднимаются над ним, нередко ветвятся.

Р а з м н о ж е н и е вегетативное и собственно бесполое (с помощью эндо- и экзоспор). Эндоспоры (беоциты) возникают внутри материнской клетки (спорангия), сходной с обычными клетками или отличающейся от них по размеру и форме (рис. 9.24), и освобождаются путем разрыва, ослизнения оболочки спорангия или путем сбрасывания части стенки спорангия как

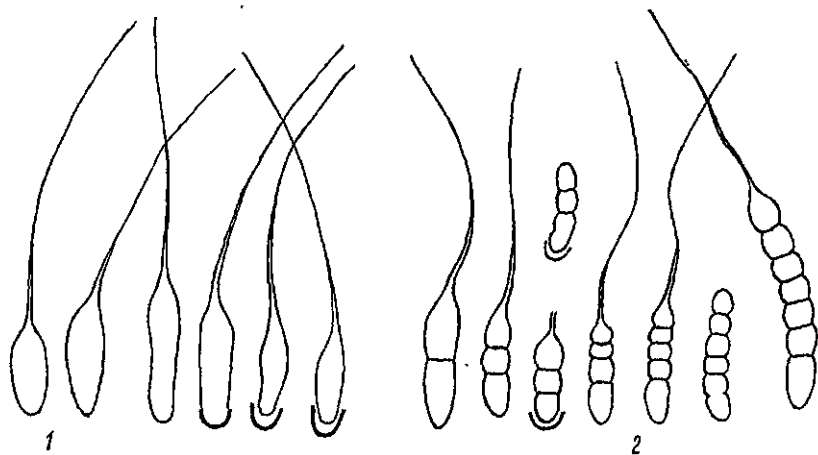


Рис. 9.23. *Clastidium setigerum* Kirchn.:

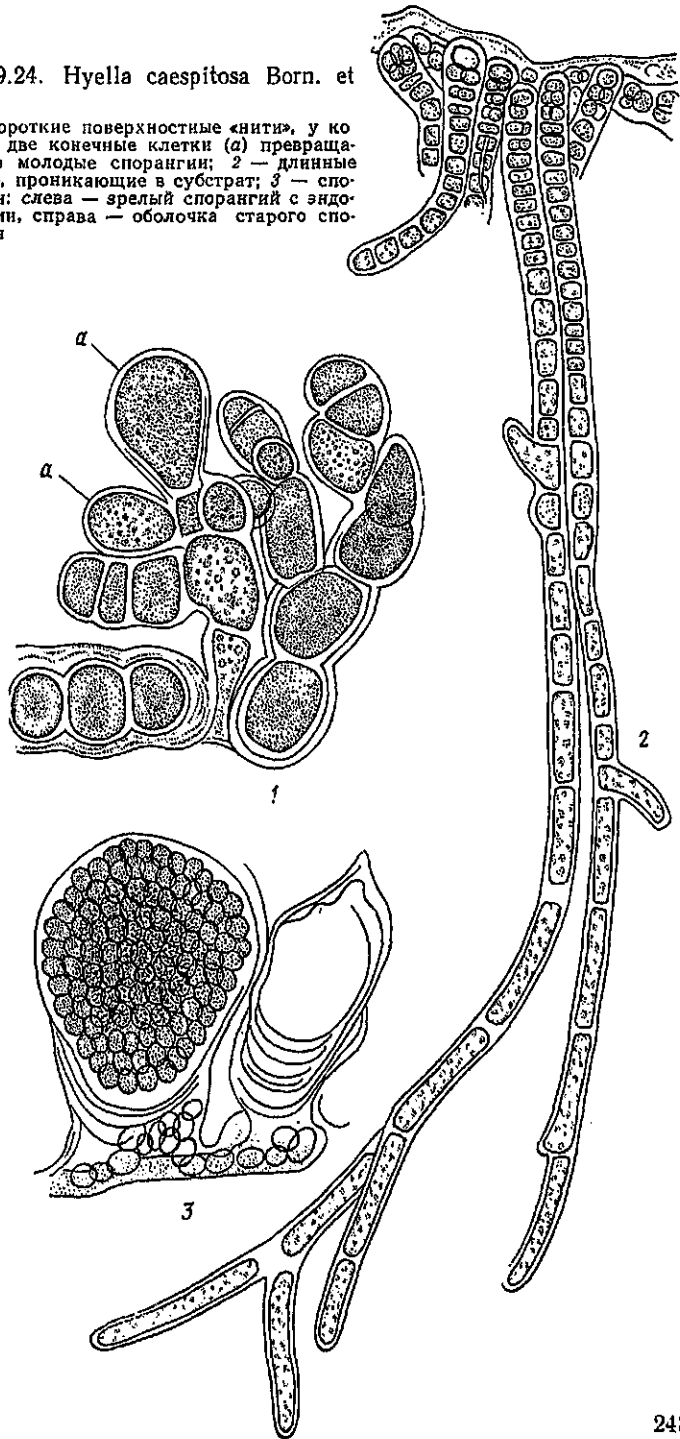
1 — отдельные клетки; 2 — образование спор

¹ Название Chamaesiphonophyceae использовано, также в книге К. Стармаха [651а], который, однако, объем класса трактовал гораздо уже.

² Chamaesiphonaceae [505], Chamaesiphoneae [429].

Рис. 9.24. *Hyella caespitosa* Born. et Flah.:

1 — короткие поверхностные «нити», у которых две конечные клетки (а) превращаются в молодые спорангии; 2 — длинные «нити», проникающие в субстрат; 3 — спорангии: слева — зрелый спорангий с эндоспорами, справа — оболочка старого спорангия



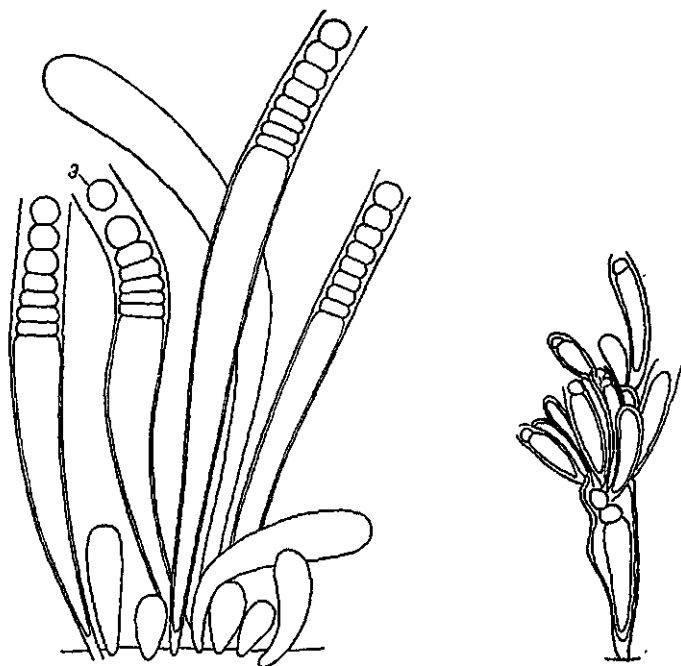


Рис. 9.25. *Chamaesiphon curvatus* (Borzi) Nordst. (a — экзоспора)

Рис. 9.26. *Chamaesiphon carpaticus* Starmach.

крышечки. На их образование идет все содержимое спорангия или только его часть. В последнем случае материнская клетка дифференцируется на базальную и верхнюю (спорообразующую) часть. Экзоспоры можно рассматривать как видоизмененные эндоспоры. При их развитии стенка спорангия разрывается или ослизняется на верхушке и окружает клетку, отделяющую экзоспоры, в виде влагалища, называемого в этом случае ложным. Экзоспоры образуются путем поперечного неравного деления материнской клетки базипетально (т. е. от верхушки этой клетки к ее основе). В одних случаях они опадают по мере своего возникновения, в других остаются прикрепленными к краям ложных влагалищ, где и прорастают (рис. 9.25; 9.26). Наблюдается также размножение путем отчленения конечных или боковых клеток колоний и др.

Циклы развития часто сравнительно сложные. На разных этапах развития особи нередко морфологически неодинаковы и могут напоминать представителей класса Siphonoclorophyceae.

Форма клеток и колоний может изменяться в процессе развития. Например, первоначально однорядное размещение клеток в нитевидных колониях *Siphonopeta polonicum* Geitl. (рис. 9.27) позднее, в связи с образованием глеокапсовидных групп клеток, превращается в многорядное (стигонемоподобная стадия развития). Наблюдается также изменчивость ряда признаков (окраски протопластов, численности экзоспор и др.) в зависимости от условий окружающей среды.

По уровню организации хамесифоновые водоросли занимают промежуточное положение между хроококковыми и гормогониевыми водорослями,

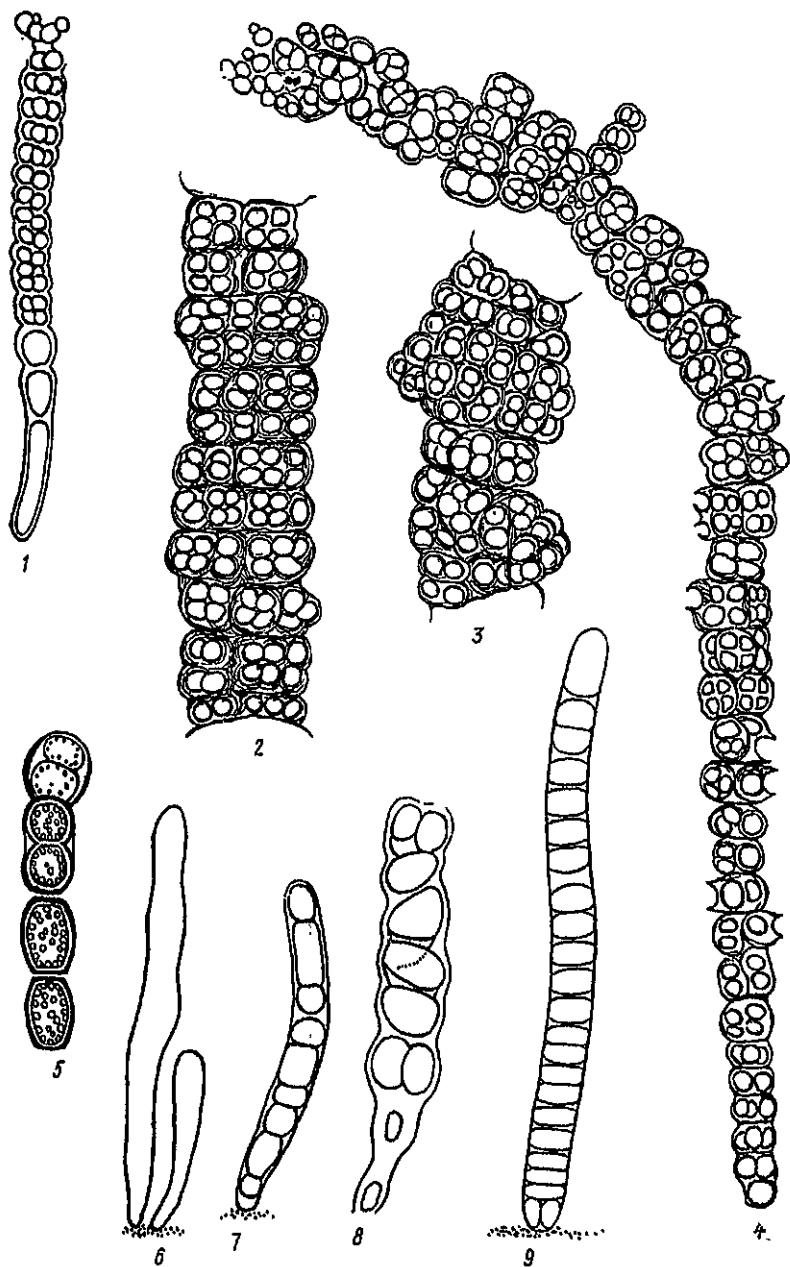


Рис. 9.27. *Siphonopelta polonicum* Geitl.:

1-4 — стигонемоподобия стадия развития; 5 — споры; 6-9 — начальные стадии развития

но все же имеют больше сходства с хроококковыми. В связи с этим их прежде объединяли с хроококковыми в один таксон, противопоставляемый гормогониевым. Не исключено, однако, что становление хамесифоновых в истории происходило в направлении, отличном от характерного для хроококковых водорослей (сравни [82]), возможно в связи с их приспособлением к существованию в прикрепленном состоянии. В связи с этим хамесифоновые водоросли предложено рассматривать как самостоятельный таксон того же ранга, что хроококковые и гормогониевые водоросли [82, 112 и др.]. Эту точку зрения разделяют, однако, не все исследователи. В частности К. Стармах [651а] делит хамесифоновые водоросли на два самостоятельных класса: *Chamaesiphonophyceae* и *Pleurocapsophyceae*. К последнему отнесены формы, склонные к образованию «нитей». В определителях пресноводных водорослей СССР [239, вып. 2] и УССР [42, вып. 1, ч. 1] в пределах класса хамесифоновых выделены четыре порядка:

9а.3.1. Порядок 1. Плеврокапсовые — *Pleurocapsales* Geitl.

Характерно наличие колоний, в том числе нитчатых. Клетки обычно образуют ползучие или прямостоячие, иногда эндолитические, «нити», в большинстве случаев с бесцветными обертками. «Нити» нередко срстаются боковыми поверхностями, в результате чего возникает ложная паренхима; реже «нити» свободные. Размножение чаще всего происходит с помощью эндоспор. Порядок включает 1 семейство.

Семейство 1. Плеврокапсовые — *Pleurocapsaceae* Geitl. Повторяет признаки порядка.

Представители: *Xenococcus chroococcoides* Fritsch (рис. 9.28); *Hyella caespitosa* Born et Flah. (см. рис. 9.24).

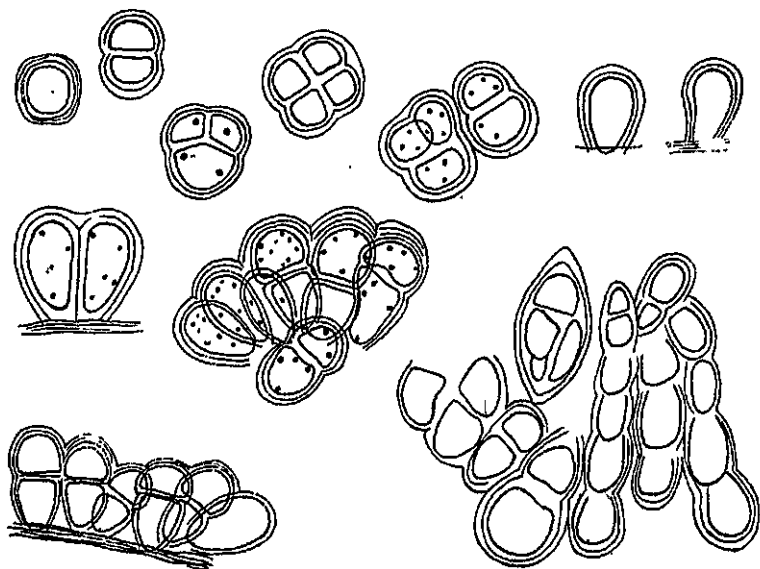


Рис. 9.28. *Xenococcus chroococcoides* Fritsch.: отдельные клетки и колонии разного возраста

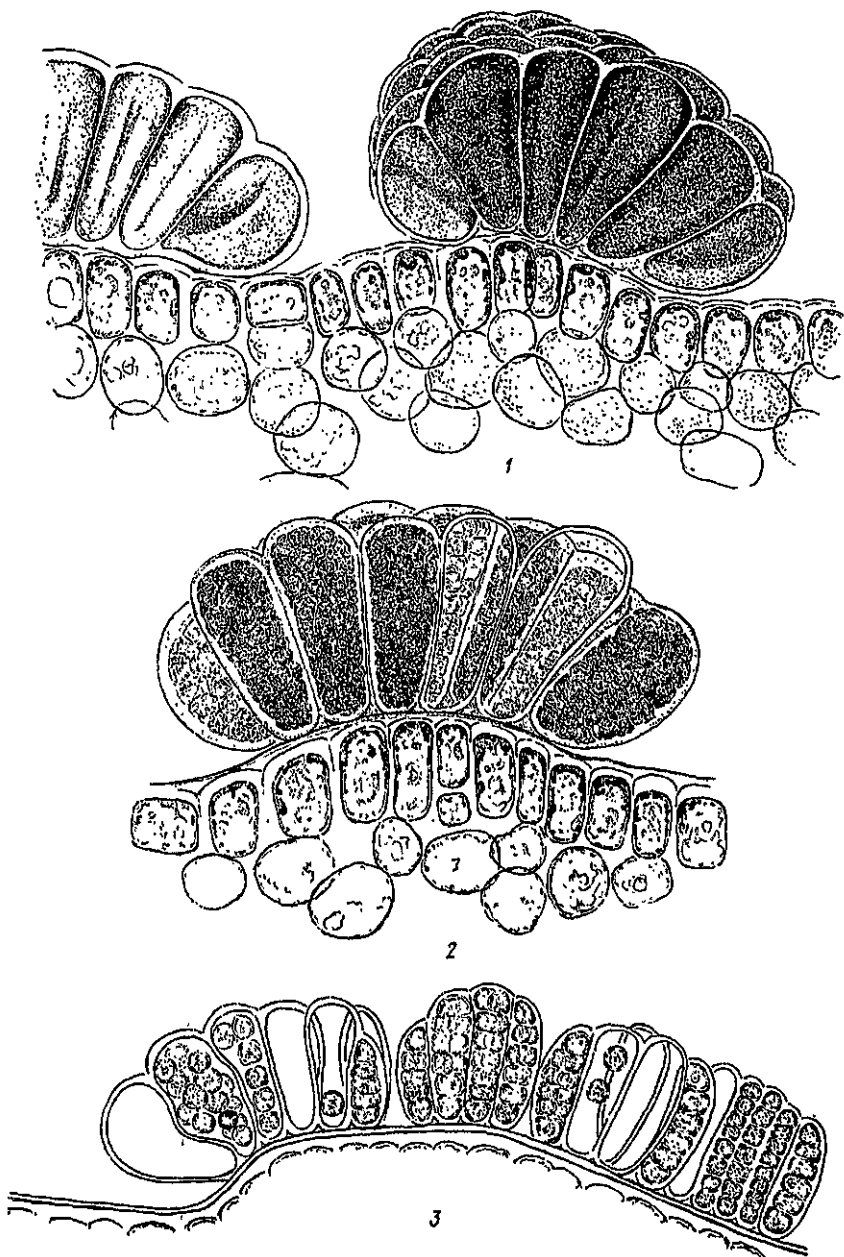


Рис. 9.29. Колонии *Dermocarpa prasina* (Reinsch.) Born. et Thur. (вертикальный срез):

1 — перед зидоспорообразованием; 2, 3 — в период спорообразования

9а.3.2. Порядок 2. Дермокарповые — Dermocarpales Geitl.

Индивиды одноклеточные, дифференцированные на основание и верхушку, прикрепленные к субстрату; обычно живут одиночно, небольшими группами, или образуют скопления типа колоний. Характерно эндо- и экзоспорообразование. Порядок включает 3 семейства.

Семейство 1. Дермокарповые — Dermocarpaceae Geitl. Размножаются обычно эндоспорами.

Представитель: *Dermocarpa prasina* (Reinsch.) Borg. et Thur. (рис. 9.29).

Семейство 2. Хамесифоновые — Chamaesiphonaceae Geitl. Размножаются с помощью экзоспор.

Представители: *Chamaesiphon curvatus* (Borzi) Nordst. (см рис. 9.25), *Ch. carpaticus* Starmach (рис. 9.26).

Семейство 3. Цианофановые — Cyanophanaceae Geitl. Размножаются с помощью специальных клеток, прикрепляющихся к субстрату боковой поверхностью.

Представитель: *Cyanophanon minus* Geitl. (рис. 9.30).

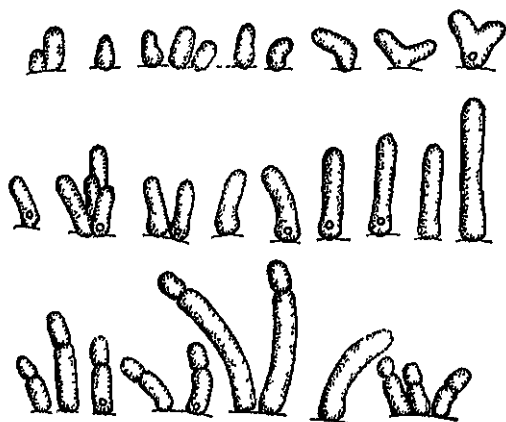
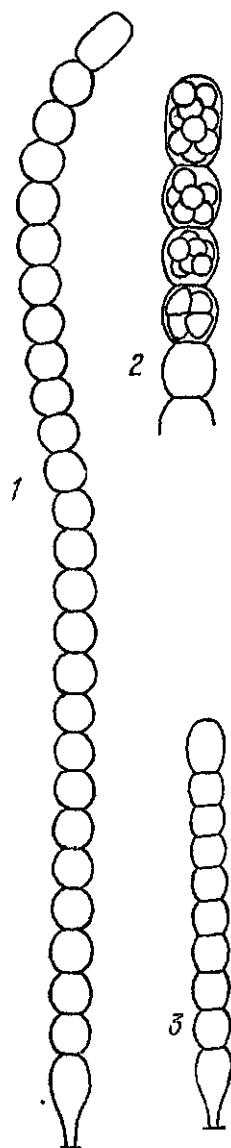
9а.3.3. Порядок 3. Сифононемовые — Siphononematales Geitl.

Индивиды обычно колониальные, «простыми» бывают лишь на промежуточных этапах развития. «Простые» индивиды одноклеточные, прикреплены к субстрату одним концом; в результате деления клеток внутри слизистой оболочки могут превращаться

Рис. 9.30. *Cyanophanon minus* Geitl. на разных этапах развития

Рис. 9.31. *Endonema moniliforme* Pasch.:

1, 3 — общий вид нитей, 2 — образование эндоспор



в простоящие одно- и многорядные «нити». Размножаются путем отщепления клеток.

Порядок включает 1 семейство.

Семейство 1. Сифонемовые — Siphonemataceae Geitl. Повторяет признаки порядка.

Представитель: Siphonemata polonicum Geitl. (см. рис. 9.27).

9а.3.4. Порядок 4. Эндонемовые — Endonematales Elenk.

Индивиды колониальные, нитевидные, одиночные, без слизистых оберток, с однорядным расположением клеток. Размножаются с помощью эндоспор.

Порядок включает 1 семейство.

Семейство 1. Эндонемовые — Endonemataceae Pasch. Повторяет признаки порядка.

Представитель: Endonemata moniliforme Pasch. (рис. 9.31).

9а. 4. Класс 3. Гормогониевые — Hormogoniophyceae (Nostochineae hormogoneae, Hormogoneae)¹

Класс Hormogoniophyceae [651а] является самым крупным классом Cyanophyta, включающим большую часть его видов, характеризующихся нитечатой (трихимальной) формой строения тела особей и способностью к образованию гормогониев, т. е. специальных фрагментов трихомов, способных к активному (произвольному) движению и прорастанию в новые особи.

И н д и в и д ы многоклеточные, «простые» или колониальные (с многоклеточными *цианоидами*). «Простые» индивиды содержат один трихом (см. рис. 1.1) и наиболее соответствуют термину «индивид» в смысле «особь», «организм». Колониальные индивиды обычно возникают из одного «простого» и имеют признаки, характеризующие их как целое (наличие общего «скелета» в виде общих влагалищ, т. н. перидерма (см. рис. 1.9), особых способов размножения, например почкования, и по сути соответствуют *заколонилям* (настоящим колониям), т. е. колониям в узком понимании (рис. 9.32, 1; см. рис. 1.9; 3.1, 10, 11, 14). К колониям в широком смысле слова наряду с колониальными индивидами (колониальными организмами) относятся также *колони индивидов*, например сплетения нитей осцилляториевых водорослей. В отличие от колониальных индивидов колонии индивидов — образования менее целостные. Они нередко возникают из многих, ранее обособленных особей и часто соответствуют поселениям индивидов. Образуются, например, на агаризованной среде в месте внесения в нее исходного инокулята.

Нити гормогониевых водорослей могут соответствовать «простым» и колониальным индивидам, быть разветвленными или неразветвленными. Ветвление нитей бывает настоящим и ложным. *Настоящим ветвлением*, называют такое, при котором наблюдается ветвление трихомов (рис. 9.33). При *ложном ветвлении* нитей ветвятся только влагалища (см. рис. 1.5, 5, 10 и 9.32).²

Существует несколько типов ложного ветвления. У форм с индивидуальными влагалищами наблюдается *плектономоидное ветвление* нитей (см. рис. 1.5, 10), происходящее в результате фрагментации трихомов и

¹ Nostochineae hormogoneae [678], Hormogoneae (см. [357, 445]).

² Влагалища, окружающие один трихом или ряд последовательно расположенных трихомов, называют *индивидуальными влагалищами*. Влагалища вокруг группы относительно параллельных трихомов именуют *общими влагалищами* (см. рис. 9.2).

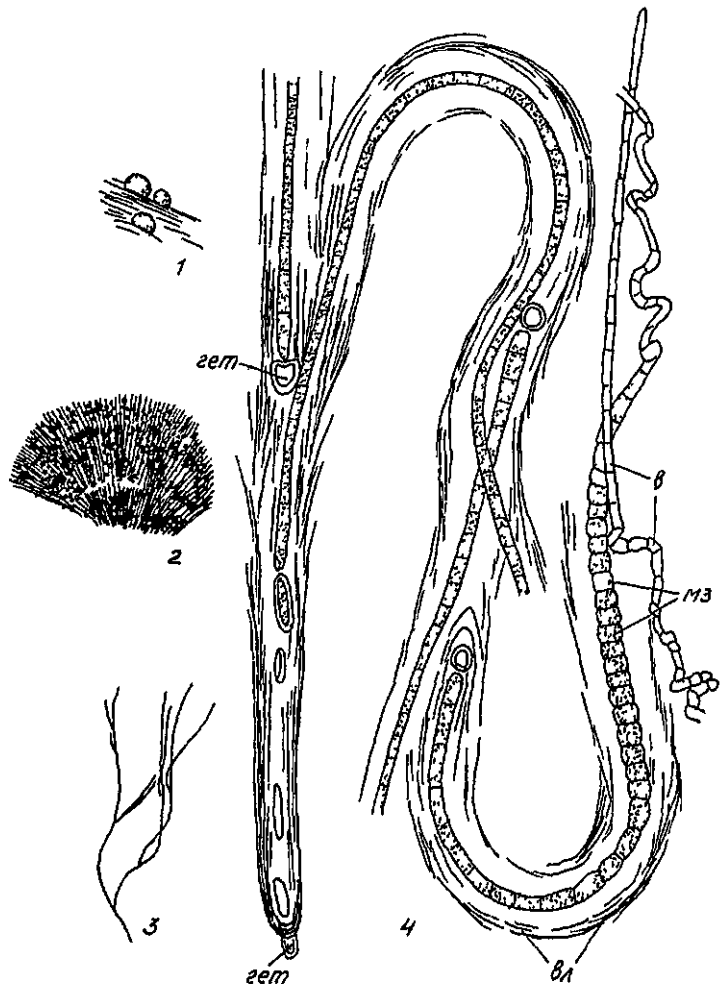


Рис. 9.32. *Rivularia haematites* (D. C.) Ag.:

1 — общий вид трех «сложных» колоний; 2 — часть среза через «сложную» колонию, 3 — общий вид «сложного» цианоида; 4 — часть «сложного» цианоида, отдельные участки которого соответствуют «простым» многоклеточным цианоидам, сходным с «простыми» индивидами; *get* — гетероцисты; *в* — волосок; *мз* — меристемальная зона; *вл* — влагалище

дальнейшего прорастания фрагментов *in situ* (на месте). Концы прорастающих фрагментов прорывают старые влагалища, окружаются новыми и превращаются в боковые ветви. Если прорастает и превращается в ветвь только один из смежных концов расположенных рядом фрагментов трихома, возникает *одинарное ветвление*. Если в ветви преобразуются оба смежных конца двух соседних фрагментов, возникает *двойное ветвление*. У форм с общими влагалищами наблюдается *схизотриксOIDное ветвление*, при его развитии трихомы или их фрагменты выдвигаются из концов влагалищ, отклоняются друг от друга и окружаются новыми влагалищами. Иногда на

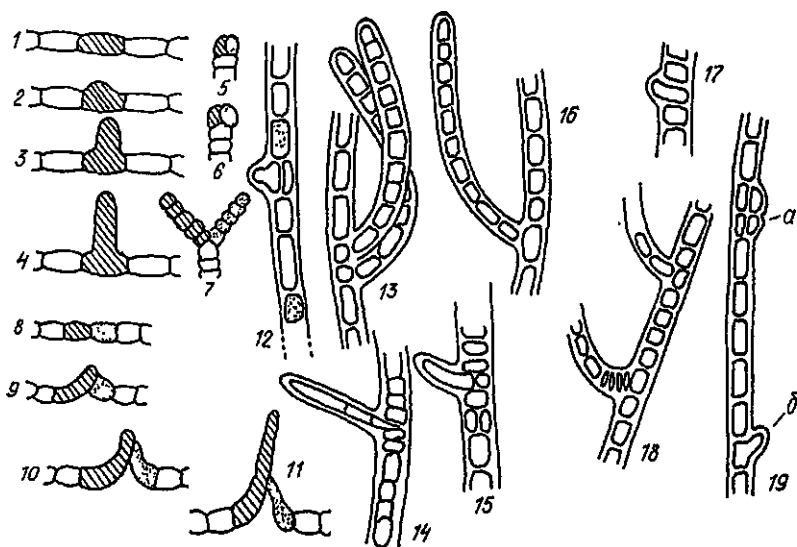


Рис. 9. 33. Типы ветвления нитей гормогониевых водорослей:

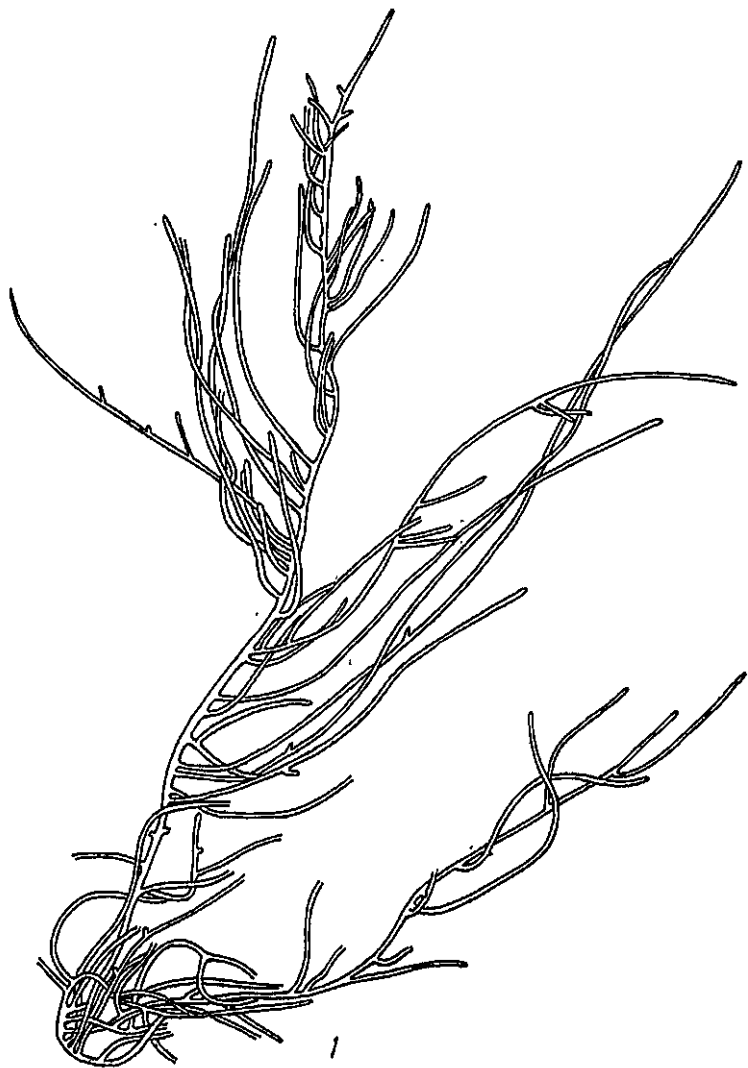
1—4 — настоящее боковое ветвление; 5—7 — дихотомические ветвления; 8 — 11 — У-образное ветвление у *Mastigocladus laminosus* Cohn; 12—19 — настоящее боковое ветвление у *Harposiphon fontinalis* (Ag.) Born. em. Elenk. (12, 15, 19, a — ветвлению предшествует продольное деление клетки, в результате которого в трихомах наблюдается двурядное расположение клеток; 19, б — ветвь возникает в результате недоведенного до конца почкования вегетативной клетки)

концах нитей с общими влагаллищами образуется целый пучок ветвей. При схизотриксонидном ложном ветвлении ветви по своему происхождению обычно терминальные (боковыми они бывают вторично). При плектономидном — первично боковые.

Трихомы бывают одно-, дву- и многорядными, неразветвленными или разветвленными, *гомоцитными* (состоящими из относительно сходных, не дифференцированных по форме и функциям клеток) и *гетероцитными* — состоящими из клеток, неодинаковых по форме, функциям, а иногда и локализации. О форме клеток трихомальных особей см. раздел 1. 2.1 (см. рис. 1.2; 1.4). Напомним только, что те клетки гетероцитных трихомов, которые внешне сходны с клетками гомоцитных трихомов, называются вегетативными, резко отличающиеся от них — особыми.

К числу особых клеток принадлежат гетероцисты и акинеты. И те и другие возникают из вегетативных клеток. При образовании *гетероцист* содержимое вегетативной клетки становится гомогенным, более бледным (до бесцветного) или желтоватым. Оболочка исходной для них клетки утолщается, становится двухконтурной; на полюсах появляются поры и другие полярные структуры (пробки, полярные зернышки). Двупоровые гетероцисты, возникшие из срединных вегетативных клеток, называются *интеркалярными*. Однопоровые, образовавшиеся из конечных вегетативных клеток трихома, — *терминальными*. Терминальные гетероцисты, расположенные в основе трихома, носят название *базальных*, находящиеся на концах боковых ветвей трихома — *латеральных* (см. рис. 1.8).

Акинеты (споры, точнее покоящиеся споры, покоящиеся клетки) — это особые одноклеточные образования, выполняющие функцию сохранения жизни в неблагоприятных условиях, а в тех случаях, когда они образуются

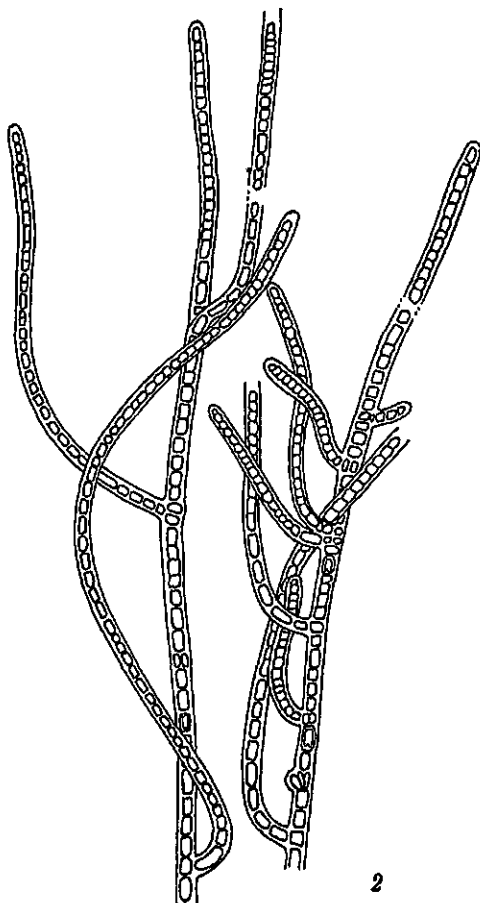


на особях в количестве большем, чем одна — то и функцию размножения. Оболочка акинет утолщенная, нередко с украшениями (см. рис. 1.7).

Рост особей происходит за счет деления вегетативных клеток (или сходных с ними клеток гомоцитных трихомов), осуществляющегося обычно в плоскости, поперечной к продольной оси трихома, что ведет к линейному расположению клеток. В случае продольного деления могут образоваться многорядные нити и нити с настоящим ветвлением (рис. 9.34; см. рис. 1.14, 4). Деление клеток трихома бывает диффузным или локальным, в определенных (интеркалярных, апикальных или базальных) зонах трихома (рис. 1.14). Тогда говорят о наличии *меристемальных зон*.

Рис. 9.34. *Naपालosiphon fontinalis* (Ag.) Born. em. Elenk.:

1 — общий вид нити; 2 — части нитей при б.льшем увеличении



2

Размножение у гормогониевых водорослей, как правило, вегетативное (случайной фрагментацией, гормогониями, акинетами и др.). Собственно бесполое размножение не характерно. Эндоспоры обнаружены только у отдельных представителей. Экзоспоры не найдены. Половое размножение и жгутиковые стадии отсутствуют.

Наиболее характерно для гормогониевых водорослей размножение с помощью гормогониев, которые у многих форм образуются по всей длине трихома путем распада его на внешне невидоизмененные части. Однако нередко гормогонии образуются в определенных частях нити (например, на верхушке ветвей; рис. 9.35) и представляют собою относительно дифференцированные образования. Их возникновению нередко предшествует деление клеток материнского трихома. У гормогониевых водорослей с влагаллидами гормогонии могут освобождаться путем активного выплзания. Различают первичные гормогонии, образующиеся в результате прорастания акинет (см. рис. 3.1, 7) и вторичные гормогонии, возникающие путем фрагментации трихомов.

Сведения о циклах развития гормогониевых водорослей содержатся в разделе 3.1; данные о внутривидовой изменчивости — в разделе 8.2.

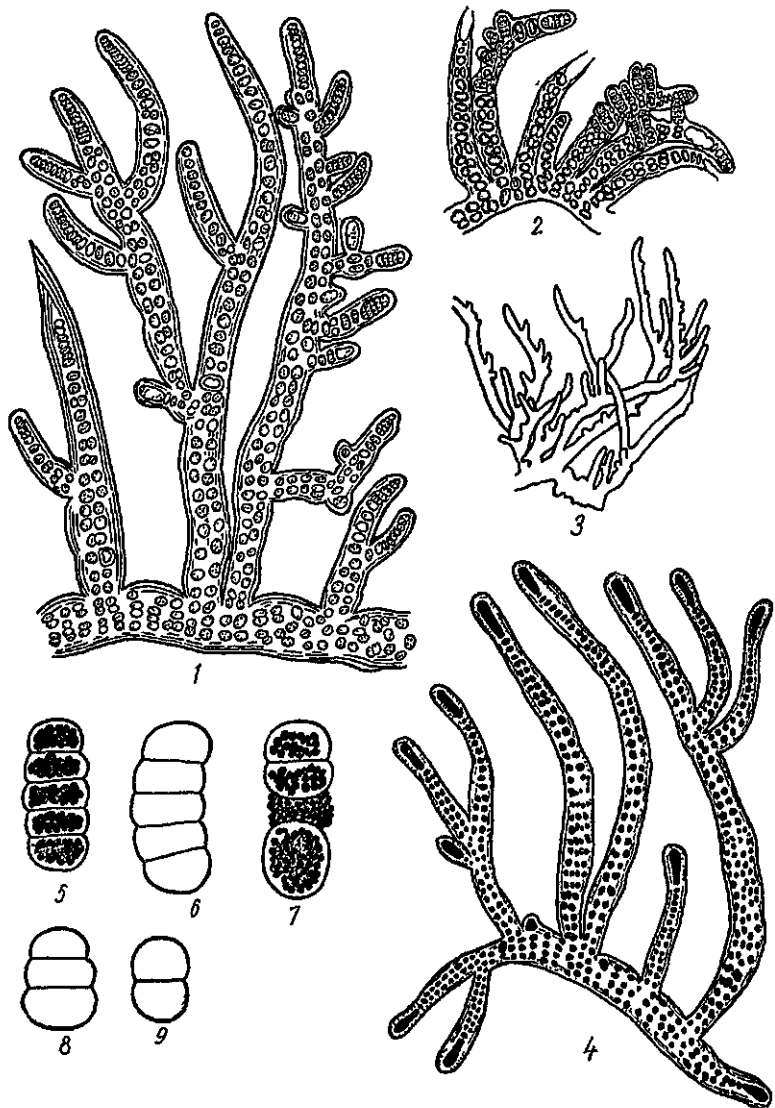


Рис. 9.35. *Stigonema minutum* (Ag.) Hass. em. Elenk.:

1—3, 5—9 — *f. minutum* (1, 2 — части нитей с гормогониями; 3 — контурное изображение части разветвленной нити-кустика при меньшем увеличении, 5—9 — гормогонии при большем увеличении); 4 — *f. turfaceum* (Cooke) Elenk.

Здесь напомним только, что представители гормогониевых водорослей нередко имеют довольно сложный цикл развития, в процессе которого наблюдается ряд морфологически неодинаковых стадий, на которых особи могут быть сходными с представителями других родов, и что для Hormogoniophyceae свойственна *поливариантность* (*многовариантность*) развития, связанная с их способностью размножаться на промежуточных этапах онтогенеза и зависящая от условий окружающей среды (см. рис. 3.1). В жизненном цикле гормогониевых водорослей нередко наблюдается смена уровня индивидуальности особей. Классификация жизненных циклов Hormogoniophyceae еще не разработана. Их можно группировать по разным признакам: полноте прохождения этапов (полные или неполные), их числу, темпам прохождения, разнообразию и характеру размножения, его повторности и др.

Основным типом *онторморфогенеза* гормогониевых водорослей (из одноклеточных или малоклеточных зачатков) является тот, при котором водоросль на начальных этапах развития закономерно проходит осцилляториеподобное (т. е. напоминающее особи рода *Oscillatoria* Vauch.), нередко активно подвижное состояние (*status oscillatorioideus*; см. рис. 3.1, 1, 2). В таком состоянии пребывают, например, первичные и вторичные гормогонии.

Судя по данным сравнительно-онторморфологического анализа, проведенного с учетом других сведений [141], первичные трихомальные синезеленые водоросли (произошедшие, вероятно, из свободных первичных одноклеточных форм в результате их незавершенного деления), по-видимому, были малоклеточными, однорядными, более или менее цилиндрическими, симметричными по отношению к поперечной плоскости, не имели четко выраженных влагалищ и, не исключено, с самого начала были способны к скользящему движению вдоль субстрата. От таких исходных многоклеточных форм могло возникнуть все разнообразие современных гормогониевых водорослей. Один из вероятных путей эволюции (в результате сравнительно равномерного совершенствования всех клеток первичного трихома и вследствие повышения его целостности, осуществлявшегося за счет изменений на субклеточном уровне) привел к становлению современного порядка *осцилляториевых* (*Oscillatoriales*) водорослей. Два других основных пути были направлены главным образом в сторону разделения функций между клетками первичного трихома и привели к современным *ностоковым* (*Nostocales*) и *стигонемовым* (*Stigonematales*) водорослям. Вероятны и другие варианты путей эволюционного развития гормогониевых. Многие авторы, например, полагают, что порядки *Oscillatoriales* и *Nostocales* возникли в результате регрессивного развития каких-то представителей порядка *Stigonematales*, в свою очередь произошедших от тех или иных таксонов класса *Chamaesiphonophyceae*. В связи с этим еще и сейчас существуют принципиально различающиеся классификации гормогониевых [141].

Ниже описаны только три основных порядка класса Hormogoniophyceae: *Oscillatoriales*, *Nostocales* и *Stigonematales*.

9а.4.1. Порядок 1. Осцилляториевые — *Oscillatoriales* (Elenk.) Starmach em. Kondrat.

Дифференциация клеток по форме, функциям и локализации отсутствует. Нити неразветвленные или с ложным ветвлением. Трихомы однорядные, неразветвленные, в зрелости относительно симметричные, со сходными концами, гомотипные. Только конечные клетки иногда отличаются от других по форме. Гетероцисты и акинеты отсутствуют. Наиболее известны 3 семейства.

Семейство 1. Осцилляториевые — Oscillatoriaceae (Kirchn.) Elenk s. str. Нити неразветвленные. Влагалища отсутствуют или имеются, как правило, индивидуальные.

Представители: *Oscillatoria lacustris* (Kleb.) Geitl. (см. рис. 1.1), *Spirulina tenuissima* Kütz. (рис. 9.36), *Lyngbya contorta* Lemm. (см. рис. 1.1),



Рис. 9.36. Части нитей *Spirulina tenuissima* Kütz.

L. aestuarii (Mert.) Liebm. (см. рис. 1.5, 2—4) и *L. majuscula* (Dillw.) Harw. (см. рис. 1.13)

Семейство 2. Схизотриковые — Schizotrichaceae Elenk. Нити с ложным схизотриксидным ветвлением или неразветвленные. Влагалища обычно общие, содержат несколько — много, редко 1—2 трихома.

Представитель: *Microcoleus tenerrimus* Gom (см. рис. 9.2, 1).

Семейство 3. Плектонемовые — Plectonemataceae Elenk. Нити с ложным плектонемовидным ветвлением. Влагалища индивидуальные.

Представитель: *Plectonema battersii* Gom. (см. рис. 1.5, 5).

9а.4.2. Порядок 2. Ностоковые — Nostocales (Geitl.) Elenk.

Клетки дифференцированы по форме и функциям (гетероцитные индивиды). Настоящее ветвление отсутствует. Ложное иногда образуется. Наряду с вегетативными клетками встречаются гетероциты, акинеты. Иногда присутствуют меристемальные зоны. Трихомы однорядные, неразветвленные, симметричные или асимметричные, гомополярные или гетерополярные. Гетероциты интеркалярные, реже терминальные. К порядку относится 8 семейств. В наших широтах наиболее распространены представители 5 семейств.

Семейство 1. Ностоковые — Nostocaceae Elenk. Исключительно колоннальные организмы, в зрелости с хорошо развитой слизью, явно влияющей на форму колоний. Характерно образование *эвколоний*. Очень редко слизь почти расплывается (например, у эндофитных форм). Трихомы симметричные, гомополярные. Нити неразветвленные, с влагалищами или без них.

Представитель: *Nostoc commune* Vauch. in sensu Elenk. (см. рис. 1.9).

Семейство 2. Анабеновые — Anabaenaceae Elenk. Нити неразветвленные, с влагалищами или без них, одиночные или образуют соединения с плохо развитой колониальной слизью, которая на форму колоний заметно не влияет. Вегетативные клетки обычно относительно сходны по форме (но иногда могут резко отличаться по величине [140, 141]), трихомы симметричные, гомополярные. Гетероциты интеркалярные, редко (в молодых нитях) также терминальные.

Представители: *Anabaena flos-aquae* Bréb. (см. рис. 9.4), *A. solicola* Kondrat. (см. рис. 9.2, 2), *Anabaenopsis elenkinii* (см. рис. 1.11), *Cylindrospermum majus* Kütz. (см. рис. 1.7).

Семейство 3. Афанизоменоновые — Aphanizomenonaceae Elenk. Напоминают анабеновые водоросли, но вегетативные клетки дифференцированы по форме. На концах трихомов они бесцветные и явно более удлиненные, чем в срединной части нитей, часто вакуолизированы. Гетероциты интеркалярные. Нити без влагалищ, соединены в чешуйковидные свободноплавающие пучки, реже одиночные. К семейству принадлежит 1 род — *Aphanizomenon* Morr.

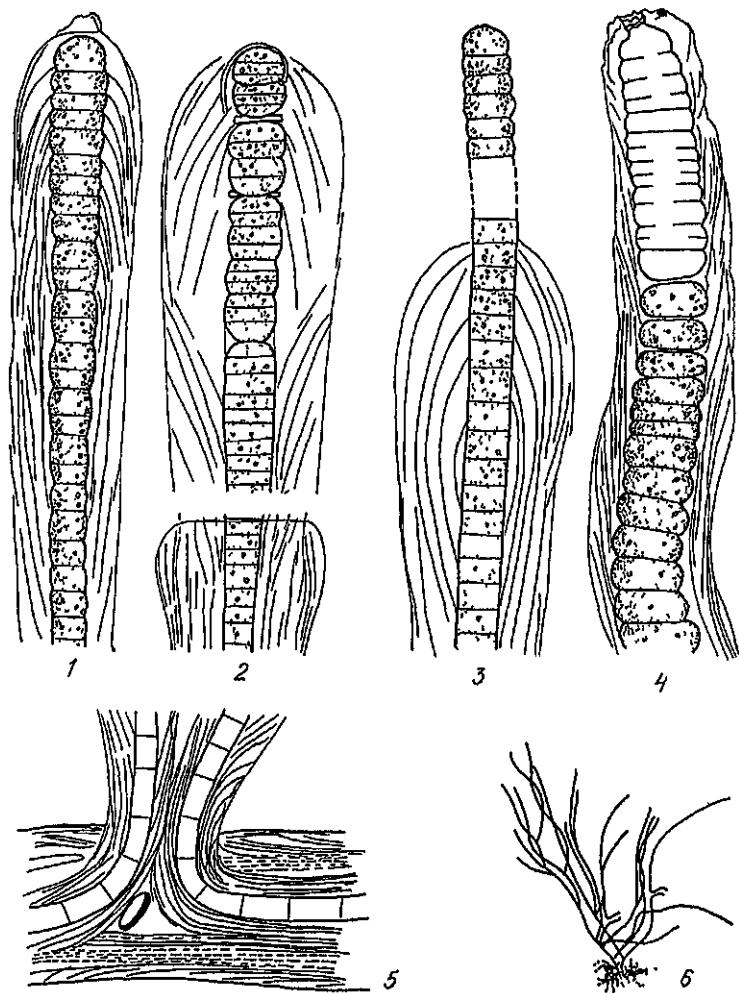


Рис. 9.37. Части нитей *Scytonema myochrous* (Dillw.) Ag.:

1—4—концы ветвей (1— видна апикальная меристемальная зона, 2 — образование гормонов на верхушке ветви, 4 — ветвь после выхода гормонов); 5 — средняя часть нити (видно двойное ложное ветвление); 6 — общий вид восходящей части соединения нитей

Представитель: *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs (см. рис. 9.5), часто вызывающий «цветение» воды в водоемах.

Семейство 4. Сцитонемовые — *Scytonemataceae* (Kütz.) Elenk. Нити с влагалищами и ложным ветвлением, одиночные, или образуют сплетения, нередко собраны в прямостоящие пучки. Вегетативные клетки между собой относительно сходны, но на концах ветвей нередко расширены. Иногда встречаются апикальные меристемальные зоны. Гетероцисты интеркалярные.

Представители: *Scytonema myochrous* (Dillw.) Ag. (рис. 9.37), *Tolythrix distorta* (Fl. Dan.) Kütz. (см. рис. 1.5, 9).

Семейство 5. Ривуляриевые — *Rivulariaceae* (Menegh.) Elenk. Нити неразветвленные или разветвленные, с влагалищами или без них, одиночные или образуют разнообразные соединения (в том числе эвколонии с хорошо развитой колониальной слизью). Трихомы в зрелости асимметричны, гетерополярны, суживаются от основы к верхушке, часто оканчиваются волоском, состоящим из вакуолизированных клеток. Встречаются интеркалярные меристемальные зоны. Гетероцисты базальные, реже наряду с базальными также интеркалярные.

Представители: *Calothrix elenkinii* Koss. (см. рис. 1.5, 13—15), *Rivularia haematites* (D. C.) Ag. (см. рис. 9.32).

9а.4.3. Порядок 3. Стигонемовые — *Stigonematales* Geitl.

Характеризуются дифференциацией клеток по форме и функциям (гетероцитные индивиды) при наличии настоящего ветвления. Иногда наряду с настоящим наблюдается также ложное ветвление. Нити с влагалищами, реже без них. Трихомы однорядные или многорядные, с апикальным, реже интеркалярным ростом, образуют соединения (сплетения, пучки и др.). Иногда наблюдается гетероморфизм частей нитей и (или) некоторая тенденция к объемному расположению клеток. Главные нити обычно стелющиеся, по ширине, направлению роста и строению трихомов часто заметно отличаются от ветвей. В старых частях нитей клетки нередко пребывают в *глюкокансоидном состоянии*. К порядку принадлежат самые сложные в морфологическом отношении представители синезеленых водорослей. Наиболее известно семейство *Stigonemataceae*.

Семейство 1. Стигонемовые — *Stigonemataceae* (Kirchn.) Geitl. Ветвление боковое¹, настоящее. Четкого диморфизма ветвей нет. Волосковидные и укороченные оканчивающиеся терминальной гетероцистой ветви отсутствуют.

Представители: *Naupalosiphon fontinalis* (Ag.) Born. em. Elenk. (см. рис. 9.33, 12—19; 9.34), *Stigonema minutum* (Ag.) Hass. em. Elenk. (см. рис. 9.35).

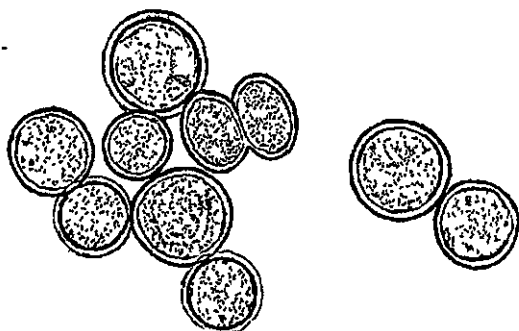
96. ОТДЕЛ 2. ПРОКАРИОТИЧЕСКИЕ (ПЕРВИЧНЫЕ) ЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРОСЛИ — PROCHLOROPHYTA (PROCHLOROPHYCOTA)²

До недавнего времени был известен только один род *Prochlorophyta* [532] — прохлорон (*Prochloron* Lewin [533]), представители которого живут в симбиозе с разными видами асцидий (*Ascidia* — класс хордовых животных из подтипа оболочников — *Tunicata*), обитающих в тропических и субтропических морских литоральных водах, температура которых не падает ниже 20 °С.² Особи прохлорон живут вне клеток животного: обычно на поверхности его колоний и внутри колоний, в общих клоакальных полостях (клоакальных системах) или в материале туники (из которого их можно выда-

¹ У представителей некоторых других семейств имеется дихотомическое и субдихотомическое ветвление.

² В последнее время в эвтрофном озере обнаружен представитель второго рода *Prochlorophyta*, внешне напоминающий *Oscillatoriaceae* и провизорно названный *Prochlorothrix hollandica* (J. Siemińska — *Wiadomości botaniczne*.— 1988.— 30, N 3.— P. 167—168). Найдены также пикопланктонные организмы, возможно относящиеся к отделу *Prochlorophyta* (*Nature*.— 1988.— 334.— P. 340—343).

Рис 9.38 Индивиды Prochloron Lewin



вить), спорадически в других местах, придавая животным зеленый цвет. Вне асцидий особи прохлорон обычно не встречаются. В планктоне не найдены. В культуре не развиваются или растут плохо.

И н д и в и д ы прохлорон одноклеточные (рис. 9.38), травяно-зеленые, нередко располагаются группами, но заметной колониальной слизи или слизистых оберток не имеют. Р а з м е ж а ю т с я делением, при котором клеточная перегородка вырастает центрипетально. Клетки шаровидные, после деления полушаровидные, 6—30 мкм в диаметре. Клеточная стенка многослойная, содержит мурамовую кислоту. Ядер и других клеточных органелл, окруженных оболочками, нет. ДНК находится в нуклеоплазматическом районе. Размер генома того же порядка, что и у синезеленых водорослей. Тилакоиды располагаются парами, нередко до 20 вместе. Фикобилисом и фикобилинов нет. Присутствуют хлорофиллы *a* и *b*. Есть каротиноиды. Газовые вакуоли не обнаружены. Найдены образования, сходные с полиэдральными тельцами синезеленых водорослей и бактерий. При изучении с помощью светового микроскопа содержимое клеток кажется гомогенным или содержащим центральное тело, внешне напоминающее вакуоль.

Описан пока один вид рода *Prochloron* — *P. didemni* (Lewin) Lewin (= *Synechocystis didemni* Lewin [531]) — симбионт асцидий рода *Didemnum* (клетки 8—14, редко 20 мкм в диаметре), но вероятно существование в природе большего числа видов, отличающихся, по-видимому, по размерам клеток, их ультратонкому строению, содержанию хлорофилла *b*, а также по некоторым геносистематическим и экологическим признакам.

Относительно с х о д с т в а прохлорон с другими организмами нет единого мнения. Первоначально представителей рода *Prochloron* относили к «зоохлорелле», затем к синезеленым водорослям (*Synechocystis didemni* Lewin [531, 538]), а с 1976 г. — к особому отделу *Prochlorophyta* Lewin, установление которого, однако, некоторым авторам кажется преждевременным, что связано с различием во взглядах на принципы выделения отделов водорослей. Прокариотические зеленые водоросли несут черты разных групп организмов. Прокариотическое строение клетки роднит их с бактериями. Тот же признак и способность к выделению кислорода в процессе фотосинтеза (оксигенный фотосинтез) сближает с синезелеными водорослями. Наличие хлорофилла *b* при отсутствии фикобилинов — с зелеными эукариотическими водорослями и высшими растениями. Решение вопроса о самостоятельности отдела *Prochlorophyta* зависит от того, каким признакам будет придан больший таксономический вес.

Промежуточные черты в строении и физиолого-биохимических особенностях клеток прокариотических зеленых водорослей уже дали основание для выдвижения разных, нередко альтернативных, филогенетических гипотез, касающихся происхождения и вероятных путей дальнейшей

эволюции *Prochlorophyta*. Допускают, например, что они могли произойти от синезеленых водорослей в результате потери фикобилинов и приобретения хлорофилла *b*. Другие исследователи считают, что историческое становление *Prochlorophyta* шло параллельно со становлением отдела *Suaporphyta*, и выводят прокариотические зеленые водоросли из каких-то фотосинтезирующих бактерий. Одни авторы рассматривают прокариотические зеленые водоросли как промежуточное звено на пути развития эукариотических водорослей из синезеленых. Другие (исходя из положений теории симбиогенеза) считают древних *Prochlorophyta* вероятными предками хлоропластов высших растений, которые могли возникнуть в результате внедрения прокариотических зеленых водорослей в клетки неспособного к фотосинтезу хозяина. Не исключено, что среди докембрийских ископаемых остатков, отнесенных к *Suaporphyta*, содержатся и остатки прокариотических зеленых водорослей. Так или иначе, но *Prochlorophyta* наиболее интересны именно с позиций решения проблемы эволюционного происхождения эукариотической растительной клетки. Вероятно, в связи с этим число публикаций, посвященных роду *Prochloron*, все возрастает [255, 534—537, 625 и др.].

ЭУКАРИОТИЧЕСКИЕ ВОДОРОСЛИ

10. ОТДЕЛ 1. ЭВГЛЕНОВЫЕ ВОДОРОСЛИ — EUGLENOPHYTA

Эвгленовые водоросли представляют собой высокоорганизованную своеобразную группу низших растений, стоящую на границе растительного и животного мира и поэтому названную еще в XIX ст. *порубежниками*. Отдел объединяет свыше 900 видов микроскопических одноклеточных, преимущественно жгутиковых, эукариотических водорослей зеленого, редко красного цвета. Имеется много бесцветных форм. Представители этого отдела характеризуются следующими признаками.

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

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

3. На переднем конце клетки имеется мешковидное углубление называемое глоткой, в расширенную часть которой — резервуар — изливается содержимое сократительных вакуолей.

4. Форма клеток довольно разнообразна, но наиболее распространенной считается веретеновидная или, как ее часто называют, эвгленообразная.

5. Основным запасным веществом является особый тип полисахарида — *парамилон* — который концентрируется вокруг пиреноида или образуется непосредственно в протоплазме.

6. Стигма, или глазок, расположена на переднем конце клетки вблизи жгутикового аппарата, образуется вне хлоропласта и состоит из разных по величине глобул, расположенных рядами по 3—5 в каждом; глобулы обособлены друг от друга тонкой мембраной.

7. Ядро крупное, хромосомного типа, окружено двойной мембраной с порами. Нуклеоплазма содержит хроматин и одно или несколько ядрышек. Они фельген-отрицательны и содержат РНК.

8. Митоз особого типа — *эвгленомитоз*.

9. Каждый хлоропласт имеет трехслойную мембрану, ламеллярная система группируется в пачки, по 3 плотно прилегающих диска в каждой [440, 528].

10. Типы питания: автотрофное, мезотрофное, гетеротрофное, что обуславливает наличие значительного числа бесцветных форм.

11. Размножение путем продольного деления. Цитокинез осуществляется перетяжкой при участии плазмалеммы и относится к самому простому типу.

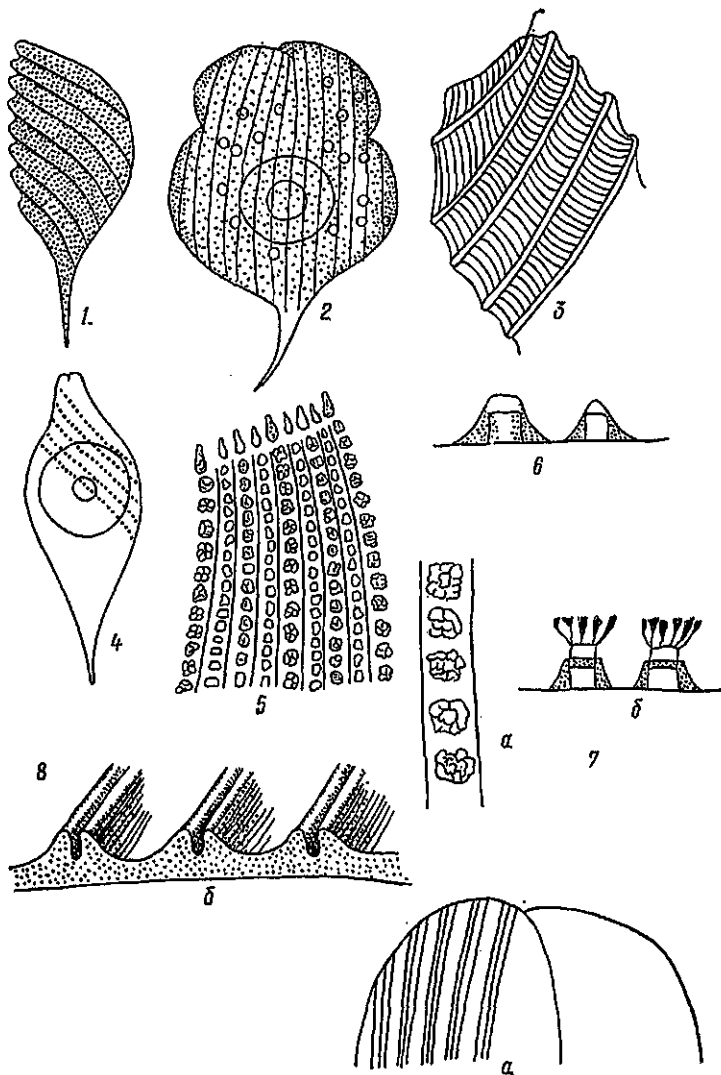


Рис. 10.1. Структура пелликулы эвгленовых водорослей:

1 — спиральные штрихи; 2 — продольные штрихи; 3 — ребра с поперечными полосами между ними; 4 — ряды бородавочек; 5—7 — скульптура *Euglena spirogyta* Ehr. var. *fusca* Klebs (6 — простые бугорки, продольный срез; 7 — сложные бугорки, вид сверху (а) и сбоку (б)); 8 — строение штрихов *Phacus curvicauda* Swir. (а — вид сверху, б — в проекции)

12. Преимущественно пресноводные формы, довольно широко распространенные особенно в водоемах замедленного стока

И н д и д ы эвгленовых водорослей имеют разнообразную форму тела: шаровидную, эллипсоидную, яйцевидную, веретенovidную, ланцетовидную, игловидную, цилиндрическую, трапециевидную, ромбическую, фляжковидную, мешковидную и т. д. Многие клетки скручены или серповидно изогнутые, иногда с разными выростами (килями, гребнями, ребрами). На поперечном срезе клетки округлые, четырехугольные, 3—4—6-килевые, нередко в той или иной степени уплощенные. Для большинства клеток характерна билатеральная симметрия. Жгутиковое отверстие находится или точно посередине переднего конца или сдвинуто в сторону от продольной оси. Поэтому та сторона, на которой находится жгутиковое отверстие, называется брюшной, противоположная ей — спинной.

Размеры к л е т о к сильно варьируют у видов разных родов. Среди бесцветных эвгленовых наиболее крупными размерами отличаются виды родов *Cyclidiopsis* Korsch., *Peranema* Duj., *Heteronema* Duj. em. Stein, наиболее мелкие клетки наблюдаются у родов *Petalomonas* Stein, *Notosolenus* Stokes em. Skuja, *Scytomonas* Stein, *Entosiphon* Stein, *Urceolus* Mereschk., *Rhabdomonas* Fres., *Astasia* Ehr. em. Duj. [15, 16, 39, 258, 259, 277].

Пелликула обычно штриховатая, толщиной до 70 нм. Штриховка бывает самая разнообразная — от мелких точек до ребер (рис. 10.1). Штрихи вместе с пелликулой выполняют защитную и опорную функции. Наклон штрихов отражает направление и степень скрученности клеток. Этот признак некоторые авторы используют в качестве таксономического.

Под пелликулой у многих видов в наружных слоях протоплазмы располагаются слизеносные тельца — мелкие, наполненные слизью вакуоли, открывающиеся наружу порами в области штрихов. По форме они шаровидные, веретенovidные, иногда палочковидные, легко обнаруживаются с помощью прижизненной окраски (нейтральным красным, крезил-блauer).

У некоторых бесцветных форм эвгленовых в субпелликулярном слое обнаружены *трихоцисты* (своеобразные стрекательные структуры). Они бывают трубчатые, веретенovidные или напоминающие по форме песочные часы. Сведений о механизме выстреливания трихоцист в литературе нет.

Образование минеральных домиков, характерных для родов *Trachelomonas*, *Strombomonas* и *Ascoglena* Stein, связано с размножением монад. Их формирование начинается вскоре после выхода монады из отверстия старого домика. Выскользнувшая монада, вначале вытянутая в длину, некоторое время свободно плавает, затем округляется и выделяет вокруг себя нежную бесцветную оболочку, которая постепенно утолщается, буреет и приобретает соответствующую орнаментацию. Домики бывают самой разнообразной формы. Как правило, они имеют радиальную симметрию, на поперечном срезе округлые, иногда сжатые. Жгутиковое отверстие представляет собой крупную пору, снабженную валикообразным утолщением или выростами в форме зубцов или сплошной трубки, называемой *горлышком*, или *воротничком* (рис. 10.2). Наличие или отсутствие воротничка, его форма, величина, изогнутость имеет таксономическое значение. Домики редко бывают гладкие. Обычно они в той или иной мере орнаментированы.

Количество и длина жгутиков у представителей разных родов эвгленовых сильно варьируют. Виды рода *Eutreptia* имеют 2 почти одинаковых по длине жгутика, родов *Eutreptiella* Da Cunha и *Distigma* Ehr. — 2 неравных жгутика, из которых один длинный (основной) и второй короткий (дополнительный). У родов *Euglena*, *Phacus*, *Trachelomonas*, *Leposinclis* и других короткий жгутик более тонкий [525], не выходит из глотки и соединяется с длинным жгутиком на уровне стигмы. Наружная часть длинного жгутика часто сбрасывается. Жгутик покрыт очень тонкими и длинными волосками — мастигонемой — разной длины (рис. 10.3). Есть виды вообще не образую-

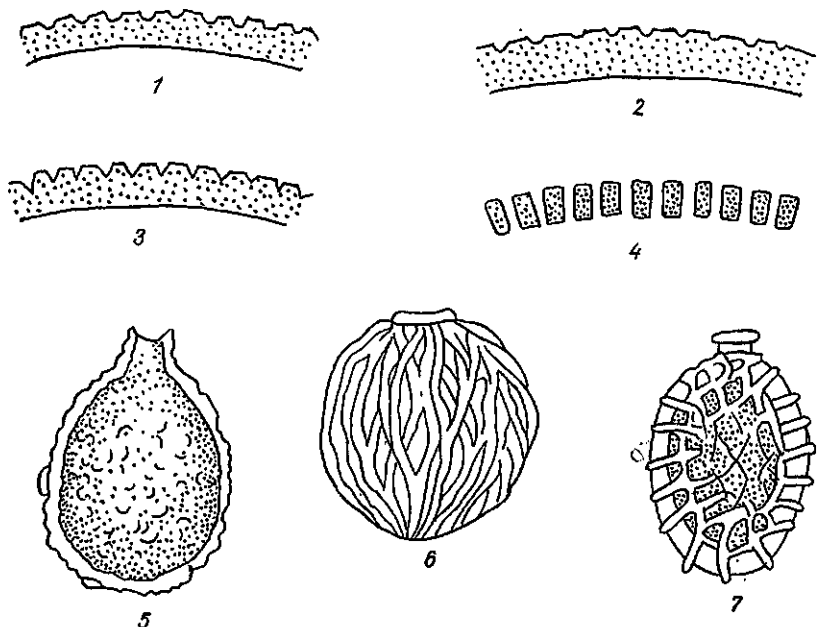


Рис. 10.2. Структура домиков эвгленовых водорослей:

1—4 — стенки домиков в поперечном разрезе (1, 2 — с точечными утолщениями и мелкими углублениями, 3 — со скрибулированной поверхностью, 4 — со сквозными порами); 5—7 — поверхность домиков (5 — морщинистая; 6 — полосатая, 7 — сетчатая)

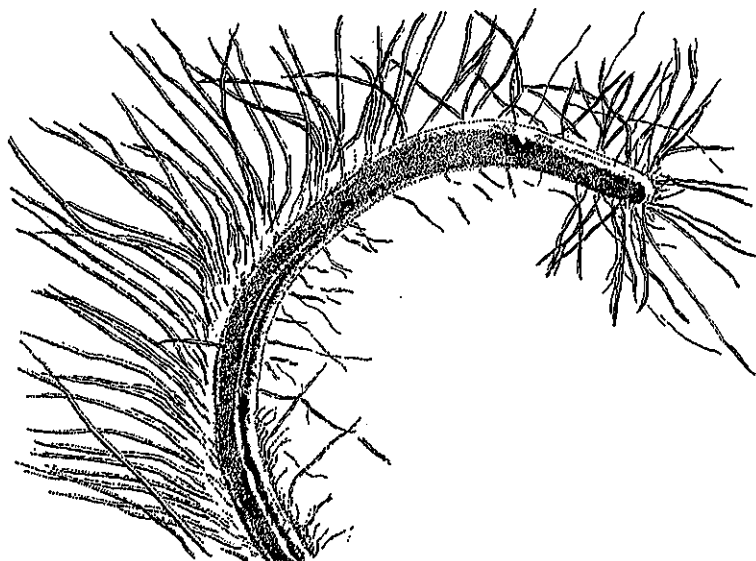


Рис. 10.3. Дистальный конец жгутика *Euglena spirogyra* Ehrh, с мастигонемой

шие жгутик (безжгутиковые эвглени). Подробно строение жгутиков и других органелл клетки изложено в разделе 1.2.2. Следует указать, что корешковая система жгутиков эвгленовых водорослей отличается однородностью, поскольку представлена тремя микротрубочковыми корешками, отходящими от двух параллельно расположенных кинетосом. Они выстилают стенки жгутикового резервуара и направлены в переднюю часть клетки. Корешки, идущие в глубь клетки или к ядру, у эвгленовых не обнаружены.

Особенностью *митоза* является то, что при делении ядра ядрышко делится как отдельная структура, ядерная оболочка при этом сохраняется. Ядрышко хорошо красится гематоксилином, но не дает реакции по Фельгену.

Аппарат Гольджи у эвгленовых состоит из плоских цистерн, плотно прилегающих друг к другу, расположенных группами. На одном или обоих концах цистерн имеются отростки в виде пузырьков (рис. 10.4) [439, 593, 605]. Обычно он расположен в непосредственной близости от глотки. Его функции связаны с секреторной деятельностью клетки.

Митохондрии сравнительно крупные, часто овальной формы, размеры их колеблются в широком диапазоне (рис. 10.5). Их число варьирует в зависимости от возраста клетки и ее функционального состояния. Располагаются они обычно по периферии клетки. Эти органеллы окружены двойной мембраной: наружная гладкая, сплошная, внутренняя образует выросты или кристы, обращенные в гомогенный матрикс. Кристы обычно пластинчатые и расположены перпендикулярно продольной оси митохондрий.

Эндоплазматический ретикулум представляет собой систему канальцев, которые местами расширяются, образуя цистерны или пузырьки, окруженные мембранами (гладкой и шероховатой), несущей рибосомы. Он принимает участие в перемещении и распределении различных веществ в клетке.

Микротрубочки представляют собой очень динамичные клеточные структуры, то появляющиеся, то исчезающие, перемещающиеся, увеличивающиеся или уменьшающиеся в числе. Чаще всего они сосредоточены на периферии клетки, вокруг стигмы [688], в области глотки, у основания жгутиков [524, 609, 640].

Зеленая окраска хлоропласта обусловлена присутствием хлорофиллов *a* и *b*. Снаружи хлоропласт окружен каналом эндоплазматического ретикулума. По форме хлоропласты эвгленовых довольно разнообразны (рис. 10.6): дисковидные, чечевицеобразные, пластинчатые, лентовидные, звездчатые, лопастно-рассеченные [15, 16, 39]. Число их колеблется от 1—2 до многих. Некоторые виды рода *Euglena* (*E. sanguinea* Ehrh., *E. haematodes* (Ehrh.) Lemm.) вырабатывают большое количество внепластидного пигмента красного цвета, не принимающего участия в фотосинтезе и являющегося, видимо, лишь ширмой, изменяющей интенсивность и качество света, падающего на хлоропласты.

В хлоропластах у большинства эвгленовых обнаружены более плотные образования — *пиреноиды*, в которых помимо ферментов обнаружены следы ДНК, РНК и даже хлорофилла. Пиреноиды обычно окружены сильно преломляющей свет обкладкой, в образовании которой принимает участие парамилон. Он окружает пиреноид в виде двух скорлупок, отчего такие пиреноиды получили название двускорлупчатых. Иногда встречаются односторонне скорлупчатые пиреноиды. Изредка пиреноиды не имеют обкладки и в таком случае называются голыми. Имеются еще внутренние пиреноиды (см. рис. 10.6). Они сильно выступают со стороны хлоропласта, обращенной внутрь клетки, а парамилон на них откладывается в виде узких колпачков или наперстков.

Полисахарид парамилон откладывается в клетке в виде зерен различной формы и величины. Он состоит из остатков глюкозы, соединенных β -1,3-связью [377, 440, 442, 515]. При гидролизе парамилона образуется глюкоза.

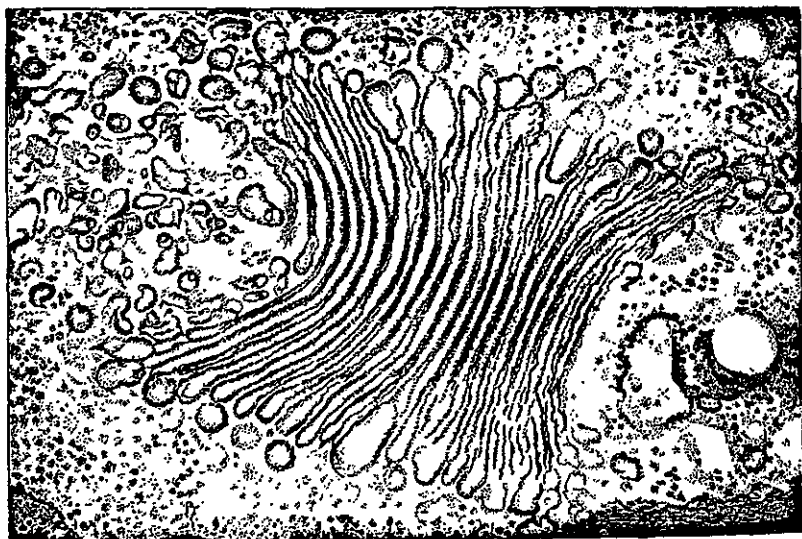


Рис. 10.4. Аппарат Гольджи *Euglena spirogyra* Ehrh.

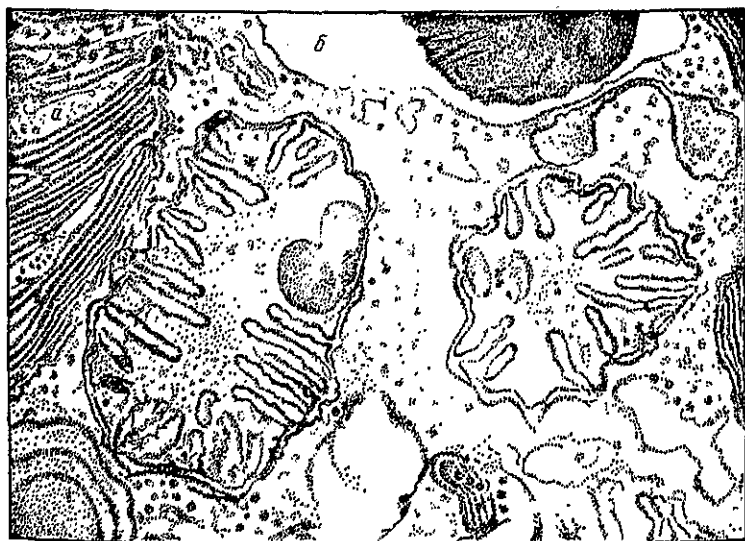


Рис. 10.5. Митохондрии *Euglena spirogyra* Ehrh. в поперечном разрезе: а — хлоропласт, б — фосфолипидный пузырек

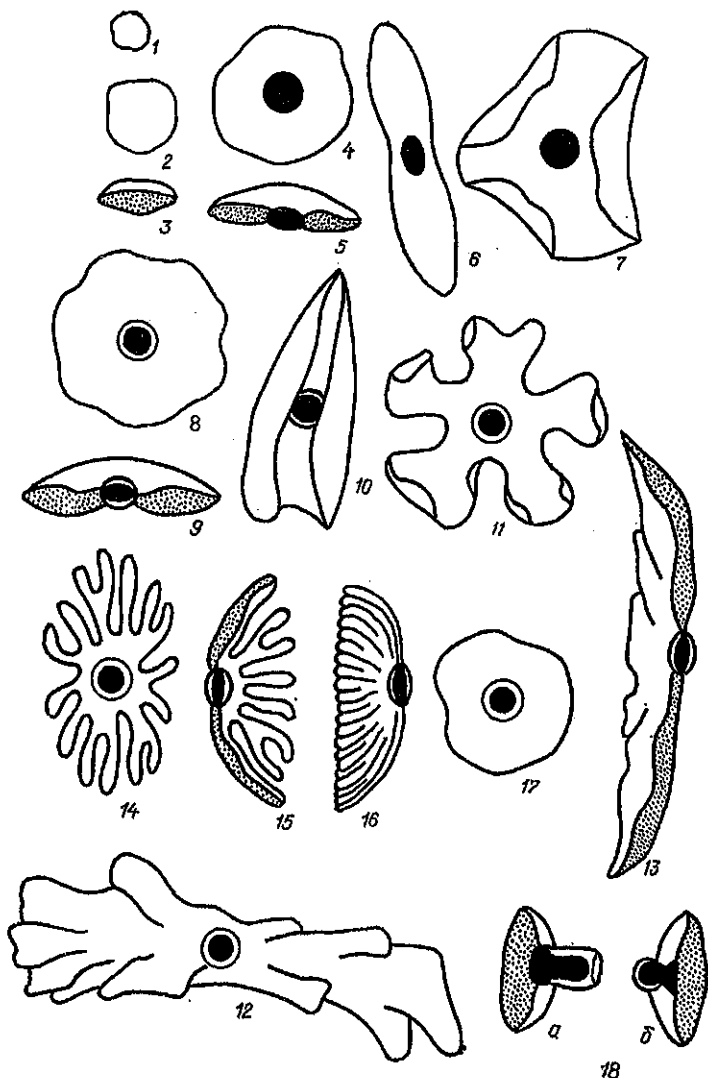


Рис. 10.6. Хлоропласты эвгленовых водорослей

1, 2 — дисковидные; 3 — чечевичеобразные; 4—7 — с голыми пиреноидами; 8—10 — с двускорлупчатыми пиреноидами; 11—16 — лопастно-рассеченные с двускорлупчатыми пиреноидами; 17, 18 — с внутренними пиреноидами (17 — вид сверху, 18 — чечевичеобразный пиреноид с цилиндрическим (а) и сферическим (б) выступами)

С иодом он не дает цветной реакции. Зерна его разбухают при действии слабого раствора гидроксида калия и других щелочей.

Парамилон образуется на наружной стороне пиреноида в виде вогнутых скорлупок. Если хлоропласты лишены пиреноидов, парамилон откладывается в протоплазме. Непосредственно в протоплазме образуется парамилон и у бесцветных форм. Число зерен парамилона и их размеры в клетках эвгленовых может быть разным. Они бывают мелкими и многочисленными, или крупными от одного до нескольких (крупные зерна парамилона М. Шадефо [370] назвал *парамиллиями*). Мелкие зерна разбросаны в протоплазме беспорядочно, положение парамиллий строго локализовано. У одних видов они лежат посередине клетки, вдоль ее продольной оси, у других расположены по периферии. Считают, что парамилон, кроме энергетической функции, имеет определенное отношение к передвижению клеток.

Стигма присутствует у всех зеленых и отчасти у бесцветных эвгленовых. Она представляет собой густое скопление оранжево-красных липидных капелек, расположенных в одной плоскости [439, 701]. У эвгленовых стигма расположена на переднем конце клетки, вне хлоропласта, прилегая к спинной стороне глотки, обычно в месте перехода ее в глоточный канал (рис. 10.7). Ультраструктура стигмы и ее функции описаны во многих публикациях [397, 398, 506, 525, 688, 690, 692], а также в разделах 1.2.2 и 1.3.1. В состав стигмы входит до нескольких десятков разных по размеру пигментных глобул, которые располагаются рядами по 3—5 в каждом и обособляются друг от друга тонкой мембраной (см. рис. 10.7). Стигма такой организации свойственна только эвгленовым водорослям. В стигме обнаружены флавины, липиды, каротиноиды, β -каротин, эхиненон, криптоксантин и др. [344, 457, 479, 568, 689].

Фоторецептор, или *парафлагеллярное тело* [489] — особая светочувствительная органелла, напоминающая висючую слезу или пластинку с выростами и расположенная на жгутике на уровне стигмы (рис. 10.8). При сбрасывании наружной части жгутика фоторецептор остается. Обычно он наблюдается у тех эвгленид, которые имеют стигму. По своим функциям фоторецептор тесно связан со стигмой и жгутиками и играет определенную роль в движении эвгленовых.

На переднем конце клетки находится постоянная полость — *глотка*, с выводным отверстием наружу (см. рис. 10.8). Ее расширенная часть — *резервуар*, или *главная (сборная) вакуоль*, переходит в узкий выводной канал — *глоточный канал*. Та часть протоплазмы, которая прилегает к брюшной стороне резервуара, отличается зернистостью и способностью образовывать вакуоли. Первоначально возникают мелкие многочисленные вакуоли, которые затем последовательно сливаются в одну (иногда в две и больше) вакуоль, содержимое которой поступает в полость резервуара. В старых клетках нередко наблюдается одна крупная центральная вакуоль.

Размножение эвгленовых происходит путем *деления надвое* в подвижном или пальмеллевидном состоянии. Перед делением клетки обычно становятся неподвижными, сбрасывая наружную часть жгутика, и часто выделяют вокруг себя слой слизи. Разделению клетки предшествует деление ядра, образование нового жгутикового аппарата, деление хлоропластов, пиреноидов, стигмы. Деление подвижных особей происходит всегда продольно от переднего конца клетки, за исключением представителей рода *Colasium* Ehr., ведущих прикрепленный образ жизни, у которых этот процесс начинается со свободного морфологически заднего конца тела. У некоторых видов рода *Trachelomonas* плоскость деления монады часто не совпадает с продольной осью домика, а у видов рода *Phacus* деление клеток происходит в плоскости, параллельной сжатию. Поведение ядра при делении клеток у многих видов изучал Г. Лидейл [522, 526].

Имеются указания о наличии полового процесса у эвгленовых. Описан *гологамный половой процесс* у одного из представителей рода *Scytomonas*

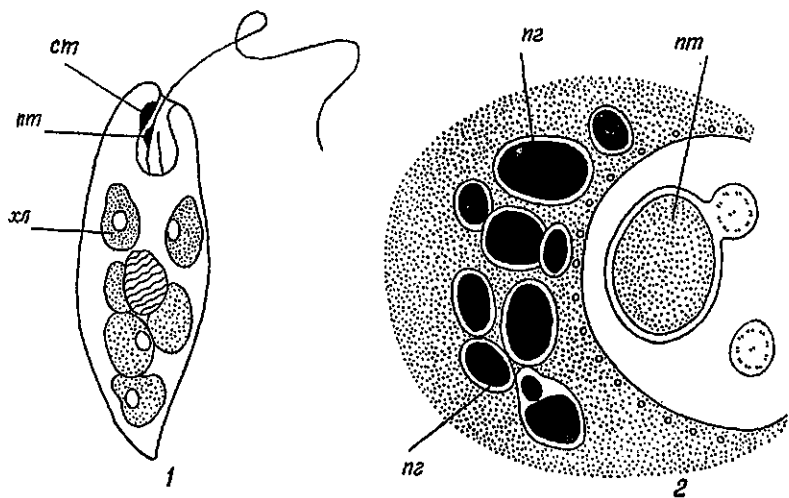


Рис. 10.7. Расположение стигмы в клетке эвгленовой водоросли (1) и ее строение (2):

ст — стигма; пм — парабазальное тело; хл — хлоропласт; пг — пигментные глобулы

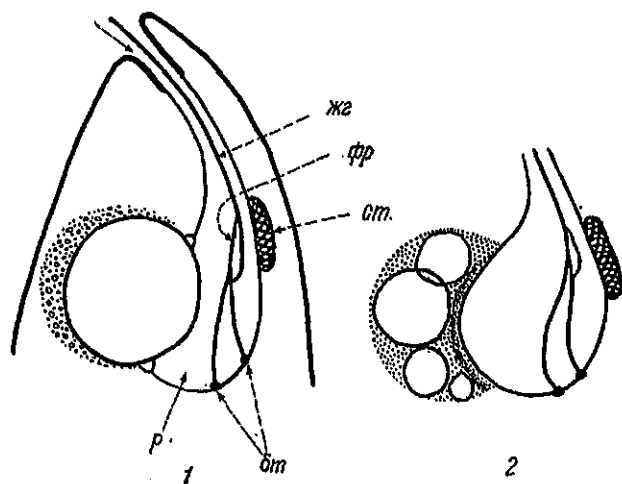


Рис. 10.8. Строение глотки эвгленовых водорослей:

1 — вакуоль перед опорожнением в полость резервуара (жг — жгуттик, фр — фоторецептор, ст — стигма, бт — базальные тела, р — резервуар); 2 — вакуоли перед слиянием

(= *Copromonas*) — *S. subtilis* Dobell [390] и у *Euglena* sp. Аутогамный половой процесс и последующий мейоз описан у *Phacus pygum* (Ehr.) Stein [516, 523]. Однако эти сведения явно недостаточны для того, чтобы считать данные, приведенные в упомянутых выше работах вполне достоверными. Пока что можно утверждать, что половой процесс, известный у эвгленовых, не является характерной чертой их цикла развития.

Ц и к л р а з в и т и я у эвгленовых водорослей имеет две основные формы. Большинство представителей обычно вегетирует в двух состояниях — подвижном и временно неподвижном, пальмеллевидном. В состоянии пальмеллы клетки округлой формы лишены жгутиков, но стигма при этом сохраняется. Покоящиеся стадии у таких эвгленовых представлены округлыми клетками с толстой, иногда слоистой оболочкой, из которой при благоприятных условиях возникает одна вегетативная клетка. У других эвгленовых, особенно у всех неметаболических видов имеется лишь подвижная стадия. В состоянии покоя они сохраняют форму вегетативных клеток, хотя часто сбрасывают жгутик, утолщают оболочки и переполняются парамилоном.

В цикле развития некоторых представителей рода *Colasium* наблюдается сезонная смена морфологических форм развития — *цикломорфоз*. Так, *C. libellae* Ros. et Wil. в весенне-осенний период представлен свободно живущими одноклеточными жгутиковыми или колониями из нескольких клеток, сидящих на стебельке. С наступлением зимы клетки *C. libellae* проникают в прямую кишку личинок некоторых стрекоз и существуют там в пальмеллевидном состоянии в виде скоплений неподвижных клеток, окруженных слоем слизи. Весной когда личинки поднимаются в верхние теплые слои воды, клетки *C. libellae* выходят наружу и начинают самостоятельно вегетировать.

П р о и с х о ж д е н и е эвгленовых и их ф и л о г е н е т и ч е с к и е с в я з и трактуется по-разному. Еще со времен Ф. Штейна высказывалось предположение о возможности общего происхождения эвгленовых и зеленых водорослей. В качестве основного доказательства родства этих групп организмов принимали наличие пигментации (хлорофиллов *a* и *b*). На этом основании эти две группы водорослей связывают и даже объединяют в один отдел зеленых водорослей [32, 375, 509].

Некоторые ученые, основываясь на таких признаках, как отсутствие полового процесса, наличие большого числа гетеротрофных форм, отложенные запасных продуктов вне пластид и наличие глотки, относят эвгленовые водоросли вместе с *Cryptophyceae*, *Dinophyceae* и *Raphidophyceae* к отделу *Chromophycophyta* [370, 371]. Существуют представления о родственных связях эвгленовых с рафидофитовыми [65, 257, 529, 626]. Однако эта точка зрения имеет много противников (А. Пашер, Ф. Фрич, Г. Прескотт, А. Холланд, Х. Скуя, Б. Фотт, Я. Миньо, Д. К. Зеров).

По нашему мнению наличие ряда специфических признаков у эвгленовых не позволяет тесно связывать или объединять их с другими отделами водорослей. Так, от зеленых водорослей эвгленовые резко отличаются протеиносодержащей пелликулой, наличием глотки, слизистых телец, внепластидного запасного продукта парамилона, составом каротиноидов, особенностями строения и митотического деления ядра, уникальным строением стигмы, особой структурой хлоропласта. С криптофитовыми водорослями эвгленовые действительно близки по некоторым признакам, но и резко отличаются от них составом пигментов и химической природой запасных продуктов, строением стигмы, хлоропластов, организацией клеточного покрова [39]. О несомненности объединения эвгленовых с динофитовыми свидетельствуют различия в пигментном составе, отличия в строении ядерного аппарата, а также наличие у динофитовых особого типа вакуолей (пузул), стигмы, клеточного покрова в виде теки, сложно организованных стрекательных структур.

Что касается объединения эвгленовых с рафидофитовыми, то правильнее было бы рассматривать рафидофитовые как небольшую самостоятельную филу [8, 17, 120, 595]. Сравнительное изучение ультраструктуры клеток эвгленовых и рафидофитовых убедительно показало, что рафидофитовые имеют ряд своеобразных признаков, не позволяющих объединять их в один отдел с эвгленовыми [553]. Это в первую очередь касается строения ядерного и вакуолярного аппаратов, структуры клеточного покрова, состава пигментов и продуктов ассимиляции.

Современные эвгленовые, хотя и представлены одноклеточными формами, являются довольно высокоорганизованными и сложными организмами по сравнению с теми древними примитивными формами, от которых они ведут свое происхождение. Предполагают, что гипотетическими предками эвгленовых были сильно метаболические эвгленовые гетеротрофы, эволюция которых шла в двух основных направлениях [12, 15]. Одно из них вследствие дальнейшего развития и усовершенствования организации клеток в результате симбиогенного приобретения хлоропластов привело к становлению современных представителей (фототрофных и сапрофитных) порядка Euglenales. Вторая линия развивалась по пути специализации примитивных гетеротрофов, связанному с реорганизацией воспринимающего аппарата, что привело к возникновению первичных голозойных форм с узкоспециализированным типом питания, из которых образовались высокоорганизованные современные представители порядка Peranematales.

В основу современной систематики эвгленовых положены следующие основные критерии: тип питания, число жгутиков, степень морфологической дифференциации тела, наличие или отсутствие палочковой органеллы, степень метаболизма. На основании этих признаков в отделе Euglenophyta выделен один класс Euglenophyceae, содержащий три порядка Euglenales, Peranematales, Euglenomorphales [8, 16, 39].

Роль в природе эвгленовых водорослей определяется их довольно широким распространением. Они встречаются в самых разнообразных местообитаниях — от небольших водоемов с различной степенью загрязнения до крупных рек и водохранилищ. Эвгленовые — обитатели преимущественно пресных вод. Большинство из них развивается в поверхностных или придонных слоях воды. Некоторые виды приспособились к ползанию по дну. Среди эвгленовых встречаются и такие, которые образуют на поверхности воды нейстонные пленки зеленого, желто-зеленого, бурого, кирпично-красного цвета [18]. Некоторые бесцветные формы обнаружены в почвах на глубине 8—25 см в довольно значительном количестве (почти 100 штук в 1 г почвы). Некоторые виды (род *Colacium*) ведут прикрепленный образ жизни на различных зоопланктонах. Среди эвгленовых обнаружены и паразитические формы, живущие в кишечниках олигохет, нематод, колепид, амфибий, на жабрах рыб. Эвгленовые нередко поражаются различными паразитами (*Sphaerita*, *Pseudosphaerita*, *Polyphagus*).

Эти водоросли интенсивно развиваются в водоемах замедленного стока с умеренной минерализацией (100—700 мг/л) и повышенным содержанием органических веществ и биогенных элементов [6, 9—11, 13, 14, 18, 38]. Они могут развиваться в условиях значительных колебаний температурного режима (0—27 °C) и pH среды (3,0—8,9), однако максимум вегетации обычно наблюдается при температуре воды 20—27 °C, pH 6,0—7,0. При уменьшении уровня воды в пересыхающих в летний период эфемерных водоемах обеднение видового состава эвгленовых происходит в первую очередь за счет бесцветных форм. Установлено, что значительное число фототрофных эвгленовых отличается широкой экологической амплитудой и повсеместным распространением.

Хозяйственное значение эвгленовых определяется способностью некоторых из них к миксотрофному питанию, что обеспечивает их участие в самоочищении пресных вод и в доочистке сточных вод различ-

ных предприятий. Изучение этих организмов интересно в теоретическом и практическом отношении. Их используют как удобный модельный объект при разработке вопросов физиологии, биохимии, генетики и цитологии клетки, а также при решении некоторых общепроцессуальных проблем. Ряд видов используется как биологические индикаторы загрязнения водоемов бытовыми органическими веществами в системе экологического мониторинга. Отдельных представителей эвгленовых применяют в медицинской практике как модельные объекты для выяснения действия различных антибиотиков, гербицидов, гибберелинов, для количественного определения в среде витамина B_{12} и т. д. Довольно заметно участие эвгленовых водорослей в формировании пищевых звеньев в водоемах. В общем, в настоящее время эвгленовые изучаются как существенный компонент альгоценозов. Исследование химического состава эвгленовых показало довольно высокое содержание в них белков, витаминов и других биологически активных веществ, что небезынтересно с точки зрения их изучения и использования в практике народного хозяйства.

10.1. Класс 1. Эвгленовые — Euglenophyceae

10.1.1. Порядок 1. Эвгленовые — Euglenales

Организмы с хлоропластами или без них, питающиеся фотоавтотрофно, миксотрофно или сапрофитно. Некоторые являются паразитами или симбионтами животных. Голозойно питаются только представители рода *Euglenopsis* Klebs. Клетки разнообразной формы, метаболитные или неметаболитные, некоторые представители живут в домиках. Стигма имеется или отсутствует, наружный жгутик 1 или 2. П р о д у к т а с с и м и л я ц и и — парамилон в виде мелких или крупных (парамилий) зерен.

Плавают с помощью жгутиков, подвижных на всем протяжении, реже ползают, благодаря метаболитическим изгибам тела. Некоторые виды вегетируют в неподвижном пальмеллевидном состоянии и образуют покоящиеся стадии, а некоторые ведут прикрепленный образ жизни, образуя временную жгутиковую стадию.

Порядок *Euglenales* насчитывает 44 рода и более 900 видов, распространение которых связано главным образом с пресными водами. К порядку относятся 3 семейства: *Eutreptiaceae*, *Euglenaceae* и *Menoidiaceae*. Семейство *Eutreptiaceae* включает роды: *Eutreptia* Perty, *Eutreptiella* Da Cunha, *Distigma* Ehr., *Distigmopsis* Holl. Семейство *Euglenaceae* включает роды: *Trachelomonas* Ehr., *Strombomonas* Defl., *Euglena* Ehr., *Lepocinclis* Perty, *Phacus* Duj., *Cryptoglana* Ehr., *Ascoglana* Stein, *Colacium* Fhr., *Khawkinia* Jahn et McKibben, *Astasia* Ehr. em. Duj., *Cyclidiopsis* Korsch., *Euglenopsis* Klebs. К семейству *Menoidiaceae* относятся 3 рода: *Gyropaigne* Skuja, *Rhabdomonas* Fres., *Menidium* Perty (рис. 10.9).

10.1.2. Порядок 2. Перанемовые — Peranematales

Бесцветные организмы, лишенные хлоропластов и питающиеся преимущественно голозойно. Клетки разнообразной формы, билатеральные или асимметричные, на поперечном срезе более или менее сжатые, метаболитные или неметаболитные. Пелликула нередко с ребрами или киллями. Строение глотки и вакуоли как у порядка *Euglenales*. Около глотки у ряда видов расположено вспомогательное образование для заглатывания пищи — *палочковидная органелла*. Стигма отсутствует. П р о д у к т а с с и м и л я ц и и — парамилон, масло. Жгутиков 2, отличающихся длиной, толщиной и направ-

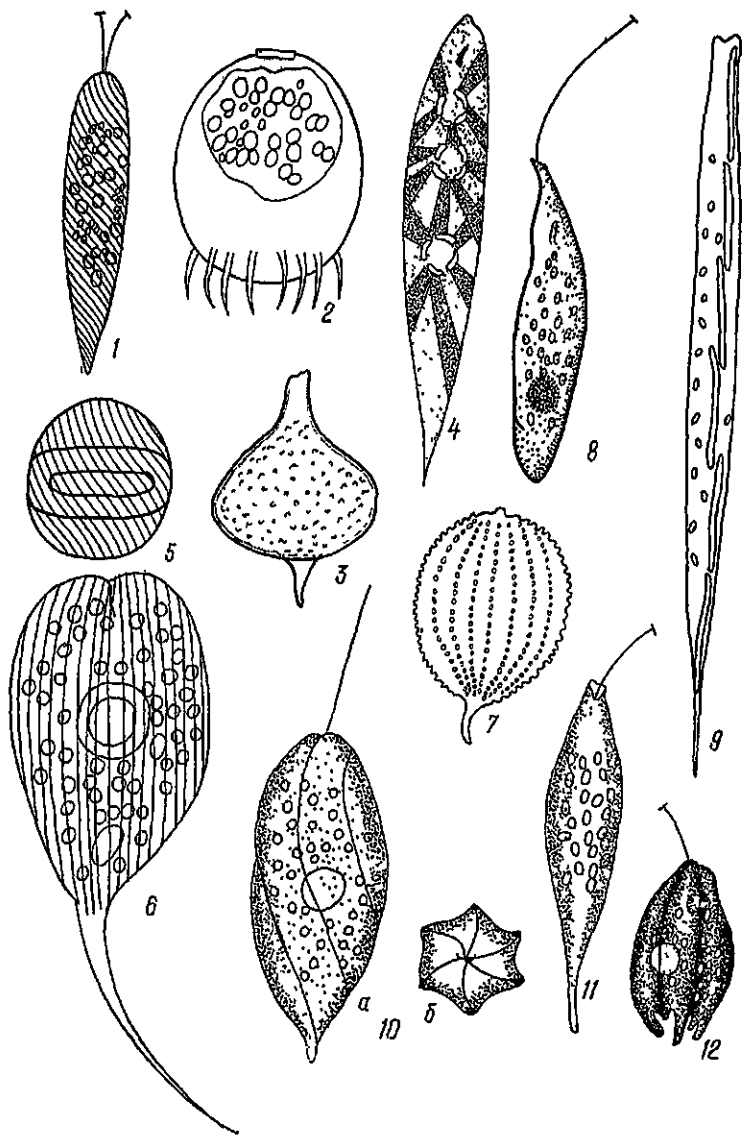


Рис. 10.9. Эвгленовые водоросли:

1 — *Eutreptia lanovii* Steuer; 2 — *Trachelomonas armata* (Ehr.) Stein var. *armata*;
 3 — *Strombomonas treubii* (Wolosz.) Defl. var. *treubii*; 4 — *Euglena geniculata* Duj-
 em. Schmitz var. *geniculata*; 5 — *Lepocinclis globula* Perty; 6 — *Phacus longicauda*
 (Ehr.) Duj.; 7 — *Phacus monilatus* Stokes var. *monilatus*; 8 — *Peranema deflexum*
 Skuja; 9 — *Cyclidiopsis acus* Korsch.; 10 — *Gyroplagne intermedia* Assaul (a — вид
 клетки сбоку, б — вид сверху); 11 — *Astasia skadowskii* Korsch.; 12 — *Petalomonas*
irregularis Skuja

лением при движении клетки. Преимущественно ползающие или скользящие по субстрату, реже плавающие виды.

Известно 13 родов, более 170 видов, обитающих в пресных, редко в солоноватых водах, богатых органическими веществами; некоторые предпочитают торфянистые, со стоячей водой, богатые растительными остатками водоемы.

Порядок включает 2 семейства: *Paganemataceae* и *Petalomonadaceae*. К первому семейству относятся роды: *Paganema* Duj., *Heteronema* Duj., *Dinematomonas* Silva, *Jenningsia* Schaeffer, *Urceolus* Mereschk., *Anisoneema* Duj., *Entosophon* Stein. Ко второму семейству относятся роды: *Petalomonas* Stein, *Sphenomonas* Stein, *Tropidoscyphus* Stein, *Marsuplogaster* Schew, *Notosolenus* Stokes, *Scytomonas* Stein. (см. рис. 10.9).

10.1.3. Порядок 3. Эвгленоморфовые — *Euglenomorphales*

Паразиты, живущие в кишечниках олигохет, нематод, копепоид, плоских червей, амфибий, на жабрах рыб. Клетки разнообразной формы, большая часть их живет внутри тела хозяина в безжгутиковом состоянии. Жгутики в числе 1—7 появляются только после высвобождения паразита из тела хозяина.

Порядок включает 1 одноименное семейство и свыше 100 видов паразитных эвгленовых. Наиболее известны виды родов *Euglenomorpha* Wen., *Hegneria* Brumpt et Lav., паразитные формы рода *Astasia* Ehr. em. Duj. и др. (см. рис. 10.9).

11. ОТДЕЛ 2. ДИНОФИТОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ — *DINOPHYTA* (*DINOPHYCEAE*, *PYRRHOPHYTA*, *PYRRHOPHYSCOPHYTA*, *PERIDINEAE*)

Динофитовые — преимущественно одноклеточные с монадным типом структуры, но некоторые из них имеют амебодную, пальмеллоидную, коккоидную или нитчатую структуру. В настоящее время известно около 300 видов, обитающих в пресных и морских водах. Клетки обычно окрашены в темно-бурый, красный, иногда в желтый или желто-зеленый цвет, имеются также бесцветные формы.

Индивиды характеризуются разнообразной формой тела, среди которой преобладает шаровидная, эллипсоидная, яйцевидная, реже обратнойяйцевидная, грушевидная, обратнотрушевидная, некоторые виды имеют форму тела в виде полумесяца или пирамиды. Жгутиковые организмы и стадии отличаются дорсивентральным телом, с бороздками или без них (рис. 11.1). Тело обычно уплощенное, в поперечном сечении эллипсоидное или в виде пластинки. Изредка встречаются виды с неуплощенным округлым телом.

Размеры тела динофитовых колеблются в пределах от 6 (*Atelodinium microsporium*) до 1500 мкм (*Noctiluca millaris* Cienk.). Среди пресноводных представителей наибольших размеров достигают виды рода *Ceratium* Schrank — до 450 мкм. Максимальных размеров в пределах каждого вида достигают клетки перед делением или образованием цист.

Клеточный покров у наиболее примитивных форм представлен гладким тонким и нежным *перипластом* (шаровидные формы). Преимущественное большинство динофитовых покрыты *текой*, часто образующей *панцирь* (рис. 11.2; 11.3). Он состоит из трех основных частей: верхней — *эпивальвы*, нижней — *гиповальвы* и средней — *полюса*, соединяющего обе части в сплошной панцирь. Эпивальва и гиповальва состоят из пластинок и щитков, со-

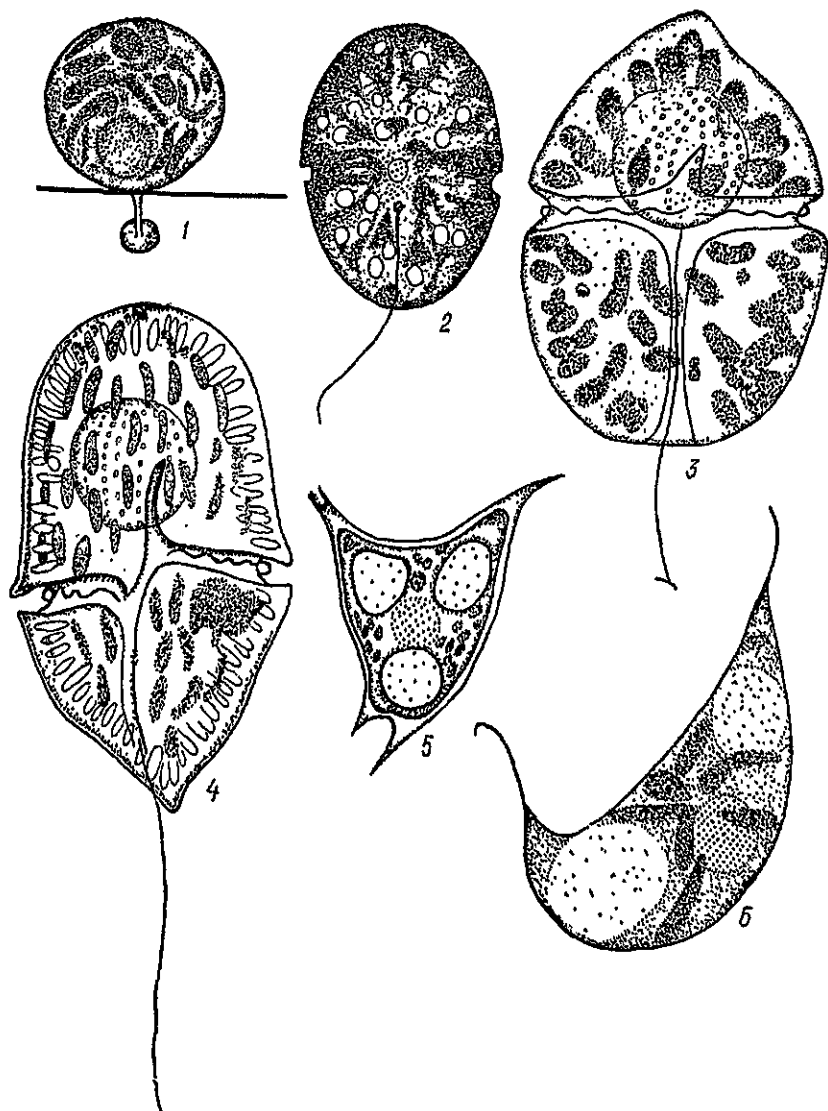


Рис. 11.1. Форма тела динофитовых водорослей:

1 — шаровидная (*Stylodinium sphaera* Pasch.); 2 — эллипсоидная (*Glenodinium steinii* Lemm.); 3 — ялцевидная (*Gymnodinium aeruginosum* Stein); 4 — обратно-ялцевидная (*G. fuscum* (Ehr.) Stein); 5 — тетраэдрическая (*Tetradinium javanicum* Klebs); 6 — в виде полумесяца (*Cystodinium steinii* Klebs)

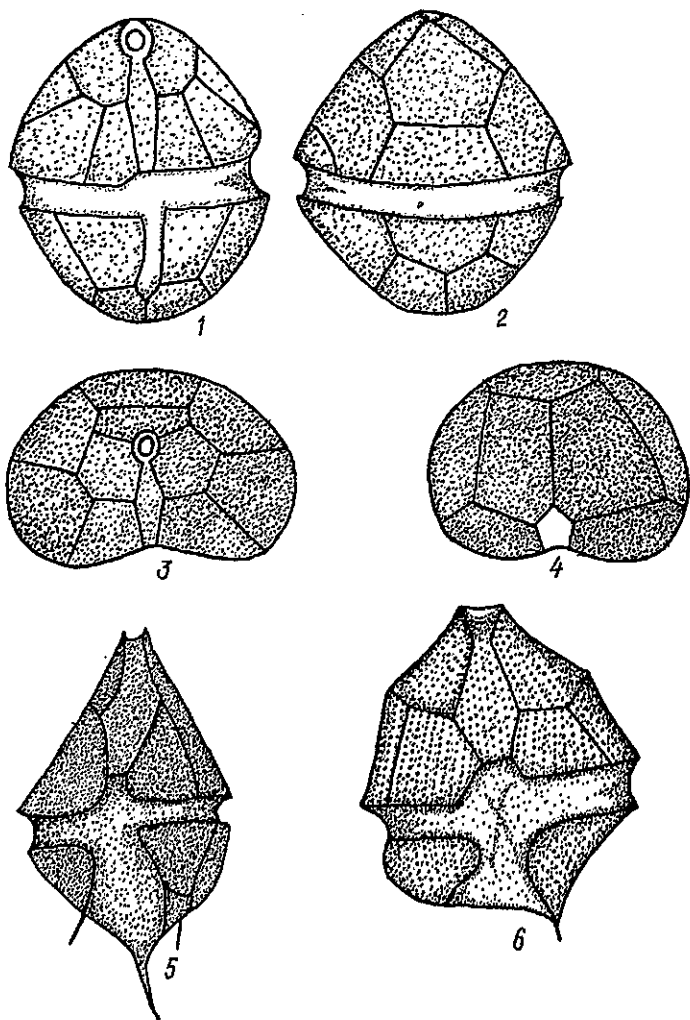


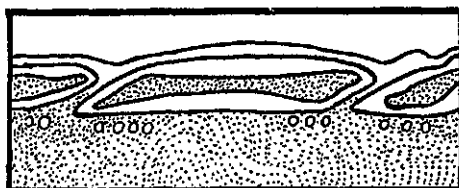
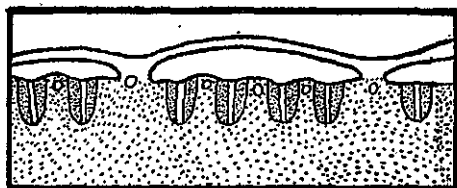
Рис. 11.2. Строение панциря

1—4 — *Peridinium charkowiensis* Matv. (1 — со спинной стороны, 2 — с брюшной, 3, 4 — вид сверху); 5 — *P. aciculiferum* Lemm.; 6 — *P. inconspicuum* Lemm.

единенных в определенном порядке швами. Верхушка эпивальвы у некоторых видов оканчивается *апексом*, нижний конец гиповальвы называют *антапексом*. Некоторые пластинки гиповальвы иногда имеют постоянное число шипов (*Peridinium aciculiferum* Lemm.; см. рис. 11.2). Внешняя поверхность пластинок гладкая или чаще имеет ноздреватую, штриховатую, точечную скульптуру. Пластинки панциря имеют различную конфигурацию в виде неправильных многоугольников, ромбов, квадратов, треугольников, трапеций и т. д. Число и размещение пластинок, а также наличие шипов относятся к числу важных систематических признаков.

Швы, соединяющие пластинки панциря, бывают узкие, более или менее

Рис. 11.3. Строение теки у представителей родов *Gymnodinium* Stein (1) и *Glenodinium* Ehr. (2) (по данным электронной микроскопии)



2

широкие, плоские или выпуклые, гладкие или штриховатые. Они представляют собой зону роста панциря, за счет их разрастания увеличивается длина и ширина самого панциря. Молодые клетки имеют простые, узкие швы, старые — широкие и обычно поперечно-штриховатые. На панцире многих видов имеются две бороздки — поперечная и продольная. *Поперечная бороздка* разделяет панцирь на верхнюю (эпивальву) и нижнюю (гиповальву) части и проходит обычно по экватору, редко она смещена к переднему концу, как у видов рода *Ampfridinium* Clap. et Lachm., или к нижнему, как у видов рода *Katodinium* (Conr.) Fott. Бороздка полностью опоясывает дорсальную сторону панциря, соединяясь или не соединяясь концами на вентральной стороне. Поэтому различают кольцевую и спирально завитую поперечную бороздку. Иногда она опоясывает только половину панциря, тогда как вторая часть остается сплошной, не разделенной на верхнюю и нижнюю половины (виды рода *Hemidinium* Stein). На свободных выступающих краях поперечной бороздки иногда наблюдаются крыловидные поперечно исчерченные перепонки. *Продольная бороздка* расположена на вентральной стороне панциря, проходит только по гиповальве, редко переходит и на эпивальву, а у видов рода *Gonyaulax* Dies. доходит до апекса, переходя даже на дорсальную сторону. Левый край продольной бороздки иногда оттянут в крыловидный вырост или оканчивается выступающим на панцире зубцом или шипом.

Монадные динофитовые имеют два неравных по величине *жгутика* — поперечный и продольный. Поперечный жгутик имеет вид волнистой ленты, выходит из верхней жгутиковой поры и опоясывает клетку влево. Этот жгутик расположен в поперечной бороздке. Продольный — рулевой — жгутик в виде тонкой нити выходит из нижней жгутиковой поры и у большинства видов расположен в продольной бороздке панциря. Он тянется вдоль клетки, выходя за ее пределы, и обеспечивает поступательное движение. Динофитовые с коккоидной, пальмеллоидной и нитчатой структурой имеют жгутиковые зооспоры.

Клетки динофитовых водорослей имеют *ядро* мезокарнотического типа. В ядре может быть одно или несколько ядрышек, которые при делении обычно исчезают. Хромосомы, в отличие от таковых других эукариот, лишены гистонов и состоят из микрофибрилл, содержащих чистую ДНК. Они слабо дифференцированы по длине из-за отсутствия центромеров и вторичных перетяжек, не претерпевают циклических преобразований и постоянно находятся в конденсированном состоянии. Во время митоза

ядерная оболочка не исчезает и веретено деления не образуется. У некоторых представителей (*Oxurghis marina* Duj.) ядрышко при делении сохраняется как и у эвгленовых водорослей.

Хлоропласты обычно дисковидные, встречаются удлинненно-эллипсоидные или пластинчатые, лентовидные, выпеловидные, как правило, многочисленные, редко хлоропластов несколько или даже один, пристенные или радиально расходящиеся от центра к периферии; иногда они расположены в эпивальве или гиповальве (*Amphidinium operculatum* Clap. et Lachm.). Хлоропласты содержат хлорофиллы *a* и *c*, β - и γ -каротин, изксантофиллов — фуккоксантин, диадиноксантин, диатоксантин, диноксантин, перидинин, неоперидинин, пирроксантин.

Пиреноиды наблюдаются очень редко, преимущественно у коккоидных и панцирных форм, хлоропласты расположены радиально. Обычно пиреноид находится в центре хлоропласта и окаймлен крахмальными скорлупками (*Amphidinium rhynchocephalum* Anissim.)

Стигма расположена за пределами хлоропласта, в основании жгутиков. Состоит из двух рядов пигментных глобул, окруженных двухмембранной оболочкой, и пластинчатого тела, связанного с эндоплазматическим ретикулюмом. Некоторые динофитовые имеют крупную стигму (до 20 мкм длиной и 15 мкм шириной), которая состоит из пигментных глобул, *линзовидного тела* и *ретиноида*. Линзовидное тело занимает почти 2/3 стигмы и состоит из группы строго упорядоченных пузырьков. В основании линзы расположен ретиноид. Он представляет чашепоподобное образование, состоящее из определенным образом ориентированных фибрилл и зернистого вещества, а также расположенных на самом дне ряда глобул. Благодаря такой организации стигмы свет попадает на линзу, фиксируется и концентрированным пучком посылается через ретиноид на глобулы, т. е. приходит туда в преобразованном виде.

У пресноводных видов имеются мелкие, рассеянные в протопласте вакуоли и крупные. Характерной особенностью динофитовых являются своеобразные вакуоли, называемые *пузылями*, открывающимися узким каналом у места прикрепления жгутиков. У некоторых представителей обнаружены *трихоцисты* — палочковидные или булавовидные бесцветные образования, радиально расположенные на периферии протопласта. У некоторых морских видов наблюдаются сложные капсулы, в середине которых содержатся спирально сложенные жалающие нити (*Polykrikos Bütschli*). Продуктами ассимиляции динофитовых являются крахмал и масло, реже хризоломинарин, гликоген и др.

Размножение у динофитовых водорослей осуществляется в основном *делением клеток* в подвижном состоянии или *зооспорами* и *апланоспорами*. У некоторых видов описан половой процесс, происходящий путем слияния взрослых клеток или жгутиковых клеток и апланоспор. При благоприятных условиях у многих панцирных видов образуются толстостенные цисты, по форме напоминающие вегетативные клетки (*Ceratium coenopitum* (Ehr.) Clap. et Lachm. Вначале оболочка у них тонкая, однослойная позже она утолщается, нередко покрывается выростами в виде шипов (*Woloszynskia leopoliensis* (Wolosz.) Thomp.).

Циклы развита у динофитовых водорослей с участием полового процесса считаются наиболее примитивными. Подавляющее большинство динофитовых размножается делением клеток на две части. Клетки паразитических видов делятся на большее число частей. Известно также размножение мелкими амeboидами. Половое размножение наблюдается редко. Половой процесс — изогамия или слабо выраженная анизогамия. В качестве гамет могут функционировать вегетативные клетки или в результате их деления в каждой клетке образуется несколько гамет, часто внешне подобных вегетативным клеткам. Мужские гаметы мельче женских. Перед слиянием гаметы соединяются брюшными сторонами, мужская гамета при этом

сбрасывает щитки панциря и ее цитоплазма вливается в цитоплазму женской гаметы. Образовавшаяся зигота остается подвижной (*планозигота*). Внешне она подобна вегетативной клетке. Таким образом возникает диплоидный организм, который в отличие от гаплоидных индивидов не размножается бесполом путем. Планозигота растет несколько дней и превращается в большую клетку с длинными выростами. При первом делении мейоза возникают ядра с половинным набором хромосом и образуются две жгутиковые клетки с антапоикальными и апоикальными выростами. Через 2—3 дня происходит второе мейотическое деление, в результате которого образуются гаплоидные вегетативные клетки. Таков цикл развития у *Ceratium horridum* Grap. Обычно же у динофитовых водорослей наблюдаются циклы развития с преобладанием гаплоидной или диплоидной формы развития. В случае преобладания гаплоидной фазы диплоидная форма развития существует относительно короткий период. Переход зиготы в *гипнозиготу* (*гипноспоры*) существует не у всех представителей динофитовых. Гипнозиготы возникли у динофитовых не в связи с переходом от гаплоидного состояния к диплоидному, а как форма приспособления к переживанию неблагоприятных условий. Гипнозигота в ряде случаев составляет один из этапов существования диплоидной формы развития [253].

Существуют разные мнения о филогенетических связях динофитовых. Так, Г. Клебс [508] указывал на некоторые черты сходства динофитовых с криптофитовыми. Ф. Шютт [624] предполагал их родство с диатомовыми, а Р. Ветшттейн [693] объединял динофитовые, диатомовые и конъюгаты в один отдел (ствол) *Zygorphyta*. А. Пашер [577] считал динофитовые водоросли рода *Peridinium* и криптофитовые родственными группами и объединил их в один ствол *Pyrrophyta*, разделив его на три отдела: *Cryptophyceae*, *Desmoceratae*, *Dinophyceae* [575, 579]. М. Шадефо [371] включал в подотдел *Pyrrophyta* классы *Cryptophyceae*, *Dinophyceae*, *Raphidophyceae* и *Euglenophyceae*, основываясь на их сходстве по некоторым признакам. Как показал анализ литературных данных, наиболее распространен взгляд на родство динофитовых с криптофитовыми. Основанием для этого является сходная окраска хлоропластов, наличие в клетках крахмала как запасного продукта и строение монадных форм, имеющих два неодинаковых жгутика и продольный брюшной желобок. Однако, что касается окраски хлоропластов, то, как отмечал Д. К. Зеров [120], криптофитовые резко отличаются от динофитовых наличием фикобилинов, иным составом каротинов и ксантофиллов. Монадные формы криптофитовых имеют ряд особенностей в строении, отличающих их от подвижных клеток динофитовых. Это дало основание ряду авторов исключить криптофитовые из состава динофитовых и рассматривать последние в качестве самостоятельного обособленного отдела *Dinophyta*.

В принятой нами классификации отдел *Dinophyta* делится на два класса: *Desmophyceae* и *Dinophyceae* [120, 306, 414, 645]. Класс *Desmophyceae* включает 4 порядка: *Desmoplastigales*, *Prorocentrales*, *Dinophysidiales*, *Desmocarpsales*. Спорное положение в системе *Desmophyceae* занимает порядок *Dinophysidiales*, который некоторые авторы переносят в класс *Dinophyceae*, поскольку у представителей этого порядка имеются поперечные и продольные бороздки, оболочка состоит из отдельных пластинок, место прикрепления жгутиков несколько сдвинуто на брюшную сторону. Но наряду с этими признаками у *Dinophysidiales* имеется характерный для панцирных *Desmophyceae* продольный шов, разделяющий оболочку в сагиттальном направлении на две половины. Д. К. Зеров полагает, что развитие сходных черт у *Dinophysidiales* и *Peridinales* является конвергентным приспособлением к сходным условиям существования и *Dinophysidiales* развились из панцирных форм типа *Prorocentrales*, имеющих такой же сагиттальный шов. По Д. К. Зерову [120], классы *Desmophyceae* и *Dinophyceae* представляют две параллельные ветви эволюции.

Динофитовые происходят от голых монадных форм со своеобразным ядром, двумя жгутиками и наличием определенных пигментов. В классе Desmophyceae наиболее примитивный порядок Desmomastigales, а в классе Dinophyceae — Gymnodinales. Из форм, сходных с современными Gymnodinales, развились покрытые оболочкой, подвижные в вегетативном состоянии Peridinales, амебидные Dinamoebidiales, пальмеллоидные Gloeodinales и паразитные Blastodinales. Нитчатые Dinotrichales, очевидно, развились из коккоидных форм. Д. К. Зеров считает, что основным для такого построения филогенетических отношений в классе Dinophyceae является тот факт, что представители всех порядков этого класса, как бы они не отличались в вегетативной стадии, имеют зооспоры, сходные по строению с Gymnodinium.

Экологические особенности, распространение и роль в природе динофитовых изучены еще недостаточно. Большинство представителей с монадной структурой относятся к планктонным организмам, обитающим обычно в прибрежье водоемов, в зарослях макрофитов, среди скоплений нитчатых водорослей. Только некоторые виды достигают массового развития в поверхностных слоях ила (*Amphidinium rhynchocephalum*). Значительно меньше динофитовых среди эпифитов и типичных бентосных форм. К широко распространенным относятся немногие виды — это *Peridinium cinctum* (O. F. M.) Ehr., *P. bipes* Stein, *P. willei* Huitf-Kaas, *Ceratium hirundinella* (O. F. M.) Schrank, *C. cornutum* (Ehr.) Clap. et Lachm. Известны пресноводные, солоноватоводные и морские динофитовые. Значительную роль в распределении динофитовых играют температурный и световой факторы. Максимальное развитие большинства видов связано с летним периодом, однако есть и такие холодолюбивые представители (*Peridinium aciculiferum* Lemm., *Gymnodinium macronucleum* Litv., *G. helveticum* Penard и др.), массовое развитие которых наблюдается лишь в зимний период. Встречаются и типичные криофилы (*Gyrodinium pascheri* (Such.) Schil.), вегетация которых происходит в снегу. Большое значение в распределении динофитовых имеют хлор, кальций, органические вещества и pH среды. Некоторые виды предпочитают щелочные воды (*Glenodinium berolinense* (Lemm.) Lind., *G. pygmaeum* (Lind.) Schill., *Peridinium aciculiferum*, *Ceratium cornutum*). Большинство видов не выносят загрязненных вод (олигосапробы) [209].

11.1. Класс 2. Десмофициевые — Desmophyceae

Организмы преимущественно монадной формы с голыми или покрытыми оболочкой клетками. Жгутики размещены на переднем конце клетки или вблизи него. При наличии клеточной оболочки она состоит из двух половинок (створок), соединяющихся по продольной (сагиттальной) оси клетки. Класс включает 4 порядка.

11.1.1. Порядок 1. Десмомастиговые — Desmomastigales

Организмы одноклеточные, подвижные формы с голыми клетками, жгутиков 2, один из них при движении направлен вперед, другой — в сторону. Порядок включает 1 одноименное семейство с 3 родами: *Desmomastix* Pasch., *Haplodinium* Klebs, *Pleptomax* Pasch.

11.1.2. Порядок 2. Пророцентровые — Prorocentrales

Организмы одноклеточные, подвижные, покрытые двустворчатой оболочкой, соединенной простым продольным швом. Жгутиков 2, один из них продольный, при движении направлен вперед, другой, поперечный, направлен в сторону.

Порядок представлен 1 одноименным семейством и 2 родами: *Echuvia*-*ella* Cienk. и *Progoceptrum* Ehr.

11.1.3. Порядок 3. Динофизидиевые — *Dinophysidiales*

Организмы одноклеточные, подвижные, с поперечным пояском и оболочкой, состоящей из пластинок. Клетки сильно уплощенные, с двумя бороздками.

В порядке имеется 1 одноименное семейство. Наиболее распространенные роды: *Dinophysis* Ehr., *Phalacrota* Stein, *Ornithocercus* Stein, *Histio-**neis* Stein.

11.1.4. Порядок 4. Десмокапсовыые — *Desmocarpsales*

Организмы неподвижные, с пальмеллоидным типом структуры.

Клетки покрыты толстой многослойной слизистой оболочкой.

Порядок представлен 1 семейством и 1 родом *Desmocarpsa* Pasch.

11.2. Класс 3. Динофициевые — *Dinophyceae*

Организмы голые или имеющие целлюлозную оболочку (панцирь), одноклеточные или реже колониальные в большинстве случаев подвижные в вегетативном состоянии. Встречаются также пальмеллоидные, амeboидные, коккондные и нитчатые формы. Характерным для клеток является поперечный желобок, часто наблюдается обычно менее выраженный продольный желобок. Два жгутика выходят на брюшной стороне монады в месте пересечения желобков. У многих представителей имеется стигма. Большинство представителей фотоавтотрофные, однако известны формы с голозойным питанием, а также симбионты и паразиты, обитающие в полости тела различных копепод.

Класс включает семь порядков.

11.2.1. Порядок 1. Гимнодиниевые — *Gymnodiniales*

Преимущественно морские организмы, подвижные в вегетативном состоянии, обычно без вторичной оболочки, с довольно плотной мембраной с характерными бороздками. Размножаются делением в подвижном и неподвижном состоянии. Иногда образуют покоящиеся цисты.

Порядок объединяет около 10 семейств, только одно из них — *Gymnodiniaceae* включает, кроме морских, пресноводные виды, объединенные в 8 родов: *Gymnodinium* Stein, *Amphidinium* Clap. et Lachm., *Gyrodinium* Kof. et Swezy, *Katodinium* (Conr.) Fott, *Bernardinium* Chod., *Cochlodinium* Schütt, *Oxyrrhis* Duj., *Woloszyskia* Thomp.

11.2.2. Порядок 2. Перидиниевые — *Peridinales*

Преимущественно морские организмы, подвижные в вегетативном состоянии, с оболочкой, состоящей из эпивальвы, гиповальвы и пояска, образованных пластинками, расположенными в определенном порядке. Размножаются делением в подвижном и неподвижном состоянии; плоскость деления обычно расположена косо. Новая клетка получает или половину материнской оболочки, или же дочерние клетки выходят из панциря и образуют новую оболочку. Описан гологамный и мерогамный половой процесс.

Известно 1 семейство с 7 родами: *Peridinium* Ehr., *Glenodinium* Ehr., *Sphaerodinium* Wolosz., *Glenodiniopsis* Wolosz., *Gonyaulax* Dies., *Ceratium* Schrank.

11.2.3. Порядок 3. Бластодиниевые — Blastodinales

Паразитные морские организмы, обитающие или на поверхности, или внутри тела различных морских животных: ракообразных, крылоногих моллюсков, кольчатых червей, оболочников и в клетках диатомовых водорослей. Внутри тела хозяина организм имеет вид неподвижных, иногда амебoidных клеток, образующих у некоторых форм плазмодии. Размножаются двужгутиковыми зооспорами, напоминающими своим видом гимнодиний.

Известно 1 одноименное семейство с 4 родами: *Blastodinium* Chat., *Oodinium* Chat., *Apodinium* Chat., *Paulsenella* Chat.

11.2.4. Порядок 4. Динамебидиевые — Dinamoebidiales

Морские бесхлорофильные голозойные амебoidные организмы, питающиеся одноклеточными водорослями и простейшими. Образуют цисты. Размножаются зооспорами типичного для динофитовых строения, несущими по одному жгутику.

Известно 1 одноименное семейство с одним представителем *Dinamoebidium varians* Pasch.

11.2.5. Порядок 5. Глеодиниевые — Gloeodinales

Организмы с пальмеллоидным типом структуры. Клетки обычно шаровидные или эллипсоидные, окруженные многослойной слизистой оберткой. Размножение преимущественно вегетативное с образованием слизистых скоплений из 2—4—8, изредка большим количеством клеток, покрытых многослойной слизью. Наблюдается также размножение зооспорами.

Порядок включает 1 одноименное семейство с монотипным родом *Gloeodinium* Klebs.

11.2.6. Порядок 6. Динококковые — Dinococcales

Прикрепленные или свободноплавающие коккоидные формы, не имеющие жгутиков и характерных для динофитовых бороздок. Фотоавтотрофные и гетеротрофные (паразитные) формы. Размножаются зооспорами или аплааноспорами.

До сих пор известно одно одноименное семейство с такими наиболее известными родами: *Dinococcus* Fott, *Cystodinium* Klebs, *Gymnocystidium* Baum., *Hypnodinium* Klebs, *Phytodinium* Klebs, *Tetradinium* Klebs, *Styloidinium* Klebs, *Phytodinedria* Pasch., *Pyrocystis* Murr.

11.2.7. Порядок 7. Динотриковые — Dinotrichales

Наиболее высокоорганизованные нитчатые формы динофитовых с многоклеточным, слабоветвленным слоевищем и хорошо заметными перетяжками между отдельными клетками. Размножение типичными двужгутиковыми зооспорами.

Порядок включает 1 одноименное семейство с 2 родами: *Dinotrix* Pasch. и *Dinoclonium* Pasch.

12. ОТДЕЛ 3. КРИПТОФИТОВЫЕ ВОДОРОСЛИ — CRYPTORHYZA (CRYPTORHYZOPHYTA, CRYPTORHYZACEAE)

Криптофитовые представляют собой небольшую своеобразную группу пресноводных и солоноватоводных одноклеточных организмов, в большинстве имеющих монадный тип структуры. Изредка встречаются пальмеллоидные формы. Существование коккоидных форм оспаривается и нуждается в подтверждении. Отдел объединяет около 100 видов, относящихся к 21 роду.

И н д и в и д ы криптофитовых водорослей имеют обычно выпуклую спинную и вогнутую брюшную стороны. Они могут быть яйцевидными, обратнойцевидными, эллипсоидными, бобовидными, клиновидными, линзовидными, веретенovidными, грушевидными, обратноконусовидными, шаровидными и т. п.; обычно уплощенные, часто винтообразно скрученные (рис. 12.1), не метаболические или метаболические.

Размеры клеток сильно варьируют у видов разных родов:

	Длина клетки (мкм)	Ширина клетки (мкм)
Cyanomonas Olm.	6—11	4—7
Chroomonas Hansg.	7—24	3—7
Cryptochrysis Pasch.	8—25,5	3—12,5
Cryptomonas Ehr.	8—50	25
Cryptella Pasch.	14—23	5,5—12

Передний конец клетки с углублением — воронкой, он косо срезан, от него проходит более или менее заметная продольная бороздка, не достигающая до заднего конца. Глотка мешковидная, по краю ее и на поверхности находятся *трихоцисты* (*эджектосомы*) в виде палочек или зернышек, которые при раздражении выбрасывают тонкие нити.

К л е т к и криптофитовых имеют покров в виде *перипласта*, довольно плотного, часто продольно или спирально исчерченного в связи с наличием в наружном слое цитоплазмы своеобразных, выделяющих слизь телец, которые расположены правильными рядами. Глотка преимущественно хорошо развита, с расположенными рядами трихоцистами. Жгутиков 2, почти одинаковой длины, при движении или направленных вперед, или один — вперед, другой — назад. Корешковая система наиболее детально исследована у *Cryptomonas ovata* Ehr. Вся их сложная система образована ризостилем, тремя микротрубочковыми и двумя фибриллярными корешками. Ризостиль направлен к заднему концу клетки. Он образован лентой из 6—8 микротрубочек. От каждой из них отходит тонкий вырост, связывающий микротрубочки с тонкой пластинкой. Три микротрубочковых корешка расположены латерально. Изогнутая лента из 4 микротрубочек связана с дорсальной митохондрией. Корешок из 2 микротрубочек проходит рядом с сократительной вакуолью. Третий корешок из 4 микротрубочек расположен непосредственно под перипластом. К нему прилегает поперечно исчерченный фибриллярный корешок. Другой корешок из микрофиламентов не имеет исчерченности и связан с вентральной митохондрией. В целом у криптофитовых корешковая система довольно своеобразна: в глубь клетки идет ризостиль, представленный многослойной структурой. Форму его переднему концу придают боковые корешки, из которых 3—4 микротрубочковых и 2 фибриллярных, один из которых ассоциирован с микротрубочковым корешком. Корешковая система довольно однородна в пределах класса, все отклонения можно объяснить вариациями размеров клеток.

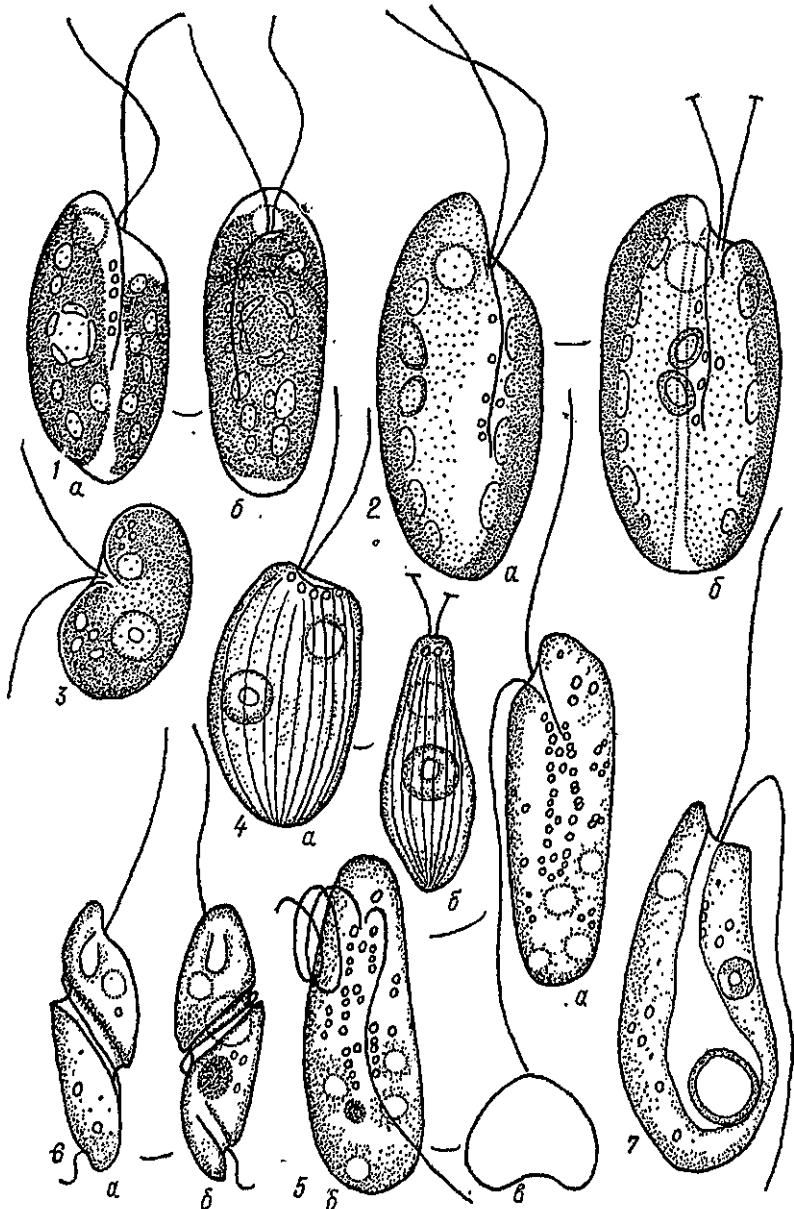


Рис. 12.1. Форма тела криптофитовых водорослей:

1 — *Cryptochrysis commutata* Pasch. (а — вид сбоку, б — с ventральной стороны);
 2 — *C. rochmannii* Hub.-Pest. (а — вид сбоку, б — с ventральной стороны); 3 —
Sennia parvula Skuja; 4 — *Syathomonas truncata* (Fres.) From. (а — вид сбоку, б —
 с брюшной стороны); 5 — *Katablepharis hyalurum* Skuja (а — вид сбоку, б — с
 брюшной стороны, в — сверху); 6 — *Cryptaulax ascorporus* (Skuja) Skuja (а — вид
 сбоку, б — со спинной стороны); 7 — *Phyllomitis amylophagus* Klebs

Ядро эукариотического типа, одно, расположено в задней части клетки или, реже, посередине, имеет ядрышко (рис. 12.2).

С помощью электронно-микроскопических исследований у криптофитовых водорослей обнаружена уникальная органелла — *нуклеоморф*. По своей ультраструктуре она имеет сходство с ядром, находится в перипластидном пространстве, окружена двойной мембраной, пронизанной порами и содержит гранулярный матрикс и несколько плотных гомогенных глобул или палочек [562]. В настоящее время нуклеоморф обнаружен у многих видов криптоноад; у других групп водорослей он не обнаружен.

Предполагают, что наличие нуклеоморфа свидетельствует об эндосимбиотическом происхождении хлоропластов криптофитовых водорослей. Основываясь на присутствии у криптофитовых продукта ассимиляции α -1,4-глюкана, а в составе пигментов фикобилинов (фикоэритрина и фикоциана), некоторые авторы постулируют принадлежность эндосимбионта к красным водорослям [441]. Установлено, что в нуклеоморфе имеется два типа гранул: плотные, которые изредка соединяются в узкие ленты, и более крупные фибриллогранулярные тела, имеющие сходство с ядрышками. Применение специальных красителей помогло обнаружить в нуклеоморфе ядерную кислоту. Ядерноподобные свойства нуклеоморфа, по мнению некоторых авторов [441], подтверждают теорию об эндосимбиотической природе хлоропластов криптоноад. Имеются сведения о том, что при делении ядра нуклеоморф делится в препрофазе вслед за репликацией базального тела, но раньше, чем происходит деление хлоропласта и хлоропласт-эндоплазматического ретикулума. При делении нуклеоморфа сначала впячивается внутренняя мембрана, затем наружная, а микротрубочки в этот процесс не вовлекаются. Кожицин, который ингибирует ядерное деление, не влияет на деление нуклеоморфа [549].

Хлоропластов 1—2, реже больше; они окрашены в разные цвета от сине-зеленого и оливково-зеленого до желто-бурого, коричневого и темно-красного. Иногда хлоропласты отсутствуют. В составе пигментов обнаружены хлорофиллы *a* и *c*, зеаксантин, каротины, а также фикоциан и фикоэритрин. Пиреноиды окаймленные или голые, чаще они отсутствуют.

Продукт ассимиляции — крахмал, у некоторых представителей масло и хризоламинарин.

Питание фотоавтотрофное или сапрофитное, редко голозойное.

Стигма обнаружена не у всех представителей, она является частью хлоропласта, расположена в передней части под оболочкой и состоит из большого числа пигментных глобул, расположенных параллельными рядами от 1 до 9.

На переднем конце клетки находится одна или несколько сократительных вакуолей, которые изливают свое содержимое в воронку или бороздку.

Размножение у криптофитовых происходит путем продольного деления *надвое* в подвижном или неподвижном состоянии. При размножении воронка и вакуоли делятся пополам, оба жгутика отходят к одной клетке, а другая образует их заново. Известны цисты и пальмеллевидные состояния. Половой процесс неизвестен.

Цикл развития у криптофитовых происходит двумя основными путями. Обычно эти водоросли вегетируют в подвижном, реже в неподвижном пальмеллевидном состоянии. Пальмеллы округлой формы, состоят из неподвижных клеток, окруженных толстым слоем слизи. В цикле развития некоторых видов (*Suaporhoga paradoxa* Korsch.) известны шаровидные *цисты*, покрытые толстой слизистой оберткой до 40 мкм в диаметре. Возникают они попарно после деления клеток на 2 дочерние. Перед цистообразованием клетки сбрасывают жгутики, округляются, покрываются первоначально тонкой, бесцветной, гладкой, позже двухконтурной окрашенной оболочкой и заполняются многочисленными зернами крахмала. У *Sгур-*

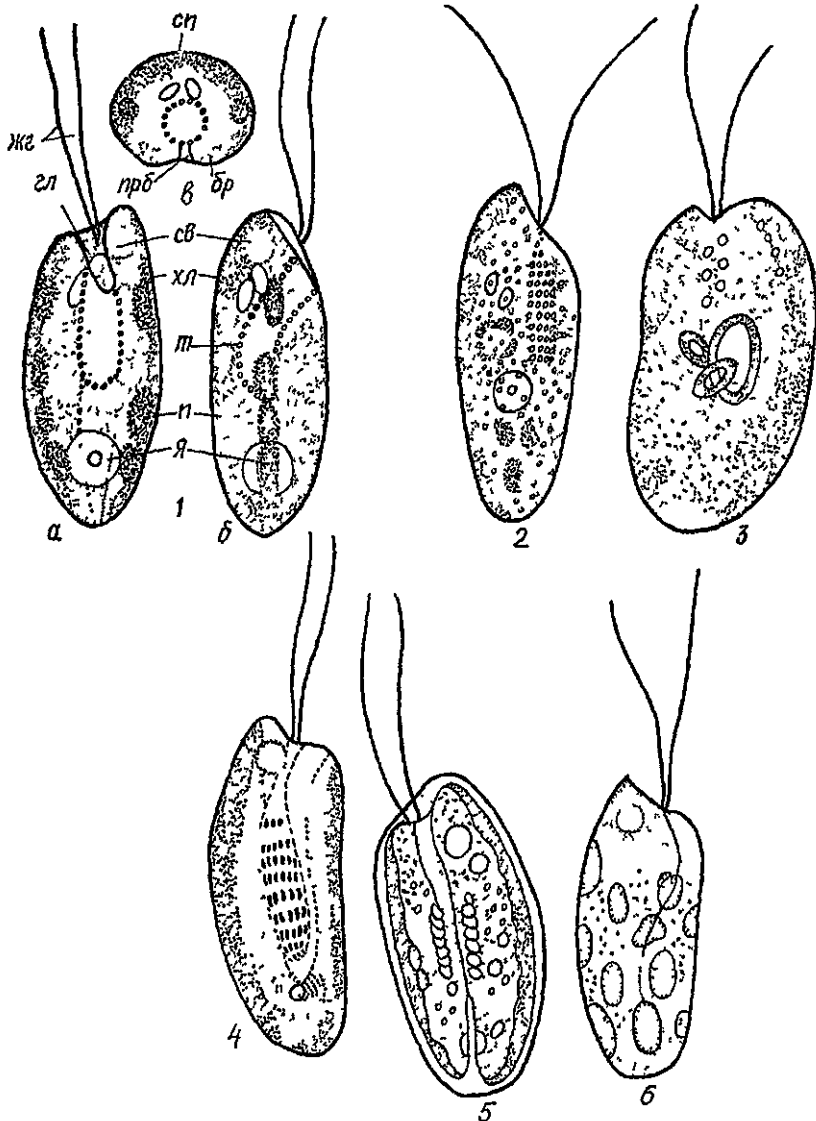


Рис 122 Строение клетки криптомонад

1 — *Cryptomonas* sp (а — вид клетки с брюшной стороны, б — сбоку, а — в поперечном разрезе, сп — спинная сторона клетки, бр — брюшная сторона, прб — продольная бороздка, жг — жгуты, гл — глотка, св — сократительные вакуоли, хл — хлоропласты, т — трихоцисты, п — пиреноиды, я — ядро), 2 — *Rhodomonas tenuis* Skuja, 3 — *Chromomonas nordstedtii* Hansg; 4 — *Cryptomonas erosa* Ehr, 5 — *Cryptomonas ovata* Ehr; 6 — *Cryptochrysis polychrysis* Pasch

tomonas frigoris Jav. et Hin. обнаружены сферические цисты с гладкой, бесцветной, бесструктурной оболочкой до 10—15 мкм в диаметре. Возникают они в природных условиях на снегу и существуют длительное время. При наступлении благоприятных условий они прорастают, при этом содержимое каждой цисты делится и образуется 2 дочерние клетки, которые после разрыва оболочки выходят из цисты наружу и покрываются своими оболочками.

Положение криптофитовых в современной классификации растительного мира до сих пор дискутируется. Еще А. Пашер [575] высказывал предположение о их происхождении от хризомонад в качестве боковой ветви, и от криптофитовых выводил перидиниевые. Родство криптофитовых и перидиниевых предполагал и Г. Клебс [508]. Позже А. Пашер [576, 577] включил криптофитовые как самостоятельный отдел в филу Ruggthophyta. Эту точку зрения поддержали и другие ученые [134, 381, 413]. Однако некоторые авторы считали включение криптофитовых в группу пиррофитовых недостаточно обоснованным [423]. Так, X. Грехем выделяет криптофитовые из пиррофитовых и рассматривает их как придаток к этому отделу, Ф. Фрич рассматривает криптофитовые как самостоятельный класс, а А. Смит [645] и Б. Фотт относят Cryptophyceae к группе организмов «неопределенного систематического положения». Б. Фотт считает правильным вообще не относить их к растительным филам. Криптофитовые водоросли существенно отличаются от пиррофитовых строением ядра, пигментным составом, что свидетельствует против их близкого филогенетического родства. Учитывая ряд своеобразных и морфологических, и биохимических признаков, считается оправданным выделение криптофитовых в самостоятельный отдел Cryptophyta [120].

Отдел включает 1 класс Cryptophyceae, 1 порядок Cryptomonadales, в состав которого входит 5 семейств: Cryptomonadaceae, Cryptochrysidaceae, Katablepharidaceae, Cyathomonadaceae и Senniaceae.

С экологических позиций криптофитовые водоросли — типичные представители планктона. Изредка они встречаются в иле соленых озер (*Cryptomonas salina* Wisl., *C. stigmatica* Wisl.) и в поверхностной пленке ила пресноводных водоемов, среди детрита. Большинство криптофитовых живет в поверхностных, хорошо прогреваемых слоях воды, преимущественно в прибрежной зоне. Они преобладают в небольших стоячих водоемах, лужах, пойменных водоемах, рыбоводных, биологических и технических прудах, бассейнах оранжерей ботанических садов, парков и зоопарков, карт полей фильтрации очистных сооружений различных предприятий. Нередко встречаются в старицах, каналах, болотах, реках, лиманах, озерах, водохранилищах. Виды этих местообитаний обычно вегетируют осенью и даже зимой (*Cryptomonas obovata* Skuja, *Katablepharis ovalis* Skuja). Известны виды, живущие и на больших глубинах. Так, *Chilomonas thioiphila* Skuja обнаружен в планктоне озер на глубине 10—14 м. Особый интерес составляют тиофильные виды (*Cryptaulax thioiphila* Skuja), живущие в озерах на глубине 13—22 м вместе с другими глубоководными видами синезеленых, десмидиевых водорослей и тиофильными бактериями. В сероводородной зоне озер на глубине до 25 м встречается *Cryptomonas phaseolus* Skuja.

Типичным представителем нейстона является *Cryptomonas platyuris* Skuja. Очень часто в пробах нейстона встречается *Cryptomonas erosa* Ehr. Среди криптофитовых встречаются типичные сфагнофилы, живущие в болотах с низкими значениями pH, например, *Cryptomonas cylindrica* Ehr. (pH 3,5—4,1). Некоторые виды могут развиваться в широком диапазоне pH, например, *Chilomonas ragamaesium* Ehr. (pH 4,1—8,4).

Преимущественное большинство криптофитовых — эвритермные формы. К stenotермным относятся виды рода *Rhodomonas* Karst. Типичным криофилом является такой вид, как *Cryptomonas frigoris* Jav. et Hindák,

описанный из монокультуры «красного» и «зеленого» снега из Высоких Татр, и *Cryptomonas cryptothila* из Антарктиды.

Наиболее интересны в экологическом и практическом отношении виды, живущие в сточных водах, загрязненных различными веществами. Они часто достигают здесь массового развития и даже вызывают «цветение» воды. Это главным образом виды рода *Cryptomonas*: *C. caudata* Schill., *C. compressa* Pasch., *C. ovata* Ehr., *C. reflexa* (Mars.) Skuja, *C. curvata* Ehr., *C. rufescens* Skuja. Особенно часто во всех типах стоков почти в течение всего года в значительном количестве (до 200 млн кл/л) и с большой биомассой (до 600 мг/л) встречается *C. ovata*. Из других родов в сточных водах зарегистрированы *Chilomonas paramecium*, *Chroomonas caudata* (Geitl.) Skuja. Физико-химические показатели среды, в которой развиваются эти виды, свидетельствуют о их высокой приспособляемости к таким условиям. Некоторые из них могут быть показателями сапробности. Известны олиго-β-мезосапробы, α-β-мезосапробы и β-мезосапробы из родов *Cryptomonas*, *Chroomonas*, *Rhodomonas* и *Cryptochrysis*. В биохимическом и физиологическом отношении криптофитовые изучены очень слабо [209].

12.1. Класс 1. Криптофициевые — *Cryptophyceae*

12.1.1. Порядок 1. Криptomonадовые — *Cryptomonadales*

Одноклеточные организмы с монадным, реже пальмеллоидным типом структуры. Дорсивентральные, уплощенные. Перипласт с одной бороздкой. Жгутиков 2. Глотка хорошо развита, содержит трихоцисты. *Продукты ассимиляции* — крахмал, масло, хризоламинарин. Размножение бесполое. Известны покоящиеся клетки, цисты, а также пальмеллевидные состояния.

Порядок включает 5 семейств: *Cryptomonadaceae*, *Cryptochrysidaceae*, *Katablepharidaceae*, *Syathomonadaceae*, *Senniaceae*. В основу деления порядка на семейства положены такие признаки как расположение и направление жгутиков, наличие или отсутствие глотки, хлоропластов, расположение и число трихоцист [417].

К семейству *Cryptomonadaceae* относятся роды *Cryptomonas* Ehr., *Rhodomonas* Karst., *Chilomonas* Ehr., *Chroomonas* Hansg., *Cyanomonas* Oltm.; к семейству *Cryptochrysidaceae* — *Cryptochrysis* Pasch., *Cryptella* Pasch.; к семейству *Katablepharidaceae* — *Katablepharis* Skuja, *Cryptaulax* Skuja, *Phyllomitus* Stein, *Cyanophora* Korsch.; к семейству *Syathomonadaceae* — *Syathomonas* From.; к семейству *Senniaceae* — *Sennia* Pasch. et Skuja и *Protochrysis* Pasch.

13. ОТДЕЛ 4. РАФИДОФИТОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ — *RAPHYDOPHYTA* (*RAPHYDOPHYCEAE*, *CHLOROMONADOPHYCEAE*, *CHLOROMONADINEAE*, *CHLOROMONADOPHYTINA*)

Рафидофитовые водоросли представляют собой небольшую, четко обособленную группу микроскопических одноклеточных жгутиковых организмов, насчитывающих около 20 видов.

И н д и в и д ы рафидофитовых имеют различную форму: грушевидную, обратнотрушевидную, эллипсоидную, обратояйцевидную, бобовидную, клиновидную, округлую, яйцевидную, эллипсоидно-яйцевидную, конусовидную, цилиндрическую, цилиндрически-эллипсоидную. Они более или менее метаболические, светло-зеленые или бесцветные. Передний конец

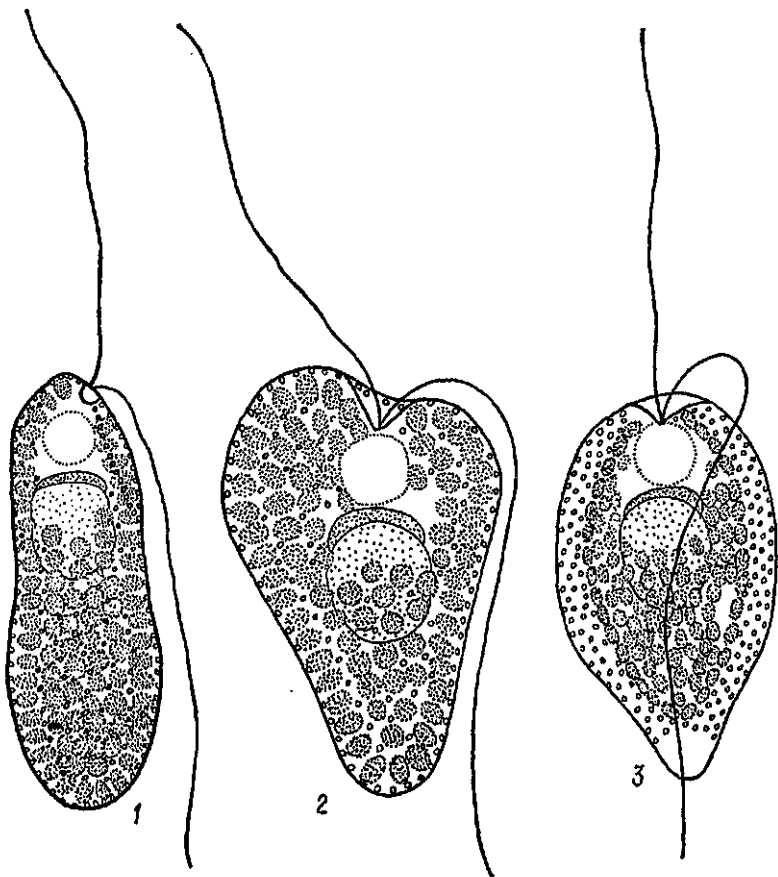


Рис. 13.1. Рафидофитовые водоросли:

1 — *Vacuolaria virescens* Cienk., вид клетки сбоку; 2 — *Vacuolaria viridis* Cienk., вид клетки с брюшной стороны; 3 — *Vacuolaria repardii* Fott, вид клетки с брюшной стороны

с углублением — *воронкой*, из которого выходят два жгутика неодинаковой длины; один из них при движении направлен вперед, другой, рулевой, тянется сзади, прилегая к продольной бороздке на брюшной стороне (рис. 13.1; 13.2). Характерной чертой корешковой системы жгутиков рафидофитовых является сложный ветвящийся корешок, соединяющий кинетосомы с ядром, — *ризопласт*. Он состоит по меньшей мере из двух частей: микротрубочковой и фибриллярной. Фибриллярные волокна у *Gonyostomum settem* (Ehr.) Dies. и *Vacuolaria virescens* Cienk. содержат попеременно исчерченный и неисчерченный пучки микрофиламентов. Таким образом, к ядру идут 3 прилегающих друг к другу корешка: микротрубочковый и 2 фибриллярных. Микротрубочковый корешок, достигнув вместе с фибриллярными поверхности ядра, образует самостоятельную ветвь, проходя вдоль ядра. Фибриллярные корешки заканчиваются на передней поверхности ядра. Кроме ядерных, у рафидофитовых есть еще 3—4 боковых микротрубочковых корешка, выстилающих плазмалемму жгутикового

кармана. Установлено, что один из этих корешков имеет многослойную структуру.

Размеры клеток сильно варьируют у представителей разных родов:

Род	Длина клетки (мкм)	Ширина клетки (мкм)
<i>Monomastix</i> Scherff.	6—21	2—9,6
<i>Hyalosene</i> Skuja	16—42	6—15
<i>Thaumatomastix</i> Laut.	20—35	16—28
<i>Goniosostomum</i> Dies.	20—100	19—39
<i>Vacuolaria</i> Cienk.	26—85	15—39
<i>Merotrichia</i> Mereschk.	38—40	15—31

Клетки рафидофитовых покрыты сравнительно тонкой плазмалеммой, обычно гладкой и бесцветной, под которой находятся слизистые тельца или игловидные, радиально расположенные *трихоцисты*, выбрасывающие при раздражении длинные слизистые нити (рис. 13.3; см. рис. 13.2).

Ядро довольно крупное, шаровидное или эллипсоидное, с одним или несколькими ядрышками, расположено во внутреннем слое цитоплазмы. На верхней части ядра находится широкополукруглое образование — *супрануклеарный аппарат*, с которым соединяются ризоласты. Ультраструктура ядра и процесс митоза изучен у *Vacuolaria virescens* Cienk. [484].

Хлоропласты мелкие, преимущественно дисковидные или эллипсоидные, многочисленные, светло-зеленые, без пиреноидов, расположены по периферии протопласта одним слоем. Иногда хлоропласт 1 или 2. Пиреноид слабо развит, расположен в средней части хлоропласта, покрыт скорлупками крахмала (род *Monomastix*).

В составе пигментов обнаружены хлорофиллы *a* и *c*, β -каротин, лютеин (моноэпоксид), антераксантин, диадноксантин, гетероксантин.

Продукт ассимиляции — масло. Стилма, как правило, отсутствует. У некоторых представителей семейства *Monomastigaceae* обнаружена довольно крупная коричнево-красная стилма. У представителей этого семейства продукт ассимиляции — крахмал и лейкозин.

В верхней части клетки под воронковидным углублением расположен *вакуолярный аппарат*, состоящий из одной крупной и нескольких мелких сократительных вакуолей, которые извлекают свое содержимое в треугольную глотку, а затем через выводной канал наружу. Мелкие вакуоли находятся в углах между большой вакуолью и супрануклеарным аппаратом.

Размножаются рафидофитовые продольным делением клетки в подвижном состоянии без потери жгутиков (*Goniosostomum semem*). Деление начинается с переднего конца клетки. Известно деление в инцистированном состоянии (*Monomastix minuta* Skuja) или в середине довольно широкой, бесцветной слизистой оболочки (*Monomastix orpisthostigma* Scherf.). При делении дочерние клетки определенное время могут находиться в слизистых скоплениях по 2—4, освобождаясь после полного исчезновения слизи. При делении дочерние особи первоначально имеют по одному плавательному жгутику, рулевой жгутик образуется дочерней клеткой позднее.

В цикле развития рафидофитовые могут находиться в двух основных состояниях: подвижном и неподвижном, пальмеллеидном. У представителей рода *Vacuolaria* известны покоящиеся клетки, цисты и пальмеллеидное состояние. Покоящиеся клетки округлой формы, со слизистой оболочкой, причем жгутики сохраняются. Цисты рафидофитовых внешне напоминают цисты криптофитовых. Обычно они шаровидные, с отверстием и пробочкой.

Питание у окрашенных рафидофитовых — фотоавтотрофное, у бесцветных представителей — сапрофитное и голозойное. Голозойные формы

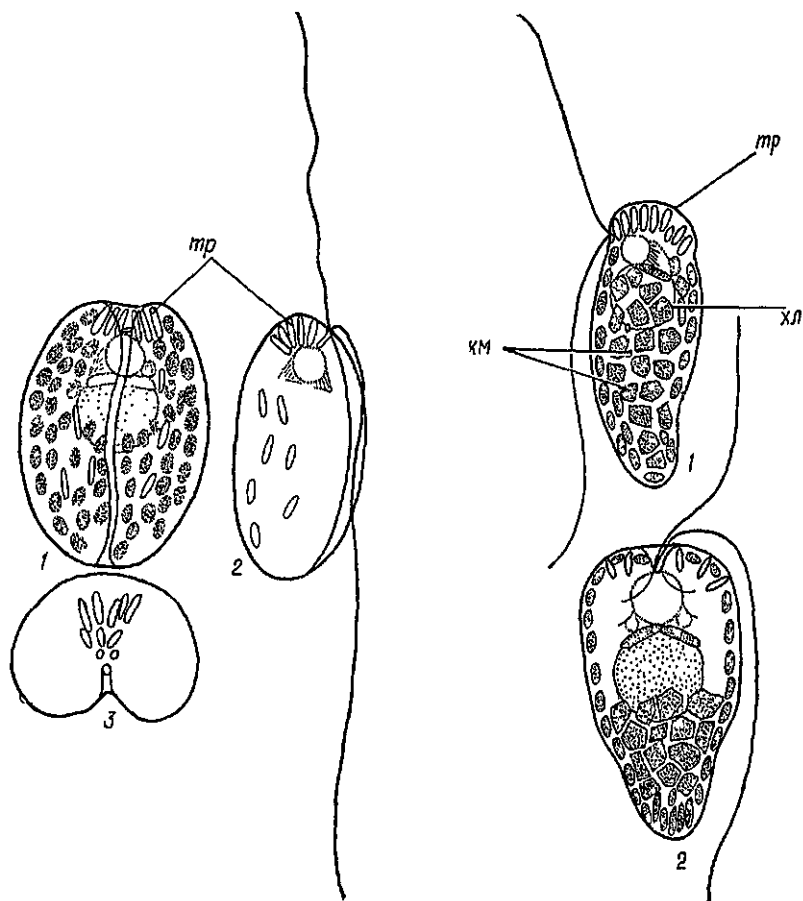


Рис. 13.2. *Goniostomum ovatum* Fott:

1 — продольный срез клетки с брюшной стороны; 2 — продольный срез клетки сбоку; 3 — вид клетки сверху (тр — трихоциты)

Рис. 13.3. Рафидофитовые водоросли:

1 — *Merotrichia bacillata* Mereschk.; 2 — *Goniostomum semem* (Ehr.) Dies. (тр — трихоциты, хл — хлоропласты; км — капельки масла)

питаются различными микроорганизмами, иногда одноклеточными водорослями, вокруг которых образуют временные пищеварительные вакуоли.

Филогенетические связи рафидофитовых и их систематическое положение в растительном мире проблематичны. Некоторые авторы [209, 371, 551, 636—638] включают рафидофитовые в качестве класса или подотдела в отдел Pyrrhophyta, другие [65, 257, 529, 626] считают возможным связывать их с эвгленовыми. Многие [415—417, 645] рассматривают рафидофитовые как группу невыясненного систематического положения. Наконец, существует точка зрения, согласно которой рафидофитовые следует считать самостоятельным классом [360, 423] или отделом [8, 17, 120, 595].

Изучение ультраструктуры клеток рафидофитовых [464, 553] показало, что по ряду признаков они резко отличаются от других групп водорослей. В первую очередь это касается строения жгутикового, ядерного и вакуолярного аппаратов, структуры клеточного покрова, состава пигментов, продуктов ассимиляции и свидетельствует в пользу рассмотрения рафидофитовых в качестве самостоятельного отдела.

Рафидофитовые водоросли довольно широко распространены преимущественно в небольших стоячих водоемах, особенно в сфагновых болотах, однако встречаются обычно в незначительных количествах, а чаще единичными экземплярами. Это обитатели преимущественно пресных вод. Очень редко встречаются в опресненных морских бухтах и лужах на берегу моря.

Гораздо более характерны для прудов, озер, стариц, различных пойменных водоемов, побережья рек с чистой водой; в загрязненных водах встречаются реже. Обычно вегетируют (преимущественно в толще воды и на дне) в течение всего года, но чаще их можно найти весной и осенью, поскольку в теплое время года они не выдерживают конкуренции с другими обильно развивающимися в этот период водорослями.

Следует указать, что экология, география и значение рафидофитовых водорослей до сих пор изучены крайне слабо.

Отдел *Raphidophyta* включает 1 класс *Raphidophyceae* с 1 одноименным порядком.

13.1. Класс 1. Рафидофициевые — *Raphidophyceae*

3.1.1. Порядок 1. Рафидовые — *Raphydales*

В состав порядка входят 3 семейства: *Vacuolariaceae*, *Monomastigaceae*, *Thaumatomastigaceae*. В основу разделения семейств положен признак наличия или отсутствия хлоропластов, их форма и число.

К семейству *Vacuolariaceae* относятся роды: *Vacuolaria* Cienk., *Trentonia* Stokes, *Goniosostomum* Dies., *Merotrichia* Dies.

Семейство *Monomastigaceae* включает род *Monomastix* Scherf.

Семейство *Thaumatomastigaceae* объединяет 3 рода: *Thaumatomastix* Laut., *Hyalosene* Skuja, *Synokomonas* Skuja.

14. ОТДЕЛ 5. ЗОЛОТИСТЫЕ ВОДОРΟΣЛИ — *CHRYSPHYTA* (*CHRYSPHYCOPHYTA*, *CHRYSPHYCEAE*)

Золотистые, или хризофитовые, 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 и н д и в и д о в имеет монадный тип структуры тела, только незначительное число форм имеют амебидную, плазмодиальную¹, пальмеллоидную, коккоидную, нитчатую, разноритчатую и пластинчатую структуру. Монадные формы и стадии имеют 1—2, реже 4 жгутика, различных по строению и длине, реже последние одинаковые.

¹ Плазмодиальная структура соответствует амебидной в разделе 1.3, пластинчатая — паренхиматозной либо псевдопаренхиматозной.

Форма клеток различная, преобладает яйцевидная, эллипсоидная, веретеновидная, цилиндрическая, реже встречаются шаровидные, грушевидные, булавовидные, кубические и другие клетки (рис. 14.1; 14.2).

Размеры клеток колеблются в пределах 2—120 мкм. Наиболее мелкие клетки имеют представители родов *Chromulina* Cienk. (*Ch. minima* Dofl.— 2—3 мкм, *Ch. elegans* Dofl.— 3—3,5 мкм в длину) и *Stenokalyx* Schill (*S. parvula* Schmidt.— 4—5 мкм в длину). Наиболее крупные клетки наблюдаются у родов *Mallomonas* Perty (*M. insignis* Penard — 85—100 мкм, *M. cylindracea* Pasch.— 50—120 мкм в длину и *Microglena* Ehr. (*M. pupitifera* Müll.) Ehr.— до 50 мкм в длину). Имеются значительные колебания размеров клеток и в пределах одного и того же вида как одноклеточных (*Mallomonas akrokomos* Ruttner.— 8—62 мкм в длину), так и колониальных форм (*Uroglena proxima* Korsch. et Matv.— 9—19,5 мкм в длину).

Клетки в большинстве случаев лишены клеточной оболочки, иногда покрыты лишь плазмалеммой, часто также мелкими кремнеземными чешуйками, нередко срастающимися в панцирь, реже выделяют домики (*Chrysococcus* Klebs, *Hyalobryon* Laut.). Некоторые представители имеют целлюлозную или целлюлозно-пектиновую, бесцветную или окрашенную оболочку, иногда покрытую многочисленными известковыми тельцами — кокколитами (*Hyalomonas* Stein), или кремнеземными чешуйками, а также инкрустированную солями железа (*Chrysotilus ferrea* Pasch.). Некоторые формы обладают особыми стрекательными структурами — *дискоболоцитами*, организованными иначе, чем трихоциты динофлагеллат.

Домики бывают шаровидные или яйцевидные, реже полушаровидные, эллипсоидные, колбовидные, вазовидные, цилиндрические и др. Размеры их разные и колеблются в пределах от 2 мкм (*Chrysococcus punctiformis* Pasch.) до 70 мкм (*Hyalobryon ramosum* Laut.). Стенки домиков состоят из клетчатки, пропитанной углекислой известью и солями железа; последние окрашивают домики в коричневый цвет (*Eleutheropyxis fulva* Scherff.). У некоторых видов домики окружены слизью (*Chrysocrinus hydra* Pasch.) или зернистыми образованиями (*Heliochrysis gradians* Pasch.). Стенки домиков могут быть пропитаны и кремнием.

Домики могут иметь одно крупное отверстие или таких отверстий 2—11 и даже больше. Они расположены или на концах или по всей поверхности домика, а также по экватору. У некоторых видов вокруг отверстия образуется короткая или длинная шейка, трубочка, воротничок или другой формы выросты стенок домиков. Поверхность домиков бывает гладкая или орнаментированная единичными или несколькими выростами или утолщениями. У представителей рода *Hyalobryon* Laut. наблюдаются воронкообразные образования, т. н. *кольца нарастания*. Домики прикрепляются к субстрату подошвой, окрашенной часто солями железа в бурый цвет и поэтому хорошо заметной (*Stephanoporos scherffelii* Pasch.). Нередко прикрепление осуществляется с помощью хорошо заметной толстой слизистой ножки (*Lepochromulina calyx* Scherff.) или тонкого стебелька (*Rhizaster crinoides* Pasch.), пропитанных солями железа. Клетки в домиках к стенкам либо не прикрепляются (*Dinobryon* Ehr., *Hyalobryon*), либо прикрепляются к внутренней стенке длинными стебельками.

Панцирь состоит из значительного числа кокколитов или кремнистых скорлупок, реже кремнистых кольцевидных ободков. Строение панциря имеет важное систематическое значение. Скорлупки панциря бывают яйцевидные, эллиптические, округлые, ромбические, лопатовидные, в виде часового стекла и подковы. Как правило они симметричные, гетеропольные, или изопольные, реже асимметричные (*Mallomonas robusta* Matv.). У многих из них имеется особый придаток в виде подковы, служащий для соединения скорлупок в сплошной панцирь. Этот придаток становится заметным только после специальной обработки панциря. У некоторых видов скорлупки панциря имеют подковообразные (*Mallomonas acaroides* Perty),

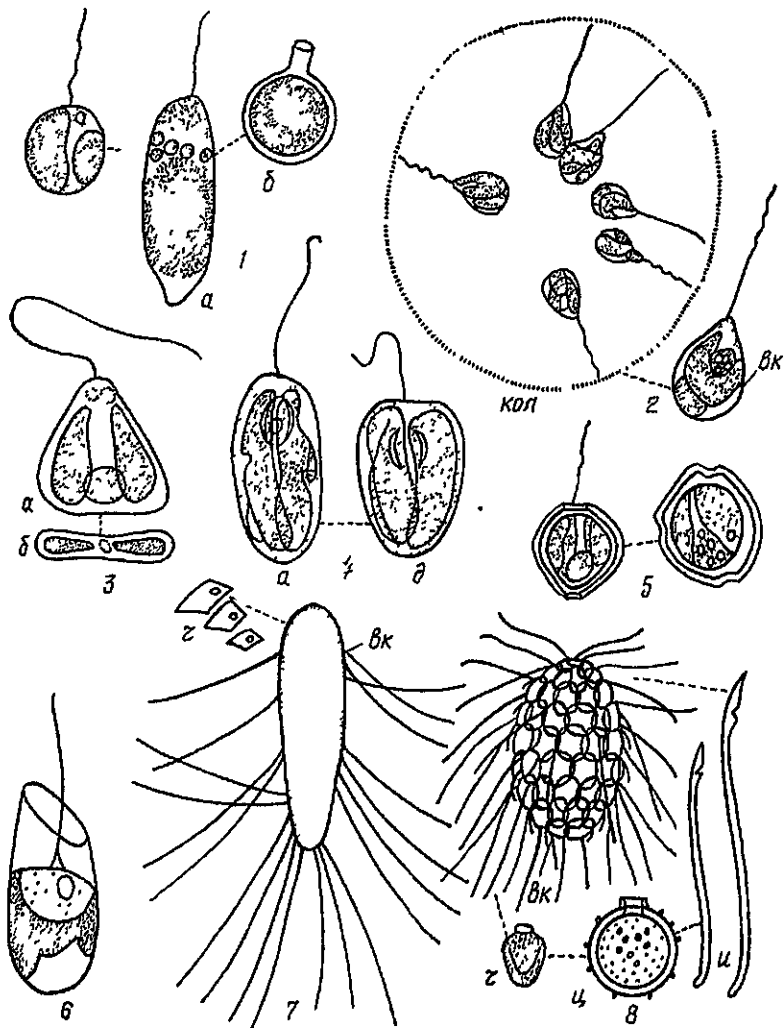


Рис. 14 1. Золотистые водоросли порядка Chromulinales (семейство Chromulinales):

1 — *Chromulina rosanoffii* (Woronin) Butschli (а — вид сбоку, б — циста); 2 — *Saccochrysis pyriformis* Korsch, 3 — *Sphaleromantis ochracea* (Butschli) Pasch (а — вид спереди, б — поперечный срез), 4 — *Amphichrysis compressa* Korsch (а — вид сбоку, б — вид спереди), 5 — *Chrysococcus triporus* Matv (клетка в разных положениях), 6 — *Kerhyrion ovum* Pasch, 7 — *Mallomonas producta* Iwan; 8 — *M. asaroides* Pertv, вк — вегетативная клетка, ц — циста, кол — колония, и — чешуйки, и — иглы

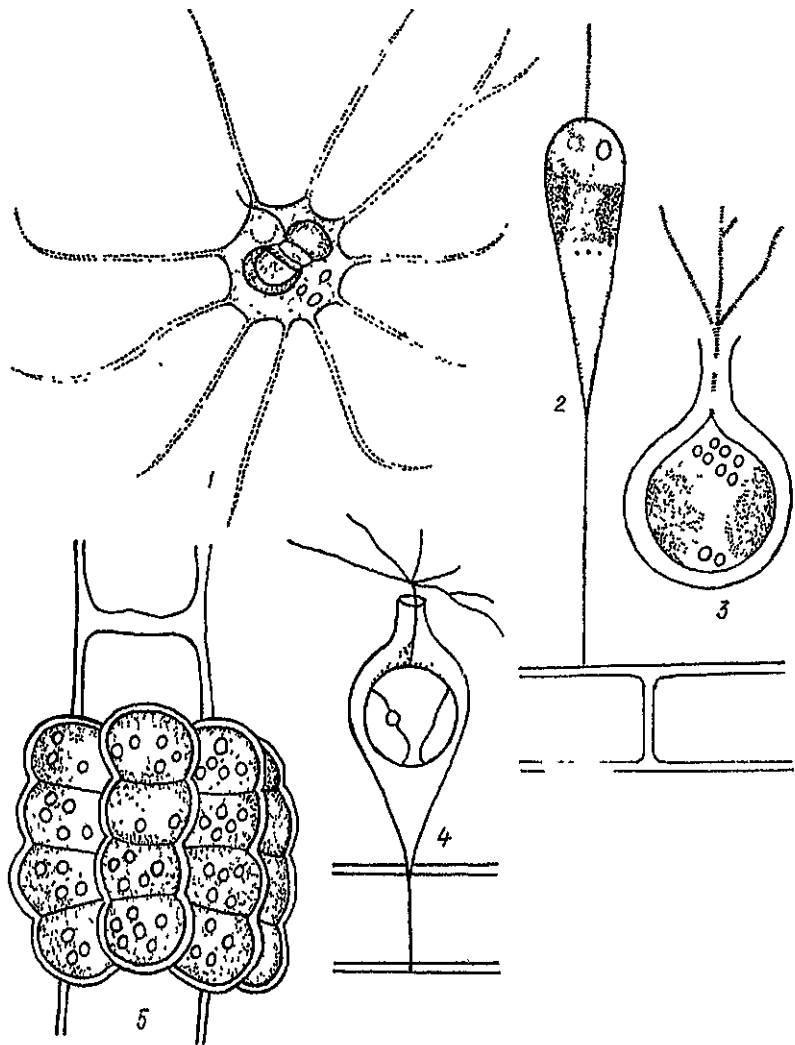


Рис 14.2. Золотистые водоросли порядка Chrysamoebales (семейства Chrysamoebaceae и Chrysocapsaceae):

1 — *Chrysamoeba tenera* Matv.; 2 — *Stipitochrysis monorhiza* Korsch; 3 — *Laglion ampullaceum* (Stokes) Pasch; 4 — *Chrysopyxis urna* Korsch; 5 — *Epichrysis paludosa* (Korsch) Pasch.

пальцевидные (*Mallomonas clavata* Conr.), или кольцевидные (*Synura sphagnicola* Korsch.) утолщения. Иногда скорлупки снабжены выростами в виде шипов, иголок или щетинок различной длины, тупыми или острыми, прямыми или косо направленными, тонкими или толстыми. Размеры скорлупок до 10 мкм в длину и 7,5 мкм в ширину; иногда они очень мелкие (0,8 мкм в длину, 0,5 мкм в ширину) и обнаружить их можно только при электронно-микроскопическом исследовании (*Chrysochromulina*).

Скульптура скорлупок очень разнообразна. Их форма, размеры, количество и характер расположения используются в систематике для идентификации видов. На скорлупках очень часто встречаются различных размеров отверстия и поры, а также углубления, служащие для прикрепления шпиль и иглолок, соединения скорлупок в пределах панциря. Размещение скорлупок неодинаково. Как правило многочисленные скорлупки образуют сплошной панцирь (*Mallomonas*), реже скорлупки покрывают только переднюю часть клетки (*Synura splendida* Korsch.). Наиболее часто скорлупки панциря расположены косыми рядами в виде черепицы, реже прямыми рядами в виде кирпичной кладки (*Mallomonas caudata* Iwan.).

Кокколиты известны у нескольких родов, выделенных даже в отдельный подкласс [204]. К ним относятся преимущественно морские формы. Кокколиты также имеют разнообразную форму и мелкие размеры. У одних видов они расположены равномерно по всей клетке на определенном расстоянии друг от друга, у других тесно соединяются своими краями (*Acanthoica opata*).

Некоторые представители образуют ризоподии, псевдоподии и аксоподии. *Ризоподии* — длинные тонкие образования на поверхности клеток в виде простых или разветвленных выпячиваний, достигающих значительной длины (до 140 мкм). Расположены они или равномерно по всей поверхности (*Chrysamoeba* Klebs) или локализуются в определенных участках клетки (*Rhizaster cinnoides* Pasch.). У представителей, живущих в домиках, ризоподии выходят наружу через одну, несколько или много пор в стенках домика (*Dereuxis* Stokes, *Poroehrysis* Pasch., *Chrysoerinus*). У некоторых видов ризоподии служат для прикрепления клеток к субстрату (*Amphirhiza epizootica* Skuja). Кроме участия в передвижении клеток, ризоподии принимают участие в голозойном питании путем захвата твердых органических частиц, бактерий и даже водорослей. *Псевдоподии* — короткие широкоокруглые выпячивания клеток, хорошо выраженные у *Brethiella chrysohydra* Pasch. К псевдоподиям, по мнению А. М. Матвиенко [204], следует также отнести и губовидные выпячивания, наблюдающиеся у некоторых хромалин (*Chromulina pascheri* Holer.) и многих охромонасов (*Ochromonas charkowiensis* Matv., *O. coronifera* Matv. и др.). Назначение псевдоподий такое же, как и ризоподий. *Аксоподии* — выпячивания с уплотненной осевой нитью, окруженной тонким слоем цитоплазмы. Внешне они напоминают щупальца животных и встречаются у видов семейства *Pedinellaceae*. Расположены они кругом. Число, длина и толщина их всегда постоянны для одного и того же вида. В определенных условиях аксоподии могут быть втянутыми и незаметными.

Преимущественное большинство золотистых водорослей имеют жгутики. Наиболее часто встречаются одножгутиковые или двужгутиковые формы с жгутиками разной длины. Известны роды с тремя жгутиками, причем все они разной длины, как у *Prymnesium* Mass., *Platyehrysis* Geitl., или два из них одинаковы, а третий значительно длиннее (*Chrysochromulina*). Четырехжгутиковые формы имеются у представителей рода *Didymochrysis* Pasch. (*Didymochrysis paradoxa*), причем жгутики образуют две «разножгутиковые» пары. У представителей с одним или двумя неравными жгутиками длинный называется главным, более короткий — боковым. У видов с тремя разными жгутиками один из них, наиболее короткий, служит для приклеивания к субстрату (*гантонома*), или он длинный и принимает участие в захвате твердых органических частиц. Если жгутик один, как, например у хромалины, он имеет перистое строение, если два, то один из них обычно перистый, другой бичевидный (*Ochromonas* Wyssotz., *Synura* Ehr.). У некоторых родов (*Chrysochromulina*) оба жгутика бичевидные и равной длины [120]. Во время деления клеток или перед образованием цист жгутики могут или втягиваться, или сбрасываться. Втягивание характерно для представителей, не имеющих плотных покровов.

Ядро обычно одно, шаровидное или слегка эллипсоидное, расположено в передней части клетки или в центре, реже в задней части. Размеры его незначительны. Часто оно маскируется капельками масла. Наиболее крупное ядро у представителей рода *Mallomonas*; оно может составлять $\frac{1}{3}$ клетки (*Mallomonas denticulata* Matv.), достигая 10 мкм в диаметре (*M. mesolepis* Skuja var. *spinosa* Matv.). *Ядрышко* одно. Особенностью митоза является то, что ядерная оболочка сначала фрагментируется, а затем исчезает. Веретено деления имеет типичный вид, но центриоли отсутствуют, вместо них на полюсах расположен ризопласт.

Хлоропласты обычно пластинчатые, корытовидные, реже лентовидные с неровным волнистым или ровным краем, дисковидные, сетчатые, звездчатые и другой формы. Обычно в клетке находится 1—2, реже 4 (*Amphichrysis compressa*), 8 (*Erichrysis nitellae* Geitl.) и более (*Pseudosyncruxia volvox* I. Kiss.). Пигменты представлены хлорофиллами α и β , β -каротином и ксантофиллами (антераксантином, лютеином, зеаксантином, неоксантином, виолаксантином, фукоксантином, диадноксантином, диатоксантином, диноксантином и криптоксантином). В хлоропластах находятся *пиреноиды* (обычно голые). У *Ochrosphaera neapolitana* обнаружен стебельчатый пиреноид, расположенный вне хлоропласта и соединенный с ним особым стебельком, т. н. *пиреноидоносителем*.

Стигма является частью хлоропласта, расположена на его переднем крае, непосредственно под боковым жгутиком, несущим фоторецептор. Обычно она округлая, округло-овальная или в виде палочки, часового стеклышка (*Chromulina urophora* Skuja) или червячка (*Microglena ovum* Schill.). Размеры стигмы обычно незначительны, но встречаются виды с крупной и хорошо заметной стигмой (*Chrysoelena verrucosa* Wisl.). Форма, размеры и расположение стигмы используются в систематике этих водорослей. Ультраструктура этой органеллы изучена недостаточно.

Вакуолярный аппарат состоит из пульсирующих (сократительных) или неппульсирующих вакуолей-пузыль. Сократительные вакуоли небольшие, округлые по 2—5, реже по 1 в клетке, с тонкой оболочкой. У видов с более плотной оболочкой система вакуолей образует сложный аппарат, состоящий из 5—7 (*Hymenomonas*) или 4—8 (*Microglena* Ehr.) мелких и одинаковых по форме и размерам сократительных вакуолей, расположенных вокруг одной вакуоли. Размещены вакуоли у основания жгутиков, нередко в средней или даже в задней части клетки. Однако сложный аппарат вакуолей всегда расположен в передней части клетки.

Продукты ассимиляции золотистых водорослей — вшепластидные масла и хризоламинарин. Откладываются они в задней части клетки, реже заполняют всю клетку. Имеются сведения о наличии у некоторых золотистых водорослей и гликогена (*Monochrysis aphanaster* Skuja, *Ochrosphaera neapolitana*). У некоторых видов рода *Synura* в передней части клетки накапливается *гематохром* [204].

У золотистых известно бесполое размножение (вегетативное или с помощью специализированных клеток — амебодов, зооспор и апланоспор) и половое. *Вегетативное размножение* широко представлено у одноклеточных форм. Осуществляется оно путем простого деления клетки надвое. У амебодных форм деление происходит в подвижном состоянии, без предварительного втягивания ризоподий (*Chrysamoeba tenera* Matv., *Brehmiella chrysohydra* Pasch., *Chrysaerachnion insidians* Pasch. и др.). Вегетативное размножение с плазмодиальной морфологической структурой (*Muxochrysis paradoxa* Pasch.) заключается в расщеплении плазмодия на много одноядерных и реже многоядерных амев, которые затем вырастают во взрослый плазмодий. У монадных форм размножение происходит тоже в подвижном состоянии, но значительно медленнее. У многоклеточных нитчатых, разнориччатых и пластинчатых форм разрастание слоевища может происходить за счет деления клеток в одном (*Nematochrysis* Pasch.),

двух (*Chrysomeris* Cart.) и трех (*Phaeodermatium* Hansg.) направлениях. Слоевище многоклеточных форм может размножаться путем фрагментации на отдельные участки, способные к дальнейшему развитию. К вегетативному размножению относится также почкование, имеющее место у видов рода *Palatinella* Laut.

Бесполое размножение с помощью *амебонидов* происходит, например, у представителей порядка *Rhizochrysidales*, особенно имеющих домики. Амебониды очень мелкие, с короткими тупыми псевдоподиями, с одним хлоропластом или без него. Образуются они по 4 и более (*Chrysocrinus*, *Stephanoragos*), выползают из отверстия домика и образуют затем свой собственный. Реже амебониды возникают в значительном количестве в специальных образованиях, напоминающих зооспорангии (*Muxophrysis* pagoda).

Зооспоры могут возникать в обычных вегетативных клетках или в особых органах — *зооспорангиях* (*Apistonema commutatum* Pasch.). Обычно образуется по 2 зооспоры, реже по 4—8 (*Phaeothamnion confervicola* Lagerh.) и только у отдельных видов число зооспор может составлять 16 (*Mopochrysis arphanaster* Skuja). Нередко в клетке возникает лишь одна зооспора (*Celloniella palensis* Pasch.). У большинства видов зооспоры яйцевидные, реже шаровидные (*Chrysostephanosphaera globulifera* Scherff.), тетраэдрические (*Hydrurus foetidus* (Vill.) Kirchn.) и др. В поперечном сечении зооспоры округлые, у некоторых видов несколько сжатые (*Chrysotylus ferrea*). Преобладают одножгутиковые — хромוליноподобные зооспоры, реже встречаются двужгутиковые с неравными жгутиками — охромонаподобные (*Phaeothamnion borzianum* Pasch.).

У некоторых хризокансовых и хризосферовых кроме зооспор образуются *автоспоры*. Развиваются они непосредственно в вегетативных клетках по 4 и 7, реже по 16 (*Chrysarion rhizophylos* Pasch. et Vlk.) и по форме напоминают материнские клетки.

Половой процесс редок, представлен в виде гологамии, изогамии и автогамии. При *гологамии* две одинаковые исходные с вегетативными клетки сливаются в двуядерные зиготы, превращающиеся в кремнистые цисты, которые после периода покоя прорастают в одну или несколько клеток (*Dinobryon borgei* Lemm.). При *изогамии* сливаются гаметы с образованием зиготы с диплоидным ядром, которое редуциционно делится; из зиготы образуются 4 гаплоидные особи (*Ochrosphaera neapolitana*). *Автогамный половой процесс* отличается от предыдущих тем, что слияния протопластов не происходит. Разрастающиеся двуядерные клетки превращаются в кремнистые цисты, как и при гологамии (*Stenokalux*, *Kephyrion* Pasch. и другие роды). Нередко у одного и того же вида одновременно образуются цисты и происходит гологамный и автогамный половой процесс (*Dinobryon borgei*, *Stenokalux inconstans* Schmid. и др.). Вероятно, половой процесс у золотистых водорослей не такое уж редкое явление [513], однако изучен он еще недостаточно.

Характерной особенностью цикла развития золотистых является образование *цист*. Они бывают эллипсоидной, яйцевидной, цилиндрической или иной формы, с целлюлозной оболочкой, позже пропитывающейся оксидом кремния. Стенки цист обычно толстые, бесцветные или окрашенные в бурый цвет, гладкие или покрытые различными скульптурными образованиями в виде бородавочек, шипов, реже морщин (*Chromulina echinocystis* Conr.), крыловидных образований (*Celloniella palensis* Pasch.) или экваториальных ободков (*Hydrurus foetidus*). Особенно разнообразны шипы, короткие или длинные, заостренные или тупые и раздвоенные (*Ochromonas fragilis*). Скульптурные образования размещены преимущественно равномерно на поверхности цист, однако у некоторых видов они локализуются в задней части (*Uroglena sonifera* Conr., *Ochromonas echinulata*). У большинства видов диаметр цист не превышает 20 мкм и только в пределах таких ро-

дов, как *Mallomonas* или *Microglena*, цисты больших размеров — 34 мкм в длину и 23 мкм в ширину (*Mallomonas allorgei* (Dofl.) Comp., *M. clavata* Comp.). Реже размеры цист гораздо меньше — до 3 мкм (*Chromulina minima* Dofl.).

Цисты снабжены отверстием или порой, которая иногда вытянута в воротничок различной формы, шейку (*Uroglena volvox* Ehr.), крыловидный вырост (*Uroglena soniaca*) и т.д. Циста сверху закрыта пробочкой различной формы. Образуются цисты в разное время года, обычно летом и осенью (май, октябрь). Прорастание цист изучалось недостаточно и на нескольких видах. Известно, что при прорастании цист могут возникнуть от 1 до 4 и даже до 8 клеток. Цисты бывают одноядерные беспольные, двухядерные беспольные (*потенциально аутогамные*), двухядерные половые (*зиготические*). Все цисты морфологически идентичны. Отдельные клоны в пределах видов способны к образованию цист всех типов или только одного.

Издавна золотистые водоросли родственно связывали с желтозелеными и диатомовыми. Так, А. Пашер [576, 579] объединил эти группы водорослей в одну филу под названием *Chrysophyta*. Особое значение он придавал образованию у представителей этих групп эндогенных цист, оболочки которых пропитаны кремнеземом, а также тому, что оболочки цист желтозеленых состоят из двух частей (створок), а цисты золотистых закрыты пробочкой, которую А. Пашер рассматривает как гомолог второй створки. Кроме того, золотистые, желтозеленые и диатомовые не образуют крахмала и для всех этих групп характерно отсутствие хлорофилла *c*. Все это говорит в пользу предположения А. Пашера о родстве золотистых, желтозеленых и диатомовых водорослей. Однако, как отмечал Д. К. Зеров [120], нельзя не отметить, что у этих групп имеются и существенные различия. Так, у золотистых обнаружены ксантофиллы, которых нет у представителей двух других групп, и только у желтозеленых обнаружен хлорофилл *e*. Диатомовые резко отличаются от золотистых и желтозеленых циклом развития и своеобразным строением ядра. Несмотря на черты сходства между золотистыми, желтозелеными и диатомовыми водорослями, А. Пашер все же отмечал, что они представляют собой самостоятельные стволы развития, обнаруживающие больше родственных связей друг с другом, чем с другими отделами [576]. Поэтому Д. К. Зеров, не отрицая общности происхождения по крайней мере золотистых и желтозеленых водорослей, рассматривал их как самостоятельные филы, а в систематическом отношении — как самостоятельные отделы автотрофных эукариотических организмов. Этой точки зрения придерживается большинство исследователей.

Что касается к л а с с и ф и к а ц и и золотистых, то, например, А. Пашер делит отдел на 5 классов: *Chrysomonadineae* с 3 подклассами — *Chrysomonadeae*, *Silicoflagellatae*, *Coccolithophoreae*, *Rhizochrysidineae*, *Chrysosarcinae*, *Chrysosphaerineae*, *Chrysotrichineae*. Систему А. Пашера с незначительными и несущественными изменениями принимают многие современные авторы. Основные таксоны золотистых, как и других отделов водорослей, А. Пашер выделил на основании особенностей их морфологии. Исходной группой он считал *Chrysomonadineae*, из которой выводил амебонидные *Rhizochrysidineae*, пальмеллоидные *Chrysosarcinae*, коккоидные — *Chrysosphaerineae* и нитчатые *Chrysotrichineae*. А. М. Матвиевко [203, 204], принимая классификацию А. Пашера, в основании системы золотистых ставит *Rhizochrysidineae* (*Chrysopodinophyceae*). Были и другие предложения, например, выделять золотистые с двумя бичевидными жгутиками и часто с гаптонемой между ними в особый класс [573], который Христиенсен [375] назвал *Hartophyceae*. П. Буррелли [358] дал несколько иную классификацию золотистых водорослей, также основанную на строении жгутиков. По Д. К. Зерову [120], отдел *Chrysophyta* делится на 2 класса: *Heterochrysophyceae* и *Isochrysophyceae*. В пределах класса *Heterochrysophy-*

сеae выделяется 7 порядков: Chrysomonadales, Coccolithales, Dictyochales (Silicoflagellatae), Rhizochrysidales, Chrysocapsales, Chrysosphaerales, Phaeothamniales (Chrysotrichales). Выделение их основано на различиях в типе структуры, числе и строении жгутиков, на способности образовывать кокколиты, особенностях строения скелета и панциря, на наличии или отсутствии слизистой обертки и т. д. В основу разделения порядков на семейства положены такие признаки: число жгутиков, наличие или отсутствие псевдоподий или аксоподий, тип структуры и др. В пределах класса Isochrysophyceae различают два порядка: Isochrysidales и Prymnesiales.

Д. К. Зеров предполагает, что среди золотистых водорослей намечается две филогенетические ветви: изохризофитная и гетерохризофитная [120]. В гетерохризофитной ветви основной исходной группой следует признать хризомонадовые (Chrysomonadales). От них, как боковые ветви, могли развиваться, с одной стороны Coccolithales и Dictyochales (Silicoflagellatae), а с другой — амебонидные Rhizochrysidales, пальмеллоидные Chrysocapsales и коккоидные Chrysosphaerales, которые в свою очередь могли дать начало нитчатым и пластинчатым Phaeothamniales. Классы Isochrysophyceae и Heterochrysophyceae, очевидно, обособились на ранних стадиях становления отдела Chrysophyta.

Золотистые водоросли распространены по всему Земному шару, в водоемах разных типов. Преимущественное большинство хризифитовых обитает в пресных водах и только незначительное число их обитает в море. Пресноводные виды встречаются в стоячих водоемах: болотах, озерах, прудах, старицах рек, водохранилищах, реже — в реках и в водоемах с текущей водой. Типичным местообитанием золотистых являются сфаговые болота с кислой реакцией воды. Известны виды, обитающие в водоемах, богатых известью (*Heliaktis conradiana* Pasch.), а также при pH воды 8,2 (*Chrysarion rhizophylos*, *Koinopodium aggregatum* Pasch. и др.). Золотистые водоросли обычно обитают в чистой воде, немногие из них встречаются в водоемах, загрязненных различными органическими веществами, среди гнилых листьев и водорослей, в загрязненных водоплавающей птицей прудах (*Synochromonas pallida* Korsch., *Pseudokephyron spirale* Schmid).

Экология золотистых водорослей довольно хорошо изучена. Преимущественно это холодолюбивые организмы, встречающиеся в холодное время года, ранней весной, поздней осенью, а также зимой, подо льдом. Исключения составляют виды, обитающие в теплых, сильно прогреваемых водоемах (*Eleutheropyxis oblonga* Pasch.). Некоторые виды вызывают «цветение» воды, придавая ей желтовато-коричневую окраску (виды родов *Mallomonas*, *Chromulina*, *Synura*, *Dinobryon*, *Uroglena*, *Uroglenopsis* Lemm.).

Золотистые водоросли встречаются в планктоне, бентосе и нейстоне. Преимущественное большинство из них типичные представители планктона. К типичным бентосным формам относятся немногие виды родов *Phaeodermatium* Hansg., *Celloniella*, *Hydrurus*. Как правило это прикрепленные формы, живущие в холодных текущих чистых водах — на дне рек, каменной почве каналов, деревянных сваях и камнях. Здесь встречаются и ползающие по дну с помощью ризоподий виды родов *Chrysamoeba*, *Chrysarachnion*, *Heliopsis* Pasch. Среди золотистых есть и эпифиты, обитающие на различных водорослях, а также на других золотистых водорослях (*Lagunipon scherffelii* Pasch., *Lepochromulina calyx* Scherff.) или на цистах динофитовых (*Epicystis peridinearum* Pasch.). Наиболее типичным представителем нейстона является *Chromulina rosanoffii* (Woronin) Bütschli, весь цикл развития которой проходит в поверхностной пленке воды стоячих водоемов. Нередко этот вид встречается в массовом количестве, образуя пленку почти монокультуры [204].

Золотистые водоросли принимают активное участие в накоплении орга-

нических веществ, ила (сапропеля), который имеет большое практическое значение для народного хозяйства. Определенное значение они имеют в цепи питания рыб. Как обитатели чистых вод, некоторые виды служат индикаторами на отсутствие загрязнения воды органическими веществами, т. е. могут быть использованы при санитарно-биологическом анализе воды. При массовом развитии, приводящем к «цветению» воды, некоторые виды золотистых водорослей играют отрицательную роль в деле водоснабжения (вода становится непригодной для употребления, приобретает неприятный привкус и запах). Ископаемые остатки золотистых водорослей представлены главным образом кокколитофоридовыми и кремнистыми жгутиковыми, они играют определенную роль в образовании залежей извести и мела, в формировании осадочных пород [204].

14.1. Класс 1. Гетерохризофициевые — *Heterochrysophyceae*

Организмы с одним или двумя жгутиками. Один жгутик перистый, другой, если он есть, — бичевидный. Монадные одноклеточные и колониальные, амебонидные, пальмеллоидные, кокколитные и нитчатые организмы.

Класс объединяет 7 порядков.

14.1.1. Порядок 1. Хризомонадовые — *Chrysomonadales*

Одноклеточные или колониальные организмы, снабженные одним или двумя жгутиками. Клетки или голые, часто метаболические, способные поглощать твердую пищу, или же имеют футляры (домики), либо слизистые, содержащие пектин обертки, покрытые кремнистыми пластинками с различными скульптурными образованиями.

Порядок включает одноименное семейство с такими наиболее известными родами: *Chromulina* Cienk., *Chrysopsis* Pasch., *Pseudochromulina* Dofl., *Chrysoglena* Wisl., *Chrysococcus* Klebs, *Kephyrion* Pasch., *Mallomonas* Perty, *Microglena* Ehr., *Uroglena* Ehr., *Dinobryon* Ehr., *Synura* Ehr., *Ochromonas* Wys.

14.1.2. Порядок 2. Кокколитовые — *Coccolithales*

Одноклеточные монадные преимущественно морские формы. Клетки покрыты слизистой оберткой, на поверхности и внутри которой откладываются своеобразные известковые тельца — кокколиты. Слизистая оболочка со временем превращается в панцирь. Клетки обычно с двумя хлоропластами и двумя жгутиками.

Порядок включает одно одноименное семейство, наиболее изученным родом которого является *Hymenomonas* Stein.

14.1.3. Порядок 3. Диктиховые — *Dictyochoales*

Одноклеточные кремнистые организмы, монадные, преимущественно морские представители, в теле которых находится скелет, состоящий из полых кремневых палочек. Клетки голые имеют один жгутик, образуют также очень тонкие псевдоподии и снабжены мелкими хлоропластами. Представители порядка диктиховых были очень распространены в меловое и третичное время.

Ныне известен один род *Dictyochoa* Ehr. с тремя видами.

14.1.4. Порядок 4. Ризохризидовые — Rhizochrysidales

Амебоидные формы, снабженные жгутиками или лишенные их; иногда образуются футляры (*Rhizaster* Pasch.) или плазмодии (*Muxochrysis* Pasch.).

Порядок включает 3 семейства: *Rhizochrysidaceae*, *Lagyniaceae* и *Muxochrysidaceae*. К семейству *Rhizochrysidaceae* относятся роды: *Chrysa-moeba* Klebs, *Brehmiella* Pasch., *Chrysostephanosphaera* Scher., *Leucochrysis* Pasch.; к семейству *Lagyniaceae* — *Lagynion* Pasch., *Stephanopus* Con., *Rhizaster* Pasch., *Bitrichia* Wol., *Chrysopyxis* Stein; к семейству *Muxochrysidaceae* — *Muxochrysis* Pasch.

14.1.5. Порядок 5. Хризокапсовые — Chrysocapsales

Пальмеллоидные одноклеточные или колониальные организмы, в вегетативном состоянии лишенные жгутиков.

Порядок включает 3 семейства: *Chrysocapsaceae*, *Naegeliellaceae* и *Hydruraceae*. К семейству *Chrysocapsaceae* относятся роды: *Chrysocapsa* Pasch., *Geochrysis* Pasch., *Ruttnera* Geitl., *Phaeocystis* Lag., *Chalkopyxis* Pasch., *Tetrasporopsis* Lemm.; к семейству *Naegeliellaceae* — *Naegeliella* Cor.; к семейству *Hydruraceae* — *Hydrurus*.

14.1.6. Порядок 6. Хризосферовые — Chrysosphaerales

Одноклеточные или колониальные организмы, клетки которых покрыты оболочкой. Неподвижны в вегетативном состоянии, однако в клетках, особенно при размножении, иногда образуются сократительные вакуоли и стигма.

Порядок включает 1 одноименное семейство с родами: *Chrysosphaera* Pasch., *Stichogloea* Chod., *Sphaerochrysellia* Pasch., *Pterosperma* Pouchet, *Phaeodactylum* Bohlin.

14.1.7. Порядок 7. Феотамниевые — Phaeothamniales

Нитчатые или дисковидные колониальные организмы.

К порядку относятся 4 семейства: *Sphaeridiotrichaceae*, *Phaeoplacaceae*, *Phaeothamniaceae* и *Phaeodermatiaceae*. К семейству *Sphaeridiotrichaceae* относится род *Sphaeridiotrix* Pasch.; к семейству *Phaeoplacaceae* — *Phaeoplaca* Chod.; к семейству *Phaeothamniaceae* — *Nematochrysis* Pasch., *Phaeothamnion* Lag., *Apistonema* Pasch., *Chrysonepos* Tay.; к семейству *Phaeodermatiaceae* — *Phaeodermatium* Hansg.

14.2. Класс 2. Изохризофициевые — Isochrysophyceae

Одноклеточные или колониальные морские организмы с двумя бичевидными жгутиками. Клетки свободноживущие или снабженные футлярами. Автотрофные и гетеротрофные организмы.

В классе содержится 2 порядка: *Isochrysidales* и *Prymnesiales*.

14.2.1. Порядок 1. Изохризидовые — Isochrysidales

Автотрофные и гетеротрофные, одноклеточные или колониальные организмы с двумя бичевидными жгутиками, без гаптонемы.

Порядок включает 1 одноименное семейство с родами: *Chrysidalis* Schil., *Isochrysis* Par., *Derepuxis* Stokes, *Cladomonas* Stein, *Rhipidodendron* Stein, *Spongomonas* Stein.

14.2.2. Порядок 2. Примнезиевые — Prymnesiales

Автотрофные и гетеротрофные одноклеточные монадные организмы с двумя бичевидными жгутиками и гаптомемой.

Порядок объединяет 1 одноименное семейство с родами: *Prymnesium* Mas., *Platychrysis* Geitl. и *Chrysochromulina* Lac.

15. ОТДЕЛ 6. ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ — BACILLARIOPHYTA (DIATOMEAE)

Диатомовые водоросли представлены одноклеточными и колониальными микроскопическими и н д и в и д а м и светло-желтого или бурого цвета, имеющими исключительно *коккоидный тип структуры тела*. Жесткая оболочка диатомовых состоит из прозрачного, как правило, симметричного кремнеземного панциря. Размер клеток от 4 до 2000 мкм. В отделе, по данным разных авторов, насчитывается 12—25 тыс. видов.

Структура панциря, его форма, соотношение осей и плоскостей симметрии лежат в основе систематики диатомовых водорослей. Панцирь состоит из аморфного кремнезема, напоминающего по составу опал ($Si_2 \times xH_2O$, плотность 2,07), с примесью металлов (алюминия, железа, магния) и органического компонента, возможно, белка. Толщина стенок панциря зависит от концентрации кремния в среде и изменяется в значительных пределах: у тонкостенных форм — от сотых до десятых долей микрометра, у толстостенных — 1—3 мкм. Панцирь состоит из двух частей — эпитеки и гипотеки. Большая часть — эпитека надвигается своими краями на гипотеку как крышка на коробку. Эпитека состоит из плоской или выпуклой створки — *эпивальвы* и пояскового ободка — *эпицингулюма* (рис. 15.1; 15.2). Гипотека имеет аналогичные части: створку — *гиповальву* и поясковый ободок — *гипоцингулюм*. Эпицингулюм и гипоцингулюм составляют вместе *поясок* панциря. Поясок панциря отсутствует у некоторых ископаемых видов, спор и иногда у инициальных клеток. Загнутая часть створки — *загиб створки*, бывает низким или высоким, иногда он имеет характерную структуру. Поясковый ободок в виде узкой ленты плотно охватывает край загиба створки, но не срастается с ним. Элементы пояскового ободка, которые располагаются проксимально к створке, называют *вставочными ободками (копулами)*, иногда они отличаются формой и структурой от дистальных элементов. Вставочные ободки бывают воротничковидные, кольцевидные, полукольцевидные или состоят из отдельных сегментов разнообразной формы (рис. 15.3). Вставочный ободок, непосредственно примыкающий к створке, часто называют *вальвокопулой*. Форма вставочных ободков — один из характерных признаков некоторых родов (*Mastogloia* Thw.). Разрастание вставочного ободка в полость клетки приводит к образованию неполной кремниевой перегородки — *септы* (рис. 15.4), параллельной створкам. Вставочные ободки обеспечивают увеличение объема клетки и ее рост за счет увеличения их числа или их раздвигания. Дистальные к створке элементы пояскового ободка называются *соединительными ободками*, или *плеврами*. Поясковый ободок, состоящий из одного элемента, — также соединительный. В том случае, если загиб створки в виде неширокой закраины углубляется внутрь панциря, образуется *диафрагма*, которая в отличие от септ, является частью створки.

Форма панциря разнообразна: в виде шара, диска, цилиндра и т. п. Она определяется формой створок (рис. 15.5) и их высотой. Благодаря симметричному строению панциря через него можно провести продольную, поперечную и центральную (первальпарную) оси симметрии, длина которых соответственно определяет длину, ширину и высоту панциря, а также

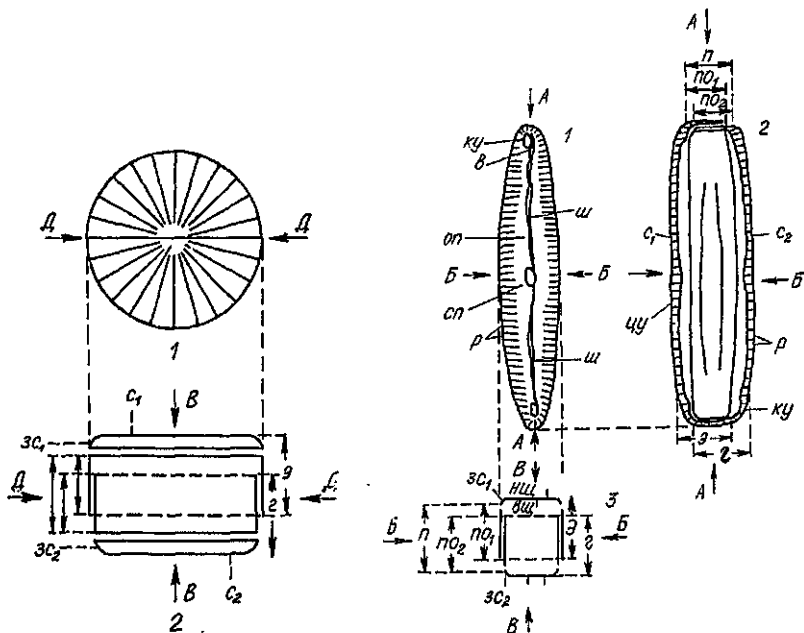


Рис. 15.1. Схема строения панциря диатомовых водорослей центрического типа (род *Coscinodiscus*):

1 — вид со стороны эпитеки; 2 — вид со стороны пояска; DD — диаметр панциря; BB — центральная ось панциря; c_1 — створка эпитеки; e — эпитека; z — гипотека; c_2 — створка гипотеки; zc_2 — загиб створки гипотеки; zc_1 — загиб створки эпитеки

Рис. 15.2. Схема строения панциря диатомовых водорослей пеннатного типа (род *Pinnularia*):

1 — вид со стороны эпитеки; 2 — вид со стороны пояска; 3 — поперечное сечение панциря; AA — продольная ось панциря; BB — поперечная ось панциря; BB — вертикальная первальварная ось панциря; $ку$ — конечный (полярный) узелок; a — воронка; $оп$ — осевое поле; $сл$ — среднее поле; p — ребра; $ш$ — шов; n — пояска; no_1 — поясковый ободок эпитеки; no_2 — поясковый ободок гипотеки; c_1 — створка эпитеки; c_2 — створка гипотеки; $цу$ — центральный узелок; zc_1 — загиб створки эпитеки; $нщ$ — наружная щель шва; $вщ$ — внутренняя щель шва; e — гипотека; zc_2 — загиб створки гипотеки

продольную (апикальную), поперечную (трансапикальную), створковую (вальварную) плоскости симметрии (рис. 15.6). Если через панцирь можно провести все три плоскости симметрии, то он полностью симметричный, две — бисимметричный, одну — моносимметричный. Встречаются асимметричные панцири, через которые нельзя провести ни одной плоскости симметрии.

Различают два основных типа створок: *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*). Среди зигоморфных преобладают створки с одинаковыми концами — *изопольные* (см. рис. 15.5, 1—5, 8—16), реже — с разными — *гетеропольные* (см. рис. 15.5, 6, 7). Концы створок также имеют разнообразную форму (рис. 15.7).

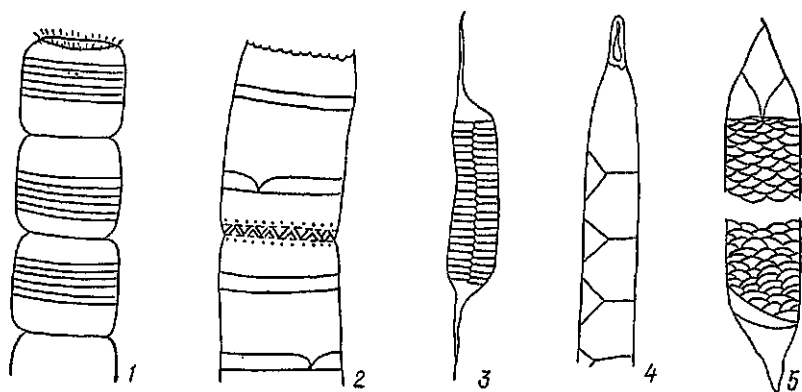


Рис. 15.3. Форма вставочных ободков панцирей диатомовых водорослей: 1 — кольцевидная (*Lauderia*); 2 — воротничковидная (*Stephanodiscus*); 3 — трапециевидно-чешуевидная; 4 — полукольцевидная; 5 — чешуевидная (3—5 *Rhizosolenia*)

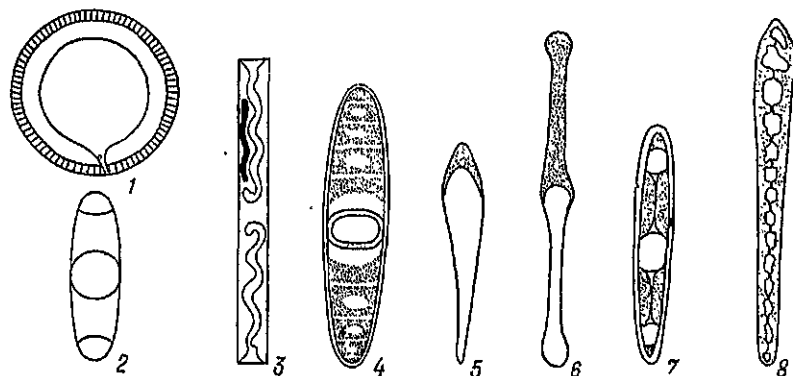


Рис. 15.4. Форма и расположение септ у диатомовых водорослей:

1—3 — вставочный ободок с септой (1 — центрическая диатомея *Thalassiosira antiqua* (Grun.) A. Cl. var. *septata* Pr.-Lavr., 2, 3 — пеннатые диатомеи *Grammatophora marina* (Lyngb.) Kütz. и *G. serpentina* (Ralfs) Ehr.); 4 — центральная септа; 5 — полярная септа (*Licmophora ehrenbergii* (Kütz.) Grun.); 6 — септа, занимающая половину панциря (*Tabellaria fenestrata* (Lyngb.) Kütz.); 7 — септа с тремя отверстиями (*Rhabdonema adriaticum* Kütz.); 8 — септа с многочисленными отверстиями (*Climacosphenia monilifera*)

Наружный и внутренний рисунки панциря, наблюдаемые в световой и электронный микроскоп, называют *структурой панциря*. Она специфична для разных таксонов и образована различными структурными элементами, из которых всеобщими и наиболее важными являются *перфорации* — система отверстий различного строения расположенных на створках, через которую происходит связь протопласта с внешней средой.

Наиболее распространенные из перфораций *ареолы*, бывают двух типов: *породные (породы)* (рис. 15.8, 1, 2), не имеющие заметных сужений к поверхности створки, и *локулярные (локулы)*, заметно суженные к одной из поверхностей створки (рис. 15.8, 3, 4). С внутренней или внешней сто-

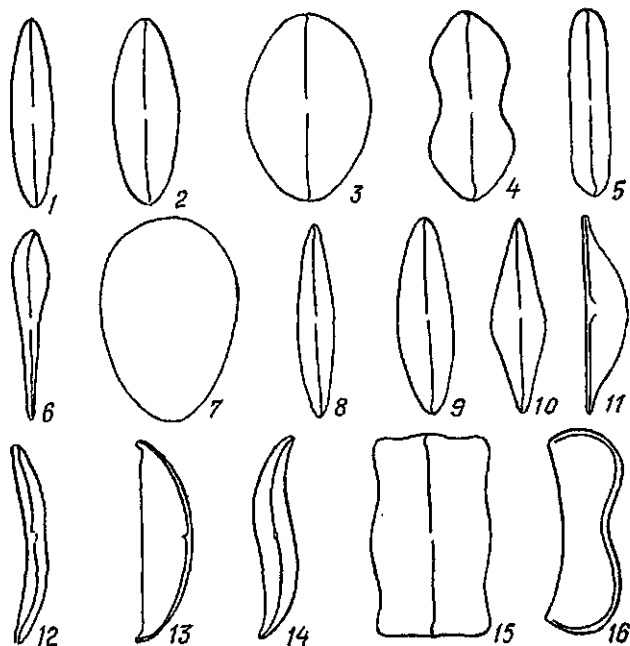


Рис. 15.5. Форма створок панциря диатомовых водорослей:

1, 2 — эллиптическая; 3 — широкоэллиптическая; 4 — гитаровидная; 5 — линейная; 6 — булавовидная; 7 — яйцевидная; 8, 9 — ланцетная; 10 — ромбическая; 11, 13 — полуланцетная; 12 — полудугообразная; 14 — сигмовидная; 15 — прямоугольная; 16 — почковидная

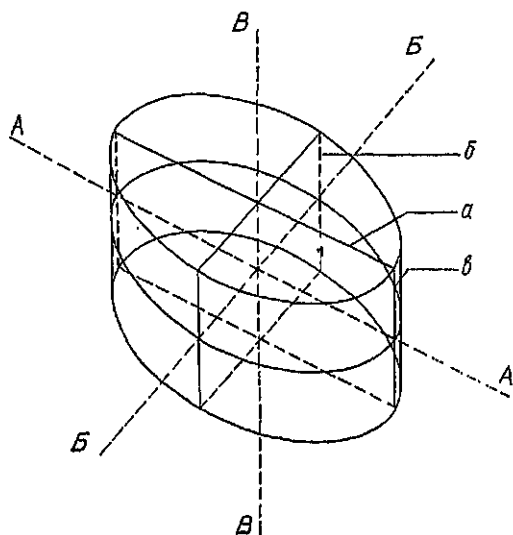


Рис. 15.6. Оси и плоскости симметрии панциря диатомовых водорослей. Оси симметрии:

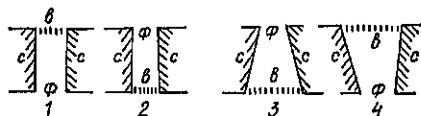
AA — продольная, BB — поперечная, BB — центральная; плоскости симметрии: a — продольная, b — поперечная, a — створковая



Рис. 15.7. Концы створок панциря диатомовых водорослей: 1 — острый; 2 — тупой; 3 — клиновидный; 4 — клювовидный; 5 — головчатый; 6 — оттянутый

Рис. 15.8. Схема строения ареол диатомовых водорослей:

1, 2 — поридные; 3, 4 — локулярные (1, 4 — внешнее положение велума; 2, 3 — внутреннее положение велума); ϕ — форамен; v — велум; c — стенки панциря



роны, иногда с обеих, ареолу закрывает тонкий перфорированный кремнеземный слой — *велум*. Положение велума имеет важное значение в таксономии крупных рангов класса *Centrophyceae*. Противоположное незамкнутое отверстие ареолы называется *фораменом* [230].

Удлиненная камера или одна из серии удлиненных камер, проходящих от осевой части створки к краю и открывающихся внутрь панциря большим отверстием с ареолированным наружным слоем, называется *альвеолой*. При наблюдении в световой микроскоп перфорации имеют вид точек, либо при плотном расположении в ряд — штрихов. У центральных диатомовых перфорации образуют *радиальные штрихи*, проходящие от центра к краю створки, пучковые, сгруппированные в параллельные радиальному штриху ряды, и *тангенциальные*, образующие прямые или изогнутые не радиальные ряды (рис. 15.9). У пеннатных диатомовых перфорации образуют относительно края створки параллельные, радиально-симметричные и конвергентные штрихи (рис. 15.10). Иногда штрихи взаимно пересекаются.

На створках панциря большинства пеннатных диатомей имеется *шов* в виде пары сквозных щелей, каждая из которых называется *ветвью шва*. Швы имеют различную длину, разнообразное строение и могут располагаться на обеих створках или на одной из них. Хорошо развитый щелевидный шов характерен для представителей семейства *Naviculaceae*. Он состоит из пары коленчато согнутых в толще створки щелей, заметно суженных в колене и расширяющихся наружу (*наружная щель*) и внутрь (*внутренняя щель*) панциря (рис. 15.11; 15.12). На середине створки ветви шва соединяются в *центральной узелке* (внутреннее утолщение стенки створки) горизонтальным и вертикальным воронковидным каналами, причем наружный выход последнего имеет вид точки — *центральная пора*. В *конечных* (полярных) *узелках* — внутренних утолщениях стенки створки или обычно губообразно выпяченных образованиях — *хоботках* (см. рис. 15.11; 15.12) — наружная щель заканчивается извитой, обычно короткой *полярной щелью*.

Каналовидный шов представителей семейств *Nitzschiaceae*, *Ephraimiacae*, *Surirellaceae* и других в виде трубковидной полости проходит в толще створки, гребневидном утолщении ее — *киле*, или крыловидном выросте — *крыле*, окружающем створку по краю (рис. 15.13—15.15). Наружу каналовидный шов открывается узкой щелью, а от внутренней полости панциря отделяется рядом кремнеземных пластинок — *фибул*, открытые пространства между которыми называются *интерфибулами*.

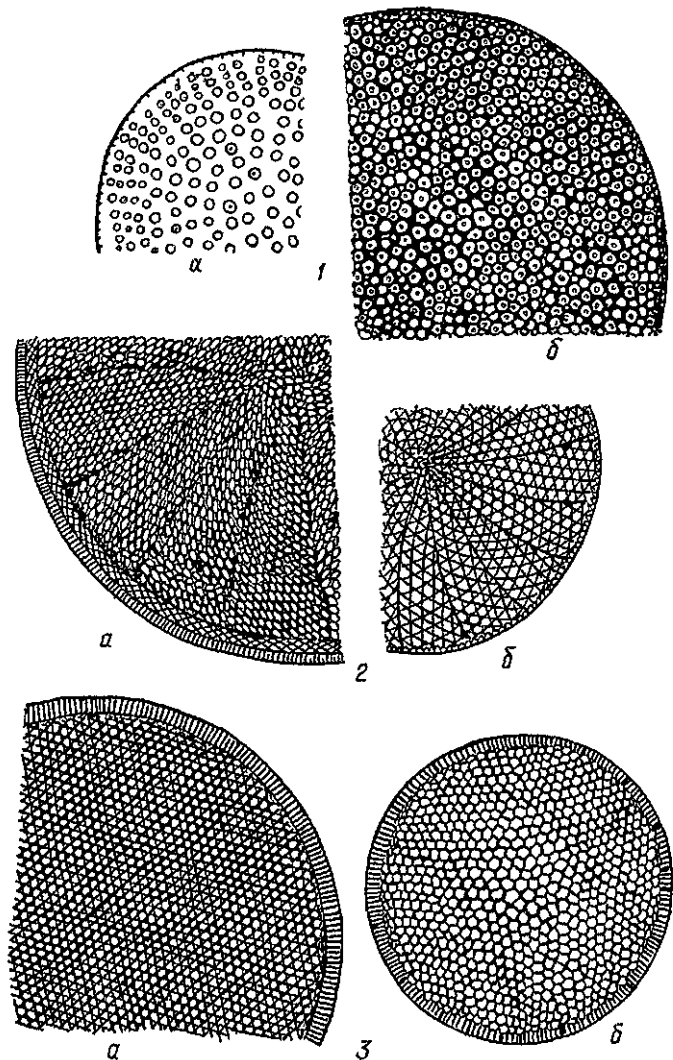


Рис. 15.9. Перфорационные штрихи центрических диатомовых водорослей: 1 — радиальные (а — отдельные ареолы, б — ареолы с вторичными спиральными рядами); 2 — пучковые (а — прямые пучки, б — изогнутые пучки); 3 — тангенциальные (а — прямые ряды — линейный тип, б — вогнутые по направлению к краю ряды — эксцентриский тип)

Швы обеспечивают сообщение протопласта с внешней средой и способность к движению. В филогенетическом отношении наличие шва — прогрессивный признак, характерный для эволюционно более молодых видов.

Исследование диатомовых водорослей с помощью сканирующей электронной микроскопии позволило открыть разнообразные выросты, соединяющие протопласт с внешней средой, число и расположение которых на створке может быть различным. Большинству центрических и бесшовных

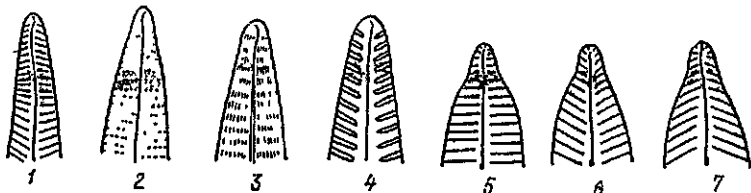


Рис. 15.10. Перфорационные штрихи пеннатных диатомовых водорослей: 1 — гладкие; 2 — пунктирные; 3 — линейчатые, 4 — ребровидные, 5 — параллельные; 6 — радиально-симметричные, 7 — конвергентные

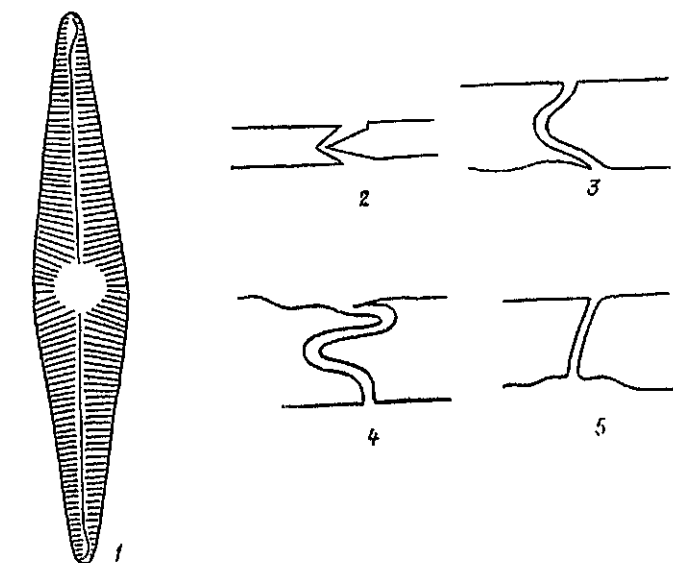


Рис. 15.11. Строение щелевидного шва створок панциря диатомовых водорослей:

1 — створка со щелевидным швом; 2—5 — щели шва в поперечном разрезе; 6 — продольный срез через центральный узел; 7 — шов в районе конечного узелка (вид сверху); *нщ* — наружная щель; *вщ* — внутренняя щель; *к* — канал, соединяющий наружную и внутреннюю щели; *с* — канал, соединяющий две ветви шва в центральном узелке; *кш* — полярная щель; *в* — конец внутренней щели шва

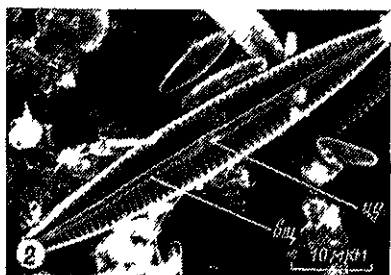
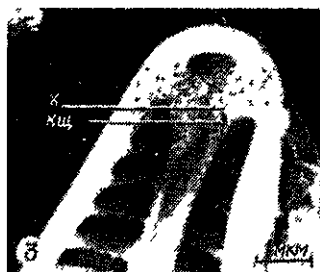
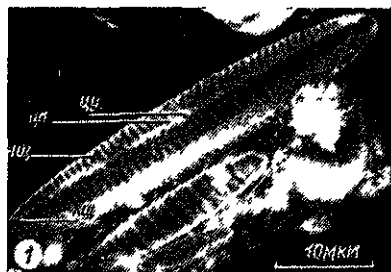


Рис 15.12. Строение щелевидного шва створок панциря *Navicula gracilis* Ehr

1 — внешняя поверхность створки (цц — центральный узелок, цп — центральная пора, ниц — наружная щель), 2 — внутренняя поверхность створки (цц — центральный узелок, вц — внутренняя щель), 3 — внутренняя поверхность конца створки (к — зуботок, кц — конечная щель)

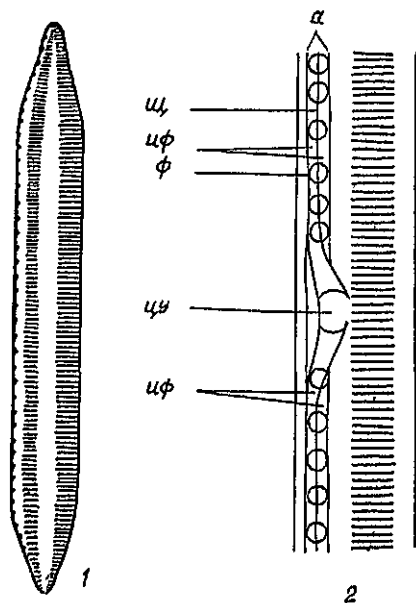


Рис. 15.13 Строение каналовидного шва у диатомовых водорослей:

1 — створка с каналовидным швом, 2 — средняя часть каналовидного шва (а — канал-шов, цц — щель каналовидного шва, цф — фибула, ф — фибула, цц — центральный узелок, иф — интерфибулы)

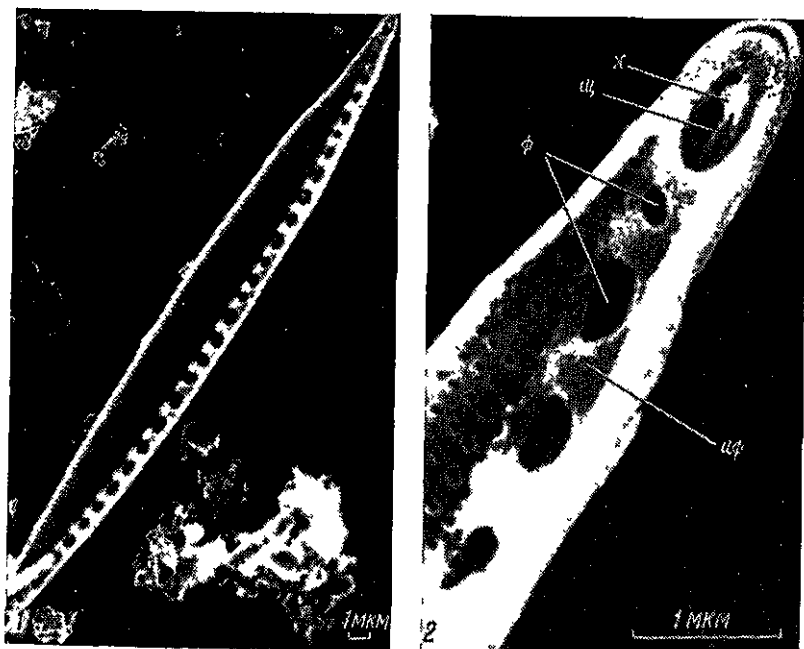


Рис. 15.14. Строение канальчатого шва у *Nitzschia* sp.:

1 — внутренняя поверхность створки; 2 — внутренняя поверхность конца створки (x — хоботок, ц — щель шва, ф — фибулы, иф — интерфибула)

диатомей свойственны *двузубые выросты*, конец внутренней части трубки которых сплюснен, или трубка укорочена до щели, имеющей иногда валиковидно утолщенные края («губы»); внешнее отверстие обычно округлое (рис. 15.16; 15.17). *Выросты с опорами* — трубки, окруженные 2—5 камерами или сопутствующими порами, изолированными изогнутыми опорами (рис. 15.18), — характерный признак только семейства *Thalassiosiraceae*. У некоторых видов выявлены полые наружные трубки, замкнутые с одного конца — *замкнутые выросты* [263, 272].

Гладкие, свободные от перфорации участки створки образуют *галиновые поля*: осевое — в направлении продольной оси, среднее — расширение осевого поля на его середине, центральное — в центре створки, радиальное — между радиальными штрихами, боковое — прерывающее штрихи параллельно осевому полю.

Утолщения, выступающие над наружной или внутренней поверхностью створки называются *ребрами*, они обеспечивают прочность панциря. У многих диатомовых водорослей на внешней поверхности панциря образуются выступы, щетинки, шипы, шипики, которые увеличивают его поверхность и служат для соединения клеток в колонию.

Большое биологическое значение имеет выделяемая диатомовыми водорослями слизь, которая не только способствует образованию колоний и прикреплению водорослей к субстрату, но и защищает их от высыхания, воздействия других неблагоприятных условий среды, способствует, вероятно, процессам деления и аукоспороборазования. Химический состав слизи у различных видов неодинаков: в трубках колоний *Berkeleya rutilans* слизь состоит из соединений маннозы и ксилозы со следами рамнозы, в кап-



Рис. 15.15. Строение канало-
видного шва у *Surirella* sp.:

1 — внешняя поверхность створки
(*ниц* — наружная щель, *к* — крыло),
2 — внутренняя поверхность створки,
3 — часть этой же створки при
большем увеличении (*ф* — фибула,
р — ребро, *иф* — интерфибула, *щ* —
щель шва)



Рис. 15.16. Строение двугубого выроста и его положение на створке *Diatoma vulgare* Borg:

1 — внешняя поверхность створки; 2 — внешняя поверхность конца створки (ag — ложный глазок, ao — наружное отверстие); 3 — внутренняя поверхность конца створки (ao — внутреннее отверстие укороченной трубки, au — валиковидное утолщение края трубки)

сулах *Navicula pelliculosa* (Gréb.) Hilse — из полиуронида (полимера глюконовой кислоты). Слизь диатомей имеет различную консистенцию — от плотной, хрящевой, до жидкой.

Диатомовые водоросли, имеющие шов, способны к активному движению по субстрату, иногда в толще воды (*Bacillaria paradoxa* Gmel., *Nitzschia seriata* Cl., *N. closterium* (Ehr.) W. Sm.). Относительно механизма движения выдвинут ряд гипотез. Предполагают, что движение обусловлено током цитоплазмы в щели (канале) шва, либо током воды в полости шва. Предполагают также, что в результате сокращения фибрилл из полости шва наружу выталкивается некоторый материал, как бы приклеивающий клетку к субстрату и оставляющий на нем след. Вещества, растворяющие слизь (эфедрин, изопренелин, бензодрин), обладающие наркотическими свойствами (папаверин, антропин, кофеин) нарушают и останавливают движение диатомей.

Основное условие существования диатомовых водорослей в толще воды — способность препятствовать погружению — парение. Это обеспечивается небольшим объемом протопласта и содержанием многочисленных капелек масла, наличием тонкого панциря, часто снабженного разнообразными выростами, щетинками, другими структурными элементами, увеличивающими поверхность. У некоторых крупных диатомей выявлена способность к активному удалению из клеточного сока ионов тяжелых металлов и уменьшению суммарной концентрации ионов всех компонентов в клеточном соке по сравнению с их концентрацией в морской воде.

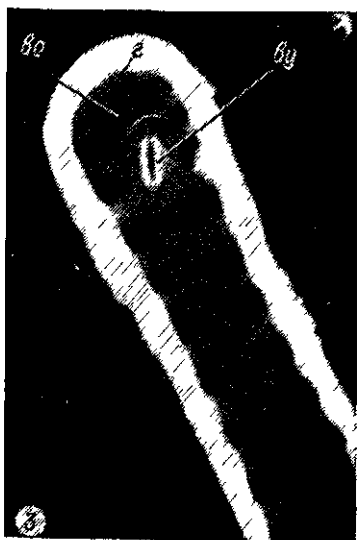


Рис 15 17 Строение двугубого выроста у *Synedra* sp :

1 — внешняя поверхность створки;
 2 — внешняя поверхность конца створки (2 — глазок, *no* — наружное отверстие), 3 — внутренняя поверхность конца створки (2 — глазок, *no* — внутреннее отверстие укороченной трубки, *ou* — валиковидные утолщения края щели)

Колонии диатомовых образуются из одной клетки в результате ряда делений и имеют свойственную виду форму (рис. 15 19) Распад колоний не приводит к гибели составляющих ее клеток — каждая из них может дать начало новой колонии. Как правило, колонии образуют виды, лишенные способности к движению — не имеющие шва, с зачаточным швом, со швом на одной из створок. В случае образования колонии подвижными диатомеями они и внутри колонии сохраняют способность к движению.

В слизистых колониях клетки целиком погружены в выделяемую ими гомогенную слизь и расположены беспорядочно, при этом колонии имеют

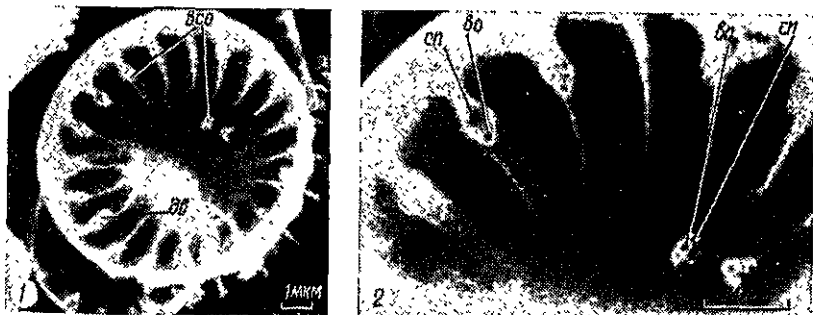


Рис. 15.18. Строение выроста с опорами и его положение на створке *Cyclotella* sp.:

1 — внутренняя поверхность створки (всо — выросты с опорами, дв — двурубый вырост); 2 — увеличенная часть той же створки (сп — сопутствующая пора, во — внутреннее отверстие трубки)

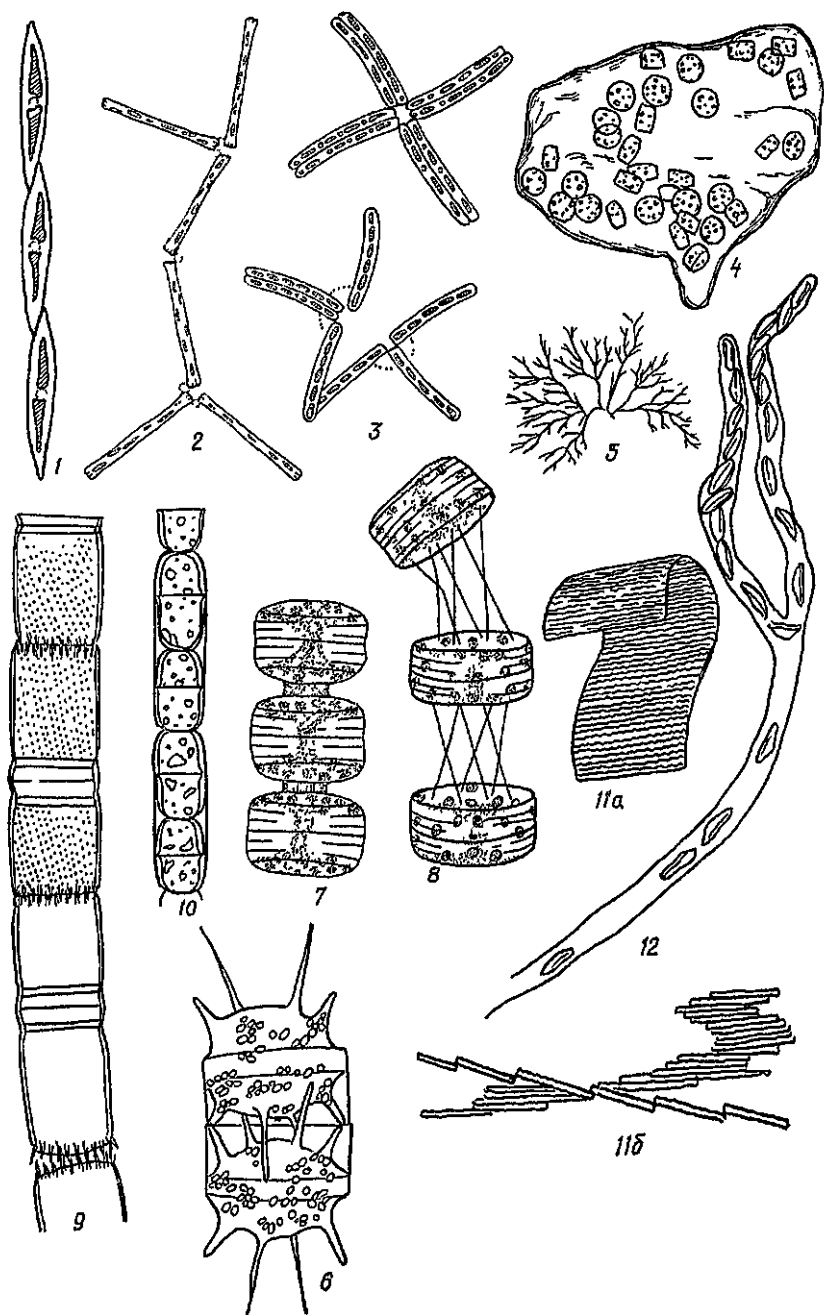
вид бесформенных комочков или пленок, простых или разнообразно разветвленных трубок, обычно прикрепленных к субстрату (рис. 15.19, 4, 5, 12).

Форма колоний, не имеющих общей слизи, зависит от формы створок и способов соединения в колонию. При соединении створок всей поверхностью (соединения поясками бывают чрезвычайно редко, так как в плоскости пояска происходит деление клетки) образуются нитевидные (панцирь цилиндрический, створка округлая — *Melosira* Ag., *Stephanodiscus* Ehr.), лентовидные (панцирь плоский, створка удлиненная — *Fragilaria* Lyngb., *Achnanthes* Bory), веерообразные (панцирь клиновидный, створка булавообразная — *Meiridion* Ag., *Licmorhiza* Ag.) колонии. При соединении створок удлиненной формы участками, на которых расположены слизевые поры, образуются зигзагообразные (*Tabellaria* Ehr., *Diatoma* D. C.) или звездчатые (*Synedra* Ehr., *Asterionella* Hass.) колонии (см. рис. 15.19, 2, 3). Клетки в таких колониях скреплены слизью, выделяемой порами глазка или ложного глазка. Особенно распространены цепочковидные колонии, в которых смежные клетки соединены слизистыми подушечками или тяжами, короткими или длинными трубковидными выростами, рогами, щетинками и другими способами (см. рис. 15.19, 6—8, 13). Рыхлое расположение клеток в цепочковидной колонии на некотором расстоянии обеспечивает лучшие условия парения и фотосинтеза.

В результате обильного выделения слизи на базальном конце клетки образуется общая слизистая подошва, на которой лежащие клетки сидят пучками или, в случае ветвления подошвы, каждая из них имеет индивидуальную слизистую ножку.

Уникальную колонию из 200—500 клеток, соединенных в поясковой зоне перегородками органической природы, образует *Coenobiodiscus tufigiformis*. Эти колонии воспроизводятся без прохождения одноклеточной стадии.

Клетки диатомовых водорослей имеют типичное эукариотическое строение. Цитоплазма в них образует пристенный слой либо скапливается у полюсов или в центре клетки, соединяясь цитоплазматическими мостиками. У центрических диатомей ядро лежит в центральной массе цитоплазмы или в пристенном слое ближе к гипотеке, а у пениатных — в цитоплазматическом мостике в непосредственном контакте с хлоропластом ближе к эпитеке. В клетке имеется одна или несколько вакуолей с клеточным соком, пронизанных многочисленными тяжами цитоплазмы.



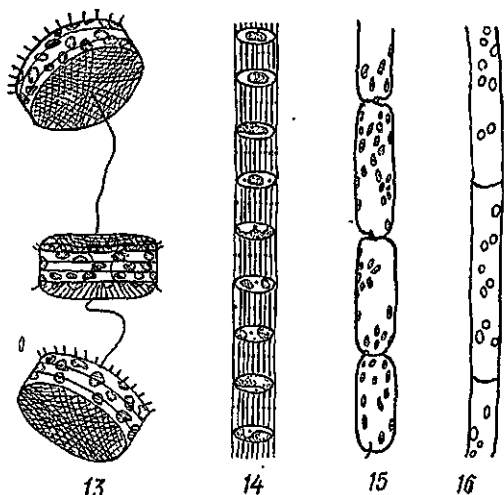


Рис. 15.19. Формы колоний подвижных диатомовых водорослей:

1, 9, 10, 16 — нитевидная (1 — *Nitzschia seriata* Cl., 9 — *Melosira italica* (Ehr.) Kütz., 10 — *M. varians* Ag., 16 — *Leptocylindrus danicus* Cl.); 2, 3 — зигзаговидная цепочка (2 — *Diatoma elongatum* (Lyngb.) Ag., 3 — *Thalassionema nitzschoides* Grun.); 6, 7, 15 — прямая цепочка (6 — *Biddulphia mobilien-sis* Bailey, 7 — *Porosira galactalis* (Grun.) Jörg., 15 — *Rhizosolenia fragilissima*); 8, 13 — гибкая цепочка (8 — *Thalassiosira polichorda* (Grun.) Pr.-Lavr., 13 — *Th. exentrica* (Ehr.) Cl.); 4 — студенистая бесформенная (*Thalassiosira subtilis* (Ostf.) Grun.); 5, 12 — студенистая ветвистая (5 — *Navicula divergens*, 12 — *Cymbella caespitosa* (Kütz.) Grun.); 11 — лентовидная (*Bacillaria paradoxa* Gmel.; 11a — сжатая колония, 11b — раздвинутая колония)

Плазмалемма плотно прилегает к панцирю. Галофильные виды очень хорошо пропускают через плазмалемму ионы солей. Проницаемость плазмалеммы для неэлектролитов выше, чем у других растительных клеток, но не у всех диатомей одинакова. Так, у некоторых из них высокая проницаемость для сахара, а у *Caloneis obtusa* (W. Sm.) Cl. и *Cymbella aspera* (Ehr.) Cl. плазмалемма почти непроницаема для них. Целлюлозной оболочки, в отличие от большинства водорослей, у диатомовых нет.

У подробно изученных таксонов ядро грушевидное, но описаны и другие формы ядер: овальные (*Cylindrotheca fusiformis* Reiman et Lewin), чечевицеобразные (*Melosira varians* Ag.), H-образные (*Surirella ovalis* Bréb.); гантелевидные (*Lauderia annulata* Cl.).

Ядро окружено двойной пористой мембраной. Многочисленные поры пронизывают боковые поверхности ядра и отсутствуют в его основании. У *Streptotheca thamesis* ядро имеет 6—7 тыс. пор [93]. Размер пор 80—100 нм. Отверстие поры окружено тонкой диафрагмой с центральной гранулой около 19 нм в диаметре. В ядре расположены 1—8 ядрышек — наиболее плотных образований из всех клеточных органоидов. Из-за отсутствия мембраны границы ядрышек не имеют резких очертаний.

Хлоропласты диатомовых водорослей разнообразны по форме, размерам и положению в клетке. Обычно они располагаются в пристенном слое цитоплазмы, прилегая к створкам, реже к пояску; у колонциальных диатомей с лентовидными колониями они всегда сдвинуты в сторону пояска. У большинства центральных диатомовых хлоропласты мелкие, многочисленные, в виде зернышек или дисков. Такие же хлоропласты характерны и для бесшовных из класса *Reppatorhuseae*. У более высокоорганизованных пеннатных хлоропласты крупные, немногочисленные, часто с лопастными краями или перфорированные. Форма и размеры хлоропластов у диатомовых водорослей изменчивы.

Хлоропласт окружен системой мембран. Его оболочка состоит из двух мембран. Кроме того, к нему прилегает одна или несколько цистерн

эндоплазматического ретикулюма и выросты ядерной оболочки. В этом случае оболочка ядра на некоторых участках становится одновременно и оболочкой хлоропласта, внутренняя мембрана оболочки хлоропласта одновременно является внешней мембраной ядра и наоборот. Этот признак выявлен не у всех диатомовых, например, связь хлоропласта ядра не удалось обнаружить у *Melosira varians* Ag. На некоторых участках внешней мембраны хлоропласта находятся рибосомы.

В строме хлоропласта расположены *тилакоиды* — двухмембранные уплощенные цистерны. Тилакоиды диатомовых, в отличие от высших растений и некоторых водорослей, не организованы в граны, а образуют пачки из трех, иногда большего числа цистерн. Количество тилакоидов в пачке непостоянно и зависит как от систематической принадлежности, так и от условий жизни организма. Характерно образование анастомозов — ответвлений тилакоидов — между пачками. Один или несколько тилакоидов расположены по периферии хлоропласта, непосредственно под его оболочкой. Это опоясывающие тилакоиды, которые помимо диатомовых обнаружены у красных, бурых и золотистых водорослей. Под опоясывающими тилакоидами, обычно на полюсах хлоропласта, выявлены светлые зоны электронно-плотного фибриллярного материала. Считают, что это нуклеоиды или генофоры хлоропласта, содержащие ДНК.

У диатомовых с многочисленными хлоропластами обнаружены связанные с ними структуры — *микрофиламенты*, которые расположены в слое цитоплазмы между хлоропластом и плазмалеммой. Считается, что они обуславливают движение хлоропластов от периферии к ядру при усилении освещения и наоборот. То, что это микрофиламенты, а не микротрубочки подтверждается ингибированием движения хлоропластов цитохалазином В, но не колхицином.

Хлоропласт содержит один или несколько *пиреноидов*, имеющих форму линзы, веретена, вогнутой пластинки и расположенных на участках хлоропласта, контактирующих с вакуолями. Тилакоиды хлоропласта обходят пиреноид, прерываются перед ним или пронизывают его в различных направлениях. У некоторых диатомовых обнаружены перфорированные участки в пачках тилакоидов между пиреноидом и оболочкой хлоропласта, обращенной к вакуоли. У ряда видов выявлена мембрана, окружающая пиреноид. Матрикс пиреноида состоит из гранулярного материала, более электронно-плотного, чем матрикс хлоропласта. Иногда пиреноид имеет упорядоченную кристаллическую структуру, ламеллярное строение.

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. Более интенсивно окрашены бентосные виды, массовое развитие которых создает бурый налет на других гидробионтах, дне водоема и различных погруженных в воду предметах. Подверженные сильному освещению планктонные виды не окрашивают воду даже при массовом развитии, а при наблюдении в микроскоп имеют светло-желтый, золотистый цвет.

В хлоропластах диатомовых содержатся *пигменты*: хлорофиллы *a* и *c*, β - и ϵ -каротины, ксантофиллы (фукоксантин, диатоксантин, неофукоксантины А и В, диадиноксантин). Есть указание о наличии следов феофитина. Пигментная система диатомовых водорослей обеспечивает фотосинтез на глубине до 50 м благодаря дополнительным пигментам из группы фукоксантинов, которые передают поглощенную ими энергию хлорофиллу *a*. У гетеротрофных бесцветных диатомовых водорослей (*Nitzschia*) пигменты отсутствуют.

Продукты ассимиляции диатомовых — липиды, волютин, хризоламинрин — располагаются в цитоплазме в вакуолях. Капли липидов обычно окружены мембраной. Крупные голубоватые капли волютина (тельца Бючли) занимают определенное положение: у полюсов клетки у родов *se-*

мейства Nitzschiales, по обе стороны цитоплазматического мостика у родов семейства Naviculales. Хризоламинарин близок к ламинарину бурых водорослей. По продуктам ассимиляции диатомовые резко отличаются от других водорослей, образующих в ходе фотосинтеза углеводы.

Всюду в цитоплазме располагаются *митохондрии*, имеющие вид палочкообразных, нитевидных и зернистых элементов. Митохондрии диатомовых имеют трубчатые кресты.

В небольшой впадине на одной из сторон ядра расположена *центросома* (постоянный полярный комплекс, центр микротрубочек), которая у разных представителей диатомовых отличается в деталях строения, но всегда содержит цитоплазматические микротрубочки. Центросома формирует веретено деления при карокинетическом делении клетки.

Вблизи ядра, со стороны, удаленной от хлоропласта, располагается *аппарат Гольджи*, состоящий из нескольких диктиосом. Диктиосома состоит из 4—12 цистерн, образующихся при слиянии пузырьков, которые отпочковывает внешняя мембрана ядерной оболочки. В различных диктиосомах одной и той же клетки число цистерн одинаково. Со стороны, противоположной ядру, диктиосомы отпочковывают пузырьки нескольких типов: 1) пузырьки разнообразной формы с гладкой поверхностью; 2) крупные пузырьки с гранулярным содержимым; 3) мелкие опоясанные пузырьки с гранулярным содержанием и палочковидными частицами на поверхности.

Диктиосомный аппарат диатомовых очень развит. Отмечена высокая активность диктиосом в стадии гаметогенеза клетки, когда продуцируемые ими пузырьки лизируют пикнотические постмейотические ядра. По мнению ряда авторов, диктиосомы принимают участие в отложении кремниевого панциря и выделении слизи — функциях, ярко выраженных у диатомовых.

Между плазмалеммой и диктиосомой многих диатомовых, чаще в стареющих клетках, обнаружен *везикулярный комплекс* — совокупность многочисленных пузырьков различной формы и размеров. Предполагают, что это продукт активности диктиосомы, пул мембран клетки.

В периферической части клетки находится *силикалема* — сложная система цистерн и трубочек, в которых обнаружены элементы кремниевого панциря. Внешняя мембрана цистерн силикалеммы тесно примыкает к плазмалемме. По мнению одних исследователей, пузырьки силикалеммы формируются диктиосомами, по мнению других, — эндоплазматическим ретикулумом и даже плазмалеммой. Элементы силикалеммы несут, вероятно, двойную функцию: формирования панциря за счет их содержимого и образования новой плазмалеммы за счет мембран пузырьков.

Основной способ размножения диатомовых водорослей — вегетативное *деление клетки* падвое. Деление обычно происходит ночью и на рассвете и осуществляется по-разному у разных видов, а также у одних и тех же видов в зависимости от условий среды. В культуральной среде планктонные диатомовые могут делиться 3—8 раз в сутки, бентосные — один раз в 4 суток. Наиболее интенсивного развития диатомовые водоросли достигают весной и осенью.

Перед делением в протопласте скапливаются капли масла, он увеличивается в размерах, раздвигает эпитеку и гипотеку так, что они соприкасаются лишь краями поясковых ободков. У многих видов митозу предшествует деление хлоропласта. При некоторых различиях в деталях у исследованных центрических и пернатных диатомовых общая схема митоза на ультраструктурном уровне одинакова (рис. 15.20).

Многочисленные вегетативные деления приводят к постепенному уменьшению размеров клеток, получающих гипотеку материнской клетки. У некоторых видов они уменьшаются в 3 раза по сравнению с первоначальными. Восстановление первоначальных размеров клеток происходит во время прорастания покоящихся спор, покоящихся клеток и в результате поло-

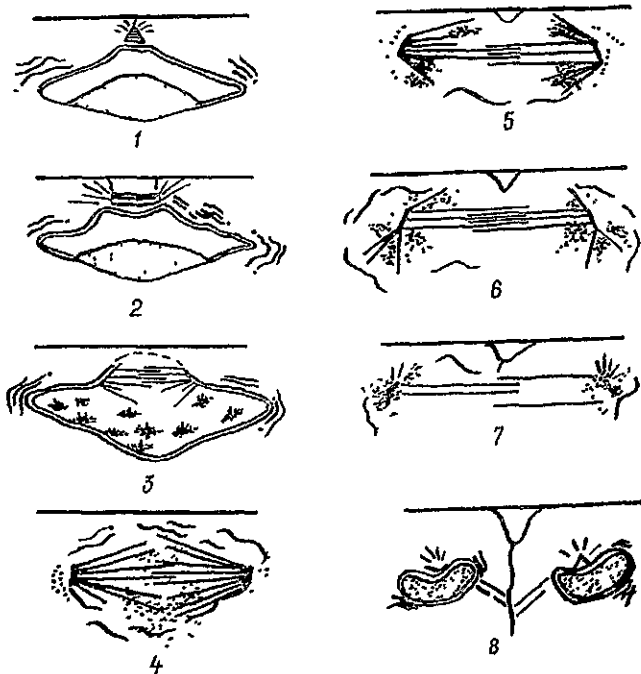


Рис 15 20. Схема митоза *Melosira varians* Ag :

1 — интерфаза, 2 — профаза (в выемке на вершине ядра расположено веретено деления с центриолями, радиальные микротрубочки проникают в ядро через поры), 3 — поздняя профаза (микротрубочки проникают в глубокие впячивания ядерной оболочки, при этом разрушаемой, и вместе с центриолями погружаются в матрикс ядра; хроматин конденсируется, ядрышко разрушается), 4 — метафаза (веретено достигает полного развития, микротрубочки погружены в хроматин, асимметрично расположенный вокруг веретена), 5 — анафаза (передвижение хроматина к полюсам веретена; появление широкого впячивания плазмалеммы; начало цитокинеза), 6 — телофаза (концентрация хроматина вокруг полярных центриолей), 7 — поздняя телофаза (освобождение центриолей от микротрубочек, формирование оболочки ядра; завершение цитокинеза), 8 — клетки после цитокинеза [17].

вого процесса, сопровождающегося образованием ауксоспор. В культуре переход к образованию ауксоспор сопровождается морфологическими изменениями отдельных клеток и колоний в целом: у *Skeletonema costatum* (Grév.) Cl. за 2—3 недели образовывались изогнутые, спиралевидные колонии; у *Melosira moniliformis* (O Mull.) Ag. — длинные веревкообразные колонии; у *Actinocyclus ehrenbergii* Ralfs — удлиненные, сильно пигментированные клетки (материнские клетки ауксоспор); у *Thalassiosira excentrica* (Ehr.) Cl. — за 10—14 дней — нежизнеспособные ауксоспоры («псевдоауксоспоры») [178]. Считается, что до начала спорообразования клетки проходят внутреннюю перестройку, направленную на ликвидацию отклонений в метаболизме, вызванных нарушением соотношения объемов ядра и цитоплазмы в результате митотических делений. При этом происходит дифференциация клеток по их роли в репродуктивном процессе, так как не все клетки, достигшие определенного размера, переходят к спорообразованию.

Перед началом полового процесса две клетки сближаются, покрываются общим слизистым чехлом и раздвигают створки. После оплодотворения

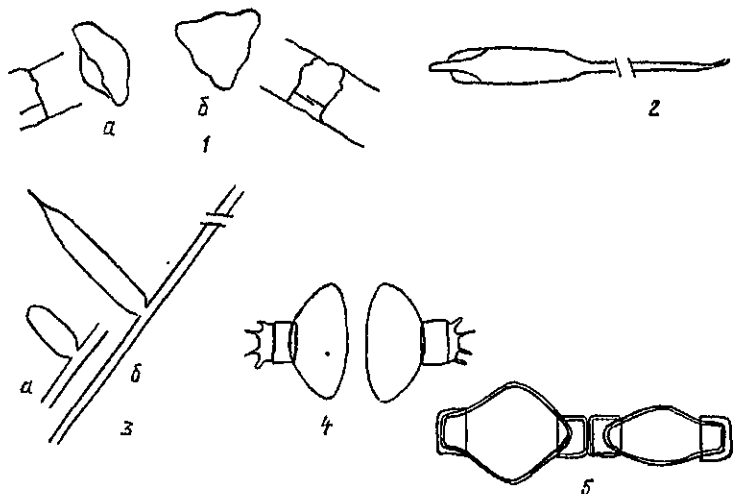


Рис. 15.21. Положение и связь аукоспор диатомовых с материнской клеткой:

1 — свободная аукоспора *Lithodesmium undulatum* Ehr. (а — вид со стороны пояска с первой инициальной клеткой, б — вид со стороны створки); 2 — конечная аукоспора *Rhizosolenia alata* Bright с первой инициальной клеткой, образовавшейся внутри аукоспоры и разорвавшей ее стенку; 3 — боковая аукоспора *Rhizosolenia shrubsolii* Cl. (а — общий вид, б — дистальная часть сброшенной стенки аукоспоры, замещенной первой инициальной текой); 4 — полуинтеркалярная аукоспора *Odontella regia*; 5 — интеркалярная аукоспора *Melosira varians* Ag.

образуется *зигота*, которая без стадии покоя начинает расти, увеличивается в размерах и превращается в аукоспору («растущую спору»). При созревании аукоспора превращается в инициальную клетку, значительно превосходящую по размерам исходную материнскую и иногда отличную от нее по форме. По положению относительно материнской клетки и связи с ней различают свободные, боковые, конечные, интеркалярные и полуинтеркалярные аукоспоры (рис. 15.21). Следует подчеркнуть, что диатомовые водоросли — единственная группа растительных организмов, в жизненном цикле которых есть стадия аукоспорообразования.

У диатомовых выявлено несколько типов полового процесса. При *изогамном половом процессе* (рис. 15.22, 1—3) в двух материнских клетках образуется по две неподвижные гаметы, которые копулируют (сливаются) попарно (виды родов *Amphora* Ehr., *Epithemia* Gréb., *Rhopalodia* O. Müll., *Surirella* Turp.).

Анизогамный (гетерогамный) половой процесс протекает двояко. В первом случае в ходе последовательных мейотического и митотического делений в каждой материнской клетке образуется по одной подвижной и одной неподвижной гамете. Подвижные гаметы передвигаются к неподвижным и сливаются с ними. Этот тип характерен для большинства представителей семейства *Naviculaceae* и некоторых видов рода *Nitzschia*. Во втором случае в одной клетке обе гаметы неподвижные, в другой — обе подвижные, переходящие в клетку с неподвижными гаметами. Такой тип анизогамии характерен для *Navicula halophila* (Grun.) Cl. и *Synedra ulna* (Nitzsch.) Ehr.

При *оогамном половом процессе* (рис. 15.22, 4, 5) женская репродуктивная клетка (оогоний) производит одну яйцеклетку (виды рода *Stephanosira* Ehr.).

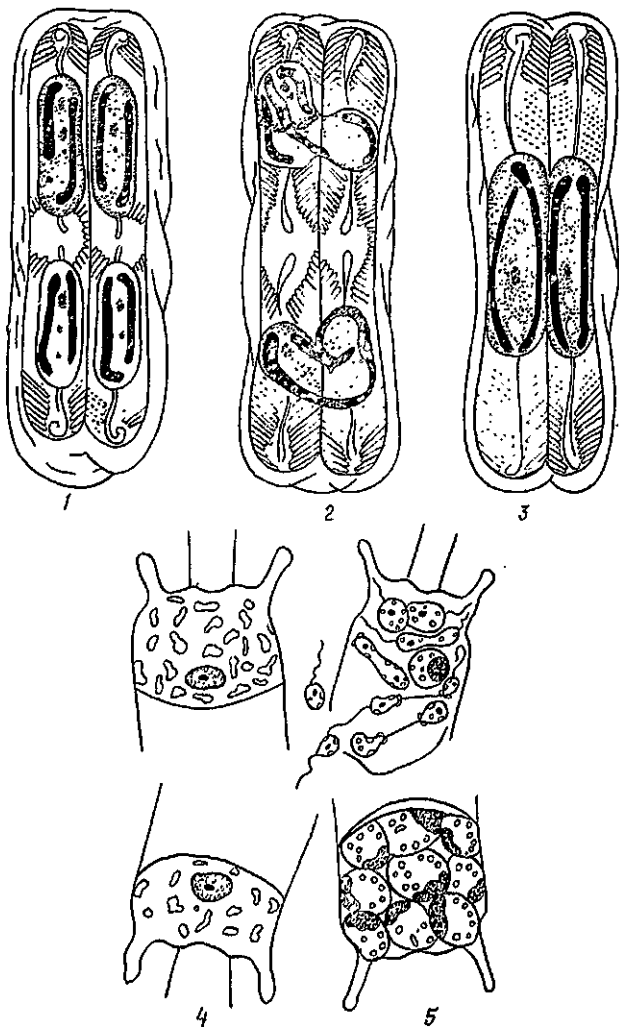


Рис. 15.22. Типы полового процесса у диатомовых водорослей:
 1—3 анизогамный (*Pinnularia* sp.); 4, 5 — оогамный (*Biddulphia mobiliensis* Bailey)

рыхис Ehr., *Melosira varians* Ag.) или две (*Biddulphia mobiliensis* Ball.), а мужская репродуктивная клетка (сперматогоний) образует два (*Melosira varians* Ag.) или четыре (*Biddulphia rhombus* (Ehr.) W. Sm., *Cyclotella* sp.) сперматозоида, оплодотворяющих яйцеклетку. У центрических диатомей, в отличие от других водорослей, сначала образуется большое число мелких сперматогониев, а мейоз происходит в самый последний момент, непосредственно перед обособлением гамет. Обычно же при гамети-ческой или спорической редукции у других водорослей сначала совершается мейоз, затем при митотических делениях увеличивается число ядер и лишь после этого формируется большое число гамет или гаплоидных зооспор.

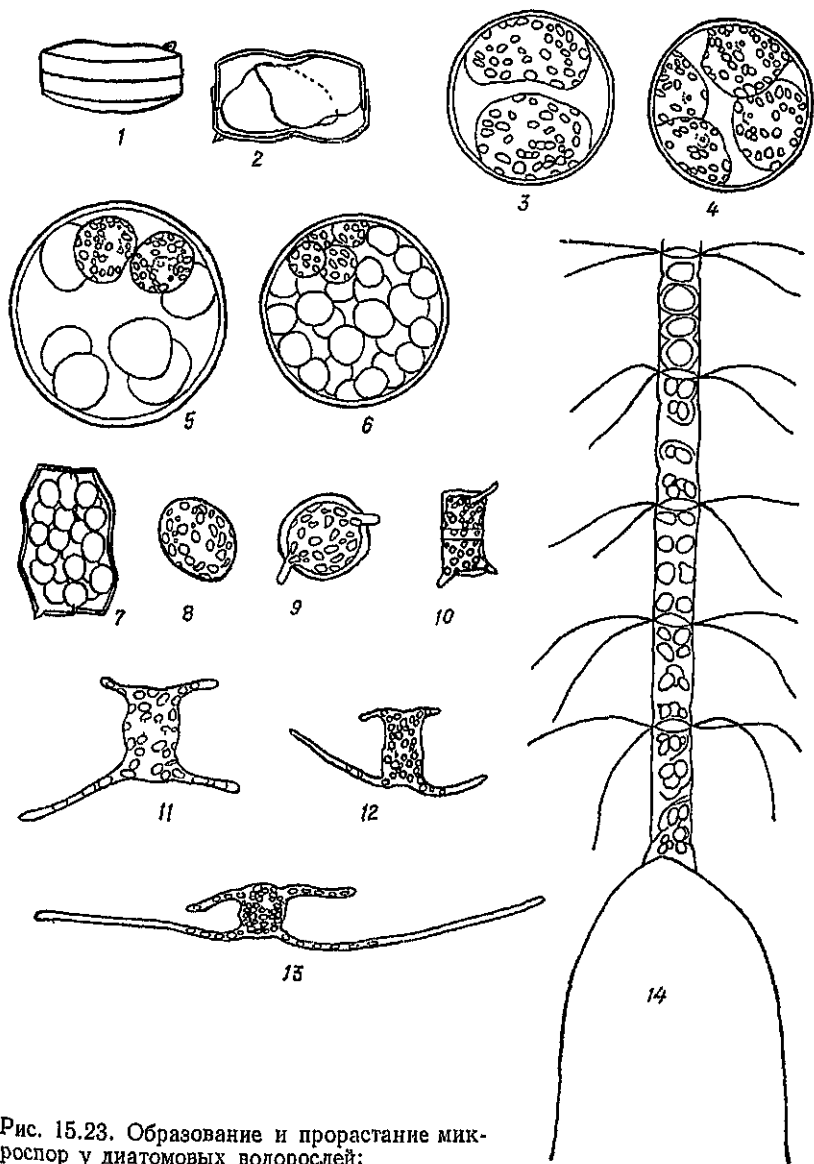


Рис. 15.23. Образование и прорастание микроспор у диатомовых водорослей:

1-7 — последовательные стадии образования микроспор у *Coscinodiscus jonesianus* (Grév) Ostf; 8-13 — последовательные стадии прорастания микроспор у *Chaetoceros danicus* Cl.; 14 — различные стадии образования микроспор у *Chaetoceros curviseus* Cl.

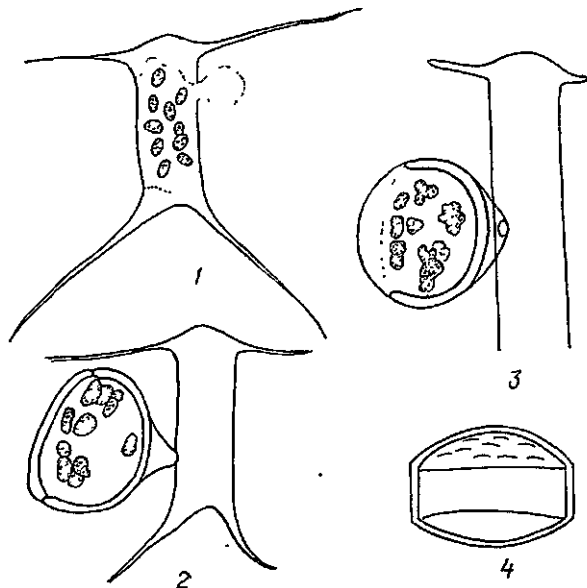


Рис. 15.24. Последовательные стадии (1—4) образования покоящейся споры у *Chaetoceros heterovalvatus* Schütt

У диатомовых в ходе редуцированного полового процесса репродуктивная клетка развивается в зиготу и ауксоспору через апомиксис или автономно (*Chaetoceros borealis* Bailey, *Cyclotella meneghiniana* Kütz.).

Клетки, связанные с половым процессом, имеют некоторые структурные отличия от обычных клеток. Так, в сперматозоидах *Lithodesmium undulatum* Ehr. отсутствуют диктиосомы, а хлоропласты более мелкие и упрощенные; в аксонеме жгутиков сперматозоидов *Lithodesmium undulatum* Ehr. и *Pleurosira laevis* (Ehr.) Сопреге нет двух внутренних микротрубочек, жгутики покрыты мастигонемами — волосками диаметром 11 нм.

У многих морских планктонных диатомей в клетках возникают мелкие тельца — *микроспоры* (рис. 15.23). Они бывают со жгутиками и без жгутиков, с хлоропластами и бесцветные. Образование микроспор особенно характерно для видов рода *Chaetoceros* Ehr., у которых наблюдалось и их прорастание. Пути образования и природа микроспор не установлены.

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. Некоторые пресноводные планктонные озерные виды в зимний период погружаются на дно водоемов, где пребывают в состоянии покоя или пониженной жизнедеятельности до начала нового вегетационного периода.

У большинства диатомей образованию покоящихся спор (рис. 15.24; 15.25) предшествует деление вегетативной клетки на две, каждая из которых в дальнейшем становится материнской клеткой споры. Протопласт материнской клетки сжимается, округляется, на поверхности его возникает первичная створка споры, затем вторичная, которая выдвигается своими краями в края первичной. Содержимое споры гомогенно. Структура створок

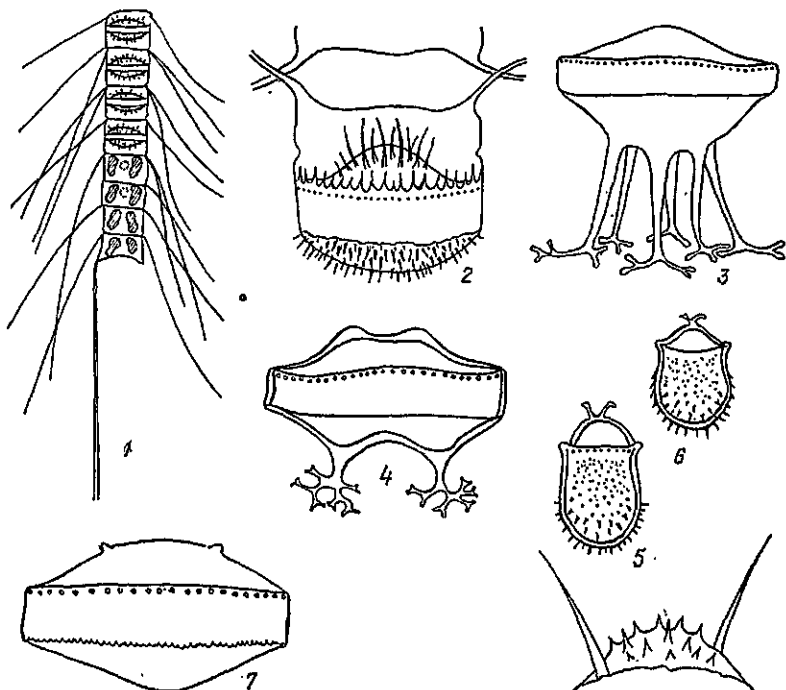


Рис. 15.25. Споры видов рода *Chaetoceros* Ehr.:

1 — цепочка с молодыми спорами *Chaetoceros abnormis* Pr.-Lavr.; 2 — *Ch. seiracanthus* Gran.; 3 — *Ch. subsecundus* (Grun.) Hust.; 4 — *Ch. lorenzianus* Grun.; 5, 6 — *Ch. paulsenii* Ostf.; 7 — *Ch. compressus* Laud.; 8 — *Ch. rigidus* Ostf.

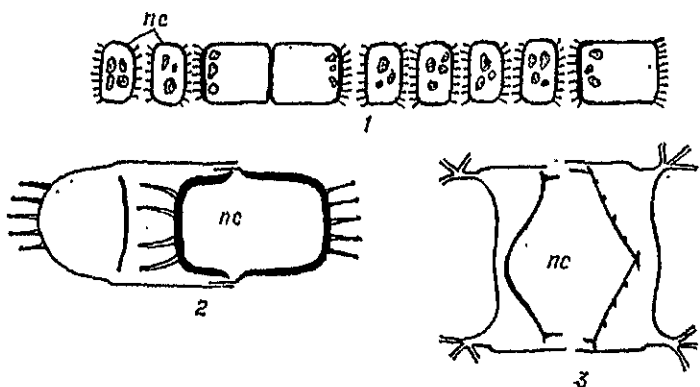


Рис. 15.26. Виды покоящихся спор (nc) диатомовых водорослей:

1 — экзогенные (*Detonula confervacea* (Cl.) Gran); 2 — полуэндогенная (*Stephanopyxis turris* (Grév. et Arn.) Ralis); 3 — эндогенная (*Chaetoceros compressus* Laud.)

споры постоянна для каждого вида и отличается от структуры вегетативной клетки. Это один из наиболее важных видовых признаков. Как правило, материнская клетка производит одну экзогенную, полуэндогенную или эндогенную споры (у *Rhizosolenia setigera* Braight. — две). Зрелая экзогенная спора находится вне материнской клетки; одна створка зрелой полуэндогенной покоящейся споры включена в материнскую клетку, другая остается свободной; зрелая эндогенная покоящаяся спора находится внутри материнской клетки (рис. 15.26). Спора прорастает в вегетативную клетку, размер которой значительно превышает размер самой споры.

Ц и к л а з в и т и я диатомовых водорослей проходит в диплоидной фазе с гаметической редукцией.

Диатомовые не имеют прямых родственных связей с другими отделами водорослей, но ряд признаков (общность пигментного состава и продуктов ассимиляции, наличие кремния в клеточных покровах и покоящихся спор) указывает на их отдаленное родство с желтозелеными, золотистыми и бурными водорослями. Все указанные отделы, вероятно, произошли от общих фотосинтезирующих жгутиковых (мужские гаметы центральных диатомовых одноклеточных с редуцированной центральной парой фибрилл в жгутике по схеме «9 + 0») эукариотических предков с преобладанием бурых пигментов. Впервые это сходство обосновал А. Пашер, выделив единую филу *Chrysophyta* с отделами *Chrysophyceae*, *Diatomeae*, *Heterosophae*. М. Шадефо [371] рассматривает диатомовые как один из классов подотдела *Chrysophyceae*, разделенного на 5 классов: *Chrysophycineae*, *Xanthophycineae*, *Bacillariophycineae*, *Silicophycineae*, *Craspedophycineae* (*Choanoflagellatae*). Е. Этл [405] также выделяет диатомовые в ранге класса из отдела *Chrysophyta*: *Chrysophyceae*, *Haptophyceae*, *Xanthophyceae*, *Eustigmatophyceae*, *Bacillariophyceae*. В отечественной литературе принято рассматривать диатомовые в ранге самостоятельного отдела [73, 239]. Новейшую классификацию диатомовых — см. [105; Т. 2].

Хорошая сохранность панциря диатомовых водорослей в ископаемом состоянии позволяет проследить пути их эволюции на основе палеонтологических данных. Наиболее древние ископаемые диатомовые водоросли известны из отложений раннего мела (мезозойская эра). Находки, относящиеся к юрскому периоду [105], оказались ошибочными или требуют дополнительных исследований.

Существует две точки зрения на древность диатомовых. Согласно первой гипотезе, основанной на возрасте ископаемых остатков, диатомовые считаются 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. В позднем мелу уже насчитывается около 397 видов и 200 родов центральных, появляются первые бесшовные пеннатные диатомовые водоросли [299]. С конца палеоцена — начала эоцена (палеогеновый период кайнозойской эры) известны шовные пеннатные формы, а бурное их развитие начинается с нижнего миоцена (неогеновый период кайнозойской эры). На территории СССР известно 1580 видов и 189 родов палеогеновых диатомовых водорослей. Совершенствование шва занимает центральное место в эволюции диатомовых, так как именно это обеспечило быстрое развитие пеннатных форм и их преобладание над центрическими.

В пресных водоемах первые диатомовые зарегистрированы в позднепалеогеновых озерных отложениях, в неогене они достигли здесь наибольшего развития. Современная флора диатомовых имеет наибольшее сходство с флорой морей и континентальных водоемов плейстоцена (четвертичный период кайнозойской эры) и характеризуется господством пеннатных форм.

Современная к л а с с и ф и к а ц и я диатомовых водорослей, основан-

ная на морфологии и структуре панциря, оформлена к 30-м годам XX ст. Ф. Хустедтом и базируется на системах Ф. Шютта, Е. Эструпа и Дж. Карстена [189]. Исследования диатомовых с помощью сканирующей и трансмиссионной электронной микроскопии позволили выявить новые элементы структуры панцирей, критически подойти к таксономической значимости признаков, обнаруженных с помощью световой микроскопии. Накопление этих данных привело к необходимости пересмотра существующей системы, предложению ряда новых систем и схем (цит. по: [189]).

В настоящем издании диатомовые водоросли рассматриваются как самостоятельный отдел *Bacillariophyta* с двумя классами: центрических (*Centrophyceae*), включающем 5 порядков, и пеннатных (*Pennatophyceae*), включающем 4 порядка [188].

Диатомовые водоросли имеют широкое распространение и населяют всевозможные биотопы: пресные и соленые, стоячие и текущие водоемы, влажные скалы, почву и даже пахотные земли. Широкое распространение обусловлено пластичностью группы в целом по отношению к различным экологическим факторам и стенобионтностью отдельных видов к тем же самым факторам внешней среды.

В водных экосистемах диатомовые водоросли — круглогодичные доминанты; они участвуют в образовании различных фитоценозов всех типов. В планктоне морей и океанов преобладают центрические, встречаются бесшовные диатомовые: в литоральном — обычно более крупные, толсто-стенные, лишенные выростов и щетинок, *Actinocyclus* Ehr., *Aliscus* Ehr.; в неритическом (прибрежном) — *Leptocylindrus* Cl., некоторые *Chaetoceros* Ehr., *Rhizosolenia* Ehr., *Actinocyclus* Ehr.; в океаническом (пелагическом) — обычно тонкостенные, с длинными щетинками и выростами *Planctoniella* Schütt., *Skeletonema* Grév., *Lauderia* Cl., *Chaetoceros* Ehr., *Rhizosolenia* Ehr., *Bacteriastrum* Schadb. В открытой части океана диатомовые могут распространяться до глубин 80—350 м, где они образуют глубоководный «теневого планктон». Это обусловлено способностью некоторых видов переходить на гетеротрофное питание при обилии органических веществ в воде. В планктоне пресных водоемов преобладают пеннатные диатомовые; глубина их распространения зависит от прозрачности воды.

Бентосные (донные) фитоценозы отличаются большим разнообразием и количеством диатомовых водорослей, среди которых преобладают пеннатные диатомеи (*Navicula* Bory, *Campylodiscus* Ehr. ex Kütz., *Surirella* Turp., *Pinnularia* Ehr., *Gyrosigma* Hass.). Они обычно обитают на глубине не более 50 м.

Наиболее богаты по видовому и количественному составу ценозы обрастаний. Диатомовые господствуют среди обрастаний макроскопических водорослей пресных водоемов (*Cocconeis* Ehr., *Cymbella* Ag., *Gomphonema* Ag.) и морей (*Lyctophora* Ag., *Rhabdonema* Kütz., *Achnanthes* Bory, *Mastogloia* Thw.). Особенно многообразны диатомовые среди эпифитов. Известны случаи обрастаний диатомовыми водорослями животных, причем иногда наблюдается приуроченность определенных видов диатомовых к определенным видам животных: *Synedra cyclopus* Brutschy обитает на циклопах, *Bennettella ceticola* (Nelson et Bennet) R. Holes — на коже китов.

Есть указания на случаи комменсализма: *Nitzschia dissipata* (Kütz.) Grun. обнаружена в слизи *Cymbella lacustris* (Ag.) Cl., *C. prostrata* (Berk.) Cl., *C. ventricosa* Kütz.; *Navicula endophytica* Hasle обитает в межклеточном пространстве рецептакулов макрофита *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis. Описаны случаи экосимбиоза с недиаатомовыми: *Solenicola setigera* обитала на *Dactyliosolen mediterraneus* H. Perag., жгутиковая *Biosassa mediterranea* на *Skeletonema costatum* (Grév.) Cl., *Chaetoceros anastomosans* Grun., *Ch. lorensianus* Grun., *Cerataulina bergonii* H. Perag., *Nitzschia seriata* Cl., *Thalassiothrix frauenfeldii* Grun. Диатомовые водоросли способны эндосимбиотически существовать в протопласте фораминифер.

Нередко диатомовые становятся хозяевами паразитов, причем наблюдается приуроченность паразита к определенным видам. Известно 17 видов низших грибов, паразитирующих на 41 виде диатомовых водорослей (цит. по: [105, кн. 1]). Перидиния *Paulsenella chaetocerotis* (Pauls.) Chatton паразитирует на *Chaetoceros borealis* Bail. и *Ch. decipiens* Cl.

Среди диатомовых выявлены облигатные гетеротрофы с бесцветными пластидами или вовсе без них: *Nitzschia alba* Lewin, *N. putrida*, *Synedra hyalina* Provasch и *N. leucosigma*, причем два последних вида способны развиваться в анаэробной среде, усваивать лактат и гидролизированный протейн.

Диатомовые водоросли вегетируют в диапазоне 0—70 °С, но способны переносить в состоянии покоя более высокие и более низкие температуры. Оптимальная температура и пределы ее изменения индивидуальны и очень разнообразны для разных видов.

У некоторых диатомовых водорослей температура влияет на форму колоний и структуру панциря: у *Asterionella* летом образуются только звездчатые колонии, зимой — звездчато-зигзаговидные и зигзаговидные. Настоящий сезонный диморфизм (сезонные изменения структуры панциря) отмечены у *Rhizosolenia hebetata* (Bail.) Grun, *Rh. semispina* Hensen, *Cocconeis inermis* Karst., *Chaetoceros concavicornis* Mangin.

По отношению к солености воды выделены четыре группы диатомовых водорослей (по шкале галобности Кольбе): полигалобы (соленость более 40 ‰), эвгалобы (30—40 ‰), мезогалобы (5—20 ‰), олигогалобы (0—5 ‰) [268].

Наиболее богата диатомовыми флора эвтрофных озер (преимущественно равнинных) с большим содержанием солей. В планктоне распространены *Melosira islandica* O. Müll., *Cyclotella comta* (Ehr.) Kütz.; на дне — виды родов *Navicula*, *Nitzschia*, *Gyrosigma*, *Pinnularia*; в обрастаниях — виды родов *Symbella* Ag., *Gomphonema* Ag., *Synedra* Ehr., *Achnanthes* Borg, *Cocconeis* Ehr. Диатомовая флора водохранилищ, отчасти прудов, близка к флоре эвтрофных озер.

На постоянно увлажняемых субстратах (влажные скалы, камни, подушки мхов и лишайников) диатомовые развиваются в большом количестве. Часто они заключены в выделяемую ими слизь. В почве диатомовые распространены до глубины 1 м, преобладают мелкие подвижные формы (*Navicula atomus* (Näg.) Grun., *Hantzschia amphioxys* (Ehr.) Grun., *Pinnularia borealis* Ehr.). В почвах обнаружено более 50 различных видов, обычно убиквистов. Свыше 30 видов диатомовых способны обитать на снегу и льду, выдерживая понижение температуры до —36 °С.

В водах Мирового океана, где каждой широтной зоне свойственна специфическая флора, особенно богат видовой состав диатомовых boreальной зоны, отличающейся оптимальной для их развития температурой (10—20 °С).

Космополиты особенно часто встречаются в континентальных водоемах. В некоторых континентальных водоемах (например, в оз. Байкал) есть эндемики. В Черном, Азовском и Каспийском морях известны реликты, сохранившиеся от верхнетретичных морей Черноморского бассейна.

Роль в природе и практическое значение диатомовых водорослей очень велики. В альгофлоре морей и океанов они составляют до 80 % и более систематического состава водорослей, создают 50 % всей органической массы океана и почти 1/4 глобальной продукции живого вещества Земли, ежегодно поглощая из Мирового океана около 10 млрд т углерода.

Диатомовые водоросли — основное звено трофических цепей водных экосистем. Они играют основополагающую роль в продуктивности водоемов. В 100 г органического вещества диатомовых содержится 40 % белков, 30 углеводов, 30 % липидов [19]. Их калорийность составляет 525 ккал, т. е. превышает калорийность всех других групп водорослей. Высокая ка-

лорийность сопровождается легкой усвояемостью органического вещества. В составе белков присутствуют все незаменимые аминокислоты. В составе липидов много ненасыщенных жиров, свободных жирных кислот, в том числе незаменимая линолевая кислота. Диатомовыми водорослями питаются различные животные, низшие ракообразные — веслоногие и ветвистосе рачки, которые составляют наиболее важную часть зоопланктона по его значению в питании промысловых рыб. При отмирании диатомовые дают массу детрита и растворимых органических веществ, используемых для питания бактериями и простейшими.

Эти одноклеточные водоросли способны интенсивно делиться, давая до четырех поколений в сутки, что нередко вызывает цветение воды, ставящее неприятных запахов в питьевой воде. Так, массовое развитие *Stephanodiscus hantzschii* Grun. обуславливает рыбный запах, *Cyclotella meneghiniana* Kütz.— травянисто-гнистый [236].

Ежегодно поглощая из Мирового океана около 3 млрд т кремния, диатомовые водоросли играют основную роль в его круговороте.

Особое значение имеют диатомы в экологическом мониторинге, являясь индикаторами загрязнения водной среды. В настоящее время известно около 100 таксонов — индикаторов загрязненности воды (например, среди ксенобонтов — *Achnanthes flexella* (Bréb.) Grun., *Amphora normanii* Rabenh., *Cymbella cesatii* (Rabenh.) Grun.; среди мезосапробонтов — *Nitzschia angustata* (W. Sm.) Grun., *N. palea* (Kütz.) W. Sm., *N. hungarica* Grun., *Cyclotella meneghiniana* Kütz.).

Важнейшая роль принадлежит диатомовым в осадконакоплении. При их отмирании на дне водоемов образуются диатомовые и сапропелевые илы, *диатомиты* мощностью в несколько сот метров. Твердые кремнеземные оболочки диатомовых сохраняются длительное время в ископаемом состоянии, поэтому диатомовый анализ широко применяют как один из палеонтологических методов. Видовой состав створок диатомей в осадках позволяет, используя принцип актуализма, судить об условиях осадконакопления и климате прошедших эпох.

15.1. Класс 1. Центрические диатомеи — *Centrophyceae*

Клетки одиночные или соединенные в нитевидные или цепочковидные колонии. Форма панциря различная: цилиндрическая, дисковидная, линзовидная, шаровидная, эллипсоидная, бочонковидная, реже призматическая, со вставочными ободками различной формы. Створки в очертании круглые, эллиптические, треугольные и многоугольные, их поверхность плоская или выпуклая, иногда вогнутая, реже волнистая. Ареолы на створках расположены беспорядочно или радиальными, спиральными, тангенциальными рядами. По краю створки размещаются крупные или мелкие выросты или шипы, с помощью которых клетки соединяются в колонии, кроме того имеются рога, щетинки и другие элементы структуры. Преимущественно морские формы, обитающие в неритическом и океаническом планктоне. В пресноводных водоемах встречаются реже.

15.1.1. Порядок 1. Косцинодисковые — *Coscinodiscales*

Клетки одиночные или соединены в нитевидные или цепочковидные колонии. Панцирь линзовидный, эллипсоидный, шаровидный, цилиндрический. Створки в очертании круглые. Структура створок представлена ареолами и ребрами, имеются трубковидные выросты различного строения.

Порядок включает 4 семейства. В пресноводных и солоноватоводных водоемах часто встречаются виды: *Thalassiosira lacustris* (Grun.) Hasle (рис. 15.27, 1), *Stephanodiscus hantzschii* Grun. (рис. 15.27, 2), *Cyclotella*

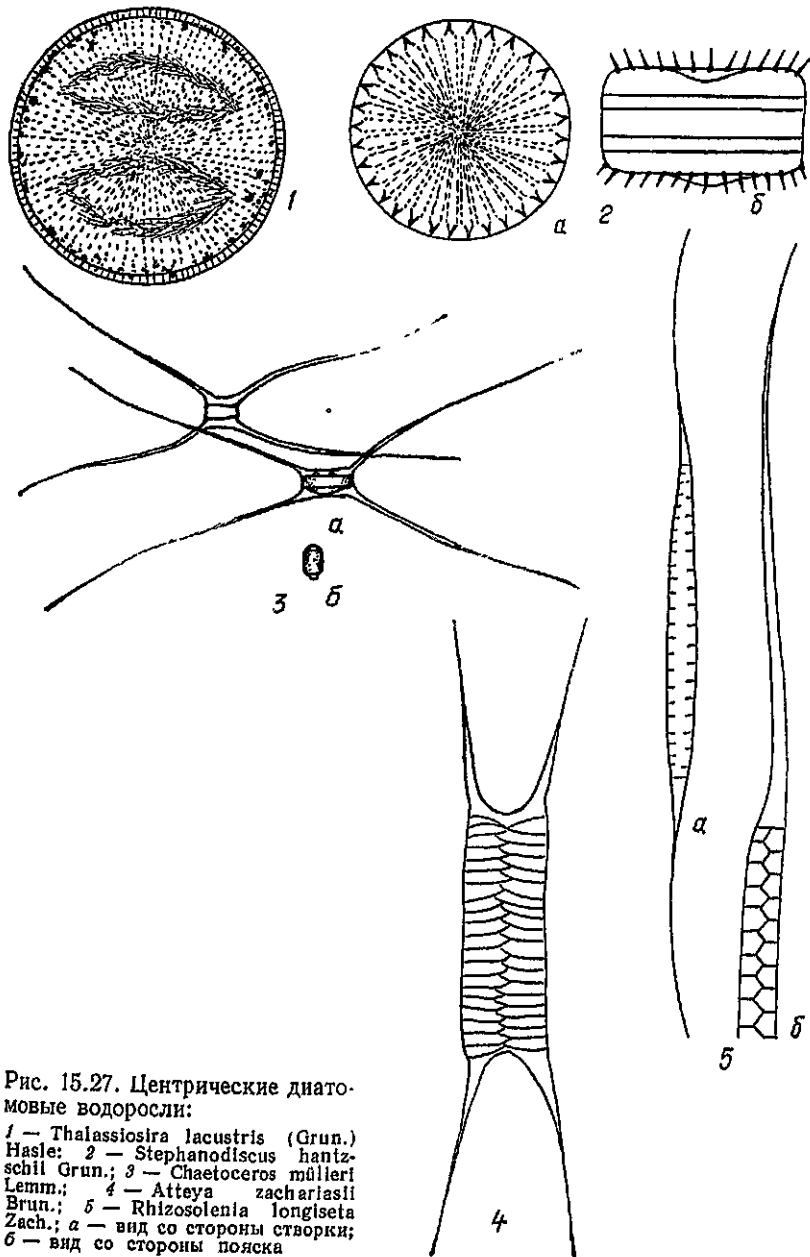


Рис. 15.27. Центрические диатомовые водоросли:

1 — *Thalassiosira lacustris* (Grun.) Hasle; 2 — *Stephanodiscus hantzschii* Grun.; 3 — *Chaetoceros mülleri* Lemm.; 4 — *Atteya zachariasii* Brun.; 5 — *Rhizosolenia longiseta* Zach.; а — вид со стороны створки; б — вид со стороны пояса

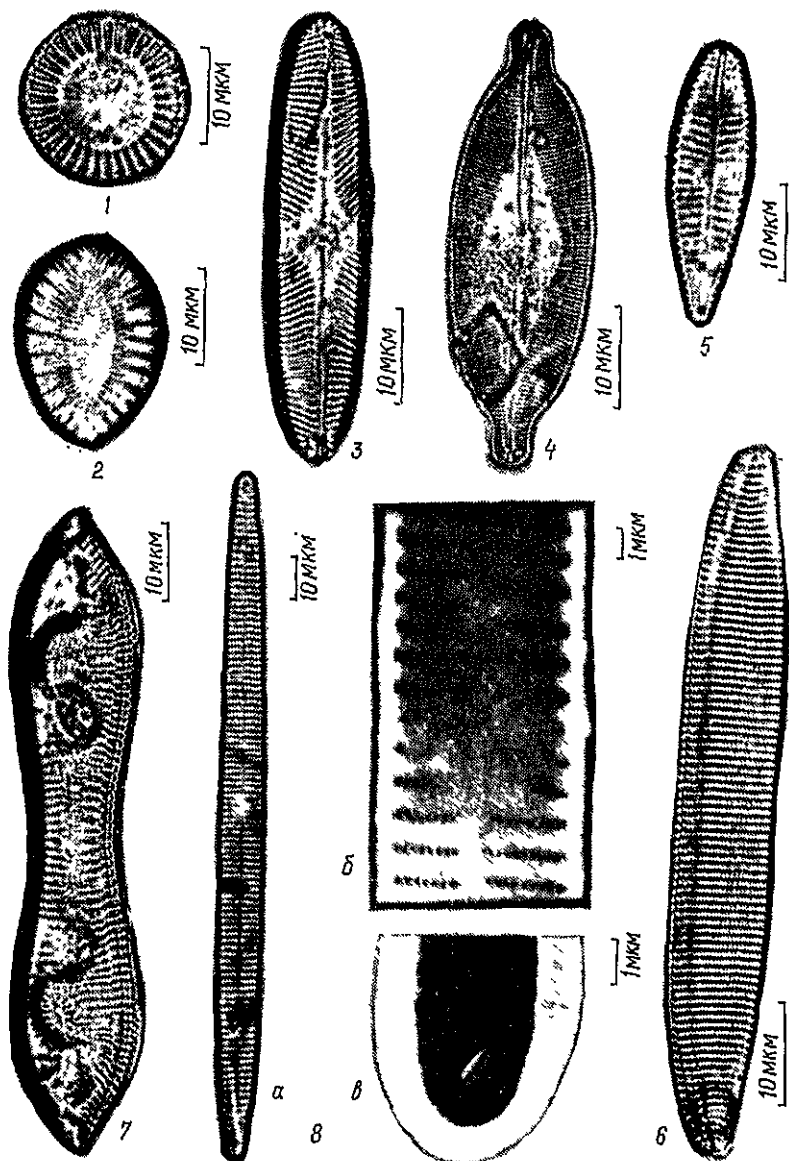
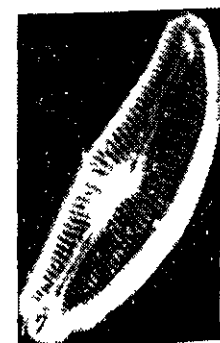


Рис. 15.28. Микрофотографии диатомовых водорослей:

1 — *Cyclotella meneghiniana* Kütz.; 2 — *Suriella ovalis* Bréb.; 3 — *Pinnularia microstauron* (Ehr.) Cl. var. *brebissonii* (Kütz.) Hust.; 4 — *Caloneis amphibaena* Bory; 5 — *Gomphonema tergestinum* (Grun.) Fricke; 6 — *Nitzschia angustata* (W. Sm.) Grun.; 7 — *Sumatopleura solea* (Bréb.) W.Sm.; 8 — *Synedra ulna* (Nitzsch.) Ehr. (a — общий вид водоросли, б — внутренняя поверхность центральной части створки; в — внутренняя поверхность конца створки)



meneghiniana Kütz. (рис. 15.28, 1; 15.29, 1), *C. ocellata* Pant. (рис. 15.29, 2), *Skeletonema costatum* (Grév.) Cl. (рис. 15.29, 4), *Melosira varians* Ag. (рис. 15.29, 3).

15.1.2. Порядок 2. Актинодисковые — Actinodiscales

Клетки одиночные или соединенные в короткие цепочки. Панцирь низкоцилиндрический или эллипсоидный. Створки в очертании круглые, эллиптические, реже треугольные или многоугольные. Структура представлена ареолами, гиалиновыми ребрами, которые делят поверхность створок на радиальные секторы. По краю створок нередко развиты шипы, на полюсах — выросты.

Порядок включает 4 семейства, из которых наиболее широко представлены в современной и ископаемой флоре Actinoptychaceae и Asterolamp-gaceae.

15.1.3. Порядок 3. Аулакодисковые — Aulacodiscales

Клетки одиночные, панцирь низкоцилиндрический, реже призматический. Створки в очертании круглые, редко трех-, четырехугольные, плоские или выпуклые, иногда волнистые. Структура представлена ареолами, расположенными радиальными рядами, часто образующими пучки, реже тангенциальными рядами. Имеются выросты, от одного до многих, иногда есть ребра.

Порядок включает 3 семейства преимущественно с вымершими родами.

15.1.4. Порядок 4. Соленневые — Soleniales

Клетки одиночные или соединенные в нитевидные колонии. Панцирь удлиненно-цилиндрический, часто с многочисленными вставочными ободками различной формы, поэтому он почти всегда виден сбоку. Створки в очертании круглые или эллиптические, часто очень выпуклые, нередко в виде заостренного колпачка с шипом на вершине. Структура очень нежная, из мелких ареол, обычно невидимых в световой микроскоп.

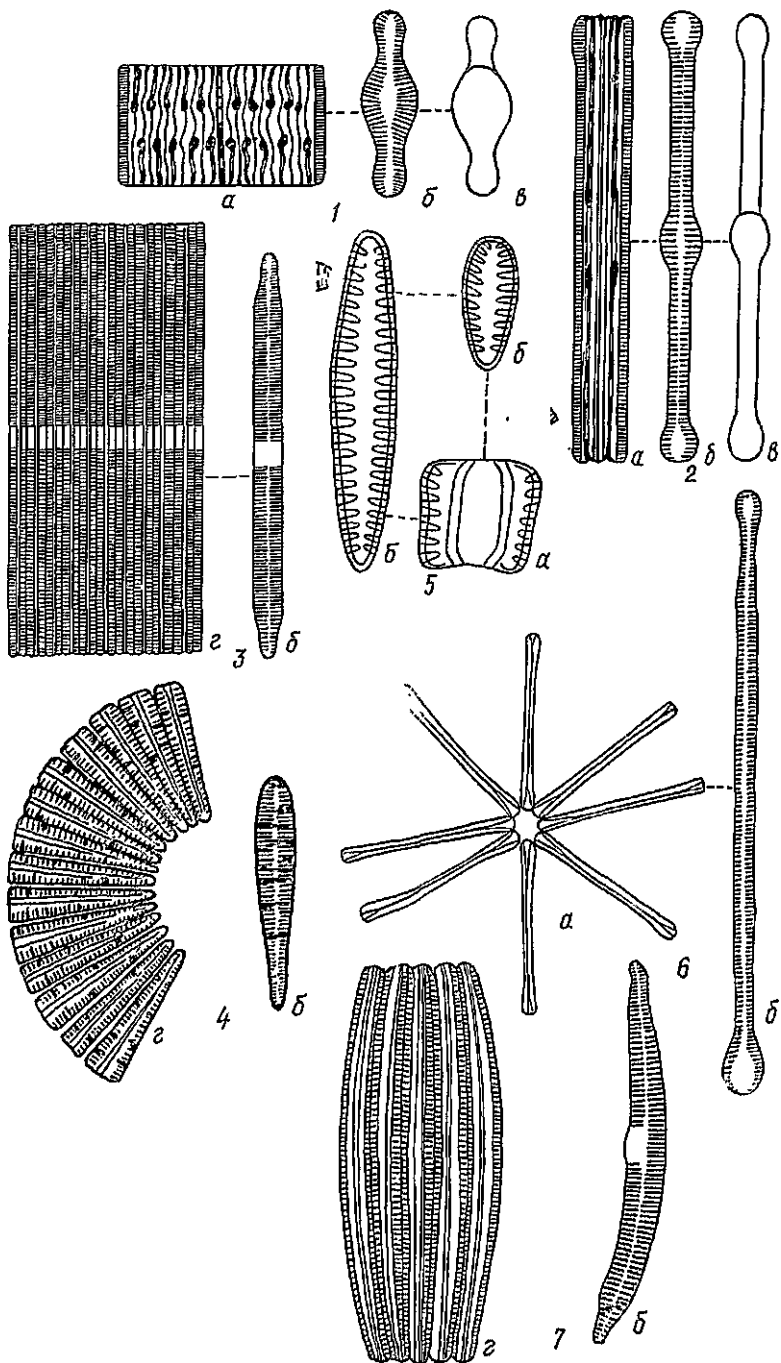
Порядок включает 2 семейства, которые объединяют, главным образом, современные морские планктонные виды. В пресноводных водоемах часто встречаются *Rhizosolenia longiseta* Zach. (см. рис. 15.27, 5).

15.1.5. Порядок 5. Биддульфиевые — Biddufphiales

Клетки одиночные или соединенные в цепочковидные колонии щетинками, рогами и шипами. Панцирь цилиндрический или призматический, реже эллипсоидный. Створки в очертании круглые, эллиптические, трех- или многоугольные, на полюсах с выростами в виде рогов, полых шипов или длинными щетинками. Структура из очень нежных или крупных ареол. Известны ауксоспоры, микроспоры и покоящиеся споры.

Рис. 15.29. Микрофотографии диатомовых водорослей:

1 — *Cyclotella meneghiniana* Kütz.; 2 — *C. ocellata* Pant.; 3 — *Melosira varians* Ag.; 4 — *Skeletonema costatum* (Grév.) Cl.; 5 — *Navicula cryptocephala* Kütz.; 6 — *Gomphonema olivaceum* (Lyngb.) Kütz.; 7 — *Cymbella prostrata* (Berk.) Cl.; 8 — *Nitzschia apiculata* (Greg.) Grun.; 9 — *Rhizosolenia curvata* (Kütz.) Grun. (9a — внешняя поверхность створки, 9б — увеличенная часть той же створки — видна ветвь шва с крупной центральной порой, 9в — вид со стороны пояса); 10 — *Denticula elegans* Kütz.



Обширный порядок, включающий 5 семейств преимущественно морских видов. В пресноводных водоемах встречаются: *Chaetoceros mülleri* Lemm. (см. рис. 15.27, 3), *Atteya zachariasii* Grun. (см. рис. 15.27, 4).

15.2. Класс 2. Пеннатные диатомеи — Pennatophyceae

Клетки одиночные или соединенные в колонии различного типа. Панцирь симметричный по продольной оси, изопольный, реже гетеропольный, иногда дорсивентральный, редко асимметричный, с пояска линейный, табличатый, клиновидный, прямой, иногда S-образно изогнутый, часто со вставочными ободками и септами. Створки в очертании линейные, ланцетные, эллиптические, реже булавовидные, симметричные по отношению к продольной и поперечной плоскостям, реже по отношению только к одной из плоскостей. Структура створок симметричная, представлена мелкими или крупными ареолами, расположенными обычно параллельными рядами, которые у полюсов створки несколько сходятся или радиально расходятся к ее краям. Иногда имеются поперечные ребра, слизевые поры и одиночные щелевидные выросты, мелкие и многочисленные шипики. По продольной оси створки проходит осевое поле, в середине створки оно расширяется, образуя среднее поле. У большинства видов вдоль середины осевого поля расположен щелевидный шов, иногда шов сдвинут к краю створки или находится в киле. Пресноводные и морские формы, обитающие в бентосе или на различных субстратах, единичные виды — в планктоне. Четыре порядка, составляющие класс различаются по степени развития шва.

15.2.1. Порядок 1. Бесшовные — Agraphales

Клетки одиночные или соединенные в пучки, звездчатые или зигзаговидные колонии. Панцирь прямой, иногда со вставочными ободками и септами. Створки от эллиптических до линейных, иногда булавовидные. Структура створок представлена ареолами, расположенными поперечными рядами, иногда чередующимися с поперечными грубыми ребрами. Осевое поле от нитевидного до широколинейного. Шов отсутствует.

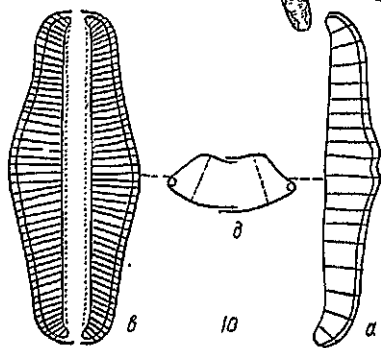
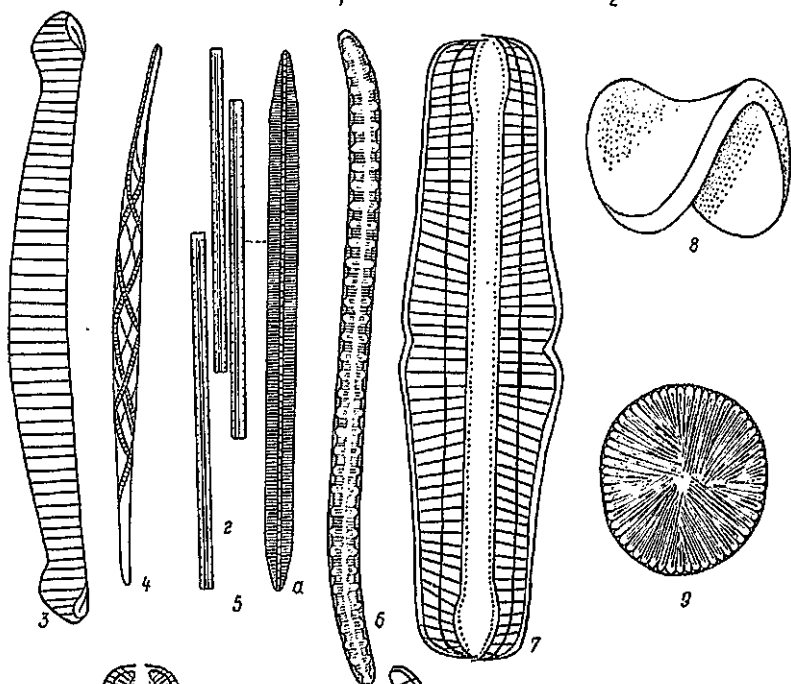
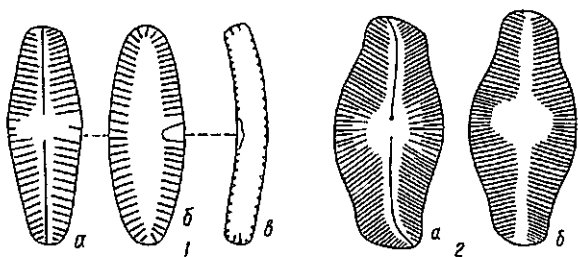
Порядок включает 2 семейства: *Tabellariaceae* и *Fragilariaceae*. В пресных водоемах распространены виды *Tabellaria flocculosa* (Roth) Kütz. (рис. 15.30, 1), *T. fenestrata* (Lyngb.) Kütz. (рис. 15.30, 2), *Fragilaria capucina* Desm. (см. рис. 15.30, 3), *Meridion circulare* Ag. (рис. 15.30, 4), *Opephora martyi* Herb. (рис. 15.30, 5), *Asterionella formosa* Hass. (рис. 15.30, 6), *Ceratoneis arcus* (Ehr.) Kütz. (рис. 15.30, 7), *Synedra ulna* (Nitzsch.) Ehr. (см. рис. 15.28, 8).

15.2.2. Порядок 2. Одношовные — Monogaphales

Клетки одиночные, прикрепляющиеся к субстрату нижней створкой или студенистой ножкой, реже собраны в лентовидные колонии, также прикрепляющиеся к субстрату. Панцирь прямой или изогнутый в продольном или поперечном направлении. Створки линейные до широкоэллиптических. Структура створок различная: нижняя створка имеет щелевидный шов,

Рис. 15.30. Бесшовные диатомовые водоросли:

1 — *Tabellaria flocculosa* (Roth) Kütz.; 2 — *T. fenestrata* (Lyngb.) Kütz.; 3 — *Fragilaria capucina* Desm.; 4 — *Meridion circulare* Ag.; 5 — *Opephora martyi* Herb.; 6 — *Asterionella formosa* Hass.; 7 — *Ceratoneis arcus* (Ehr.) Kütz.; а — вид со стороны пояска; б — вид со стороны створки; в — септа; г — колония (клетки видны с пояска)



расположенный по продольной оси створки, верхняя — без шва, но с продольным осевым полем; обе створки с поперечными ребрами, чередующимися с поперечными рядами ареол.

Порядок включает 1 семейство Achnantheaceae, объединяющее ископаемые и современные морские и пресноводные виды: *Achnanthes lanceolata* (Breb.) Grun. (рис. 15.31, 1), *Eucocconeis flexella* Kütz. (рис. 15.31, 2), *Eunotia arcus* Ehr. (рис. 15.31, 3), *Rhoicosphaenia curvata* (Kütz.) Grun. (см. рис. 15.29, 9).

15.2.3. Порядок 3. Двушовные — Diraphales

Клетки большей частью одиночные, подвижные, реже собранные в лентовидные или кустиковидные колонии. Панцирь изопольный, реже гетеропольный, иногда с камерами вдоль краев ободка. Створки в очертаниях линейные до эллиптических, изредка S-образно изогнутые. Обе створки со щелевидным простым или сложным швом. Шов прямой или изогнутый, реже сигмоидный. Структура обеих створок одинаковая: из штрихов и ребер или ареол, расположенных поперечными рядами.

Обширный порядок, включающий 3 семейства. Наиболее распространенные виды: *Navicula cuspidata* Kütz. (рис. 15.32, 1), *N. radiosa* Kütz. (см. рис. 15.28, 3), *N. binodis* Ehr. (рис. 15.32, 2), *Neidium affine* Ehr. (рис. 15.32, 4), *Frustulia rhomboides* (Ehr.) De Toni (рис. 15.32, 5), *Didymosphenia geminata* (Lyngb.) Schmidt (рис. 15.32, 6), *Gyrosigma acuminatum* (Kütz.) Rabenh. (рис. 15.32, 7), *Pinnularia viridis* (Nitzsch.) Ehr. (рис. 15.32, 8), *P. major* (Kütz.) Cl. (рис. 15.32, 9), *P. microstauron* (Ehr.) Cl. var. *breissonii* (Kütz.) Hust. (см. рис. 15.28, 3), *Anomeoneis sphaerophora* (Kütz.) Pfitz. (рис. 15.32, 10), *Scolioleura peisonis* Grun. (рис. 15.32, 11), *Pleurosigma elongatum* W. Sm. (рис. 15.32, 12), *Mastogloia smithii* Thw. (рис. 15.32, 13), *Diploneis elliptica* (Kütz.) Cl. (рис. 15.32, 14), *Stauroneis phoenicenteron* (Nitzsch.) Ehr. (рис. 15.32, 15), *Tropidoneis lepidoptera* (Grég.) Cl. (рис. 15.32, 16), *Amphiprora paludosa* W. Sm. (рис. 15.32, 17), *Cymbella prostrata* (Berk.) Cl. (см. рис. 15.29, 7), *Caloneis amphibaena* Bory (см. рис. 15.28, 4), *Gomphonema tergestinum* (Grun.) Fricke (см. рис. 15.28, 5), *G. olivaceum* (Lyngb.) Kütz. (см. рис. 15.29, 6).

15.2.4. Порядок 4. Каналовые — Aulonographales

Клетки обычно одиночные, подвижные, реже сидячие, неподвижные, иногда бывают соединены в подвижные лентовидные и нитевидные колонии. Панцирь продольно-, поперечно- или диагонально-симметричный. Створки разнообразной формы: линейные, эллиптические, круглые или полулунные. Обе створки с каналовидным швом, расположенным в киле или крыловидном выросте створки. Структура обеих створок одинаковая, представленная ареолами, ребрами и другими элементами, расположенными поперечными рядами.

Обширный порядок включает 3 семейства: *Epithemiaceae*, *Nitzschiaceae*, *Surirellaceae*. Представители порядка: *Cylindrotheca gracilis* (Bréb.)

Рис. 15.31. Диатомовые водоросли семейств Achnantheaceae, Eunotiaceae, Nitzschiaceae, Surirellaceae и Epithemiaceae:

1 — *Achnanthes lanceolata* (Bréb.) Grun.; 2 — *Eucocconeis flexella* Kütz.; 3 — *Eunotia arcus* Ehr.; 4 — *Cylindrotheca gracilis* (Bréb.) Grun.; 5 — *Bacillaria paradoxa* Gmel.; 6 — *Stenoplerobia intermedia* Lewis; 7 — *Rhopalodia gibba* (Ehr.) O. Müll.; 8 — форма панциря *Campilodiscus*; 9 — *C. noricus* Ehr.; 10 — строение панциря *Rhopalodia*; 11 — *Epithemia zebra* (Ehr.) Kütz.; а, б — вид со стороны створки; в — вид со стороны полска; г — колония, клетки видны с пояска; д — поперечное сечение панциря

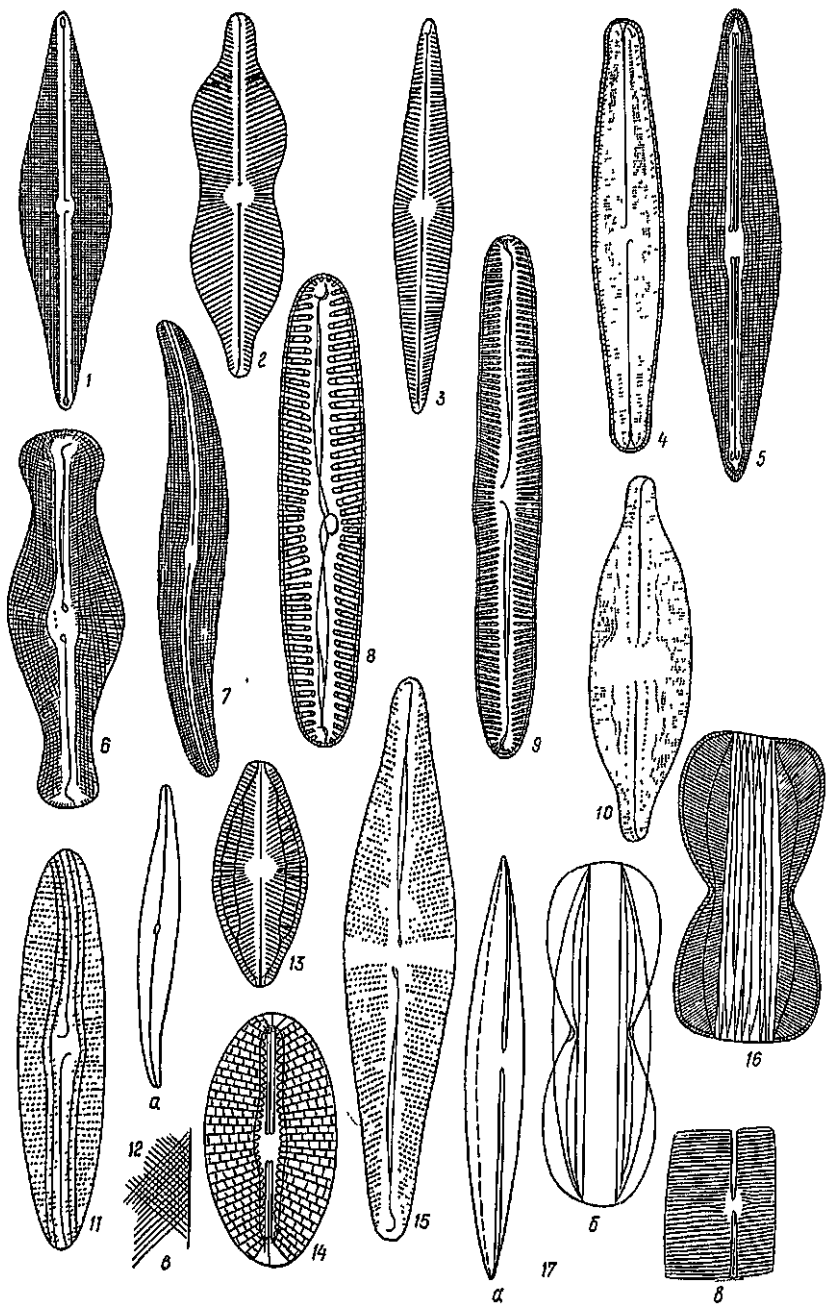


Рис. 15.32. Диатомовые водоросли семейства Naviculaceae:

1 — *Navicula cuspidata* Kütz.; 2 — *N. binodis* Ehr.; 3 — *N. radiosa* Kütz.; 4 — *Neldium affine* Ehr.; 5 — *Frustulia rhomboides* (Ehr.) De Toni; 6 — *Didymosphenia geminata* (Lyngb.) Schmidt; 7 — *Gyrosigma acuminatum* (Kütz.) Rabenh.; 8 — *Pinnularia viridis* (Nitzsch.) Ehr.; 9 — *P. major* (Kütz.) Cl.; 10 — *Anomeoneis sphaerophora* (Kütz.) Pfltz.; 11 — *Scolioleura peisonis* Grun.; 12 — *Pleurosigma elongatum* W. Sm.; 13 — *Mastogloia smithii* Thw.; 14 — *Diploneis elliptica* (Kütz.) Cl.; 15 — *Stauroneis phoenicenteron* (Nitzsch.) Ehr.; 16 — *Tropidoneis lepidoptera* (Grév.) Cl.; 17 — *Amphiprora paludosa* W. Sm.; а — вид со стороны створки; б — вид со стороны пояска; в — детали структуры панциря

Грун. (см. рис. 15.31, 4), *Stenopterobia intermedia* Lewis (см. рис. 15.31, 6), *Bacillaria paradoxa* Gmel. (см. рис. 15.31, 5), *Rhopalodia gibba* (Ehr.) O. Müll. (см. рис. 15.31, 7), *Campilodiscus poricus* Ehr. (см. рис. 15.31, 9), *Nitzschia angustata* (W. Sm.) Grun. (см. рис. 15.28, 6), *N. apiculata* (Greg.) Grun. (см. рис. 15.29, 8), *Cymatopleura solea* (Bréb.) W. Sm. (см. рис. 15.28, 7).

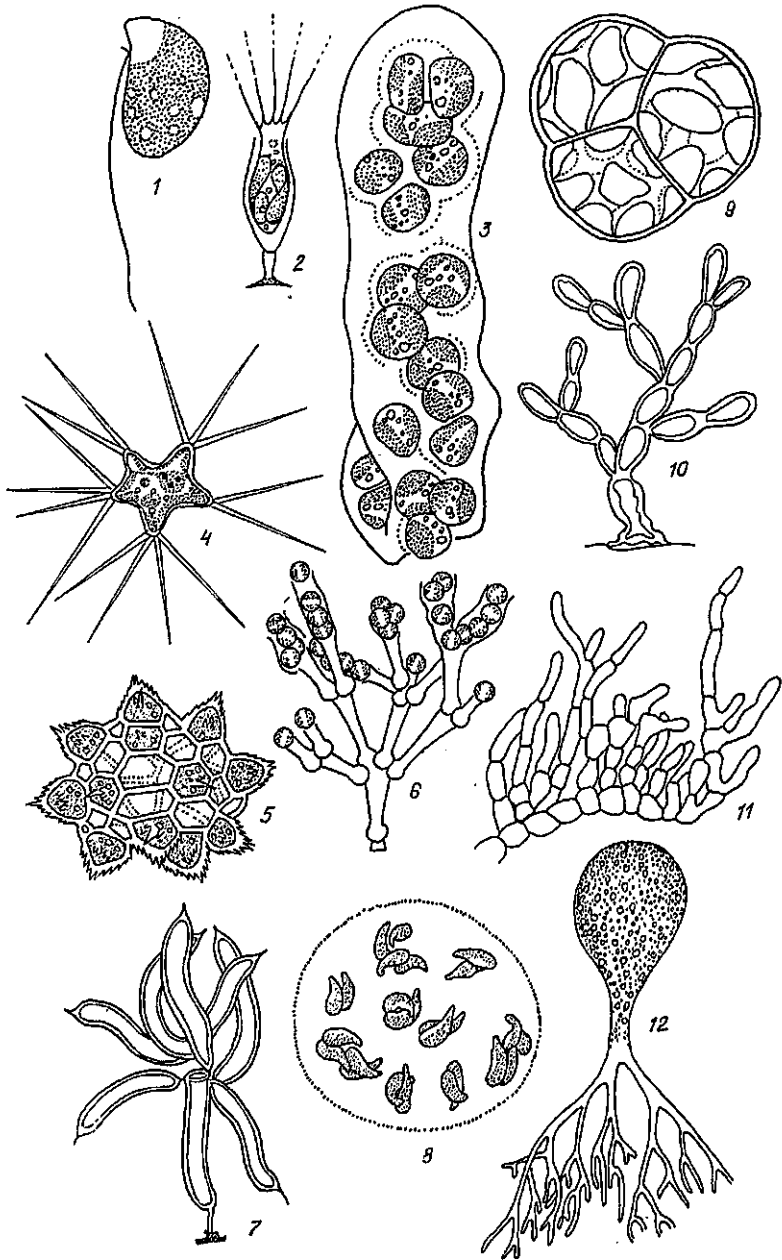
16. ОТДЕЛ 7. ЖЕЛТОЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРОСЛИ — XANTHOPHYTA¹ (CONFERVALES, HETEROCONTAE, XANTHOPHYCEAE, XANTHOPHYSCOPHYTA, TRIBOPHYCEAE, BOTRYDIOPHYTA)

Отдел объединяет около 600 видов преимущественно микро-, реже макрокопических эукариотических водорослей желто-зеленого, светло- или темно-желто-зеленого, реже зеленого цвета, иногда бесцветных. Размеры их колеблются от 0,5—1,5 мкм (*Chloridella glaciales* Kol) до нескольких миллиметров в диаметре (*Botrydium Wallr.*) или до десятков сантиметров в длину (нити *Tribonema* Derb. et Sol., *Vaucheria* D. C.). И н д и в и д ы одноклеточные, многоклеточные и неклеточные, либо колонии индивидов (в том числе ценобиальные), активно подвижные и неподвижные, прикрепленные и свободноживущие.

Наблюдаются почти все типы структуры вегетативного тела от монадно-го до сифонального, исключая сифонокладальный (рис. 16.1). Преобладающее большинство желтозеленых водорослей имеет коккоидный тип структуры (*Mischococcales*), реже наблюдаются монадный (*Chloramoebales*) и гемимонадный (*Heterogloales*), ризоподиальный (*Rhizochloridales*), сарциноидный (*Chlorellidium* Visch. et Pasch., *Chlorellidiopsis* Pasch.), нитчатый (*Neopemataseae*, *Tribonemataceae*), разноритчатый (*Heterococcus* Chod.), псевдопаренхиматозный (*Chaetopedia* Pasch.), паренхиматозный (*Chloropedia* Pasch.) и сифональный (*Botrydiales*).

В цитологическом отношении желтозеленые водоросли изучены недостаточно. Отрывочные ультраструктурные данные свидетельствуют об отсутствии у них единого типа клеточной организации. Разнообразны клеточные покровы желтозеленых водорослей. У видов, обладающих амбобидной, монадной и отчасти гемимонадной структурой вегетативного тела, к л е т к и покрыты лишь плазмалеммой; они легко изменяют свою форму, образуя *лобоподии* или *ризоподии* (*Rhizochloris* Pasch.). У *Chlorocardion* Pasch., *Phacomonas* Lohm. клетки мало метаболичны, что позволяет пред-

¹ В системах многих авторов — классе Xanthophyceae [413, 415, 417, 423, 578, 581 и др.].



полагать наличие у них более сложных клеточных покровов типа *перипласта* [207]. Это предположение нуждается в электронно-микроскопическом подтверждении. Иногда «голые» клетки находят в домиках (*Stipitococcus* W. et G. S. West), стенки которых могут быть окрашены в бурый цвет солями железа или марганца. У преобладающего большинства желтозеленых водорослей клетки имеют плотную клеточную оболочку, цельную или двустворчатую; в последнем случае створки могут быть равными или неравными (рис. 16.2). Иногда верхняя часть оболочки прикрывает нижнюю, подобно крышечке (см. рис. 16.2, 3). Нередко протопласт формирует наперстковидные вставочные образования, благодаря которым оболочка удлиняется по мере роста клетки. Это создает косую слоистость оболочки, заметную на одной или на обеих створках (см. рис. 16.2, 1). У нитчатых водорослей с двустворчатыми оболочками дезинтеграция нитей ведет к распаданию клеточных оболочек на H-образные участки, представляющие собой тесно соединенные половинки оболочек двух соседних клеток. Двустворчатое строение оболочек иногда трудно различимо и может быть выявлено лишь с помощью 60 %-го раствора гидроксида калия или специального окрашивания. Клеточная оболочка пектиновая, иногда с примесью целлюлозы или гемицеллюлозы (*Tripnochloris clausilie* Geitl., *Tribonema*), у *Vaucheria* — целлюлозная. Тонкая и нежная у молодых клеток с возрастом клеточная оболочка утолщается, становится многослойной. На ее поверхности может отлагаться известь, сначала в виде отдельных гранул, которые затем сливаются, образуя сплошную корку. Нередко оболочка насыщена соединениями железа, окрашивающими ее в желтоватый, красноватый, ржаво-красный, бурый или коричневый тона. Иногда она покрыта коричневыми пятнами (*Chloridella ferruginea* Pasch.) или бородавками (*Centrigractus brunneus* Fott). Еще чаще в клеточных оболочках обнаруживается кремнезем, придающий ей особые твердость, хрупкость и блеск.

Плотная клеточная оболочка обеспечивает определенную форму клеток, нередко видоспецифичную: от шаровидной и полусферической до шаровидно-ограниченной, эллипсоидной, яйцевидной, грушевидной, клиновидной, веретеновидной, цилиндрической, червеобразной, тетраэдрической, трех- или многоугольной, лопастной, почковидной; чашевидной, серповидной, бубликовидной, звездчатой и др. Многообразие внешнего вида клеток умножается благодаря разнообразной скульптурированности клеточной оболочки (в виде ячеистой или сетчатой скульптуры, выпячиваний, утолщений, бородавок, шипов, шпиков, щетинок, зубчиков, палочковидных, сосочковидных или иной формы выростов). У прикрепленных форм оболочка обычно образует вырост — *ножку* с прикрепительным диском (*подошвой*).

Обычно оболочка плотно прилегает к протопласту по всей поверхности. Иногда она ослизнена и далеко отстоит от протопласта (*Merismogloea* Pasch.) или имеет многочисленные поры (*Sklerochlamys fragilis* Pasch.). Иногда клетки полностью покрыты бесструктурной или слоистой слизью, объединяющей их в колонии (*Gloeobotrydaceae* Pasch.), либо находятся на концах слизистых ветвящихся тяжей, образующихся в результате ослизнения оболочек или одностороннего выделения слизи протопластами клеток (*Milleodendron* Pasch., *Mischococcus* Näg.).

Рис. 16.1. Типы структуры вегетативного тела желтозеленых водорослей:

1 — монадный (*Pedinomonadopsis minor* Massjuk et Guk); 2 — ризоподный (*Stipitococcus calix* Ettl); 3 — гелимонадный (*Helminthogloea ramosa* Pasch., апикальная часть слизистого шнура); 4—8 — коккондный (4 — *Pseudopolyedriopsis skujae* Gollerb., 5 — *Ducelliera chodatii* (Ducel.) Teil., 6 — *Mischococcus confervicola* Näg., 7 — *Ophiocytium mucronatum* (A. Br.) Rabenh., 8 — *Diplochloris decussata* Korsch.); 9 — сарцинодный (*Chlorellidium tetrabotrys* Visch. et Pasch.); 10 — нитчатый (*Heterodendron squarrosum* Pasch.); 11 — разнонитчатый (*Heterococcus* sp.); 12 — сифональный (*Botrydium granulatum* (L.) Grev.)

Обычно клетки одноядерны. С возрастом количество ядер может увеличиваться (*Petole Pasch.*, *Exentochloris Pasch.*). Число ядер возрастает также при подготовке к размножению (*Botrydiopsis Borzi*, *Chlorocloster Pasch.*). Многоядерность свойственна плазмодиям *Muxochloris Pasch.* и *Chlamydomуха Agch.*, а также сифональным талломам *Botrydium* и *Vaucheria*.

Как и у бурых водорослей, наружная мембрана ядерной оболочки у многих (но не у всех) видов переходит в канал эндоплазматического ретикулома, окружающий хлоропласты. У представителей класса *Eustigmatophyceae* канал эндоплазматического ретикулома, окружающий хлоропласт, не связан с ядром.

Митоз изучен у немногих видов, и неизвестно, окажутся ли описанные картины типичными для всего отдела. Во время деления ядерная оболочка

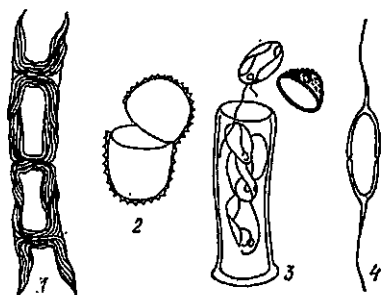


Рис. 16.2. Двустворчатые клеточные оболочки желтозеленых водорослей:

1 — *Tribonema* sp.; 2 — *Chlorallantus oblongus* Pasch.; 3 — *Chlorothecium gladius* Pasch.; 4 — *Centritractus belonophorus* Lemm.

остаётся интактной, ядрышко фрагментируется; веретено деления центрического типа, на полюсах его располагаются центриоли. Между дочерними ядрами сохраняется межзональное веретено. Кинетохоры не обнаружены.

Хлоропласты разнообразны по форме и тонкому строению. Они бывают дисковидными, пластинчатыми, корытообразными, кольцевидными, цилиндрическими, лентовидными, звездчатыми, чашевидными. Края их ровные, лопастные или глубоко рассеченные на дольки, которые иногда отделяются, образуя несколько мелких хлоропластов. Лишь изредка хлоропласты занимают в клетке центральное положение (*Heterogloea minor* Pasch., *Gloeoskene turfosa* Fott), обычно они располагаются пристенно одним или несколькими слоями. Число их колеблется от одного до нескольких сот в одной клетке и может изменяться в онтогенезе; чаще всего их несколько.

Хлоропласты окружены каналом эндоплазматического ретикулома, который вместе с оболочкой хлоропласта образует четырехмембранную систему. В строме хлоропласта продольно располагаются ламеллы, состоящие из трех параллельных дисков каждая. На периферии пластиды наблюдается одиночный огибающий диск, хотя иногда (у представителей класса *Eustigmatophyceae*) он может отсутствовать. По тонкой структуре хлоропласты желтозеленых напоминают пластиды золотистых, диатомовых и бурых водорослей.

Комплекс фотосинтетических пигментов своеобразен. Он включает хлорофиллы *a* и *c*, хлорофилл *b* отсутствует. Из каротиноидов отмечены β - и ξ -каротины. В качестве основного ксантофилла выступает *вошериаксантин*. У представителей класса *Xanthophyceae* ксантофилловый цикл осуществляют диадиноксантин — диатоксантин, к которым присоединяется гетероксантин, в то время как у *Eustigmatophyceae* в ксантофилловом цикле участвуют преимущественно виолаксантин — антераксантин — зеаксантин. Характерный для бурых, золотистых и диатомовых водорослей коричневый пигмент фукоксантин у желтозеленых отсутствует. Наряду с окрашенными наблюдаются бесцветные недостаточно изученные формы.

Пиреноиды наблюдаются редко. Они бывают двух типов: полупогруженными, с проходящими сквозь них многочисленными ламеллами, являющимися прямым продолжением пластидных (у представителей класса Xanthophyceae: *Mischococcus*, *Bumilleriopsis* Printz, *Botrydium*) и выступающими, сидящими на выросте внутренней поверхности хлоропласта, имеющем форму подушечки или тоненькой ножки, без ламелл (у представителей класса Eustigmatophyceae: *Polyedriella helvetica* Visch. et Pasch., *Pseudocharaciopsis texensis* Lee et Bold). В обоих случаях пиреноиды «голые», не покрытые ассимиляционной обкладкой.

Продукты ассимиляции — внепластидные масла, жиры, хризоламинин, белковые кристаллы; наблюдаются также сильно преломляющие свет кристаллы неизвестной природы. Хризоламинин, отлагающийся главным образом в покоящихся клелках, представляет собой β -1,3(1,6)-

Рис. 16.3. Основные типы строения жгутикового аппарата желтозеленых водорослей:

1 — *Heterochloris* Pasch.; 2, 3 — *Vaucheria* D. C. (2 — антерозонд, 3 — фрагмент синзооспоры); 4 — зооспора Eustigmatophyceae (a — парафлагеллярное тело; б — стигма)



полиглюкан, идентичный с обнаруженным у Chrysophyta и Bacillariophyta и близкий к ламинарину бурых водорослей.

У подвижных монадных и амебoidных форм и стадий, а также у некоторых гемимонадных водорослей наблюдается *стигма* красного, коричневатого или оранжево-красного цвета, округлой, эллипсоидной или линейной формы, точно сориентированная с базальным утолщением на заднем рулевом жгутике, предположительно выполняющим функцию фоторецептора. У представителей класса Xanthophyceae стигма является частью хлоропласта, располагаясь на его переднем конце, под его оболочкой, и состоит из одного слоя осмиофильных капель. В зооспорах Eustigmatophyceae обнаружена крупная внепластидная стигма, состоящая из осмиофильных глобул разных размеров, не окруженных мембранами.

Монадные формы и стадии обладают двумя гетероконтными, гетероморфными, гетеродинамичными *жгутиками* (рис. 16.3, 1, 2). Один из них, обычно более длинный, перистый, при движении направлен вперед (*главный, передний, или «плавательный»*, жгутик), второй, обычно более короткий, гладкий — назад (*побочный, задний, или рулевой, жгутик*). Длина главного жгутика в 1,5—8 раз превышает длину побочного; последний может быть полностью редуцированным (*Nephrochloris incerta* Geitl. et Gim.). У *Pedinomonadopsis minor* Massjuk et Guk соотношение длин жгутиков обратное: передний очень короткий, едва заметный, задний — длинный [200]. Оба жгутика выходят из апикальной, субапикальной или вентральной жгутиковой ямки. Передний жгутик несет два ряда трубчатых мастигонем, каждая из которых заканчивается двумя длинными и тонкими, одинаковой или неравной длины терминальными волосками. Наличие мастигонем существенно влияет на направление движения клетки. У основания заднего жгутика находится вздутие — *парабазальное тело*, расположенное в мелком углублении на поверхности клетки, как раз над стигмой.

Жгутиковая аксонема имеет типичную для всех эукариот структуру «9 + 2». Базальные тела, как обычно, содержат 9 триплетов микротрубочек. В переходной зоне выявлена характерная *спиралевидная* электронноплотная *структура*, состоящая из 3—4 витков [467, 470], напоминающая

таковую у Chrysophyta [466, 467, 469]. От базальных тел отходит два типа корней: единственный поперечно-полосатый тонкий фиброзный корень (*ризопласт*), тесно прилегающий к внутренней поверхности переднего выроста ядра, и 3 микротрубчатых корня из 3—4 микротрубочек каждый, расходящихся в цитоплазме в разных направлениях.

Синзооспоры и *антерозоиды* Vaucheria D. C. обладают разными типами строения жгутикового аппарата (см. рис. 16.3, 2, 3). В синзооспоре все многочисленные жгутики почти равной длины, гладкие. Антерозоид имеет одну пару гетероморфных, гетероконтных, гетеродинамичных жгутиков и, кроме того, «х о б о т о к», который содержит кольцо из 8—9 микротрубочек, берущих начало от базальных тел, и который напоминает аналогичное образование сперматозоидов Fucus L.

Зооспоры Eustigmatophyceae имеют один, реже два неравных жгутика с парабазальным телом, расположенным у основания главного, более длинного жгутика, имеющего план строения «9 + 1» и покрытого трубчатыми мастигонемами.

Монадные, гемимонадные и амебидные формы и стадии имеют *сократительные вакуоли*; лишь у морских и солоноводных видов они отсутствуют. Число их в клетке у разных видов колеблется от 1—2 до многих. В одетых оболочками клетках коккондных, нитчатых или псевдопаренхиматозных водорослей сократительные вакуоли могут наблюдаться лишь на ранних стадиях развития таллома. Во взрослых клетках они отсутствуют, а вместо них появляется центральная вакуоль с клеточным соком, образующаяся в результате слияния многих более мелких вакуолей. В делящихся клетках наблюдаются многочисленные мелкие выделяющие слизь тельца.

Р а з м н о ж е н и е желтозеленых водорослей осуществляется преимущественно бесполом путем с помощью вегетативных или специализированных клеток. *Бесполое (вегетативное) размножение* одноклеточных, лишенных клеточной оболочки, происходит делением клеток надвое (Rhizochloris Pasch., Ankylopton Pasch.), колониальных (несенобияльных) и многоклеточных — фрагментацией таллома или отчленением отдельных конечных клеток таллома (Heteropedia polychloris Pasch.). У Heterococcus gemmatus (Snow) Bourg. наблюдается образование боковых пальцевидных одно- или многоклеточных отростков, которые, отчленяясь от материнского растения, дают начало новым растениям. Вегетативное размножение Vaucheria D. C. осуществляется благодаря хорошо выраженной регенерационной способности. При отмирании части таллома оставшиеся жизнеспособными участки отделяются перегородками от отмерших или поврежденных участков, и затем регенерируют в целое растение. Кроме того, у вошерии наблюдается образование *выводковых почек* [604]. У нитчатых желтозеленых известны *акинеты* [405] (см. рис. 16.6).

Наиболее широко у желтозеленых водорослей представлено бесполое размножение с помощью специализированных клеток: *амебидов*, *зооспор* и *синзооспор*, *гемизооспор* и *гемиавтоспор*, *автоспор* и *синавтоспор* (см. рис. 16.5), *апланоспор* (см. рис. 16.5) и *синапланоспор*, *гипноспор*. Размножение *амебидами* наблюдается редко, преимущественно у водорослей, обладающих амебидной структурой вегетативного тела (Stipitococcus vas Pasch.). Обычно, кроме амебидов, в цикле развития известны и зооспоры (Stipitococcus vas Pasch., Perone dimorpha Pasch.). Нередко зооспоры некоторых видов (Tribonema viride Pasch., T. intermixtum Pasch., Pleurochloridella vacuolata Pasch., Botrydiopsis arhiza Borzi), сбрасывая жгутики, переходят в амебидное состояние (см. рис. 16.5, 1, 2, 3).

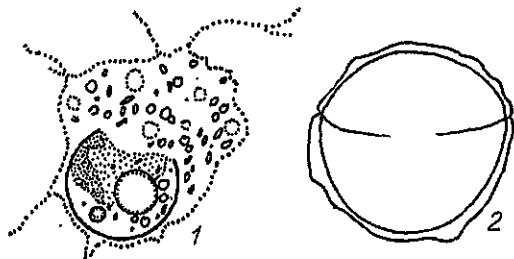
Наиболее распространенный способ размножения связан с образованием *зооспор*. Обычно зооспоры имеют дорсивентральную форму, одно ядро, два гетероконтных, гетероморфных и гетеродинамичных жгутика, стигму, сократительные вакуоли, один хлоропласт (реже их несколько) (см.

рис. 16.5, 2, e; рис. 16.6, 1, a, 3, в, 4, a, 7, в). Иногда форма зооспор может быть иной, например широковеретеновидной (*Pleurochloris polyphem* Pit-sch.), один из жгутиков может быть редуцирован до полного исчезновения (*Gloeochloris planctonica* Pasch., *Pleurochloris magna* Boye-Pet.), стигма может отсутствовать (*Botrydiopsis eriensis* Snow) (см. рис. 16.6, 2, в).

Многоядерные зооспоры *Vaucheria*, со многими парами изоморфных гладких жгутиков почти равной длины и многочисленными хлоропластами получили название «синзооспоры» (см. рис. 16.7, 3—5). Случайное образование синзооспор отмечено также у видов родов *Botrydiopsis*, *Trigonema*, *Bumilleria* Borzi, *Heterococcus* и др. У некоторых желтозеленых водорослей (*Botrydiopsis*) наблюдается образование недоразвитых зооспор, лишенных плотных клеточных покровов и жгутиков, с сократительными вакуолями и стигмой, получивших название «гемиаэоспоры» [403, 405]. В цикле развития многих видов, особенно с коккоидной структурой тела, наблюдается

Рис. 16.4. Эндогенные цисты желтозеленых водорослей:

1 — *Muxochloris* sp.; 2 — *Chloromeson agile* Pasch.



образование *аэоспор* (*Botrydiopsis*, *Monodus* Chod., *Chlorocloster*, *Tetraplektron* Fott и др.). Размножение *апланоспорами* свойственно многоклеточным — нитчатым, разноритчатым и псевдопаренхиматозным водорослям; у представителей с сифональной структурой (*Botrydium*, *Vaucheria*) наблюдается образование *сианпланоспор*.

Ультраструктурное изучение апланоспорогенеза у *Vaucheria longicaulis* Норр. var. *tasounii* Blum показало, что апланоспоры у этого рода не являются потенциальными зооспорами, отличаясь от последних рядом существенных признаков [410]. У ряда видов (*Botrydiopsis antarctica* Kol, *Chlorocloster pachyclamys* Pasch., *Monodus pyreniger* Pasch. и др.) образуются *покоющиеся споры*, или *гипноспоры*, с толстой, нередко слоистой, насыщенной кремнеземом, иногда шиповатой, двустворчатой и (или) окрашенной в темный цвет оболочкой и с богатым запасом питательных веществ в протопласте. Разнообразные типы спор образуются в одноклеточных спорангиях, не отличающихся от обычных вегетативных клеток или превышающих их по своим размерам.

Наряду с акинетами и гипноспорами, одновременно выполняющими репродуктивную и защитную функции, наблюдается образование других стадий покоя, например, *эндогенных цист* (рис. 16.4) с плотной блестящей насыщенной кремнеземом двустворчатой оболочкой, прорастающих зооспорами или амебоидами (*Chloramoeba heteromorpha* Bohl., *Heterogloea endochloris* Pasch., *Chloromeson agile* Pasch. и др.). Наряду с типичными одноядерными наблюдаются *многоядерные цисты* (*Muxochloris sphagnicola* Pasch.). У видов рода *Botrydium* Wallr. весь протопласт может превращаться в крупную *многоядерную макроцисту* или распадаться в подземной части слоевища на ряд более мелких *ризоцист*. Иногда желтозеленые водоросли переживают неблагоприятные условия в *пальмеллеидном состоянии* (*Neonema quadratum* Pasch.). Если слизь, объединяющая водоросли, имеет концентрическую слоистость и состоит из системы вложенных друг в друга пузырей, такие образования называют *глеммоцистами* [403].

Половой процесс (оогамного типа) с достоверностью известен лишь у видов рода *Vaucheria*¹. Половые органы — антеридии и оогонии — образуются либо на одном и том же растении (однодомные; см. рис. 16.7, 10), либо на разных (двудомные). Образующиеся в антеридии двужгутиковые антерозоиды, проникая в оогоний, оплодотворяют яйцеклетку. Зигота, или ооспора, покрывается толстой многослойной оболочкой и после периода покоя прорастает в новое растение. Хотя зиготический мейоз с точностью не доказан, считают, что цикл развития вошерии гаплофазный [604].

Ц и к л р а з в и т и я остальных *Xanthophyta*, у которых отсутствует половой процесс, проходит без смены ядерных фаз. Иногда он простой и состоит из вегетативной и репродуктивной фазы, предоставленной одним из известных способов бесполого размножения (*Rhizochloris Pasch.*, *Stipitoros Ettl*, *Chloridella Pasch.* и др.). Однако нередко цикл развития усложнен наличием у одного и того же вида различных форм бесполого размножения, сочетание и последовательность которых может варьировать в широких пределах. Поливариантность циклов развития свойственна видам *Triboinema Derb. et Sol.*, *Botrydium Wall.*, *Muxochloris Pasch.* и др.

На основании большого морфологического сходства с зелеными водорослями, желтозеленые до 1899 г. относили к *Chlorophyta* в качестве класса *Heterocontae* наряду с *Isocontae*, *Acontae*, *Stephanocontae*. В 1899 г. они были выделены А. Лютером в самостоятельную группу под тем же названием *Heterocontae* [120]. Однако название «разножгутиковые», обоснованное как противопоставление «равножгутиковым» пока их включали в состав зеленых водорослей, потеряло свой смысл, когда их отделили от зеленых, так как разные жгутики имеют также золотистые, бурые и другие водоросли. В 1930 г. им было присвоено новое название *Xanthophyceae*. А. Пашер [576, 579] впервые обосновал родство желтозеленых с золотистыми и диатомовыми водорослями, объединив их в одну филу (ствол) под названием *Chrysophyta*. Особое значение он придавал наличию у этих групп эндогенных цист, оболочки которых пропитаны кремнеземом. Впоследствии эта точка зрения была подтверждена сравнительными биохимическими и цитологическими исследованиями, установившими ряд других общих для них признаков: отсутствие хлорофилла *b* и наличие хлорофилла *c*, отсутствие крахмала и наличие хризоламинарина, особенности тонкой структуры клетки, в первую очередь хлоропластов и др. [348, 392]. Поэтому точка зрения А. Пашера принимается многими авторами [54, 356, 371, 374, 403, 405, 413, 414, 417, 483, 484, 653 и др.], объединяющими *Xanthophyceae*, *Chrysophyceae* и *Vacillariophyceae* (иногда к ним присоединяют также *Phaeophyceae*) в отделе *Chromophycophyta* [371], либо *Chrysophyta* [356, 405, 413, 414], *Chromophyta* [417, 484], *Heteroconthophyta* [584] или в подцарстве *Chrysobionta* [54]. В отечественной литературе [99, 207] желтозеленые рассматриваются как самостоятельный отдел *Xanthophyta*. Д. К. Зеров, хотя и подчеркивал родство желтозеленых с золотистыми, диатомовыми и более отдаленное — с бурыми водорослями, оставляет за всеми этими группами статус отдела.

Данные биохимических [378, 451, 497, 664, 694—696, 697 и др.] и электронно-микроскопических [352, 384, 465—468, 474—478] исследований привели к выводу о гетерогенности желтозеленых водорослей [470—474, 476, 478]. Предложено выделить из их состава ряд видов с коккондной организацией вегетативного тела, отличающихся своеобразными ультраструктурными и биохимическими признаками, в отдельный класс *Eustigmatorphyceae* [472, 474] или отдел *Eustigmatophyta* [472]. Уникальное сочетание химических и ультраструктурных признаков у *Chlorarachnion* ре-

¹ Сведения об изогамном половом процессе у видов родов *Botrydium*, *Triboinema* и *Mopodus* нуждаются в подтверждении [207].

tans Geitl. послужило основанием для выделения его в самостоятельный класс Chloragachniophyceae и отдел Chloragachniophyta [478].

К л а с с и ф и к а ц и я желтозеленых водорослей на уровне порядков со времен А. Пашера [577, 581] базируется на морфологических признаках (тип структуры вегетативного тела). Эти же признаки другими авторами [207, 585] используются для разграничения классов. Использование одних и тех же признаков на различных таксономических уровнях привело к тому, что таксономический ранг одних и тех же таксонов желтозеленых водорослей (включая наивысшие) в системах разных авторов неоднозначен. Еще одним источником нестабильности системы желтозеленых является дискуссионность вопроса об исходных первичных организмах и в связи с этим — о месте в системе монадных и ризоподияльных организмов. В настоящем издании принято предложение о выделении класса Eustigmatophyceae [472]; система Xanthophyceae дана по Х. Этглу [403].

Желтозеленые распространены в воде, почве, в наземных местообитаниях (включая толщу воздуха), на разных географических широтах, на всех континентах земного шара. Большинство видов — пресноводные организмы, и лишь немногие принадлежат к солоноводным (*Rhizolekane sessilis* Pasch.) и морским (*Rhizochloris mirabilis* Pasch., *Nephrochloris salina* Cart.). Некоторые обитают в водоемах с необычным соевым составом, например, *Chlorocardion salinarum* Kómpágoty — в выщелоченном натриевом растворе урановых руд. Они встречаются в водоемах с различной степенью трофности, загрязненности органическими остатками, при различных концентрациях водородных ионов, однако предпочитают чистые воды стоячих водоемов с кислой реакцией среды. Чаще всего это сфагновые и торфяные болота, канавы, ямы и лужи на торфяниках, заболоченные лесные и луговые лужи и канавы, пруды, речные старицы и запруды, водохранилища и озера, реже — водоемы с проточной водой. Некоторые виды развиваются в сточных и загрязненных водах водоемов системы биологической очистки (*Centritractus belonophorus* Lemm., *Ophiocytium capitatum* Wolle, *Goniochloris mutica* (A. Br.) Fott и др.).

Желтозеленые — преимущественно эвритермные организмы, предпочитают теплые сезоны года, но есть виды, развивающиеся при низких температурах (*Ellipsoidion simplex* Pasch., *Monodus subglobosa* Pasch., *Gloeochloris planctonica* Pasch., *Mischococcus confervicola* Näg., *Ophiocytium arbuscula* (A. Br.) Rabenh. и др.), а также типичные криофилы (*Chloridella glacialis* Kol, *Ellipsoidion perminutum* Pasch. var. *cryophila* Kol). Термофилы среди желтозеленых не выявлены.

В водных биотопах желтозеленые обитают преимущественно в толще воды, или входят в состав перифитона. Бентосных и нейстонных форм известно немного. Разнообразие, численность и биомасса их в водных ценозах обычно незначительны. Лишь изредка в связи с эвтрофикацией водоемов численность желтозеленых возрастает, и они выходят на доминирующее положение в биоценозе, вызывая «цветение» воды (*Botrydiopsis arhiza* Borzi).

Значительно разнообразнее и обильнее представлены желтозеленые в почвах разных типов, где они могут составлять до 50 % общего числа видов и нередко при массовом развитии вызывают «цветение» поверхности почвы. Наиболее распространенными во всех растительно-климатических зонах и типах почв СССР являются *Botrydiopsis arhiza* Borzi, *B. eriensis* Snow, *Heterothrix bristoliana* Pasch., *H. exilis* (Klebs) Pasch., *Bumilleria sicula* Borzi, виды родов *Pleurochloris* Pasch., *Polyedriella* Pasch., *Monaliantus* Pasch., *Monodus* Chod., *Ellipsoidion* Pasch., *Botrydium* Wallr., *Vaucheria* D. C. [85, 327]. Аэрофитные желтозеленые водоросли поселяются на стволах деревьев, скалах, стенах домов, вызывая иногда их позеленение [200].

Разнообразны формы взаимоотношений желтозеленых с другими организмами. Эпифиты поселяются на других водорослях (*Pegoniella*

eudorinae Skv., P. hyalothecae Gobi, Characiopsis anabaenae Pasch., Ch. microcysticola Skuja и др.), высших водных растениях (Chadefaudiolithrix micropouchetii Bourg., Peroniella curviceps Pasch.) и сфагновых мхах (Perone dimorpha Pasch.), эпизиты — на корневожках, ракообразных и коло-вратках (Characiopsis diffugicola Hub.-Pest., Ch. rossica (Elenk.) Deduss., Ch. saccata Cart.). Эндифиты произрастают в водоносных клетках сфагновых мхов (Muxochloris sphagnicola Pasch.) или интескарлярио в листьях и черешках ароидных (Phyllosiphon Kühn), иногда вызывая галообразова-ние на вегетативных органах у представителей Utricaceae и Solanaceae (Phytophysa Boss., Chlorocloster solani George). Известны случаи внутри-клеточного симбиоза («зооксантеллы» в клетках Protozoa). В целом сравни-тельно небольшой по числу видов отдел Xanthophyta отличается широкой экологической амплитудой.

Желтозеленые водоросли играют определенную роль в природе как продуценты кислорода и органических веществ, агенты самоочищения загрязненных вод и почв; они входят в состав первичного звена трофических цепей, принимают участие в почвообразовательных процессах, в создании почвенного плодородия. Хозяйственное значение желто-зеленых определяется их использованием в качестве показательных орга-низмов в системе экологического мониторинга, в составе комплекса ми-кроорганизмов; осуществляющих очистку сточных вод.

16.1. Класс 1. Ксантофициевые — Xanthophyceae (Tribophyceae)

Одноклеточные, многоклеточные и неклеточные организмы, преимущественно коккоидной структуры, реже наблюдаются монадная, гемимонадная, амебонидная, сарциноидная, нитчатая, разноритчатая, паренхиматозная, псевдопаренхиматозная или сифональная структура вегетативного тела. Монадные формы и стадии с двумя неравными жгутиками и стигмой, распо-ложенной на переднем крае хлоропласта, под его оболочкой. Парафлагел-лярное тело находится на побочном жгутике. Хлоропласты окружены ка-налом эндоплазматического ретикулюма, продолжающимся в наружную мембрану ядерной оболочки, и имеют периферическую огибающую ламел-лу. Пиреноиды полупогруженного типа, пронизанные ламеллами хлоро-пласта. В составе фотосинтетических пигментов выявлены хлорофиллы *a* и *c*. Из ксантофиллов обнаружены диатоксантин, диадиноксантин, гетеро-ксантин, вошериксантиновый эфир, следы неоксантина и моноэпоксида криптоксантина; преобладающий каротиноид — диатоксантин.

16.1.1. Порядок 1. Хлорамебовые — Chloramoebales (Heterochloridales, Heterochlorophyceae, Heterochlorophycidae, Xanthomonadophyceae)

Одноклеточные, подвижные в вегетативном состоянии организмы монадной структуры с двумя неравными жгутиками. Клеточная оболочка отсутствует. Клетки моно- или асимметричные, метаболические, нередко образуются псев-доподии. Ядро одно. Стигмы нет. Одна-две сократительные вакуоли. Раз-множение делением надвое. Известны цисты.

Включает 2 семейства: Chloramoebaceae (10 родов) и Bothrochlori- daceae (2 рода). В СССР обнаружен лишь *Pedinomonadopsis minor* Massjuk et Guk (см. рис. 16.1, 1).

16.1.2. Порядок 2. Ризохлоридовые — Rhizochloridales
(Heterorhizidinae, Rhizochloridineae, Rhizochlorophyceae,
Rhizochlorophycidae, Xanthorhizophyceae)

Одноклеточные, колониальные или плазмодиальные, подвижные в вегетативном состоянии организмы амебидной структуры. Клеточная оболочка отсутствует, форма клеток очень метабличная, с постоянно образующимися лобоподиями или ризоподиями. Иногда клетки находятся в домиках (см. рис. 16.1, 2). В клетке обычно несколько хлоропластов, от одного до нескольких ядер и сократительных вакуолей. Стигма находится на одном из хлоропластов, иногда она отсутствует. Размножение делением надвое, с помощью амебидов или зооспор. Известны цисты.

Включает 3 семейства: Rhizochloridaceae (2 рода), Stipitococcaceae (3 рода) и Muxochloridaceae (2 рода). Большинство представителей за исключением *Stipitococcus urceolatus* W. et G. S. West, на территории СССР не обнаружено.

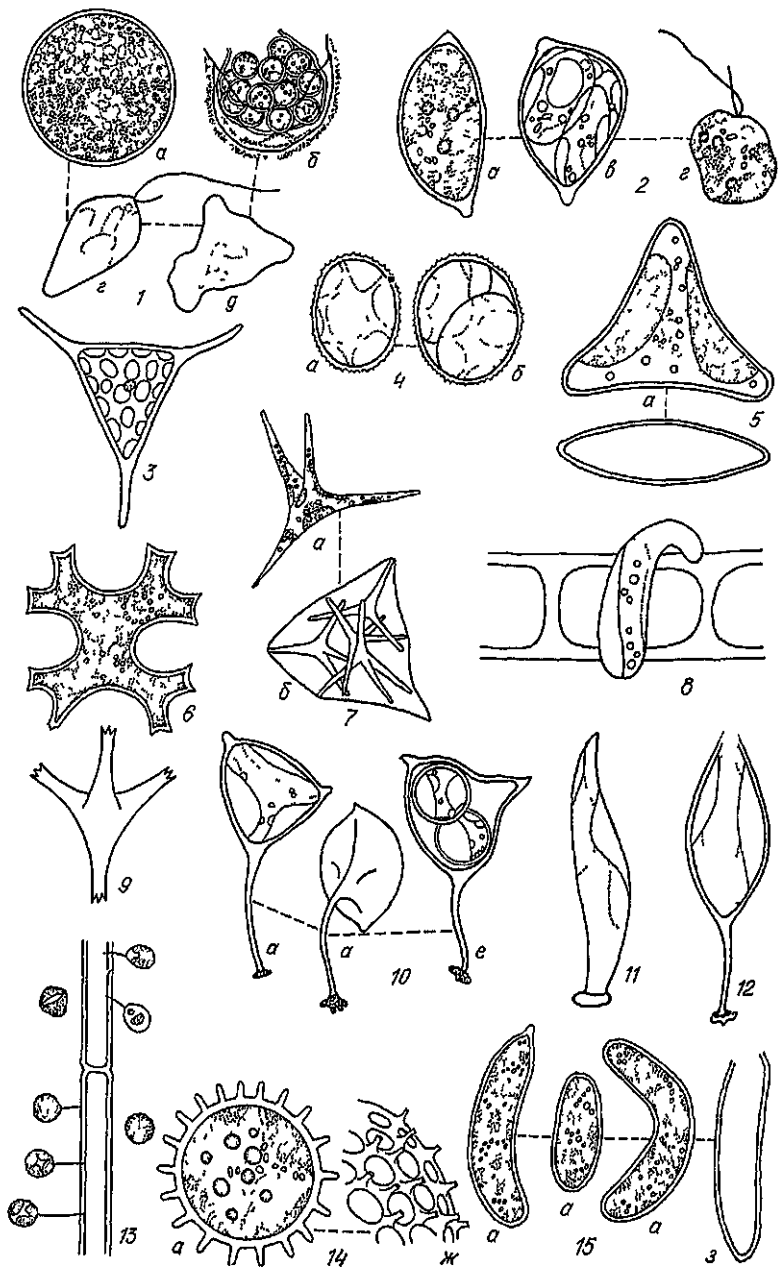
16.1.3. Порядок 3. Гетероглеевые — Heterogloaeales
(Heterocapsinae, Heterocapsales, Heterocapsophyceae,
Heterocapsophycidae, Xanthocapsophyceae)

Одноклеточные и колониальные, неподвижные в вегетативном состоянии организмы гемимонадной структуры. Клетки одноядерные, покрыты клеточной оболочкой или она отсутствует, тогда клетки погружены в слизь. Сократительных вакуолей 1—2, иногда они отсутствуют. Хлоропластов от одного до многих. Стигма наблюдается редко. Колониальная слизь бесструктурная или слоистая, иногда наблюдается одностороннее выделение слизи протопластами клеток, в результате чего образуются колонии древовидной формы (см. рис. 16.1, 3). Рост колоний происходит в результате делений протопластов клеток и ослизнения их оболочек. Размножение фрагментацией колоний, с помощью зооспор или гемнавтоспор. Известны цисты.

Включает 4 семейства: Heterogloaceae (3 рода), Malleodendraceae (1 род), Pleurochloridellaceae (1 род) и Characidiopsidaceae (1 род). В почвах СССР обнаружены *Heterogloea minor* Pasch. и *Characidiopsis ellipsoidea* Pasch.

16.1.4. Порядок 4. Мисхококковые — Mischococcales
(Heterococcinae, Heterococcales, Heterosphaerinae,
Heterococcophyceae, Heterococcophycidae,
Xanthococcophyceae)

Одноклеточные или колониальные, в том числе ценобиальные, неподвижные в вегетативном состоянии, обладающие коккоидной или сарциноидной (см. рис. 16.1, 9) структурой организмы, свободноживущие или прикрепленные к субстрату. Клетки разнообразной формы, одноядерные или многоядерные, покрытые цельной или двустворчатой клеточной оболочкой, часто слоистой, насыщенной кремнеземом, нередко сложноскульптурированной, с локальными утолщениями и инкрустациями (рис. 16.5). Сократительные вакуоли и стигма в зрелых вегетативных клетках отсутствуют. Хлоропластов от одного до многих, пристенно или центрально расположенных, разнообразных по форме, иногда с пиреноидами. Колонии образуются с помощью слизи или без нее. Колониальная слизь гомогенная или слоистая; при одностороннем выделении слизи образуются колонии древовидной формы (*Mischococcus* Näg.).



Размножение с помощью зооспор, гемизооспор, амeboидов, гемиавто-
спор, автоспор или апланоспор. Наблюдаются акинеты, цисты, пальмел-
левидное состояние.

Самый большой, вероятно, гетерогенный порядок, включающий 10
семейств: Pleurochloridaceae (37 родов), Botrydiopsisaceae (4 рода), Botry-
ochloridaceae (10 родов), Gloeobotrydaceae (7 родов), Gloeopodiaceae (1 род),
Mischococcaceae (1 род), Characiopsisaceae (8 родов), Trypanochloridaceae
(1 род), Centritractaceae (2 рода), Ophiocystiaceae (1 род), объединяющих
свыше 80 % всего видового состава желтозеленых водорослей. Предст-
вители порядка широко распространены в почвах и водных местообита-
ниях СССР.

16.1.5. Порядок 5. Трибонемовые — Tribonematales (Heterotrichineae, Heterotrichales, Heterotrichophycidae, Heterotrichophyceae, Xanthotrichophyceae, Confervales sensu auct.)

Многочлеточные свободноживущие или прикрепленные организмы ничта-
той, разноритчатой, паренхиматозной или псевдопаренхиматозной струк-
туры, слоевище которых в течение вегетативной фазы цикла развития
способно к неограниченному росту в результате вегетативного деления кле-
ток надвое. У наиболее простых нитчатых неветвящихся форм все клетки
функционально и морфологически равноценны (*Neopema Pasch.*, *Hete-
rothrix Pasch.*; рис. 16.6, 1—4), у ветвящихся прикрепленных дифферен-
цируется специальная базальная клетка (*Heterodendron Steinecke*, *Micro-
thamniopsis Näg.*; рис. 16.6, 5; см. рис. 16.1, 10). Дальнейшее усложнение
проявляется в функциональной и морфологической дифференциации слое-
вища на участки, распростертые на субстрате и приподнимающиеся
над ним (*Heterococcus Chod.*; см. рис. 16.6, 6). При срастании отдельных
нитей разветвленного нитчатого таллома образуются псевдопаренхиматоз-
ные слоевища (*Chaetopedia Pasch.*, *Heteropedia Pasch.*; см. рис. 16.6, 7).
Вегетативное деление клеток в разных плоскостях приводит к образованию
паренхиматозных пластинчатых слоевищ (*Chloropedia Pasch.*).

Клетки цилиндрические, боченковидные до полигональных или почти
шаровидных. Клеточная оболочка цельная или двустворчатая. Клетки
однойядерные, при подготовке к спорообразованию становятся многоядер-
ными. Хлоропластов от одного до нескольких. Пиреноиды наблюдаются
редко. Размножение фрагментацией слоевища, а также с помощью зооспор,
апланоспор, акинет. Наблюдаются цисты, пальмеллевидное состояние.

Порядок включает 5 семейств: *Neopemataceae* (2 рода), *Tribonema-
taceae* (5 родов), *Heterodendraceae* (1 род), *Heteropodiaceae* (6 родов),
Chloropodiaceae (1 род). К числу наиболее распространенных в эдаофиль-
ных и водных ценозах СССР принадлежат виды рода *Tribonema* *Derb. et
Sol.*: *T. viride* *Pasch.*, *T. minus* (*Klebs*) *Hazen*; (см. рис. 16.6, 3, 4).

Рис. 16.5. Одноклеточные желтозеленые водоросли кокконидной структуры:

1 — *Botrydiopsis arhiza* *Borzi*; 2 — *Pleurogaster lunaris* *Pasch.*; 3 — *Tetraedri-
ella spiniger* *Skuja*; 4 — *Trachychloron chlorallanthoides* *Pasch.*; 5 — *Goniochloris
mutica* (*A. Br.*) *Fott*; 6 — *Isthmochloron lobulatum* (*Näg.*) *Skuja*; 7 — *Tetraplekt-
on tribulus* (*Pasch.*) *Loeb.*; 8 — *Chytridochloris viridis* (*Scherff.*) *Ettl.*; 9 — *Pse-
udostaurastrum hastatum* (*Reinsch.*) *Chod.*; 10 — *Dioxys biverruca* *Pasch.*; 11 —
Characiopsis subulata (*A. Br.*) *Borzi*; 12 — *Ch. acuta* (*A. Br.*) *Borzi*; 13 — *Per-
niella minuta* *Rich.*; 14 — *Akanthochloris bacillifera* *Pasch.*; 15 — *Bumilleriopsis
brevis* (*Gern.*) *Printz*; а — вегетативная клетка; б — образование автоспор; в —
образование зооспор; г — зооспора; д — амeboидное состояние зооспоры; е —
образование апланоспор; ж — структура клеточной оболочки; з — оболочка
спорангия после выхода автоспор

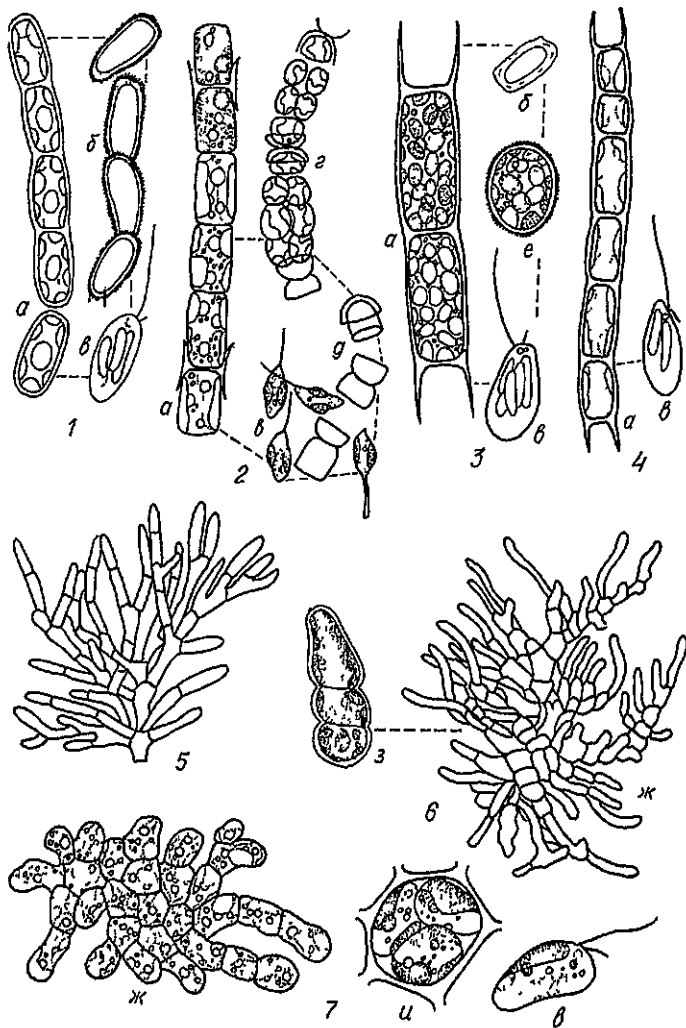


Рис. 16.6. Tribonematales:

1 — *Heterothrix bristolliana* Pasch.; 2 — *Bumilleria sicula* Borzi; 3 — *Tribonema viride* Pasch.; 4 — *T. minus* (Klebs) Hazen; 5 — *Microthamnion kuetzingianum* Nag.; 6 — *Heterococcus chodatii* Visch.; 7 — *Heteropedia polychloris* Pasch.; a — вегетативная нить; б — акинеты, в — зооспора, г — нить с продольным делением клеток; д — H-образные фрагменты клеточных оболочек; е — апланоспора; ж — общий вид растения; з — несколько вегетативных клеток при большом увеличении; и — образование зооспор

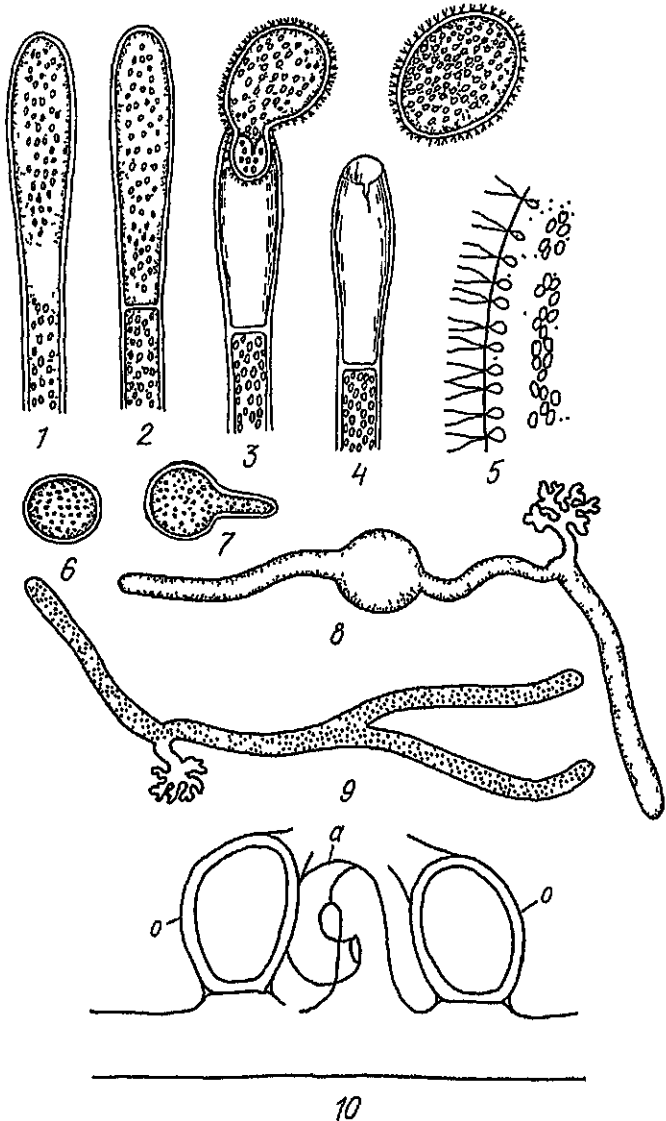


Рис. 16.7. *Vaucheria sessilis* (Vauch.) D. C.:

1, 2 — образование зооспорангия; 3, 4 — выход зооспоры, 5 — участок зооспоры при большом увеличении; 6—8 — различные стадии прорастания зооспоры; 9 — общий вид молодого растения; 10 — фрагмент таллома с двумя оогониями (о) и антеридием (а)

16.1.6. Порядок 6. Ботридиевые — Botrydiales (Heterosiphonineae, Heterosiphonales, Heterosiphonophyceae, Heterosiphonophycidae, Xanthosiphonophyceae)

Неклеточные водоросли сифональной структуры. Талломы макроскопические пузыревидные (*Botrydium*; см. рис. 16.1, 12) или нитевидные (*Vaucheria*; рис. 16.7), прикрепленные или неприкрепленные. Оболочка плотная, слоистая. Ядер много. Хлоропласты многочисленные, пристенные, дисковидные, пластинчатые, иногда центральные, с пиреноидами или без них. Центральную часть таллома обычно занимает одна крупная или несколько мелких вакуолей с клеточным соком. Размножение зооспорами, синзооспорами, гемиавтоспорами, апланоспорами, фрагментацией таллома. Известны цисты. У видов рода *Vaucheria* наблюдается оогамный половой процесс (см. рис. 16.7, 10).

Порядок включает 2 монотипные семейства: *Botrydiaceae* (1 род) и *Vaucheriaceae* (1 род). Представители его широко распространены по всей планете в морях, солоноватых и пресных водах, а также на влажной почве.

16.2. Класс 2. Эустигматофициевые — Eustigmatophyceae (Eustigmatophyta)

Одноклеточные и колониальные организмы коккоидной структуры. Монадные стадии с одним, реже двумя неравными жгутиками и экстрапластидной стигмой уникального типа, состоящей из осмиофильных глобул, не окруженных мембранами. Парафлагеллярное тело находится на переднем жгутике (см. рис. 16.3, 4). Хлоропласт окружен каналом эндоплазматической сети, не связанным с ядром. Периферическая огибающая ламелла отсутствует. Пиреноиды выступающего типа обнаружены только в вегетативных клетках. В составе фотоассимиляционных пигментов выявлены хлорофилл *a*, β -каротин; из ксантофиллов преобладает виолаксантин, обнаружен также вошериаксантиновый эфир.

16.2.1. Порядок 1. Эустигматовые — Eustigmatales

Единственный порядок класса включает 4 семейства, объединяющих 12 видов, широко распространенных в почвах, в пресных и морских водах, отню-

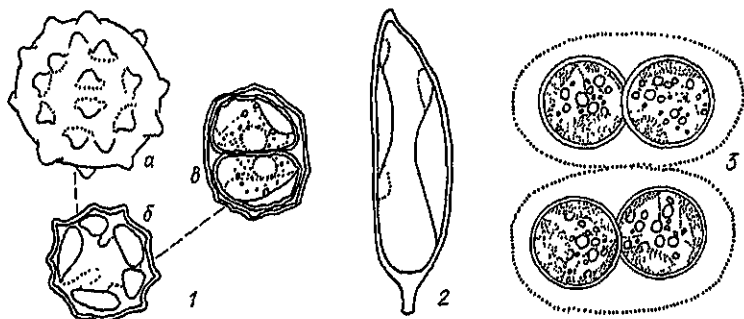


Рис. 16.8. Eustigmatales:

1 — *Vischeria stellata* (Chod.) Pasch. (a — вегетативная клетка, вид с поверхности, б — вегетативная клетка в оптическом сечении, в — образование автоспор); 2 — *Pseudocharaclopsis minuta* (A. Br.) Hibberd; 3 — *Chlorobotrys regularis* (W. West) Bohl.

сящихся к родам *Eustigmatos* Hibberd, *Vischeria* Pasch., *Pseudocharaciopsis* Lee et Bold, *Chlorobotrys* Bohl., *Monodopsis* Hibberd, *Nannochloropsis* Hibberd (рис. 16.8) [470, 472—474, 477].

17. ОТДЕЛ 8. КРАСНЫЕ ВОДОРОСЛИ — RHODOPHYTA (RHODOPHYCOPHYTA, RHODOPHYCEAE)

Красные водоросли, или багрянки, — преимущественно морские растения. Это самая обширная группа растений, насчитывающая около 4000 видов, относящихся более чем к 600 родам. В пресных и солоноватых континентальных водоемах, а также в аэрофитных условиях обитает немногим более 50 видов.

Морские багрянки в подавляющем большинстве многоклеточные крупные и д и в и д ы, сложного морфологического и анатомического строения, достигающие в длину от нескольких сантиметров до метра. Окраска талломов разнообразна — от розового до темно-красного, почти черного цвета, часто с синевато-фиолетовым оттенком, в некоторых случаях голубоватого, голубовато-зеленого, иногда желтого цвета. Среди морских багрянок имеется также много мелких микроскопических форм, но лишь очень немногие, наиболее примитивные из них, имеют одноклеточные или колониальные талломы.

Форма тела красных водорослей весьма разнообразна. Здесь можно встретить нитевидные и пластинчатые, цилиндрические и корковидные, пузыревидные и кораллоподобные формы, в разной мере рассеченные и разветвленные. Нитевидные талломы могут быть очень тонкими, волосовидными, состоящими из однорядных нитей, либо более грубыми, состоящими из нескольких рядов клеток. Цилиндрические талломы плотные или с полостью внутри, слизистые, хрящеватые или кожистые, в виде шнуров или обильно разветвленных кустиков. Большого разнообразия достигают пластинчатые формы: встречаются цельные пластины, сложно рассеченные, с дополнительными выростами по краю и по поверхности таллома. Мелкие бородавчатые выросты называют *папиллами*, более крупные, напоминающие по форме основные ветви, — *пролификациями*. Некоторые пластинчатые талломы имеют листовидную форму, пронизаны «нервами» и «ребрами», напоминающими жилкование листьев цветковых растений.

Пресноводные багрянки преимущественно мелкие, нередко микроскопические водоросли, одноклеточные, колониальные или нитчатые, однорядные, простые или разветвленные; макроскопические формы — многомерно нитевидные, кустиковидные, шнуровидные или щетинковидные, высотой от нескольких сантиметров до нескольких дециметров. Встречаются также талломы в виде небольших, тонких корочек или пленочек, прижатых к субстрату. Пресноводные багрянки преимущественно оливково-зеленого, зеленовато-голубого или серовато-стального цвета.

Все многообразие внешних форм красных водорослей можно свести к нескольким основным, отчетливо выраженным, морфологическим структурам вегетативного тела.

Коккоидный тип структуры наблюдается у наиболее примитивных пресноводных багрянок класса *Bangiorhysae*. В виде отдельных свободно существующих шаровидных клеток встречаются *Cyanidium caldarium* (Tild.) Geitl. (рис. 17.1) и частично *Porphyridium aeruginum* Geitl.

Усложненный вариант коккоидной структуры, проявляющийся в образовании большого количества слизи, объединяющей в колонии непо-

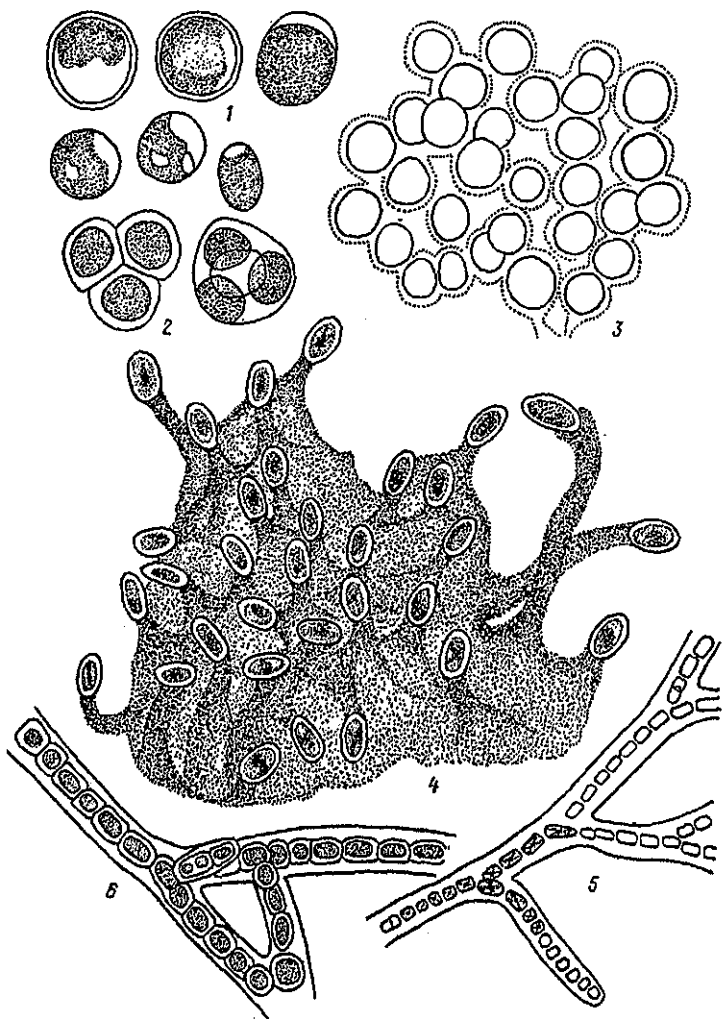


Рис. 17.1. Красные водоросли с коккоидной и пальмеллоидной структурой таллома:

1, 2 — *Cyanidium caldarium* (Tild.) Geitl. (1—группа клеток, 2 — автоспоры); 3 — фрагмент таллома *Porphyridium purpureum* (Bory) Drew et Ross; 4 — фрагмент таллома *Chroothecae mobilis* Pasch. et Popova; 5 — фрагмент таллома *Chroodactylon wolleanum* Hansg.; 6 — фрагмент таллома *Goniotrichum elegans* (Chauv.) Zanard.

движные, непосредственно не связанные между собой клетки. *Пальмеллоидная структура* [78] также свойственна примитивным, преимущественно пресноводным бангиевым водорослям. Если слизь выделяется всей поверхностью клетки, то возникают слизистые скопления клеток (см. рис. 17.1, 3), или образуются пленки неопределенных очертаний (виды родов *Porphyridium* Näg., *Flintiella* Ott., *Rhodospora* Geitl.). Если слизь выделяется лишь отдельным участком оболочки клетки (*Chroothese* Hansg.), возникают своеобразные слизистые ножки, на которых и размещаются клетки (см. рис. 17.1, 4). У колониальных форм пресноводных бангиевых водорослей наблюдается тенденция к нитевидному росту талломов. Клетки, заключенные в общую довольно толстую слизистую обертку, не плотно соединены друг с другом и располагаются преимущественно в один, местами в два ряда. Нитевидные колонии *Chroodactylon* Hansg. и *Goniotrichum* Kütz. могут быть простыми или ветвиться по типу ложного ветвления (см. рис. 17.1, 5, 6)

Нитчатая (трихальная) структура встречается преимущественно как среди морских, так и пресноводных представителей класса *Bangiophyceae*. В простейшем случае таллом состоит из однорядной, местами двурядной нити, все клетки которой, кроме базальной, морфологически одинаковы и способны к делению преимущественно в одной, реже в двух плоскостях (*Erythrotrichia* Aresch.; рис. 17.2, 1—5). Дальнейшее усложнение строения вертикальной нити заключается в приобретении клетками способности делиться в трех взаимно перпендикулярных плоскостях, в результате чего однорядная нить преобразуется в многорядную (*Bangia* Lyngb.).

Вместе с усложнением строения вертикальной нити, усложняется и строение органа прикрепления — у базальной клетки появляются ризоидные выросты. У более продвинутых форм ризоидные выросты отходят не только от базальной, но и от соседних с ней клеток (см. рис. 17.2, 7). Что касается представителей класса *Florideophyceae*, то нитчатая структура свойственна лишь немногим примитивным видам порядка *Nemaliales*. Это преимущественно мелкие организмы, живущие обычно на других водорослях и животных.

*Пластинчатая структура*¹ таллома встречается преимущественно у морских водорослей класса *Bangiophyceae* и, особенно, класса *Florideophyceae*. У наиболее примитивных бангиевых она представлена однослойными микроскопическими многоклеточными пластинками, состоящими из однорядных разветвленных в одной плоскости нитей, тесно сросшихся друг с другом боковыми поверхностями (*Erythrocladia* Rosenv.). У более совершенных бангиевых — видов рода *Porphyra* Ag. — таллом в виде довольно крупной однослойной или двуслойной пластины паренхиматозной структуры с ровными или складчатыми краями (рис. 17.3, 1—3). В нижней части пластина сужается в маленький стебелек, переходящий в подошву, образованную многочисленными ризоидами. У флоридеевых водорослей крупные пластинчатые талломы сложного анатомического строения псевдопаренхиматозной структуры свойственны преимущественно представителям семейств *Phyllophoraceae*, *Rhodomeniaceae*, *Delesseriaceae* (см. рис. 17.3, 4, 5).

Разнонитчатая (гетеротрихальная) структура лежит в основе строения многих сложно организованных бангиевых и флоридеевых водорослей. В простейшем случае гетеротрихальный таллом у бангиевых состоит из однорядных вертикальных свободных нитей (скудно или обильно разветвленных) и горизонтальных, стелющихся по субстрату, обычно срастающихся в плотный диск или пластину неопределенных очертаний (*Kyliniella* Skuja; рис. 17.4, 1). У бангиевых водорослей из рода *Compsorogon* Mont. таллом кустиковидный, основные (главные) нити состоят из крупных

¹ Строение тела особи дано по Голлербаху (1977).

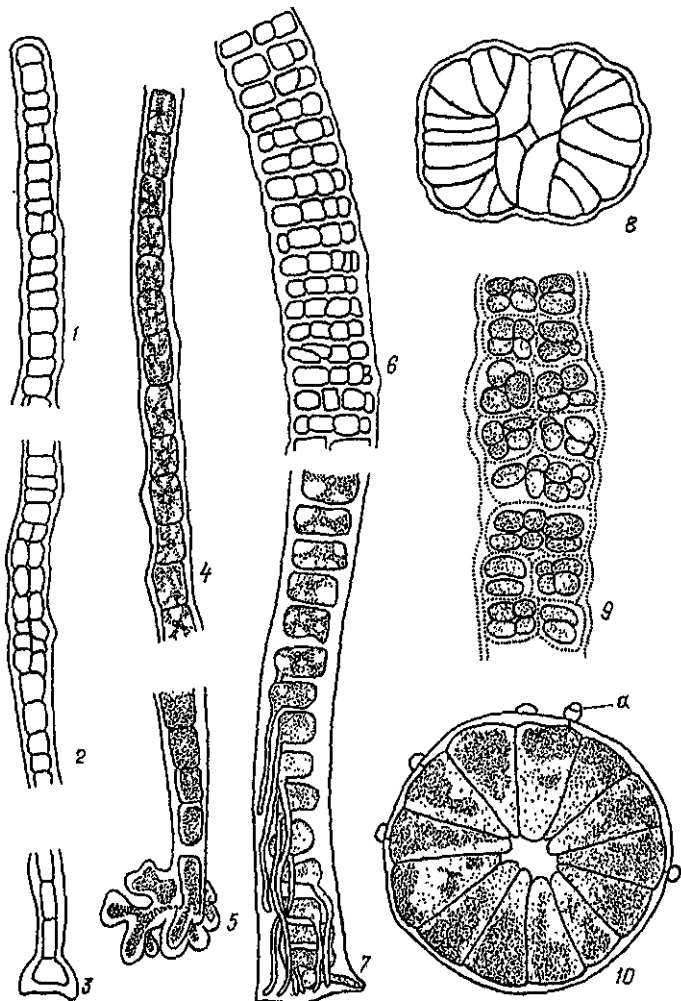


Рис. 17.2. Красные водоросли с нитчатой структурой таллома:

1-5 — *Erythrotrichia carnea* (Dillw.) J. Ag. (1 — верхушка нити, 2, 4 — средние части нитей, 3, 5 — базальные части нитей без ризоидов и с ризоидами); 6-10 — *Bangia atropurpurea* (Roth) Ag. (6 — фрагмент средней части многорядной нити; 7 — базальная часть однорядной нити с ризоидными выростами, 8-10 — много- рядные части талломов в поперечном сечении, видны сперматии — а)

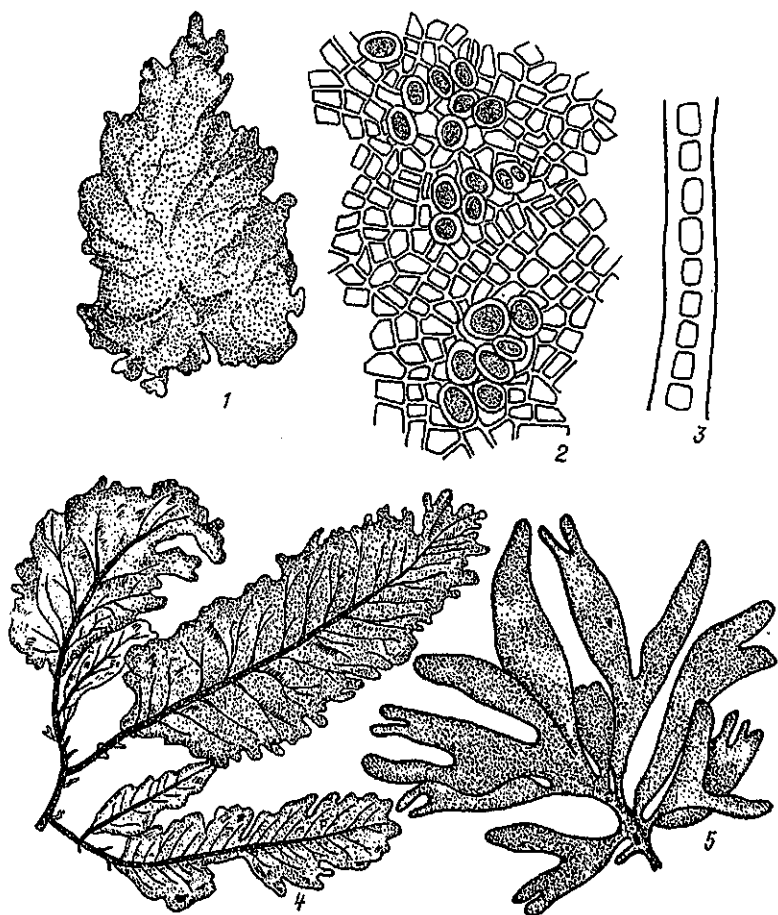


Рис. 17.3. Красные водоросли с пластинчатой структурой таллома:

1—3 — *Porphyra leucosticta* Thur. (1 — общий вид; 2 — вид сверху, заметны карпоспоры; 3 — в поперечном разрезе); 4 — фрагмент таллома *Delesseria sanguinea* Lamour.; 5 — фрагмент таллома *Chondrus* Stack.

бесцветных клеток, окруженных однослойной или многослойной мелкоклеточной пигментированной корой. Слоевище прикрепляется к субстрату подошвой, а также ризоидными выростами (см. рис. 17.4, 2, 3).

Дальнейшим усложнением строения однорядного нитчатого таллома флоридеевых водорослей явилось возникновение большого числа обильно разветвленных веточек ограниченного роста, отходящих супротивно или мутовчато от каждой клетки основной нити и растущих лишь до определенного предела. В отличие от них основные нити (ветви), растущие в длину в течение всего вегетационного периода, называются нитями (ветвями) неограниченного роста. Талломы багрянок с большим количеством веточек ограниченного роста обильно пропитываются слизистой субстанцией, скрепляющей все разветвления, и принимают вид слизистых шнуров, простых или разветвленных.

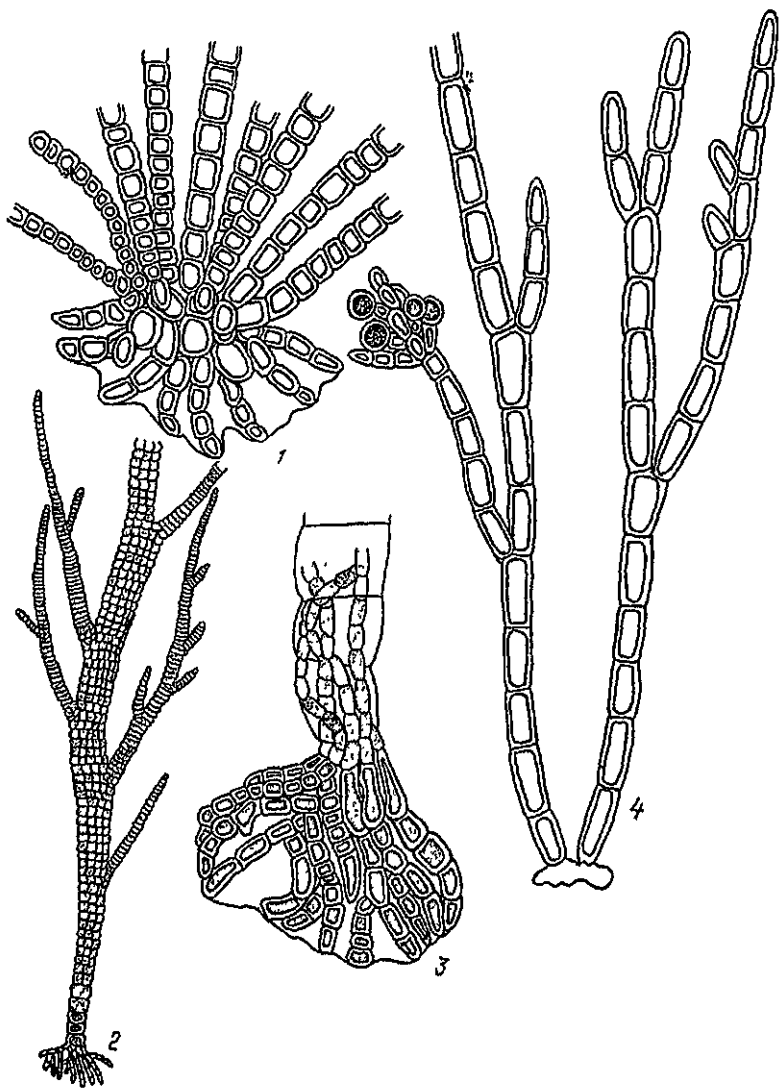


Рис. 17.4. Красные водоросли с разноритчатой структурой таллома:
 1 — общий вид таллома *Kyliniella latvica* Skuja; 2, 3 — *Compsopogon chalybeus* Kütz. (2 — фрагмент таллома, 3 — базальная часть таллома с ризоидами, образующими подошву); 4 — фрагмент таллома *Chantransia rugosa* Kütz.

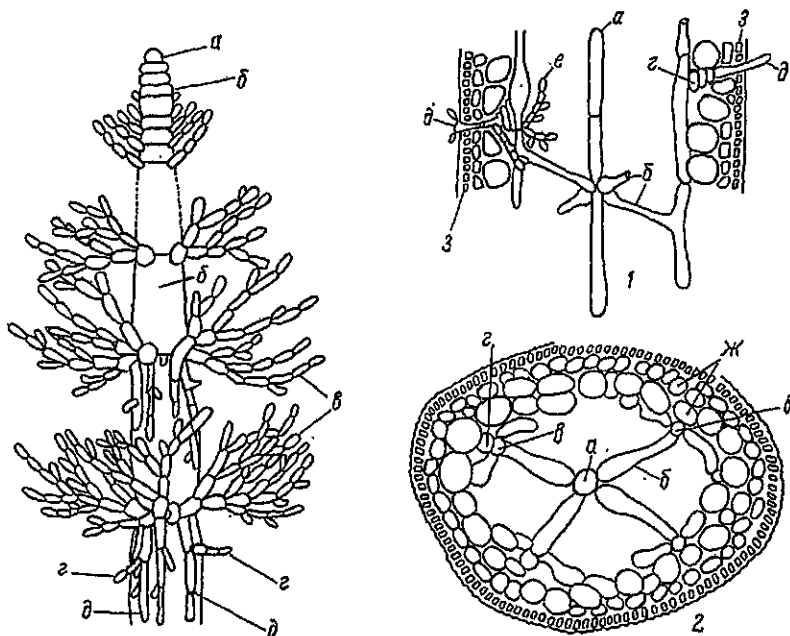


Рис. 17.5. Таллом красных водорослей с одноосевым типом строения (*Sirodotia* Kylin, *Batrachospermum* Roth):

а — инициальная клетка; *б* — клетки центральной нити; *в* — кольца веточек ограниченного роста; *г* — образование побегов междуузлий; *д* — нити коры на междуузлиях

Рис. 17.6. Таллом *Lemanea* Borgu:

1 — в продольном разрезе; *2* — в поперечном разрезе; *а* — клетки осевой нити; *б* — крестообразно расположенные клетки; *в* — боковые нити; *г* — карпогон; *д* — трихогиня; *е* — гонимобласт; *ж* — подкорковые клетки; *з* — корковые клетки

При дальнейшем усложнении строения талломов, веточки ограниченного роста ветвятся и разрастаются так, что смыкаются друг с другом, образуя вокруг центральной части плотный периферический слой — кору. Сложная анатомическая структура многих морских багрянок создается за счет развития особых ризоидных нитей, или гиф, имеющих вид узких клеток с толстой оболочкой, которые тянутся вдоль осевых нитей. По мере усложнения организации талломов степень развития ризоидов увеличивается, нередко они развиваются настолько обильно, что заполняют всю внутреннюю часть таллома вокруг основных осевых нитей и клеток внутренней коры.

У флоридеевых водорослей по особенностям анатомического строения различают два основных типа талломов — одноосевой, или центрально-нитчатый, и многоосевой, или фонтанный. В основе строения *одноосевого таллома* лежит единственная однорядная клеточная нить с боковыми веточками ограниченного роста (рис. 17.5). Примером дальнейшего усложнения строения таллома этого типа может служить таллом *Lemanea* Borgu, в котором кольца боковых ветвей срастаются, образуя пустотелую трубку, с проходящей в середине осевой нитью (рис. 17.6). Слизистое вещество развивается незначительно и утрачивает значение скрепляющего материала

Центральная ось *многоосевого таллома* состоит из пучка параллельно идущих нитей. Их расположение напоминает струи воды в фонтане, поэтому этот тип организации называют *фонтанным* (рис. 17.7). Нити пучка могут размещаться плотно в центре таллома или кольцом, тогда в центре остается полость.

Псевдопаренхиматозное (ложноктаневое) строение тела свойственно преимущественно морским красным водорослям, у которых оно достигает значительного развития; у пресноводных багрянок умеренных широт этот тип строения можно обнаружить лишь у видов рода *Thorea* Borg (рис. 17.8).

Клетки красных водорослей разнообразны по форме — шаровидные, эллипсоидные, боченковидные, цилиндрические, дисковидные, многоугольные, с цельной оболочкой, в которой хорошо различаются два слоя:

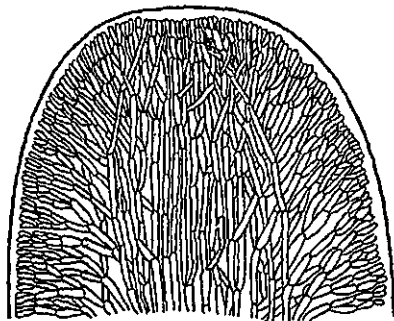


Рис. 17.7. Таллом красной водоросли многоосевого (фонтанного) типа строения в продольном разрезе (*Furcellaria fastigiata* (Huds.) Lamour.)

внутренний, состоящий из целлюлозы, и наружный — из пектиновых соединений. У примитивных багрянок класса *Bangiophyceae* (*Chroothese*, *Cyanidium* Geitl., *Rhodospira* Geitl., *Goniotrichum*, *Chroodactylon*, *Phragmotrema* Zopf.) оболочки пектиновые, а целлюлоза отсутствует. У многих более сложно организованных багрянок внешняя часть оболочки может быть очень желатинизированной или преобразованной в пектиновую слизь.

Пектиновые вещества красных водорослей представляют собой кальциевые и магниевые соли особых пектиновых кислот. Они способны растворяться в кипящей воде с образованием коллоидных растворов. К группе пектиновых веществ относятся также коллоидные вещества, которые содержатся в клеточных оболочках и межклетниках многих морских багрянок (*Phyllophora* Grév.). Они представляют собой сложную смесь полисахаридов, содержащих серу, и носят общее название *фикоколлоидов* (агар, агаронды, каррагинин). Эти вещества отличаются друг от друга по составу и свойствам, но обладают общей железирующей способностью. В оболочках некоторых морских багрянок (*Gelidium* Lamour., *Laurencia* Lamour.) обнаружен *амилоид* — углевод такого же состава, что и *гемицеллюлоза* (запасная клетчатка).

Среди красных водорослей встречаются формы с обызвествленными оболочками. Состав инкрустирующих соединений известен неодинаковый. У водорослей семейства *Corallipaseae* откладывается кальцит, у некоторых *Nemaliales* — арагонит. Часто встречаются карбонаты кальция, магния, а также соли железа. Инкрустированным может быть весь таллом или только его часть. У некоторых групп морских багрянок инкрустация тела постоянна и является систематическим признаком (*Lithothamnion* Phil., *Corallina* L.). В пресных водах постоянная инкрустация талломов известна у багрянок отсутствует, она возникает при определенных экологических условиях и в определенном возрасте.

Оболочка клеток красных водорослей растет путем отложения новых слоев на вершине протопласта апикальной клетки. Наружные слои оболоч-

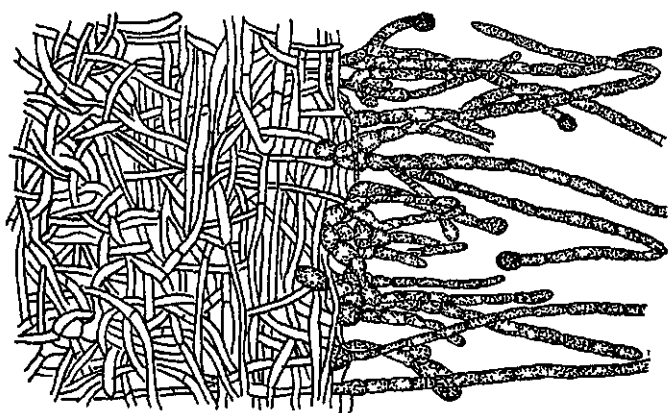


Рис 17.8 Красная водоросль с псевдопаренхиматозной структурой таллома: фрагмент таллома *Thorea gamosissima* Borg в продольном разрезе

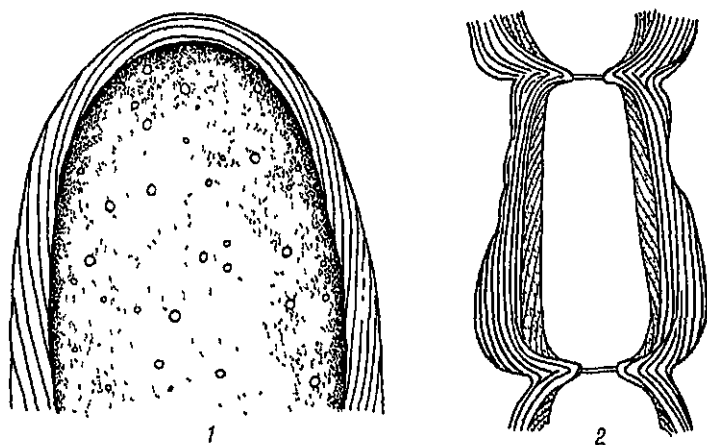


Рис. 17.9. Оболочки клеток красных водорослей:

1 — *Bohnelia secundiflora* (J. Ag.) Thur.; 2 — *Anthithamnion cruciatum* (Ag) Näg

ки по мере роста клетки постепенно разрываются и раздвигаются. Так как новые слои откладываются всегда под некоторым углом, вся оболочка имеет слоистое строение (рис. 17.9). У форм с грубым жестким таллом снаружи клеточных стенок развивается тонкий слой кутикулы, отличающийся по составу и строению от кутикулы цветковых растений. На мягких слизистых талломах багрянок кутикула отсутствует.

Цитоплазма отличается большой вязкостью, плотно прилегает к клеточным стенкам, очень легко подвергается плазмолизу. **Ядро** одно (или ядер несколько), оно мелкое, имеет четкую оболочку и ядрышко. Одноядерные клетки свойственны преимущественно представителям класса Bangiophyceae. В классе Florideophyceae одноядерные клетки встречаются лишь у некоторых видов порядка Nemaliales и у примитивных форм порядков Cryptonemiales и Gigartinales. У морских высокоорганизованных

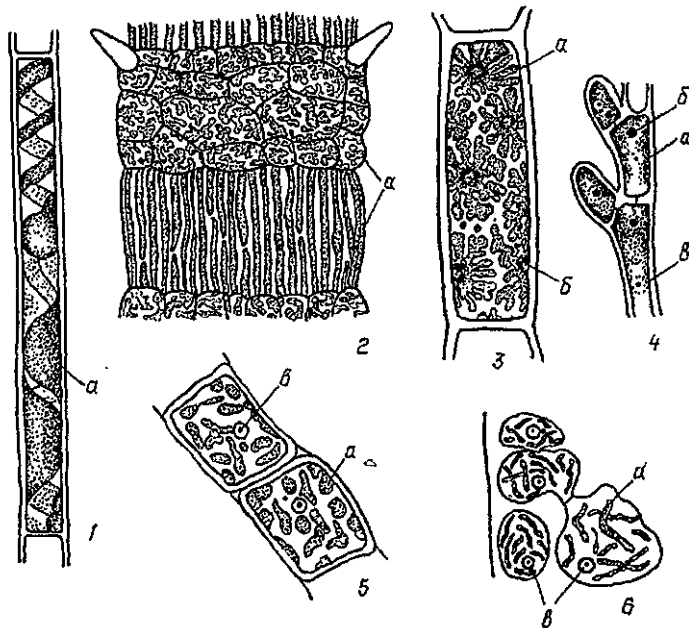


Рис. 17.10. Хлоропласты красных водорослей:

1 — *Audouinella* sp.; 2 — *Ceramium* sp.; 3 — *Kylinia floridulum* (Rosenv.) Papenf.
 4 — *Kylinia rhipidandra* (Rosenv.) Papenf.; 5 — *Asparagopsis armata* Harv.; 6 —
Cystoclonium purpureum (Huds.) Batt.; а — хлоропласты; б — пиреноиды;
 в — ядра

багрянок клетки обычно многоядерные, за исключением молодых клеток таллома — апикальных и коровых. Среди них, однако, встречаются виды, у которых старые клетки центральных нитей одноядерные, а окружающие их более молодые клетки — обычно многоядерные (виды рода *Callithamnion* Lyngb., некоторые виды рода *Polysiphonia* Grév. и др.). Репродуктивные клетки — спермации, карпо- и тетраспори — всегда с одним ядром, но яйцеклетки, как и аксиллярные клетки, из которых развивается гонимобласт, часто окружены многоядерными клетками, даже у форм, весь таллом которых состоит из одноядерных клеток.

Хлоропласты багрянок разнообразны по форме и величине (рис. 17.10). У растений класса *Bangiorhysaeae* клетки содержат один хлоропласт, либо звездчатый с одним крупным пиреноидом в центре, либо пристенный, пластинчатый, без пиреноида. У видов класса *Florideophyceae* звездчатые хлоропласты встречаются лишь у примитивных представителей порядка *Neptiales*. Пиреноид в хлоропластах этих водорослей находится в центре или сбоку. При боковом размещении пиреноида хлоропласт большей частью имеет вид лопастной пластины. У некоторых багрянок наблюдаются т. н. свободные пиреноиды, расположенные за пределами хлоропластов. Роль пиреноида у красных водорослей окончательно не выяснена. В одних случаях его присутствие связывают с синтезом и отложением зерен крахмала, однако пиреноиды встречаются и в клетках, не связанных с процессами ассимиляции. У высокоорганизованных флоридеевых водорослей хлоропласты не имеют пиреноида. Они располагаются в пристенном слое цитоплазмы и бывают двух основных типов — лентовидные и линзовидные (дис-

ковидные) с многочисленными переходами между ними. Лентовидные хлоропласты свойственны видам, находящимся на низкой ступени эволюции; для высокоорганизованных форм более характерны линзовидные хлоропласты; причем с усложнением организации водорослей увеличивается и число хлоропластов. Центральные клетки у высокоорганизованных форм лишены хлоропластов.

Форма хлоропластов багрянок не всегда постоянна; она может быть разной даже в разных клетках одного организма. Так, у видов рода *Ceratium* Roth в крупных клетках междуузлий хлоропласты вытянутые, лентовидные, а в мелких коровых клетках на узлах они пластинчатые, короткие, неправильно лопастные (см. рис. 17.10, 2). Форма хлоропластов может меняться также с возрастом растения, с изменением размеров клеток, при изменении условий освещения и аэрации. Размножение хлоропластов происходит путем простого деления (перешнуровыванием). По своему тонкому строению, видимому под электронным микроскопом, хлоропласты багрянок сходны с хлоропластами других водорослей.

Красные водоросли отличаются сложным набором пигментов. Наряду с хлорофиллами *a* и *d*, α - и β -каротинами и несколькими ксантофиллами, хлоропласты красных водорослей содержат специфические для данной группы растений дополнительные пигменты: красный *фикоэритрин* и синий *фикоцианин*. Эти пигменты относятся к группе фикобилипротеидов, обнаружены они кроме багрянок еще у синезеленых и криптофитовых водорослей. По химическому составу эти пигменты, однако, неидентичны в разных группах водорослей. Различное количественное соотношение фикоэритрина и фикоцианина определяет цвет красных водорослей. У морских водорослей все пигменты большей частью маскируются фикоэритрином, у пресноводных фикоэритрина мало либо он совершенно отсутствует, поэтому пресноводные багрянки окрашены обычно в серый, темно-зеленый, сине-зеленый или ярко-зеленый цвет. Фикоэритрин и фикоцианин растворяются в воде, после отмирания водорослей они вымываются из клеток.

Продуктом ассимиляции многих красных водорослей является полисахарид, называемый *багрянковым крахмалом*. От воды он не синее, а сначала становится желто-бурым, затем красным. По химической природе он ближе всего к амилопектину и гликогену и, по-видимому, занимает промежуточное положение между обычным крахмалом и гликогеном. Откладывается багрянковый крахмал в виде мелких полутвердых телец, имеющих форму конусов или плоских овальных пластинок с концентрическими зонами либо с углублением на широкой поверхности (рис. 17.11). Зерна багрянкового крахмала образуются частично в цитоплазме, частично на поверхности хлоропластов, иногда скапливаются вокруг ядра или пиреноида, но они, в отличие от обычного крахмала зеленых растений, никогда не встречаются внутри пластид. Багрянковый крахмал образуется лишь у представителей класса *Florideophyceae*. У видов класса *Bangiophyceae* продуктом ассимиляции, по-видимому, является *гликоген*.

В качестве запасных веществ у красных водорослей, кроме багрянкового крахмала, откладываются сахараиды: галактозид, флоридозид и др. У некоторых форм встречаются многоатомные спирты. Состав жиров меняется в зависимости от условий среды.

Особенностью красных водорослей является наличие у некоторых представителей класса *Florideophyceae* особых клеток с бесцветным содержимым, сильно преломляющим свет (рис. 17.12). Эти клетки известны как *пузырчатые*, *друзовые*, или *железистые*. Их содержимое у разных водорослей отличается по химическому составу. Они встречаются, как правило, в поверхностном слое таллома и заполнены иодистыми, реже бромистыми соединениями. Железистые клетки встречаются чаще всего у представителей порядка *Ceramiales*. Роль пузырчатых клеток не выяснена. Возможно, они являются недоразвитыми спорангиями, хранилищем запасных веществ,

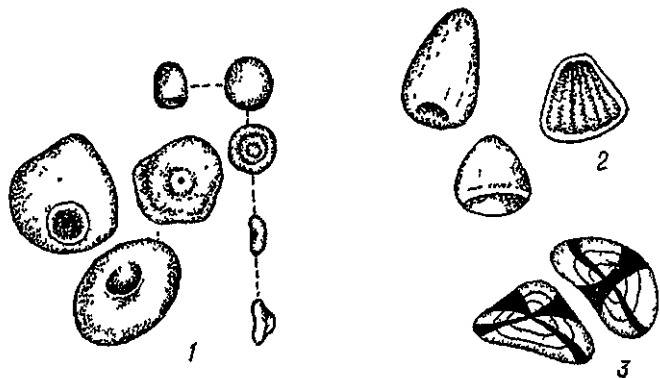


Рис 17 11. Зерна багрянкового крахмала*

1 — *Ptilota plumosa* (L) Ag; 2 — *Gracilaria dura* (Ag) J Ag, 3 — в поляризванном свете

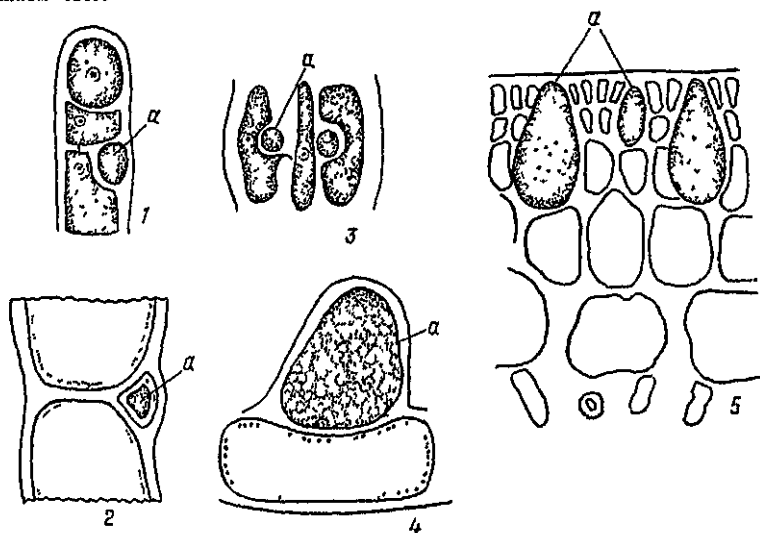


Рис 17 12. Железистые клетки (а) красных водорослей.

1, 2 — *Trilithella intricata* Batt, 3 — *Falkenbergia hillebrandii* (Born) Falkenb, 4 — *Antithamnion plumula* (Ell) Thur; 5 — *Opuntella californica* (Farl.) Kyf

«плавательными пузырями» и т. д. Железистые клетки характерны для определенных групп красных водорослей и поэтому имеют важное таксономическое значение.

Для защиты от сильного света у багрянок, живущих на небольших глубинах, особенно в тропических и субтропических морях, служат особые *ирридирующие тельца*, мутно-желтые, неправильной формы (рис. 17 13). Они образуются в вакуолях поверхностных клеток таллома, состоят из мелких зернышек протениновой природы и обладают способностью рассеивать и отражать падающий на них свет. При очень сильном освещении иридирующие тельца располагаются под внешней стенкой клетки и служат своеобразным занавесом для хлоропластов. При рассеянном свете происхо

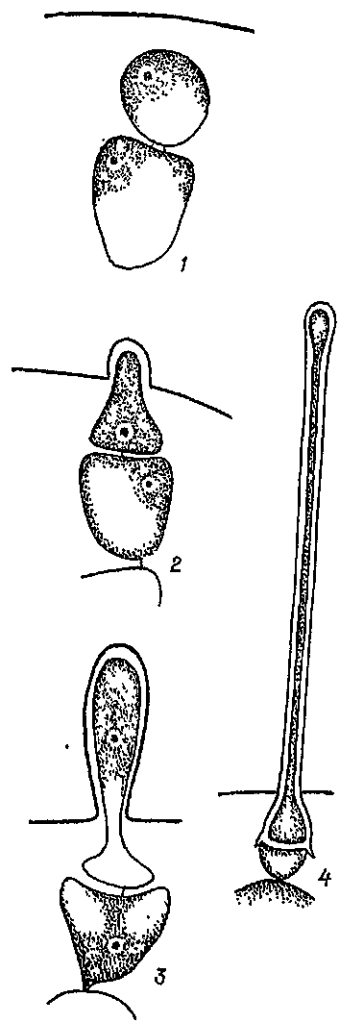
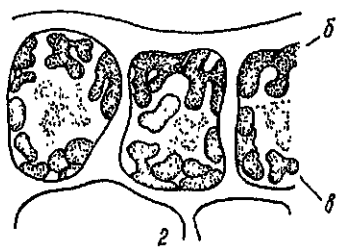
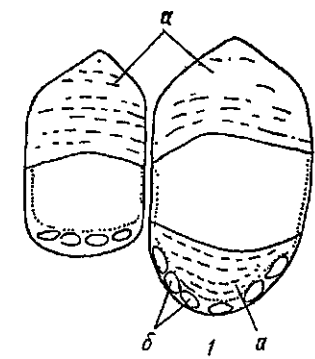


Рис. 17.13. Иридирующие тельца красных водорослей:
 1 — *Gasteroclonium clavatum* (Roth) Ardiss.; 2 — *Nitophyllum* sp.; а — крупные иридирующие тельца; б — хлоропласты; в — мелкие иридирующие тельца

Рис. 17.14. Стадии развития (1—4) волоска у *Cystoclonium purpureum* (Huds.) Batt.

дит взаимное перемещение этих органелл, и хлоропласт оказывается у верхней стенки.

Для многих представителей класса Florideophyceae характерно образование *волосков*. При этом необходимо отличать настоящие волоски багрянок от волосовидных ветвей и ложных волосков. Ложные волоски обычны для видов с однорядным нитчатым талломом. При их образовании конечные клетки веточек удлинняются, обесцвечиваются и приобретают волосовидное строение. Настоящие волоски красных водорослей бывают двух типов: одноклеточные и многоклеточные. Одноклеточные волоски не ветвятся. У однорядных нитчатых форм они образуются из апикальных клеток ветвей, у многорядных — из поверхностных клеток коры. Клетка будущего волоска отделяется от материнской клетки поперечной перегородкой, сильно

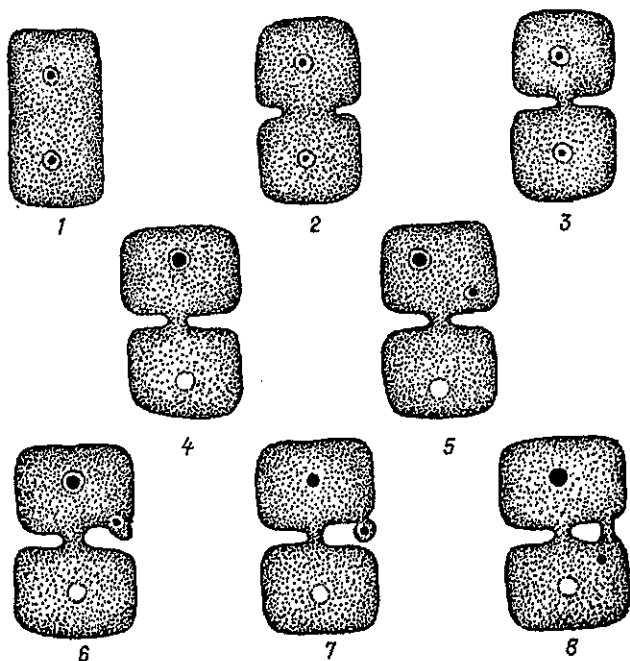


Рис. 17.15. Схема образования первичных (1—3) и вторичных (4—8) пор в клетках талломов красных водорослей

вытягивается (до 1 мм и больше). Материнская клетка волоска обычно ничем не отличается от соседних вегетативных клеток, но иногда она намного крупнее и остается хорошо заметной после отпадения волоска. Клетка волоска содержит ядро и небольшое количество цитоплазмы. Хлоропласт по мере роста волоска исчезает и волосок становится бесцветным (рис. 17.14). У флоридеевых волоски встречаются довольно часто, у бангиевых они отсутствуют. Многоклеточные волоски обычно более или менее сильно разветвлены, встречаются они только у некоторых видов порядка Ceramiales (Florideophyceae). Роль волосков окончательно не выяснена. Некоторые исследователи считают, что они способствуют поглощению питательных веществ из окружающей среды, другие приписывают им защитную роль при чрезмерном освещении.

Клетки, слагающие таллом, соединяются между собой с помощью пор, среди которых различают первичные и вторичные (рис. 17.15). Соединение между дочерними клетками, происходящими от одной материнской, осуществляется посредством *первичных пор*. Они формируются в результате развития неполной перегородки между двумя вновь образующимися клетками. Первичные поры расположены в середине перегородки и представляют собой тонкую пластину, через которую проходят тяжи, соединяющие цитоплазму соседних клеток. Первичные поры свойственны не только флоридеевым, как считалось ранее, но и некоторым бангиевым. Кроме первичных пор, у многих представителей класса Florideophyceae происходит и вторичное соединение соседних клеток. Образование *вторичных пор* начинается с деления ядра и перемещения одного из дочерних ядер к периферии клетки. В том месте, куда попадает ядро, образуется небольшой вырост, который затем отщелывается, как маленькая клетка, соединенная с первой посредством

первичной поры. Вытягиваясь, эта дополнительная клетка достигает соседней и сливается с ней. Теперь первичная пора соединяет уже две соседние клетки и становится вторичной. Иногда две соседние клетки соединены несколькими вторичными порами. Роль этих соединений до конца не выяснена; возможно, они способствуют переносу питательных веществ от одной клетки к другой.

Размножаются красные водоросли бесполым и половым путем. Наиболее простой способ *вегетативного размножения* — деление клетки на две или более дочерних. Таким образом размножаются одноклеточные и колониальные представители класса *Bangiorphyceae*. Вегетативное размножение водорослей класса *Florideophyceae* происходит посредством образования дополнительных побегов, берущих начало от подошвы или стеющихся ветвей. У ряда флоридеевых таллом способен к регенерации и пролиферации. Так, у видов родов *Lemanea* и *Batrachospernum* Roth часто прорастают коровые клетки, образуя молодую «заростковую» стадию. У *Hildenbrandtia rivularis* (Liebm.) Ag. образуются специальные вегетативные бородавочки (гемы). У многих флоридеевых в определенный период отмирает вертикальная часть таллома и остается только базальная (горизонтальная) часть растения, которая через некоторое время прорастает, образуя новые побеги.

Собственно *бесполое размножение* красных водорослей происходит с помощью разнообразных спор. У низкоорганизованных багрянок класса *Bangiorphyceae* — это *моноспоры*, образующиеся по одной в клетке, называемой *моноспорангием*, в результате превращения всего протопласта (рис. 17.16). У бангиевых моноспоры образуются в любой клетке таллома и до выхода из нее не отличаются от вегетативных клеток. В некоторых случаях в моноспору может превратиться лишь часть клетки, предварительно отделившаяся от нее (*Erythrotrichia*), или вегетативная клетка при образовании моноспоры делится на 2—4 споры (*Bangia*). Моноспоры характерны для всех бангиевых, тогда как среди флоридеевых они известны, за очень немногим исключением, только в порядке *Nemaliales*. При этом у водорослей, построенных по типу свободной нити, моноспорангии образуются на веточках ограниченного роста. В них превращаются конечные клетки веточек. Иногда моноспорангии встречаются группами по 2—3 на одной и той же клетке (см. рис. 17.16, 1—3). У водорослей, имеющих более плотное строение и дифференцированный коровой слой (*Thorea*), в моноспорангии превращаются внешние клетки ассимиляционных нитей (см. рис. 17.16, 4). Созревшие моноспорангии открываются на вершине, голые моноспоры выскальзывают из них, а через некоторое время одеваются оболочкой и начинают прорастать. Часто наблюдается повторное образование моноспор в стенках старого моноспорангия (см. рис. 17.16, 2).

Для подавляющего большинства флоридеевых водорослей наиболее обычны *тетраспоры*, образующиеся в *тетраспорангии* (рис. 17.17). По способу деления содержимого клетки различают три типа тетраспорангиев: зонально, крестообразно и тетраэдрически разделенные. При зональном делении все три перегородки ориентированы параллельно друг другу, в результате чего тетраспоры располагаются в ряд (см. рис. 17.17, 2). В крестообразно разделенных тетраспорангиях клетка сначала делится поперечной перегородкой пополам, после чего каждая из двух образовавшихся клеток делится продольной перегородкой, при этом обе перегородки проходят в одной плоскости или под прямым углом друг к другу (см. рис. 17.17, 4, 5). В тетраэдрически разделенных тетраспорангиях клеточные перегородки ориентированы косо (см. рис. 17.17, 1).

Способ деления тетраспорангиев — постоянный признак, используемый в систематике. Постоянным таксономическим признаком является также место образования тетраспорангиев. Как правило, тетраспорангии занимают положение конечных клеток веточек ограниченного роста. Интер-

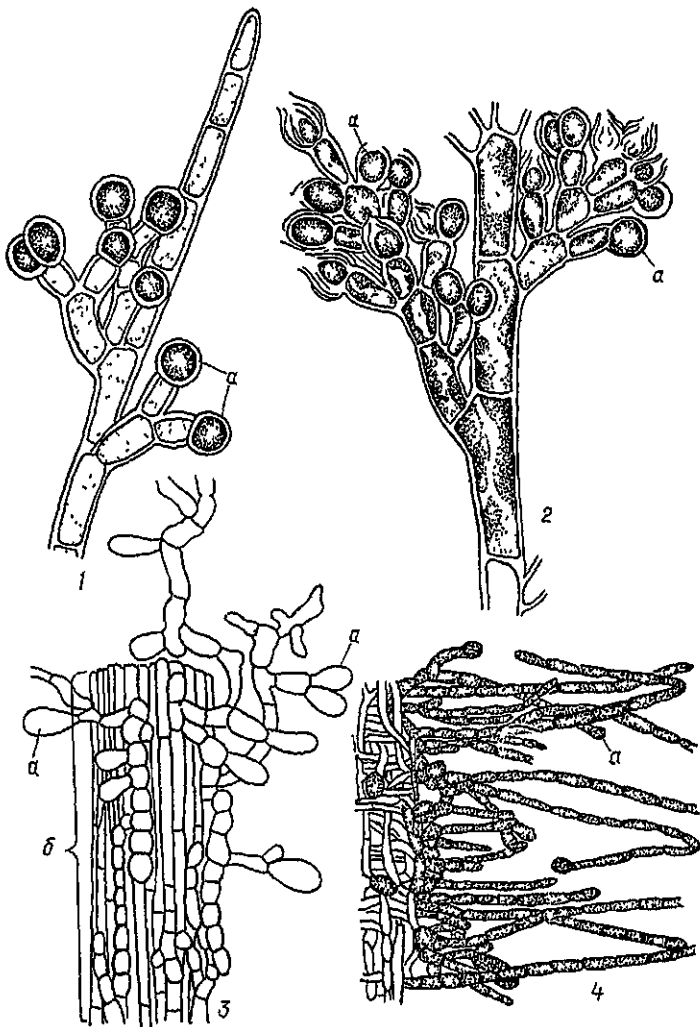


Рис. 17.16. Моноспорангии (а) флоридеевых водорослей:
 1 — *Chantrelia pygmaea* Kütz.; 2 — *Chantrelia sinensis* Jao; 3 — *Balbiana investiens* (Lenorm.) Sirod на междуузлии (b) *Batrachospermum*; 4 — *Thorea ramosissima* Bory

калярное возникновение их наблюдается крайне редко. Однако в процессе роста тетраспорангиев, они оказываются погруженными в коровой слой, и их положение конечной клетки в зрелом состоянии не всегда отчетливо видно (см. рис. 17.17, 4). Располагаются тетраспорангии рассеянно или группами, часто в виде цепочки. У корковой водоросли *Cruoria pellita* (Lyngh.) Fries тетраспорангии представляют собой боковые выросты вертикальных нитей (см. рис. 17.17, 2). У некоторых видов тетраспорангии развиваются в *нематециях* — специальных образованиях на поверхности тал-

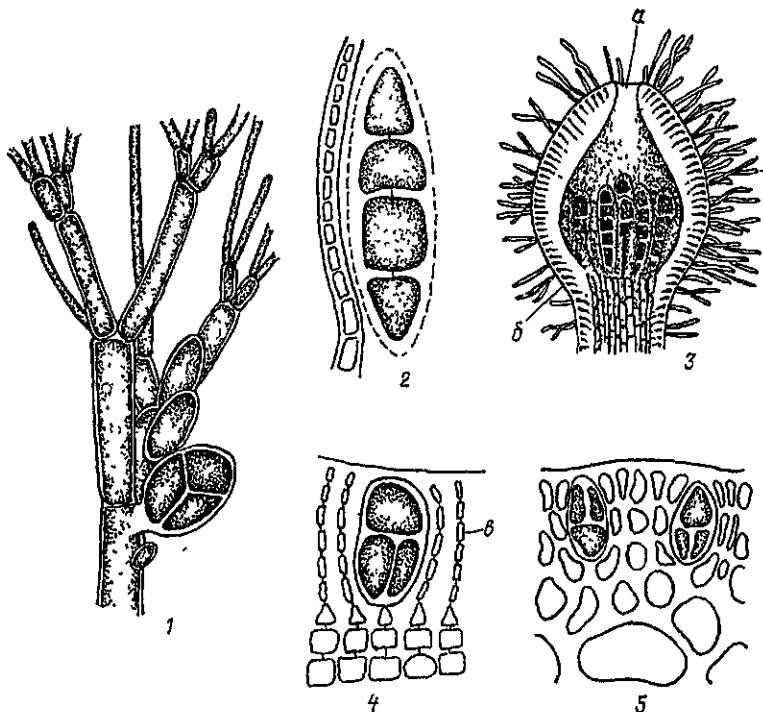


Рис. 17.17. Тетраспорангии флоридеевых водорослей:

1 — *Callithamnion corymbosum* (J Sm) Lyngb., 2 — *Cruoria pellita* (Lyngb.) Fries; 3 — *Corallina mediterranea* Aresch.; 4 — *Peyssonnelia dubia* Des., 5 — *Gracilaria* sp.; а — выводное отверстие; б — концептакулы; в — нити нематодии

ломов, имеющих вид небольших подушечек или горбиков. Тетраспорангии развиваются среди нитей нематодии, тесно окруженные ими. Отчленяются они от поверхности клеток корового слоя (см. рис. 17.17, 4) или от самых нижних клеток нитей нематодии. У представителей семейств *Hildenbrandtiaceae* и *Corallinaceae* тетраспорангии образуются в специальных вместилищах — *концептакулах* (см. рис. 17.17, 3).

Половое размножение свойственно всем красным водорослям класса *Florideophyceae*; в классе *Bangiophyceae* оно встречается только у наиболее высокоорганизованных форм. Половой процесс *оогамный*. Мужские и женские гаметы лишены жгутиков. Однако с помощью электронного микроскопа на поперечном срезе сперматангиев у *Vonnamaisonia hamifera* Harlot (*Florideophyceae*) удалось обнаружить в спермациях структуры, предшествующие образованию двух жгутиков (т. н. скрытые жгутики) — *крипты* [634]. Это наблюдение чрезвычайно важно, поскольку оно, после тщательной его проверки, позволит в дальнейшем по-новому подойти к проблеме филогенетических связей *Rhodophyta*.

При оплодотворении женские гаметы — *оогонии* — остаются в гаметангии на гаметофите, мужские гаметы — *спермации* — выбрасываются наружу и пассивно переносятся током воды. Спермации — шаровидные или яйцевидные клетки, у бангиевых спермации голые, у флоридеевых

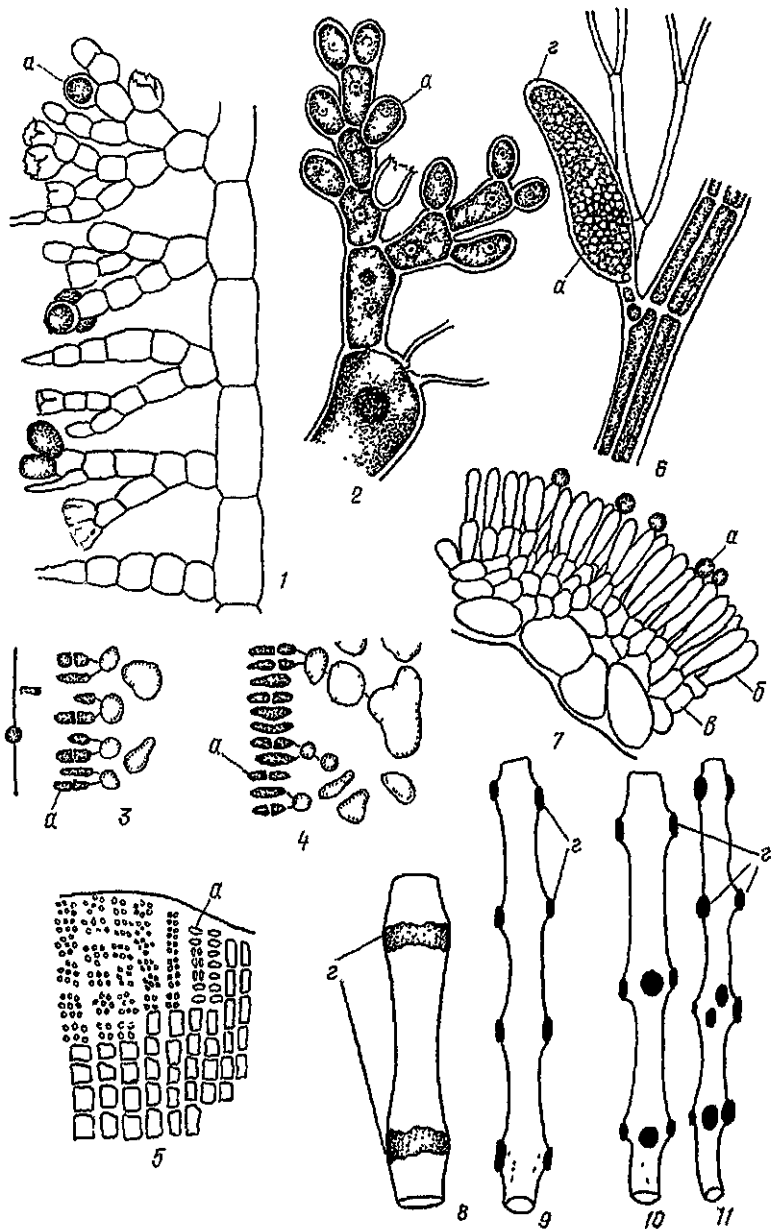


Рис. 17.18. Сперматангии (а) флоридеевых водорослей:

1 — участок таллома *Batrachospermum orthostichum*; 2 — участок таллома *Nemalion multifidum* (Web. et Mohr) Ag.; 3, 4 — сперматангии *Gelidium* sp. в поперечном разрезе; 5 — нематочий *Polysiphonia* sp.; 6 — колосоидный сорус *Lemanea catanata* Kütz. в поперечном разрезе; 7 — сорусы на талломе *Lemanea grandis* (Wolle) Atkinson; 8—11 — сорусы на талломах *Lemanea mamillosa* (Sirod.) De Toni. а — сперматангий; б — антеридиальные нити; с — базальные клетки, e — сорус

отсутствие оболочки у сперматозоидов окончательно не установлено. Известно только, что в момент прикрепления к женскому растению они уже окружены тонкой оболочкой. Сперматозоиды образуются в клетках, которые функционируют как мужские органы размножения и называются *сперматангиями*, или *антеридиями* (рис. 17.18, 1—7). В каждом сперматангии образуется по одному сперматозоиду. Вегетативную клетку, дающую начало сперматангиям, называют материнской. У бангиевых водорослей любая клетка таллома, за исключением ризоидных, может стать материнской клеткой сперматангиев. Однако сперматангии возникают преимущественно в верхних частях таллома. У нитчатых флоридеевых в сперматангии преобразуются конечные клетки веточек ограниченного роста, у багрянок с псевдопаренхиматозным строением в сперматангии превращаются конечные клетки веточек коры.

Каждая материнская клетка отчленяет один или несколько сперматангиев. После созревания первых сперматангиев и выпадения сперматозоидов, материнская клетка может образовать и отчленить еще несколько вторичных сперматангиев. У большинства багрянок сперматангии собраны в группы — *сорусы* и только у некоторых располагаются рассеянно. У нитчатых форм сорусы имеют вид густых пучков, расположенных у вершины ветвей, у водорослей с плотным талломом (*Lemanea*) сорусы располагаются на их поверхности в виде подушковидных образований (см. рис. 17.18, 8—11), иногда они оказываются погруженными в небольшие углубления на талломе, а у водорослей семейства *Corallinaceae* размещаются в концевых ячейках. У высокоорганизованных *Scenedesmales* сперматангии образуются на специальных коротких веточках — *трихобластах*.

Оогоний красных водорослей называют *карпогоном*. Это особая клетка, заполненная цитоплазмой и лишенная хлоропласта. Только у примитивных представителей флоридеевых и у бангиевых карпогон содержит окрашенный хлоропласт. У бангиевых карпогон представляет собой слабо измененную вегетативную клетку, отличающуюся от других несколько большими размерами и более интенсивной окраской. У флоридеевых карпогон имеет своеобразную форму (рис. 17.19). Его нижняя, или брюшная, часть, конусовидная и разнообразно вздутая, содержит ядро, верхняя вытянутая узкая часть образует трубчатый вырост разной длины — *трихогину*, служащую для улавливания сперматозоидов. Благодаря трихогине карпогон легко отличить от остальных клеток таллома. Трихогина может быть короткой, кеглевидной, бутылковидной, обратнойцевидной или длинной, узкой, цилиндрической, прямой или спирально скрученной (рис. 17.20). У бангиевых водорослей трихогина отсутствует, лишь иногда карпогоны имеют короткие сосочковидные выросты. Такие карпогоны трудно отличить от обычных вегетативных клеток. У большинства флоридеевых карпогон развивается из конечной клетки короткой 3—4-клеточной карпогонной нити или ветви, иногда погруженной в окружающую ткань. Клетка, от которой отходит карпогонная ветвь, называется несущей, или базальной; в состав карпогонной ветви она не входит. Почти у всех флоридеевых карпогонная ветвь образуется как специальная боковая веточка во внутренней части корового слоя. Только у низкоорганизованных водорослей порядка *Nemaliales* она соответствует обычной боковой веточке таллома. У багрянок со свободнонитчатым талломом карпогон занимает открытое положение (*Balbiania Sirod.*, *Sirodotia Kylin*), у багрянок с плотным талломом (*Lemanea*) карпогон оказывается погруженным и только трихогина достигает поверхности таллома и выступает над ней.

При оплодотворении сперматозоиды прикрепляются к вершине трихогины, оболочки их в месте соприкосновения растворяются и ядро сперматозоида перетекает в полость трихогины. Передвигаясь по ней, оно попадает в брюшную часть карпогона и там сливается с его ядром. После оплодотворения карпогон отделяется от трихогины поперечной перегородкой, трихогина отмирает.

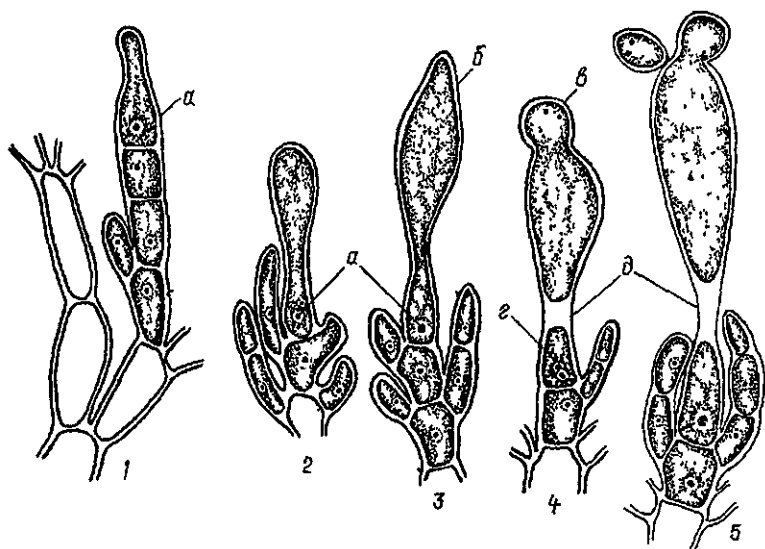


Рис. 17.19. Стадии развития (1—5) карпогона *Batrachospermum* Roth: а — ядро карпогона; б — трихогина; в — спермий при слиянии с трихогиной; г — слияние спермия и карпогона; д — образование перегородки между трихогиной и карпогоном

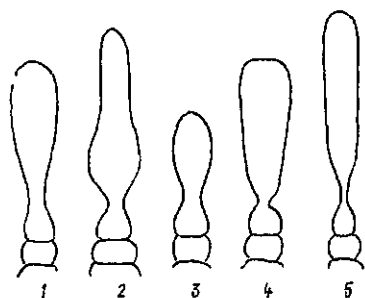


Рис. 17.20. Формы трихогины:

1 — булавовидная; 2 — бутылковидная (урновидная); 3 — яйцевидная; 4 — обратоконусовидная, 5 — цилиндрическая с ножкой

Оплодотворенная яйцеклетка, или зигота, остается заключенной в оболочку карпогона, собственной же оболочки она не образует. Зигота прорастает без периода покоя, претерпевая ряд сложных преобразований, в результате которых образуются особые споры — карпоспоры, дающие начало спорофиту. Клетки, в которых образуются карпоспоры, называют карпоспорангиями. Карпоспоры представляют собой голые, лишенные жгутиков клетки, неподвижные или изредка обнаруживающие амебoidalное движение. Перед началом прорастания они одеваются оболочкой. В каждом карпоспорангии формируется по одной карпоспоре.

У разных групп багрянок превращение зигот в карпоспоры происходит по-разному. У багрянок этот процесс весьма прост: после оплодотворения карпогон делится на 4—32 карпоспоры, которые в виде голых клеток выходят в воду. У флоридеянок развитие зиготы — сложный многообразный процесс, в котором, кроме карпогона, участвуют многие другие специальные клетки. После оплодотворения карпогона развиваются особые спорогенные нити из небольшого числа клеток (нити гонимобласта). В наиболее

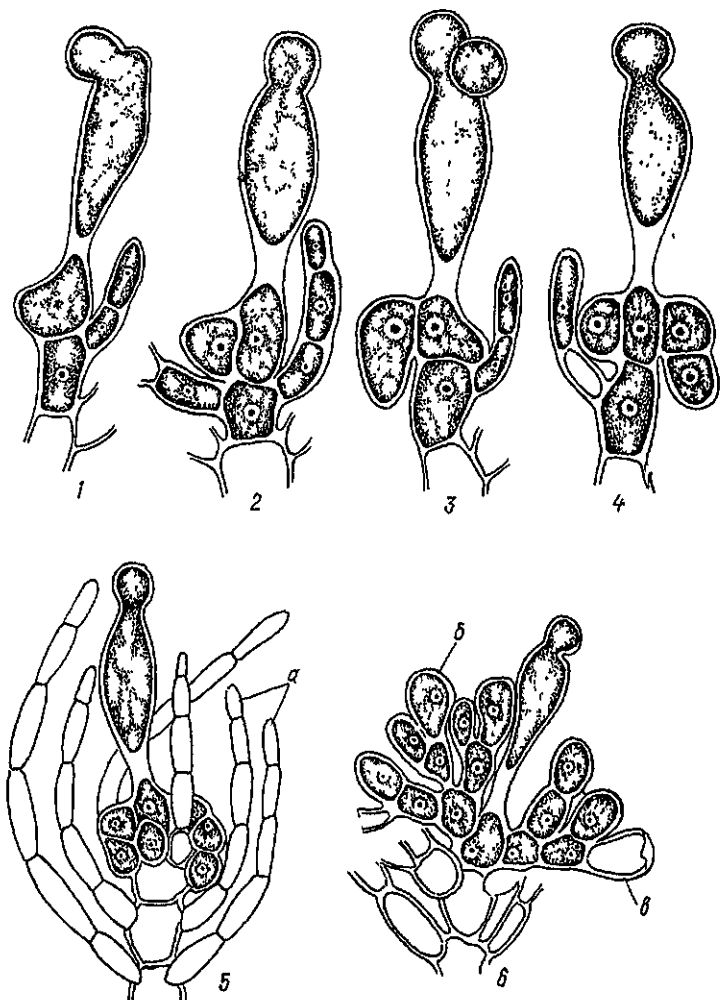


Рис. 17.21. Стадии развития гонимобласта *Batrachospermum* Roth.:

1—4 — первые клетки гонимобласта, образовавшиеся из оплодотворенного карпогона; 5 — молодой карпогон; 6 — карпогон с карпоспорами; а — стерильные веточки карпогона, или брактеа; б — карпоспора; в — пустой карпоспорангий

простом случае (порядок *Nemaliales* род *Batrachospermum*) оплодотворенный карпогон отщепляет от себя несколько боковых клеток, которые, делясь, дают пучок нитей гонимобласта, конечные клетки которых превращаются в карпоспорангии (рис. 17.21). В этом случае нити гонимобласта развиваются непосредственно из карпогона. Гонимобласты обычно шаровидные, реже эллипсоидные или оваловидные. Не совсем правильно гонимобласты этой группы растений называют иногда цистокарпиями, или цистокарпами.

У подавляющего большинства флоридеевых водорослей образованию нитей гонимобласта предшествует слияние карпогона с особыми клетками, богатыми питательными веществами, среди которых различают клетки двух типов: просто питающие клетки, которые образуются до и после оплодотворения и служат только для питания развивающегося гонимобласта, и настоящие *ауксиллярные клетки*. Последние также функционируют как питающие клетки, но их главная роль состоит в том, что они представляют собой исходную клетку, от которой начинается развитие гонимобласта. Этому процессу обязательно предшествует слияние карпогона с ауксиллярной клеткой. Слияние осуществляется с помощью специальных нитей или выростов, называемых соединительными, или областными, которые отходят от карпогона и тянутся, пока не соединятся с ауксиллярной клеткой. По этим нитям ядро оплодотворенного карпогона передвигается и переходит в ауксиллярную клетку, но слияния ядер не происходит, поскольку ауксиллярная клетка дает лишь дополнительное питание при образовании гонимобласта. У некоторых багряннок соединительные нити продолжают расти дальше и последовательно сливаются с другими ауксиллярными клетками, образуя гонимобласты в месте каждого слияния. Таким образом, у флоридеевых водорослей, имеющих ауксиллярные клетки, гонимобласты развиваются не от карпогона, а от ауксиллярной клетки. Наиболее примитивными считаются те багрянки, которые имеют несколько ауксиллярных клеток, удаленных от карпогона.

Цистокарпом называют зрелый гонимобласт, заключенный в обертку (оболочку), созданную клетками коровых нитей и клетками, расположенными рядом с карпогонными ветвями. Для выхода карпоспор в обертке цистокарпа образуются поры. Однако они возникают не всегда, и тогда карпоспоры освобождаются после разрушения оболочки цистокарпа.

Ц и к л ы р а з в и т и я красных водорослей описаны в разделе 3.2.4.

Современная к л а с с и ф и к а ц и я водорослей основывается на исследованиях крупного шведского альголога Г. Кюлина. В целом она принимается всеми альгологами, противоречия возникают только в отношении систематического положения некоторых мелких таксонов. В основу этой классификации положено строение женских репродуктивных органов и процесс развития гонимобласта. По этой системе все красные водоросли делятся на два класса — *Bangiorhysae* и *Florideorhysae*. Основная масса багрянок относится ко второму классу.

Вопрос о п р о и с х о ж д е н и и красных водорослей и их филогенетических связях с другими отделами растительного мира проблематичен и до сего времени трактуется разными авторами по-разному. Одни исследователи связывают их возникновение с зелеными водорослями. Предположение о возможных р о д с т в е н н ы х с в я з я х красных и зеленых водорослей основывается, с одной стороны, на сходстве строения таллома *Prasiola* Ag. из улотриковых водорослей и *Porphyra* из бангиевых, а с другой — на сходстве огония видов рода *Coleochaete* Gréb. и его прорастающей зиготы с карпогоном и цистокарпом флоридеевых водорослей.

Некоторые исследователи [518, 635 и др.] на основании сходства пигментов красных и синезеленых водорослей, близости багрянкового крахмала к крахмалу синезеленых и отсутствия подвижных стадий выводят примитивные багрянки (класс *Bangiorhysae*), у которых еще отсутствует половой процесс, от синезеленых водорослей, а класс *Florideorhysae* от эволюционно продвинутых бангиевых водорослей, которым уже свойствен половой процесс. По мнению других исследователей, оба отдела водорослей возникли в одной и той же геологической эпохе в сходных условиях освещения, имеют самостоятельное происхождение и непосредственные родственные связи между ними отсутствуют [82, 120, 433 и др.].

Что касается филогенетических связей в пределах отдела красных водорослей, то по мнению У. Прескотта [596], флоридеевые произошли от

бангиевых водорослей. У. Прескотт указывает два возможных пути их происхождения — от примитивных бангиевых и от форм более продвинутых, близких к роду *Compsorogon Mont.*

Красные водоросли широко распространены во всех морях земного шара, однако по направлению к высоким широтам общее число видов багрянок постепенно уменьшается и резко падает в Арктическом бассейне.

Поселяются морские красные водоросли обычно на каменистом субстрате — скалах, рифах, валунах, на разнообразных искусственных сооружениях, а также на живых и отмерших организмах как животного, так и растительного происхождения. Благодаря наличию красных пигментов, способных усваивать даже незначительные количества света в спектральном диапазоне, недоступном для других водорослей, багрянки могут расти на глубине 100—200 м. Обычной границей их массового распространения является глубина 40—60 м, в зависимости от грунтов, благоприятных для их поселения. Чаще багрянки развиваются в верхних горизонтах моря, в том числе и на литорали, где периодически происходит смена среды обитания, обусловленная приливо-отливными явлениями, в связи с чем резко меняются такие экологические факторы как температура, соленость, инсоляция и т. п. На открытых скалистых участках в зоне брызг и заплесков чаще всего встречаются представители родов *Bangia* и *Porphyra*.

Среди морских красных водорослей (преимущественно *Florideophyceae*) имеется большое количество *эпифитов* и *эндофитов*. Эндофитизм бывает частичным или полным. В последнем случае таллом эндофита, питающегося автотрофно за счет фотосинтеза, полностью погружен в ткани водоросли-хозяина, на поверхность выносятся только нити с органами размножения. Немало багрянок ведут *паразитический* и *полупаразитический* образ жизни. Талломы эндофитных и паразитических водорослей значительно редуцированы и выступают над поверхностью водоросли-хозяина в виде шариков или лопастных образований.

В пресных и солоноватых континентальных водоемах обитают немногочисленные представители примитивных наименее специализированных багрянок, существенно отличающихся по экологии от морских. Одни из них принадлежат к холодноводным реофильным формам, растут в реках, ручьях с низкой температурой и быстрым течением, другие обитают в более теплых стоячих или слабо проточных водах. Поселяются пресноводные багрянки на раковинах живых брюхоногих и двустворчатых моллюсков, на обработанной и необработанной древесине, каменистом субстрате, а также на крупноклеточных нитчатых водорослях и водных цветковых растениях. Они могут существовать как при значительном освещении, так и в затененных условиях (например, *Hildenbrandtia rivularis* (Liebm.) Ag. — типичный тенелюбивый вид).

Аэрофитные формы багрянок обитают на влажной затененной почве, камнях, старых стенах оранжерей. Массовое развитие одноклеточной водоросли *Porphyridium purpureum* (Bory) Drew et Ross. связано обычно с присутствием в почве органических соединений азота.

Морские красные водоросли играют важную роль в природе, являясь важным источником органических веществ, а также пищей для многих морских животных, они несомненно играют определенную роль в процессах естественного самоочищения воды, усиливая окисление и конечную минерализацию органических веществ. Известковые, преимущественно водоросли семейства *Scorallinaceae*, принимают участие в образовании коралловых рифов; благодаря цементирующим свойствам они способствуют сохранению рифовой структуры.

Хозяйственное значение морских багрянок определяется присутствием в оболочках некоторых водорослей большого количества фикоколлоидов — слизистых веществ из группы полисахаридов. Наи-

более известным промышленным продуктом является *агар*, получаемый из видов родов *Gelidium Lamour.*, *Gracilaria Grév.*, *Ahnfeltia E. Fries* и других агарофитов. Агар широко применяют в медицине, микробиологии, пищевой, целлюлозно-бумажной и текстильной промышленности. Из других фикоколлоидов существенное значение имеют каррагинин и агароид. *Каррагинин* получают в основном из видов рода *Chondrus Stack.*, агароид — из черноморской *Phyllophora pervosa (D. C.) Grév.* Морские красные водоросли вместе с другими водорослями используют также для изготовления водорослевой муки, идущей на корм домашним животным и на удобрение. Ряд морских багрянок человек употребляет в пищу в виде салатов, приправ, гарниров для мяса и рыбы. Первое место среди съедобных багрянок занимают виды родов *Rhodomenia Grév.* и *Porphyra*. В Японии развито промышленное культивирование порфиры в естественных условиях. Аквакультура некоторых красных водорослей широко практикуется в США, Канаде, Франции, Норвегии, Дании, Великобритании и других странах. В нашей стране морские водоросли выращивают на Дальнем Востоке, на Черном, Белом и Баренцевом морях [126, 155, 180, 293].

Некоторые пресноводные багрянки, довольно чутко реагирующие на гидрохимические изменения среды, используют как биологические индикаторы [311]. Показателями ксеносапробных условий в водоемах являются, при высокой продуктивности, *Batrachospermum moniliforme Roth*, *B. vagum (Roth) Ag.*, *Hildenbrandtia rivularis (Liebm.) Ag.* Четко выраженным ксеносапробом следует считать *Lemanea torulosa (Roth) Ag.* Для олигосапробных водоемов характерны *Lemanea fluviatilis C. Ag.*, *L. nodosa Kütz.*, *L. annulata Kütz.*, *Chaetrasia chalybea (Roth) Fr.* и др.

17.1. Класс 1. Бангиевые — *Bangiophyceae*

Одноклеточные, колониальные, а также многоклеточные водоросли трихальной, гетеротрихальной и пластинчато-паренхиматозной структуры. Рост диффузный. Клетки одноядерные, хлоропласт один или несколько, осевой, звездчатый, либо пристенный, лентовидный или чашевидный. Пигмент один центральный или отсутствует. Вегетативное размножение делением клетки на две или более дочерних клеток. Бесполое размножение известно только у высокоорганизованных представителей. Гаметы формируются в результате прямого превращения вегетативных клеток, женские по одной, мужские — помногу в каждой клетке. Зигота делится и вся превращается в карпоспору. Моноспоры и карпоспоры голые, способны к амёбодному движению.

Большинство представителей класса, особенно среди примитивных, — пресноводные и наземные обитатели. Морские формы распространены в прибрежной зоне литорали всех морей. Насчитывается около 20 родов и 70 видов, относящихся к 4 порядкам.

17.1.1. Порядок 1. Порфиридиевые — *Porphyridiales*

Одноклеточные, шаровидные, эллипсоидные, удлинённо-эллипсоидные, одиночные водоросли, образующие также слизистые скопления. Вегетативное размножение осуществляется простым делением клеток надвое, собственно бесполое — моноспорами (по одной в клетке) или автоспорами (по 4 в клетке). В подавляющем большинстве — пресноводные и наземные водоросли.

К порядку относятся 2 семейства: *Porphyridiaceae* (4 рода), *Cyanidiaceae* (2 рода) (см. рис. 17.1, 1—3).

17.1.2. Порядок 2. Гониотриховые — Goniotrichales

Колониальные водоросли. Колонии нитчатые, однорядные и многорядные, простые и ложноразветвленные, прикрепленные к субстрату базальной клеткой или подошвой из нескольких клеток. Размножение только бесполое — моноспорами и акинетами. Пресноводные и морские водоросли.

К порядку относятся 2 семейства: Goniotrichaceae (2 рода) и Phragmopeltaceae (2 рода) (см. рис. 17.1, 4, 5).

17.1.3. Порядок 3. Бангиевые — Bangiales

Трихальные (одно- и многорядные), гетеротрихальные, пластинчато-паренхиматозные (одно- или двуслойные) водоросли. Рост интеркалярный. Вегетативное размножение осуществляется дополнительными проростками, собственно бесполое — голыми моноспорами и полиспорами. Половой процесс оогамный. Органы полового размножения образуются в любой вегетативной клетке; сперматангии — в результате повторных ее делений, оогонии (карпогоны) — без деления. Трихогина отсутствует. После оплодотворения в карпогоне образуется 4—64 голых карпоспор. Морские, в меньшей мере пресноводные водоросли.

К порядку относятся 4 семейства: Erythropeltidaceae (2 рода), Erythrotrichaceae (2 рода), Bangiaceae (2 рода), Boldiaceae (1 род) (см. рис. 17.2, 1—5; рис. 17.3, 1—3).

17.1.4. Порядок 4. Компсопогоновые — Compsopogonales

Гетеротрихальные, многоряднонитчатые, разветвленные, прикрепленные к субстрату водоросли. Таллом дифференцирован на центральную однорядную ось и окружающую ее однослойную или многослойную мелкоклеточную кору. Рост апикальный, верхушка таллома лишена коры. Хлоропласты многочисленные, пристенные, лентовидные, в старых клетках распадаются на отдельные диски или имеют вид сеточки, пиреноиды отсутствуют. Бесполое размножение осуществляется моноспорами, известны также микроспоры. Пресноводные, реже солоноватоводные водоросли широко распространены в чистых проточных водоемах тропических и субтропических широт, в умеренной зоне встречаются преимущественно в подогретых водах — аквариумах, бассейнах в оранжереях.

Порядок представлен 1 семейством Compsopogonaceae (2 рода) (см. рис. 17.4, 2, 3).

17.2. Класс 2. Флоридеевые — Florideophyceae

Многоклеточные водоросли самой разнообразной формы, преимущественно сложного анатомического строения, как одноосевого, так и многоосевого типа, с отчетливо псевдопаренхиматозной структурой. У некоторых форм таллом обильно пропитан известью.

Клетки одноядерные, реже многоядерные, с одним или несколькими пристенными, пластинчатыми, лентовидными или линзовидными хлоропластами; сообщаются друг с другом посредством плазматических тяжей, проходящих через специальные поры в оболочке и соединяющих цитоплазму соседних клеток. Пиреноиды имеются у низкоорганизованных форм, чаще отсутствуют.

Вегетативное размножение встречается редко, осуществляется образованием дополнительных побегов от подошвы и стелющихся ветвей. Собственно бесполое размножение происходит с помощью тетраспор,

биспор, полиспор, изредка моноспор. Половое размножение свойственно большинству флоридеевых водорослей. Мужские и женские органы размножения очень специализированы. Яйцеклетка, или карпогон, расположена на верхушке особой карпогонной ветви, снабжена трубчатым выростом — трихогиной. Сперматии образуются по одному в сперматангиях. Зигота, претерпевая сложные превращения, развивается в нити гонимобласта, на которых формируются карпоспоры. В развитии гонимобласта важную роль играют специальные питающие и ауксиллярные клетки. В цикле развития происходит чередование гаметофита и спорофита, морфологически сходных либо, реже, несходных.

подавляющее большинство флоридеевых — типичные морские обитатели, широко распространенные по всему Мировому океану.

На основании особенностей развития зиготы и строения ауксиллярной системы, класс *Florideophyceae* делят на 6 порядков. Каждый порядок, будучи единой группой по этим признакам, весьма разнообразен по морфологическому и анатомическому строению.

17.2.1. Порядок 1. Немалиевые — *Nemaliales*

Однорядно- или многоряднонитчатые водоросли, простые или разветвленные, одноосевого или многоосевого типа. Бесполое размножение осуществляется моноспорами и тетраспорами, половое — посредством сперматиев и яйцеклеток. Сперматангии, собранные группами, образуют разветвленные пучочки. Карпогон с удлиненной трихогиной расположен на простых или разветвленных карпогонных нитях, состоящих из 1—5 клеток. Нити гонимобласта развиваются непосредственно из оплодотворенного карпогона или от нижележащей клетки карпогонной ветви после того, как в нее перейдет ядро карпогона. Ауксиллярные и специальные питающие клетки отсутствуют. Гаметофит и спорофит сходны по морфологическому и анатомическому строению или резко отличаются друг от друга. Пресноводные и морские водоросли.

Порядок представлен 9 семействами: *Chantransiaceae* (2 рода), *Agrochaetiaceae* (4 рода), *Batrachospermaceae* (2 рода), *Lemnaceae* (1 род), *Thoreaceae* (1 род), *Nemaliaceae* (1 род), *Wolpeltmaesoniaceae* (2 рода), *Helminthocladaceae* (1 род), *Chaetangiaceae* (1 род) (рис. 17.22, 1—4; 17.23, 1, 2; см. рис. 17.4, 4; 17.5; 17.6).

17.2.2. Порядок 2. Гелидиевые — *Gelidiales*

Таллом довольно крупный, сдавленно-цилиндрический или плоский, большей частью двусторонне перисто-разветвленный, одноосевого типа. Клетки многоядерные, с множеством пластинчатых хлоропластов, без пиреноидов. Рост осуществляется одной апикальной клеткой. Бесполое размножение осуществляется тетраспорами, половое — с помощью сперматиев, собранных в сорусы на поверхности таллома и карпогона с трихогиной, развивающегося на малоклеточных карпогонных нитях, глубоко погруженных в таллом. Имеются особые питающие клетки; типичных ауксиллярных клеток нет. Нити гонимобласта вырастают непосредственно из карпогона. В цикле развития происходит чередование гаметофита и спорофита, сходных по морфологическому и анатомическому строению. Виды морские, характерные для прибойно-скалистой литорали.

Порядок представлен 1 семейством *Gelidiaceae* (3 рода).

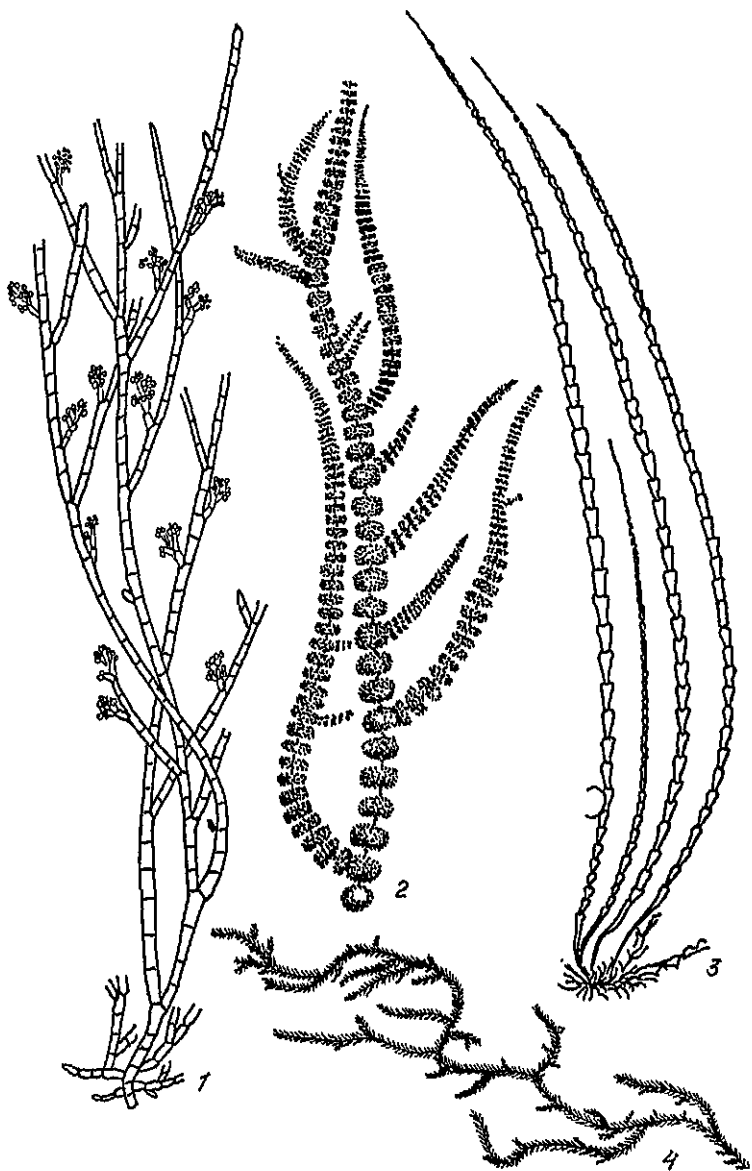


Рис. 17.22. Пресноводные флоридеевые водоросли порядка Nematiales:
 1 — *Chantransia sinensis* Jao; 2 — *Batrachospermum mouliiforme* Roth; 3 —
Lemanea nodosa Kütz.; 4 — *Thorea ramosissima* Bory

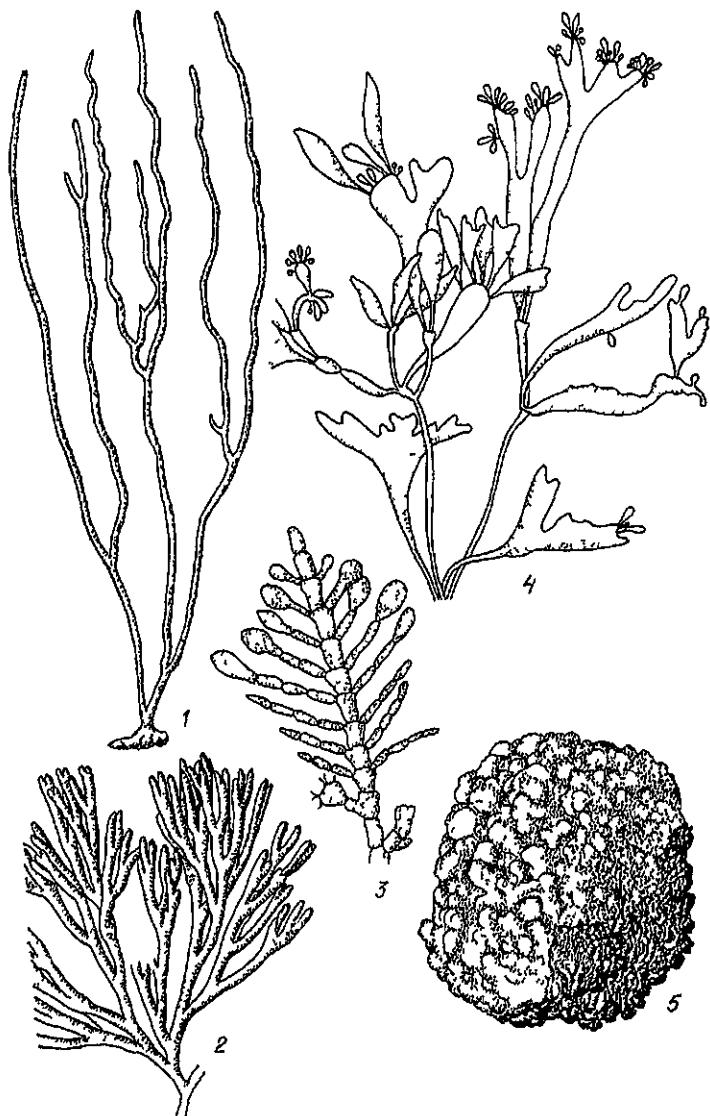


Рис 17.23 Морские флоридеевые водоросли порядков Nemaliales (1, 2), Cryptonemiales (3, 5) и Gigartinales (4):
 1 — *Nemalion multifidum* (Web. et Mohr) Ag.; 2 — *Scinala furcellata* (Turn.) Biv.; 3 — *Corallina* sp.; 4 — *Phyllophora brodiaei* (Turn.) J. Ag.; 5 — *Lithothamnion* sp.

17.2.3. Порядок 3. Криптонемиевые — Cryptonemiales

Таллом различной формы (от нитевидной, цилиндрической, кустиковидной до пластинчатой, цельной или рассеченной на лопасти, корковидной) и анатомического строения, одноосевого и многоосевого типа. Многие представители порядка имеют обызвествленный таллом. Клетки одноядерные и многоядерные, с одним или несколькими хлоропластами пластинчатой или линзовидной формы, без пиреноидов. Рост осуществляется одной или несколькими апикальными клетками; в формировании таллома ряда водорослей участвует особая меристема. Бесполое размножение осуществляется тетраспорами и биспорами, которые развиваются одиночно, в сорусах, нематетциях, концептакулах. Сперматангии развиваются так же, как тетраспорангии. Карпогонные ветви обычно многоклеточные, простые или разветвленные, возникают отдельно друг от друга или по несколько в сорусах, нематетциях, концептакулах. Имеются специальные ауксиллярные клетки. Они закладываются до оплодотворения на особых дополнительных ветвях в отдалении от карпогонных ветвей или в непосредственной близости к ним, образуя прокарп. Нити гонимобласта развиваются из ауксиллярных клеток после слияния их с карпогоном. В цикле развития происходит чередование гаметофита и спорофита, сходных по внешнему и внутреннему строению. За единственным исключением (семейство *Hildenbrandtiaceae*) все представители порядка — морские организмы, распространенные во всех морях земного шара.

Порядок объединяет 110 родов¹ и более 900 видов, относящихся к 13 семействам: *Dumontiaceae* (4 рода), *Dilseaceae* (1 род), *Polyideaceae*^{*} (1 род), *Hildenbrandtiaceae* (1 род), *Squamariaceae* (1 род), *Peyssonneliaceae* (4 рода), *Corallinaceae* (15 родов), *Gloiosiphoniaceae* (1 род), *Tichocarpaceae* (1 род), *Endocladaceae* (1 род), *Cryptonemiaceae* (3 рода), *Kallymeniaceae* (3 рода), *Choreocolaceae* (2 рода) (см. рис. 17.3, 5; 17.23, 3, 4).

17.2.4. Порядок 4. Гигартиновые — Gigartinales

Слоевище разнообразных размеров и формы, нитевидно-шнуровидное, плоское, пластинчатое или корковидное, простое, разветвленное или рассеченное на лопасти, сложного анатомического строения, одноосевого либо многоосевого типа. Клетки одноядерные, с одним или несколькими пластинчатолопастными, лентовидными или почти дисковидными хлоропластами без пиреноидов.

Рост осуществляется одной или несколькими апикальными клетками. Бесполое размножение осуществляется тетраспорами, развивающимися одиночно либо группами в нематетциях, нематетцевидных сорусах или в виде цепочек, погруженных глубоко в таллом. Сперматии развиваются на поверхности таллома и обычно собраны в сорусы. Карпогон образуется в коровом слое или в нематетциях на поверхности таллома или в виде выростов по его краю. Ауксиллярной клеткой является одна из вегетативных клеток корового слоя; она может развиваться вместе с карпогоном на одной и той же нити корового слоя, не будучи связанной с ним. Нити гонимобласта возникают из ауксиллярной клетки после слияния ее с карпогоном и растут к поверхности или внутрь таллома.

В цикле развития происходит чередование гаметофита и спорофита, сходных по внешнему и внутреннему строению. Гигартиновые — чрезвычайно разнообразная группа морских водорослей с нечеткими границами. Это разнообразие проявляется не только во внешнем и внутреннем строении,

¹ В скобках указано количество родов, обнаруженных в южных, северных и восточных (залив Петра Великого) морях СССР.

но и в строении органов размножения, в особенностях развития гонимобласта. О большой неоднородности порядка говорит количество входящих в него семейств, их насчитывается 21.

Водоросли, обнаруженные в южных, северных и восточных морях СССР, принадлежат к 10 семействам: *Sargassaceae* (3 рода), *Nemastomataceae* (4 рода), *Phyllophogaceae* (4 рода), *Gigartinaceae* (4 рода), *Gracilariaceae* (1 род), *Sphaerococcaceae* (1 род), *Furcellariaceae* (1 род), *Rhodophyllidaceae* (2 рода), *Hurpeaceae* (1 род), *Solieriaceae* (2 рода) (см. рис. 17.3, 4; 17.23, 5).

17.2.5. Порядок 5. Родимениевые — *Rhodymeniales*

Таллом от цилиндрического до пластинчатого, простой или разветвленный, сложного анатомического строения, многоосевого типа. Клетки многоядерные, с одним или несколькими пластинчатыми или лентовидными хлоропластами без пиреноидов. Рост осуществляется апикальными клетками, а также верхушечной и краевой меристемой. Бесполое размножение — тетраспорами, развивающимися в коровом слое или в нематеевидных сорусах. Сперматангии образуются на поверхности таллома, карпогон возникает из клеток внутренней части корового слоя. Основное отличительное свойство родимениевых водорослей состоит в том, что ауксиллярная клетка, которая формируется незадолго до оплодотворения, является производной несущей клетки карпогонной ветви. Все родимениевые имеют *прокарп* — ауксиллярная и карпогонная ветви представляют собой единое образование. От несущей клетки развивается 3—4-клеточная карпогонная ветвь и двухклеточная ауксиллярная ветвь, верхняя клетка которой является ауксиллярной. В цикле развития происходит чередование гаметофита и спорофита, сходных по внешнему и внутреннему строению. Распространены по всем морям от тропиков до Северного Ледовитого океана; наиболее богато представлены в теплых морях.

Порядок представлен 2 семействами: *Champiaceae* (3 рода) и *Rhodopeaceae* (4 рода) (см. рис. 17.24, 1).

17.2.6. Порядок 6. Церамиевые — *Ceramiales*

Таллом пластинчатый, плоский, цилиндрический или нитевидный, обычно разветвленный одноосевого типа. Состоит из моносифонных или полисифонных членистых нитей, покрытых корой или без коры, или образован плотно соединенными, бесцветными клетками, покрытыми окрашенными клетками, составляющими коровой слой. Клетки одноядерные или многоядерные, с одним или несколькими пластинчатыми, лентовидными или линзовидными хлоропластами без пиреноидов. Рост осуществляется апикальной клеткой. Бесполое размножение — тетраспорами. Тетраспорангии обычно тетраэдрически разделенные, образуются на нитевидных ветвях в коровом слое или группами на специальных листочках. Сперматии развиваются на поверхности таллома в коровом слое или на трихобластах. Карпогон с трихогией развивается на четырехклеточных карпогонных нитях. Имеются типичные ауксиллярные клетки. Карпогонные нити и ауксиллярные клетки отчленяются от одной и той же нитки таллома — несущей клетки. После оплодотворения карпогон соединяется с ауксиллярной клеткой, от которой развиваются нити гонимобласта. Всем церамиевым свойствен *прокарп*. Цикл развития, как правило, трехфазный со сменой гаметофита, карпоспорофита и тетраспорофита; при этом гаметофит и тетраспорофит имеют одинаковое строение.

Распространены во всех морях земного шара; особенно богато представлены в тропиках.



Рис. 17.24. Морские флоридеевые водоросли горячков Rhodymeniales (1) и Ceramiales (2):

1 — *Rhodymenia palmata* (L.) Grév.; 2 — *Phycodris sinuosa* (Good. et Wood.) Kütz.

В порядке насчитывается более 250 родов и около 1500 видов, относящихся к 4 четко отграниченным семействам: Ceramiales (более 60 родов), Dasyaceae (12 родов), Delesseriaceae (70 родов), Rhodomelaceae (более 100 родов) (см. рис. 17.24).

18. ОТДЕЛ 9. БУРЫЕ ВОДОРОСЛИ — РНАЕОРНУТА (РНАЕОРНУСОРНУТА, РНАЕОРНУСЕАЕ)

Бурые водоросли — преимущественно морские многоклеточные растения, весьма крупные, сложно расчлененные, прикрепленные к субстрату. В настоящее время известно около 1500 видов бурых водорослей, относящихся к 240 родам. В пресных, большей частью холодных проточных водах умеренных широт до сих пор обнаружено 5 видов бурых водорослей. Благодаря незначительным размерам их талломов и редкой встречаемости, они остаются слабо изученной группой растений как в биологическом, так и в экологическом отношениях.

Общим внешним признаком и н д и в и д о в бурых водорослей служит желтовато-бурая окраска их талломов, обусловленная наличием у них большого количества желтых и бурых пигментов. Талломы могут быть микроскопическими (несколько десятков микрометров) и гигантскими (30—50 м; у некоторых видов родов *Laminaria Lamour.*, *Macrocystis Ag.*, *Sargassum Ag.*). Форма талломов очень разнообразна: нитевидная, корковидная, мешковидная, пластинчатая (цельная или с разрывами, выростами и многочисленными отверстиями), гладкая или с продольными складками и ребрами), а также кустообразная.

Наиболее просто организованы талломы бурых водорослей порядка *Ectocarpales*. У примитивных организмов (*Bodanella Zimmerm.*) таллом представлен однорядными беспорядочно ветвящимися в одной плоскости нитями, плотно прилегающими к субстрату. Виды рода *Ectocarpus Lyngb.* имеют кустистые талломы, образованные однорядными восходящими обильно ветвящимися нитями, основанием которых служат стелющиеся ризоиды (рис. 18.1).

У некоторых представителей порядка *Chordariales* восходящие нити соединены в пучки, заключенные в слизь. При этом различают *одноосевой тип строения* таллома, при котором от основания поднимается вверх одна нить, а от нее ответвляются другие нити, идущие рядом с ней, и *многососевой тип строения*, когда от основания поднимается вверх сразу пучок однорядных нитей. У высокоорганизованных бурых водорослей (*Laminaria*, *Fucus Tourg.*, *Sargassum*) талломы дифференцированы и напоминают цветковые растения. У них имеются стебле-, листо- и корневидные части, некоторые крупные представители имеют воздушные пузыри, удерживающие ветви в вертикальном положении.

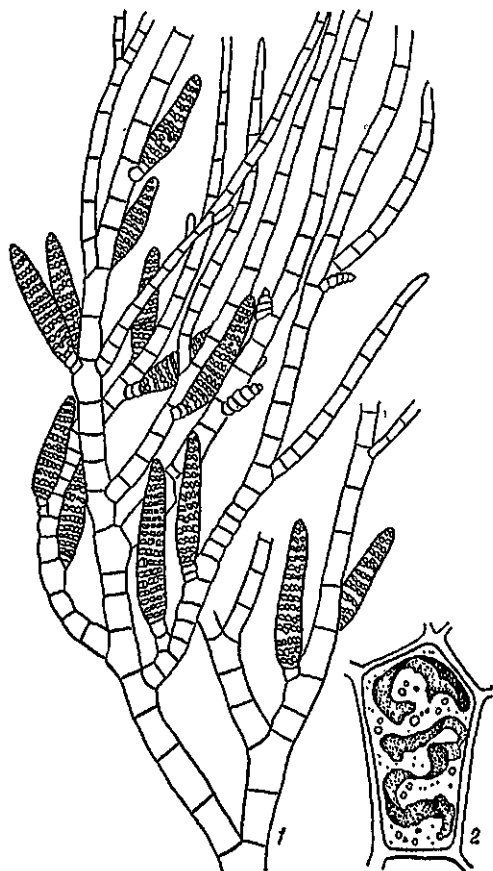
Рост бурых водорослей интеркалярный или апикальный. У наиболее примитивных форм происходит интеркалярный диффузный рост, у более эволюционно продвинутых водорослей намечается уже интеркалярная зона роста. Она обычно размещается в базальной части многоклеточных волосков и обуславливает трихоталлический рост, характерный для бурых водорослей.

На поверхности однорядных талломов бурых водорослей образуются многоклеточные нитевидные волоски. При этом различают волоски настоящие и ложные. Настоящие волоски имеют при основании интеркалярную зону роста, где клетки делятся часто и потому они более мелкие, короткоцилиндрические или дисковидные. Ложные волоски такой специальной зоны роста не имеют и представляют собой продолжение вегетативных однорядных нитей с сильно вытянутыми клетками, лишенными хлоропластов.

В многорядных слоевищах бурых водорослей наблюдается специализа-

Рис. 18.1. *Ectocarpus siliculosus* (Dillw.) Lyngb.:

1 — фрагмент таллома с многогнездными спорангиями;
2 — клетка с лентовидными хлоропластами



ция клеток с образованием тканей — *паренхиматозный тип структуры* тела. В простейшем случае различают *кору* из интенсивно окрашенных клеток, содержащих большое количество хлоропластов и особых вакуолей — *физод*, и *сердцевину*, состоящую из бесцветных, часто более крупных клеток одинаковой формы. У более сложно организованных бурых водорослей (*Laminariaceae*, *Fucaceae*) коровой слой достигает значительной толщины и состоит из интенсивно окрашенных клеток разного размера и формы (рис. 18.2). Поверхностные четыре слоя коры образованы мелкими клетками, вытянутыми по направлению к поверхности. Эти верхние слои называют *меристодермой* — делящейся покровной тканью. Они способны активно делиться и производить волоски и органы размножения. Настоящие волоски размещаются на поверхности меристодермы рассеянно или пучками и часто погружены своими основаниями в особые углубления — *крипостомы*. Глубже под меристодермой лежит кора из более крупных окрашенных клеток. В центральной бесцветной части таллома можно различать две группы клеток. В центре находятся рыхло- или плотнорасположенные нити с сильно вытянутыми клетками — *сердцевина*, между сердцевинной и корой лежат крупные бесцветные клетки — *промежуточный слой*. Сердце-

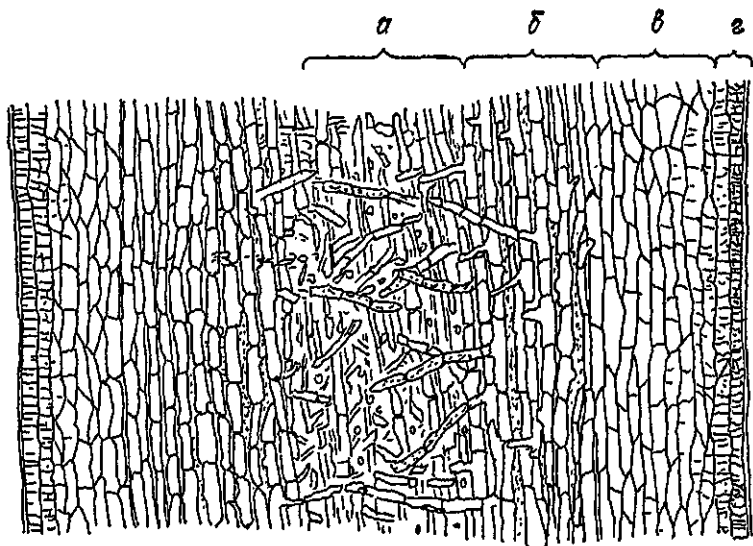


Рис. 18.2. Паренхиматозная структура бурых водорослей (продольный разрез таллома *Laminaria* sp.):

а — сердцевина; б — промежуточный слой; в — кора; г — меристодерма

вина бурых водорослей служит не только для транспорта продуктов фотосинтеза, но и выполняет механическую функцию; в ней часто имеются тонкие нити с толстыми продольными оболочками. Наиболее сложным анатомическим строением отличаются представители порядка *Laminariales*, у которых в сердцевине развиваются слизистые каналы с особыми секреторными клетками для транспортирования продуктов фотосинтеза — *ситовидные трубки* и *трубчатые нити*.

Талломы бурых водорослей прикреплены к грунту или другим субстратам и лишь иногда, вследствие механического повреждения, отрываются и свободно плавают. Органами прикрепления обычно являются длинные выросты — *ризоиды*, у крупных форм они массивные и представляют собой короткие корневидные выросты, охватывающие субстрат наподобие птичьих когтей. У представителей порядка *Fucales* и некоторых других водорослей органом прикрепления является дисковидное разрастание в основании таллома — *базальный диск*, уплощенный либо конический, плотно пристающий к грунту.

Ветвление бурых водорослей моноподиальное. Боковые веточки очередные, рассеянные или супротивные. При быстром дорастании их до размеров главной нити (материнских клеток) возникает дихотомовидное ветвление. Довольно часто очередные и супротивные ветви размещаются в одной плоскости и водоросли приобретают своеобразный перистый вид. Правильность размещения веточек нередко маскируется вторичными разветвлениями.

Среди бурых водорослей есть виды с эфемерными, однолетними и многолетними талломами. На продолжительность существования талломов большое влияние оказывают экологические условия. Многолетние талломы бурых водорослей бывают нескольких типов. У одних водорослей таллом многолетний, каждый год отмирают только побеги, на которых развивались органы размножения (*Fucales*), у других (*Laminariales*) многолетними являются ствол и органы прикрепления, пластинчатая часть — однолетняя.

У некоторых тропических видов саргассовых водорослей многолетним бывает только диск, служащий для прикрепления таллома.

Клетки бурых водорослей одноядерные, шаровидные, эллипсоидные, бочковидные, большей частью цилиндрические, вытянутоцилиндрические или короткоцилиндрические, дисковидные, иногда многоугольные или неопределенных очертаний. Разнообразны они также по размерам. Ядро обычного для эукариот типа.

Оболочка клеток двуслойная. Внутренний слой целлюлозный, однако целлюлоза бурых водорослей по своим свойствам отличается от целлюлозы цветковых растений и потому ее иногда называют *альгулезой*. Внешний слой оболочки пектиновый, состоит обычно из белковых соединений альгиновой кислоты и ее солей. Благодаря такому строению оболочка бурых водорослей может сильно набухать, превращаясь в слизистую массу иногда значительного объема. У большинства бурых основой пектина является камедевидное вещество — *альгин* (растворимая натриевая соль альгиновой кислоты), у некоторых — *фукоидин*.

Содержимое соседних клеток бурых водорослей сообщается посредством *плазмодесм*. В клетках с толстыми оболочками (в крупных слоевищах) хорошо выражены поры.

Клетки бурых водорослей имеют одну крупную или несколько мелких *вакуолей*. Кроме того, встречаются *физоды* — очень мелкие вакуоли (до 4 мкм в диаметре), заполненные фукозаном — соединением, подобным танину. В молодых клетках физоды бесцветные, в старых — окрашены в желтый или бурый цвет.

Хлоропласты пристенные, большей частью многочисленные, мелкие, дисковидные, реже лентовидные или пластинчатые. Однако по мере старения клеток форма хлоропластов может изменяться и вместо узких лентовидно изогнутых в клетках могут появиться многочисленные дисковидные хлоропласты. *Пиреноиды* имеются или в хлоропластах вегетативных клеток или только в хлоропластах гамет; у ряда видов пиреноиды вообще отсутствуют или встречаются редко.

Бурые водоросли отличаются своеобразным сложным набором пигментов. В хлоропластах обнаружены хлорофиллы *a*, *c* (хлорофилл *b* отсутствует), β - и ϵ -каротины, а также несколько ксантофиллов — фукоксантин, виолаксантин, аптераксантин, зеаксантин и др. Из них особенно специфичен фукоксантин интенсивно бурого цвета. Различные соотношения этих пигментов обуславливают окраску бурых водорослей от оливково-желтоватого до темно-бурого, почти черного цвета.

Продуктами ассимиляции бурых водорослей являются разные растворимые в клеточном соке углеводы — *ламинарин* (полисахарид), *маннит* (шестиатомный спирт, играющий существенную роль в обмене веществ), а также масло.

У бурых водорослей встречаются бесполое и половое формы размножения. Однако *вегетативное размножение* фрагментацией таллома нельзя считать безусловным. Оно наблюдается лишь тогда, когда оторванные талломы попадают в более или менее защищенные места и продолжают там вегетацию. При этом их нижние более старые части отмирают, разрушаются, а молодые ветви развиваются в самостоятельные растения, не прикрепленные, однако, к грунту. Такие растения, плавающие или лежащие на грунте, никогда не образуют органов полового и бесполого размножения.

Специальные *почки вегетативного размножения* имеются лишь у видов рода *Sphacelaria* Lyngb. (рис. 18.3).

Бесполое размножение осуществляется подвижными *зооспорами*, образующимися помногу в одногнездных *спорангиях*. У наиболее просто организованных морских и пресноводных бурых водорослей (*Ectocarpus*, *Sphacelaria*, *Pleurocladia* A. Br. и др.) одногнездные спорангии представляют собой шаровидные или эллипсоидные клетки, которые располагаются

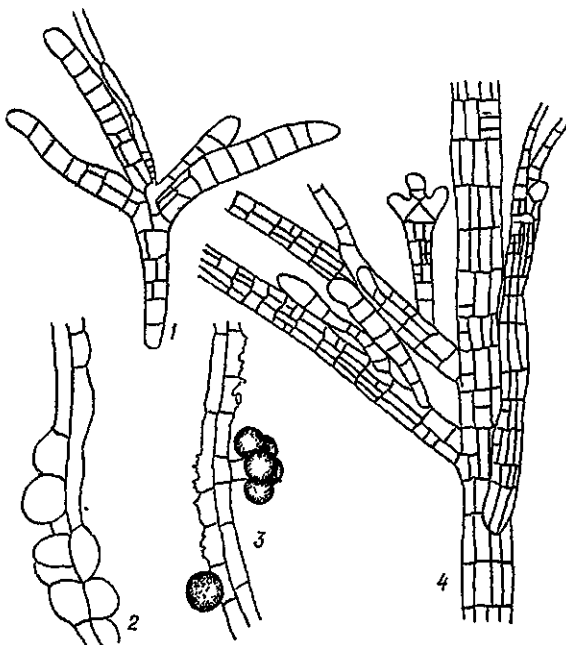


Рис. 18.3 Почки вегетативного размножения видов рода *Sphacelaria* Lyngb.:

1, 4 — *Sphacelaria cirrhosa* (Roth) Ag (1 — почка вегетативного размножения, 4 — фрагмент слоевища с почками вегетативного размножения на разных стадиях развития); 2, 3 — *Sphacelaria fluviatilis* Jao (почки вегетативного размножения на разных стадиях развития)

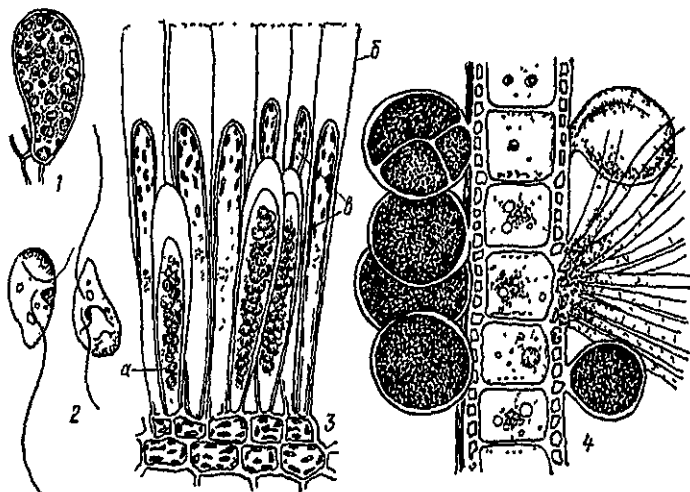


Рис. 18.4. Спороангии бурых водорослей:

1 — одноклеточный зооспороангий *Pleurocladia lacustris* A. Br; 2 — зооспоры; 3 — группа зооспороангиев (сорус) *Laminaria* sp. (a — зооспороангии; б — сильнооблизоженная оболочка парафиз, в — парафизы), 4 — тетраспорангии *Dictyota dichotoma* (Fuds.) Lam.

как боковые выросты ветвей (рис. 18.4, 1). В спорангиях происходит редукционное деление ядра с последующими многократными митотическими делениями; одновременно с ядрами делятся хлоропласты. В результате образуется большое количество зооспор, которые освобождаются через разрыв оболочки на вершине спорангия и, недолго поплавав, прорастают в новое, такое же по внешности, но уже гаплоидное растение. У видов рода *Laminaria* зооспорангии образуют *сорусы* на поверхности листовидной пластины. Сорус состоит из парафиз и зооспорангиев (см. рис. 18.4, 2, 3). *Парафизы* представляют собой вытянутые клетки, с хлоропластами в верхнем расширенном конце, развивающиеся на поверхности таллома между органами размножения и служащие для их защиты. Оболочка парафиз на вершине сильно ослизняется, образуя своеобразный толстый слизистый колпачок. Слизистые колпачки соседних парафиз смыкаются, благодаря чему получается сплошной толстый слой слизи, защищающий сорус. *Зооспорангии* вытянутоэллипсоидные, с ослизненной оболочкой на вершине. В зооспорангии развивается в зависимости от вида по 16—128 зооспор. Первое деление ядра редукционное. Некоторые бурые водоросли размножаются неподвижными, лишенными жгутиков, спорами — *апланоспорами*. *Моноспоры* наблюдаются только у видов порядка *Tilopteridales*, *тетраспоры* — у видов порядка *Dictyotales* (*Dictyota dichotoma* (Huds.) Lamour., см. рис. 18.4, 4).

Половой процесс изо-, гетеро- и оогамный. Гаметы обычно образуются в многогнездных *гаметангиях*, по одной в каждой камере. Подвижные клетки бурых водорослей — *зооспоры* и *гаметы* имеют сходное строение — они грушевидные, с одним хлоропластом и двумя жгутиками, прикрепленными сбоку. Один жгутик более длинный, перистый, направлен вперед, другой — более короткий, гладкий, бичевидный, направлен назад. Стигма у подвижных клеток заметна не всегда. Хлоропласт мужских гамет при оогамии может быть бесцветным.

В цикле развития большинства бурых водорослей класса *Phaeozoozoothophyceae* происходит *смена форм развития* и чередование полового и бесполого поколений, т. е. гаметофита (иногда еще и гаметоспорифита), если один и тот же организм может давать начало зооспорам и гаметам) и спорифита.

Эти процессы подробно описаны в разделе 3.2.3. Здесь остановимся лишь на некоторых особенностях циклов развития бурых водорослей. У наиболее примитивных морских бурых водорослей порядка *Ectocarpales* наблюдается *изоморфная смена форм развития*, однако строгое чередование поколений еще отсутствует. Из спор, образующихся спорифитом, могут развиваться как гаметофиты, так и спорифиты.

Правильная изоморфная смена форм развития наблюдается у представителей порядка *Dictyotales*. Наиболее широко распространенной из них является *Dictyota dichotoma* (Huds.) Lam., обладающая вильчато разветвленным талломом с плоскими, обычно расположенными в одной плоскости ветвями без продольного ребра (рис. 18.5).

Гетероморфную смену форм развития с обязательным чередованием спорифитов и гаметофитов имеют водоросли порядка *Laminariales*. Цикл развития их характеризуется правильной сменой мощного спорифита и микроскопического, просто устроенного гаметофита.

К бурым водорослям, не имеющим смены форм развития, а лишь смену ядерных фаз, относятся представители семейств *Fucaceae*, *Cystoseiraceae* и *Sargassaceae*. Нормальное воспроизведение их возможно только половым путем. Половой процесс — типичная оогамия. Половые органы развиваются в *концептакулах* (рис. 18.6). Из стенки концептакула вырастают длинные волоски — парафизы, заполняющие почти всю его полость. Особенно длинные волоски развиваются в женских концептакулах, где они в виде пучка выдаются из отверстия концептакула. Среди этих волосков развиваются

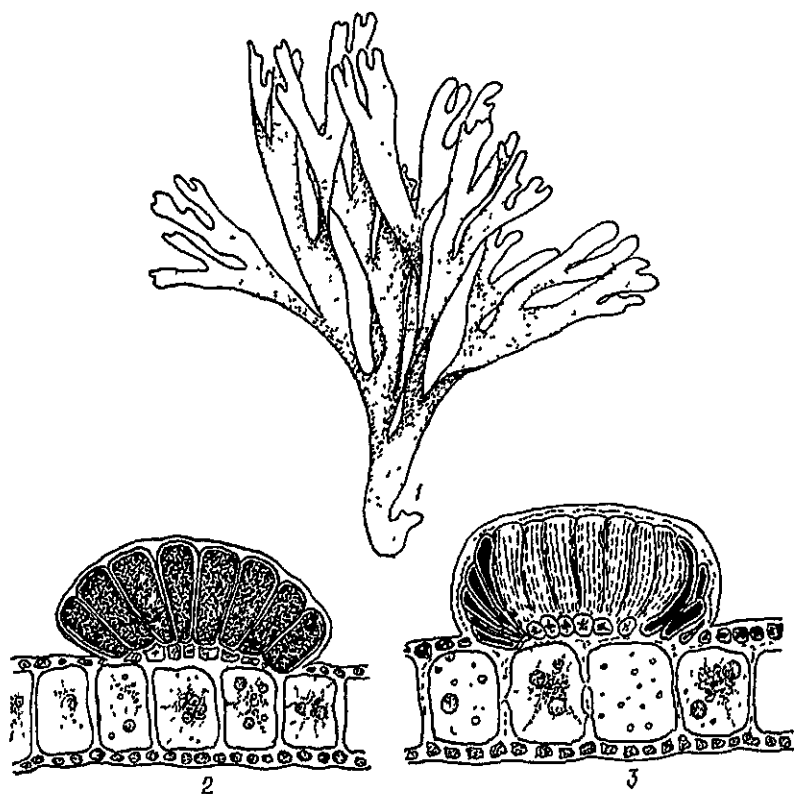


Рис. 18.5. *Dictyota dichotoma* (Huds.) Lamour.:

1 — общий вид таллома, 2 — продольный разрез женского гаметангия; 3 — продольный разрез мужского гаметангия

оогонии и антеридии (рис. 18.7, 1—5). Антеридии в большом количестве образуются на концах особых однорядных разветвленных веточек, вырастающих из стенки концептакула. В их оболочке различимы два слоя. При созревании антеридия лопаются его внешняя оболочка и антерозониды выходят наружу в виде пакета, окруженного внутренней оболочкой. В морской воде внутренняя оболочка разрывается и антерозониды грушевидной формы с крупным ядром и оранжевой стигмой, освобождаются. Оогонии шаровидные или эллипсоидные, снабженные трехслойной оболочкой, располагаются в концептакулах на короткой одноклеточной ножке. В оогонии образуется 8 яйцеклеток, они выходят в воду, окруженные двумя внутренними слоями оболочки оогония. Когда яйцеклетки полностью освобождаются от оболочек оогония, происходит оплодотворение. Оплодотворенная яйцеклетка вырабатывает собственную толстую оболочку и тотчас же начинает прорастать, образуя новое слоевище фукуса.

У пресноводных бурых водорослей циклы развития не исследованы.

Во взглядах на классификацию бурых водорослей существуют некоторые расхождения. По мнению ряда исследователей [122, 252, 563, 578 и др.], отдел *Phaeophyta* делится на 2 класса: *Phaeozosporophyceae* и *Susozosporophyceae*. К циклоспорным принадлежат бурые водоросли, у ко-

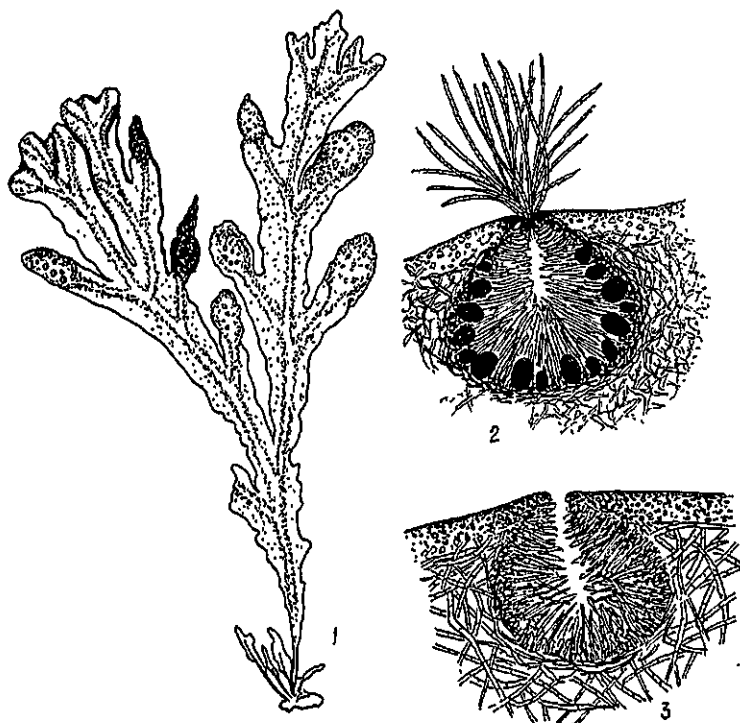


Рис. 18.6. *Fucus vesiculosus* L.:

1 — общий вид таллома; 2 — зрелый женский концептакул; 3 — зрелый мужской концептакул

торых органы размножения развиваются в концептакулах и имеют крупные размеры, позволяющие видеть их на препаратах невооруженным глазом. К феозооспоровым относят все остальные бурые водоросли, многие из которых размножаются зооспорами. С 30-х годов появилась тенденция классифицировать бурые водоросли в зависимости от особенностей циклов развития. Тогда же было предложено разделить бурые водоросли на 3 класса: Isogenerate, Heterogenerate, Cyclosporaе [519, 571]. Предложенная классификация получила весьма широкое распространение [416, 417, 655 и др.]. Однако деление бурых водорослей на изогенератные и гетерогенератные довольно условно, поскольку в обоих классах в отдельных порядках существуют представители с противоположным типом смены форм развития. Придерживаясь взглядов отечественных альгологов, мы принимаем классификационную схему деления бурых водорослей на 2 класса — Rhaeozoosporophyceae и Cyclosporophyceae.

Вопрос о происхождении бурых водорослей еще слабо разработан. А. Шерфелл [619] связывал их происхождение с золотистыми (*Chrysoophyta*). По мнению А. Пашера [575], существует филогенетическая связь бурых с криптофитовыми (*Cryptophyta*). Своеобразное строение жгутиков вместе с бурой окраской позволили М. Шадефо [371] объединить в один большой отдел Chromophycophyta такие крупные таксоны, как Pyrrophyta (куда он, кроме перидиней, включил крипто-

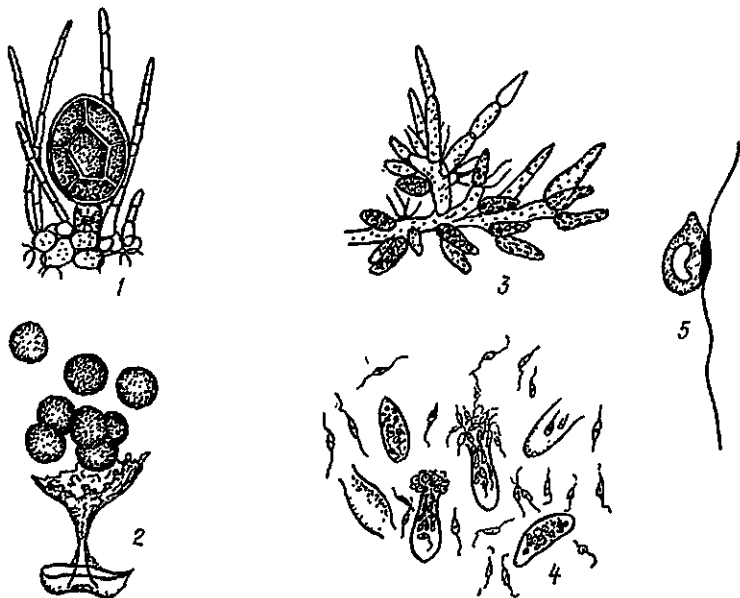


Рис. 18.7. Структуры *Fucus vesiculosus* L., связанные с размножением: 1 — оогоний; 2 — выход яйцеклеток из оогония; 3 — веточка с антеридиями; 4 — выход антерозоидов из антеридиев; 5 — антерозоид

фитовые и эвгленовые водоросли), Chrysophyta (к которым он отнес, кроме золотистых, желтозеленые и диатомовые водоросли) и Phaeophyta. По биохимическим свойствам из всех бурокрашенных организмов к бурым водорослям ближе всего диатомовые. Именно диатомовые и бурые водоросли характеризуются такими общими пигментами, как хлорофилл *c* (свойствен также и перидиниям), фукоксантин (встречается и у золотистых) и неофукоксантины А и В. Принимая во внимание наличие ряда сходных черт между диатомовыми, золотистыми и бурыми водорослями, мы присоединяемся к мысли, высказанной рядом ученых [120, 176, 177 и др.], о возможности происхождения их от близких, если не общих, монадных предков.

Согласно Г. Папенфуссу [572], исходным порядком бурых водорослей является *Ectosagales*. Паренхиматозное строение таллома, апикальный рост, оогамный половой процесс и гетероморфная смена форм развития в разных группах бурых водорослей развивались независимо друг от друга.

Морские бурые водоросли широко распространены во всех морях земного шара. Их заросли обычны в прибрежных водах Антарктиды и северных островов Канадского Арктического архипелага. Наибольшего развития они достигают в морях умеренных и приполярных широт, где благодаря низкой температуре и повышенной концентрации биогенных веществ, создаются наиболее благоприятные условия для их вегетации. Бурые водоросли заселяют по вертикали все горизонты шельфа. Их заросли встречаются от литоральной зоны, где они во время отлива часами находятся вне воды, до глубины 40—100 (200) м. И все же наиболее густые и обширные заросли бурых водорослей образуются в верхней части сублиторали до глубины 6—15 м. В этих местах при достаточной освещенности существует постоянное движение воды, вызываемое прибоем и поверхностными течениями, которое обеспечивает, с одной стороны, интенсивное по-

ступление к талломам биогенных веществ, а, с другой, — ограничивает поселение растительоядных животных.

Обычно бурые водоросли обитают на скалистых или каменистых грунтах, и только в спокойных местах у берегов или на большой глубине они могут удерживаться на створках крупных раковин моллюсков или на гравии. Оторванные талломы сносятся течением в спокойные места с илистым или песчаным дном, где они при достаточной освещенности продолжают вегетировать. Виды с воздушными пузырьками на талломе при отрыве от грунта всплывают к поверхности воды, образуя большие скопления (Саргассово море). Среди морских бурых водорослей имеется значительное количество *эпифитных* и *эндофитных* форм.

В морях умеренных и приполярных широт наибольшего развития бурые водоросли достигают в летние месяцы, хотя бурный рост их талломов начинается уже ранней весной, когда температура воды приближается к 0 °С. В тропических морях массовое развитие бурых приурочено к зимним месяцам, когда температура воды несколько понижается. Некоторые виды морских бурых водорослей могут встречаться в сильно опресненных участках морей с соленостью меньше 5 ‰.

Роль в природе бурых водорослей чрезвычайно велика. Они являются одним из основных источников органического вещества в прибрежной зоне, особенно в морях умеренных и приполярных широт, где их биомасса может достигать десятков килограммов на 1 м². Кроме того, заросли бурых водорослей служат местом размножения, укрытия и питания многих прибрежных животных; они создают также условия для поселения микроскопических и макроскопических водорослей других систематических групп.

Велико и хозяйственное значение бурых водорослей, особенно в качестве сырья для получения различного рода веществ (например, альгинатов — солей альгиновой кислоты, в частности альгината натрия). Это вещество широко используют для стабилизации разнообразных растворов и суспензий. Добавление небольшого количества альгината натрия повышает качество пищевых продуктов (консервов, мороженого, фруктовых соков и т. д.), разнообразных красящих и клеящих веществ. Альгинаты применяют в книгопечатании, при производстве пластмасс, синтетических волокон и пластификаторов, для получения стойких к атмосферным воздействиям лакокрасочных покрытий и строительных материалов. Они входят в состав высококачественных смазочных материалов для машин, растворимых хирургических нитей, мазей и паст в фармацевтической и парфюмерной промышленности. В литейном производстве с помощью альгинатов улучшают качество формовочной земли. Альгинаты находят применение в производстве электродов для электросварки, позволяющих получать более высококачественные швы. Бурые водоросли используют также как сырье для получения маннита, применяемого в фармацевтической промышленности, в пищевой промышленности — для изготовления диабетических продуктов питания, а в химической — в производстве синтетических смол, красок, бумаги, взрывчатых веществ, при выделке кож. Бурые водоросли содержат большое количество иода и других микроэлементов, поэтому они идут на приготовление кормовой муки. В свежем и переработанном виде их применяют в качестве удобрений.

Издавна бурые водоросли используют в медицине. Сейчас выявляются все новые направления их применения, например, для изготовления заменителей крови, для получения препаратов, предотвращающих свертывание крови и способствующих выведению радиоактивных веществ из организма. С давних времен бурые водоросли (преимущественно представители порядка *Laminariales*) употребляются человеком в пищу.

К негативным свойствам бурых водорослей относится их участие вместе с другими организмами в обрастании судов, буев, а также различ-

ных гидротехнических сооружений, погруженных в воду, что ухудшает их эксплуатационные показатели.

Интенсивное использование дикорастущих морских макрофитов, в частности бурых водорослей, привело к истощению их природных запасов и поставило человечество перед необходимостью их искусственного выращивания. Поэтому в последние 30 лет значительное развитие получила аквакультура водорослей. В Норвегии и Великобритании не только успешно культивируют виды рода *Laminaria*, но и усовершенствуют технологию их производства [363]. Во Франции проводят работы по акклиматизации представителей рода *Macrocystis* [336]. Интенсивно развивается аквакультура морских водорослей в США. При этом особое внимание уделяется *Macrocystis pyrifera* [699]. В СССР проводят исследования по искусственному разведению *Laminaria saccharina* (L.) Lam. в Белом море [186]. Таким образом, выращивание морских водорослей приобретает промышленный характер и становится все более рентабельной отраслью растениеводства, несмотря на некоторые трудности экономического и экологического плана [293].

В пресных водах умеренных широт обнаружено 5 видов бурых водорослей из класса Phaeozoosporophyceae: *Bodanella lauterbornii* Zimmerm. (порядок Ectocarpales, семейство Ectocarpaceae) (рис. 18.8, 1), *Pleurocladia lacustris* A. Br. (порядок Chordariales, семейство Myrionemataceae) (рис. 18.8, 2), *Heribaudiella fluviatilis* (Aresch.) Sved. (порядок Chordariales, семейство Lithodermataceae (рис. 18.8, 3)), *Streblonema longiseta* Arnoldi (порядок Chordariales, семейство Streblonemataceae) (рис. 18.8, 4), *Sphacelaria fluviatilis* Jao (порядок Sphacelariales, семейство Sphacelariaceae) (рис. 18.8, 5).

18.1. Класс 1. Фэозооспоровые — Phaeozoosporophyceae

Водоросли разнообразной величины, формы и строения, от микроскопических многоклеточных слабо разветвленных однорядных нитей, до крупных, сложно организованных форм паренхиматозной структуры. Рост интеркалярный и апикальный. Размножение бесполое и половое. Собственно бесполое размножение осуществляется зооспорами, реже неподвижными тетраспорами и моноспорами. Вегетативное размножение происходит лишь при случайной фрагментации таллома, образовании специальных вегетативных почек либо столонов. Половой процесс изо-, гетеро- и оогамный. Большинство водорослей встречается в виде двух самостоятельных форм развития — спорофита и гаметофита или гаметоспорофита, которые могут быть сходными по внешнему виду, строению и размерам и разными, т. е. имеется изоморфная и гетероморфная смена форм развития. У примитивных форм строгая смена форм развития отсутствует.

Преимущественно морские водоросли, обитающие во всех морях земного шара. В пресных водах умеренных широт обнаружено 5 видов (см. рис. 18.8).

Класс фэозооспоровых делят на 11 порядков.

18.1.1. Порядок 1. Эктокарповые — Ectocarpales

Таллом состоит из однорядных, простых или разветвленных нитей. Рост интеркалярный. Собственно бесполое размножение осуществляется зооспорами, образующимися в одногнездных спорангиях (многогнездные вместилища могут быть как спорангиями, так и гаметапгиями), вегетативное размножение — случайной фрагментацией нитей. Половой процесс изо- или гетерогамный. Гаметофит и спорофит сходны по внешнему виду и строению.

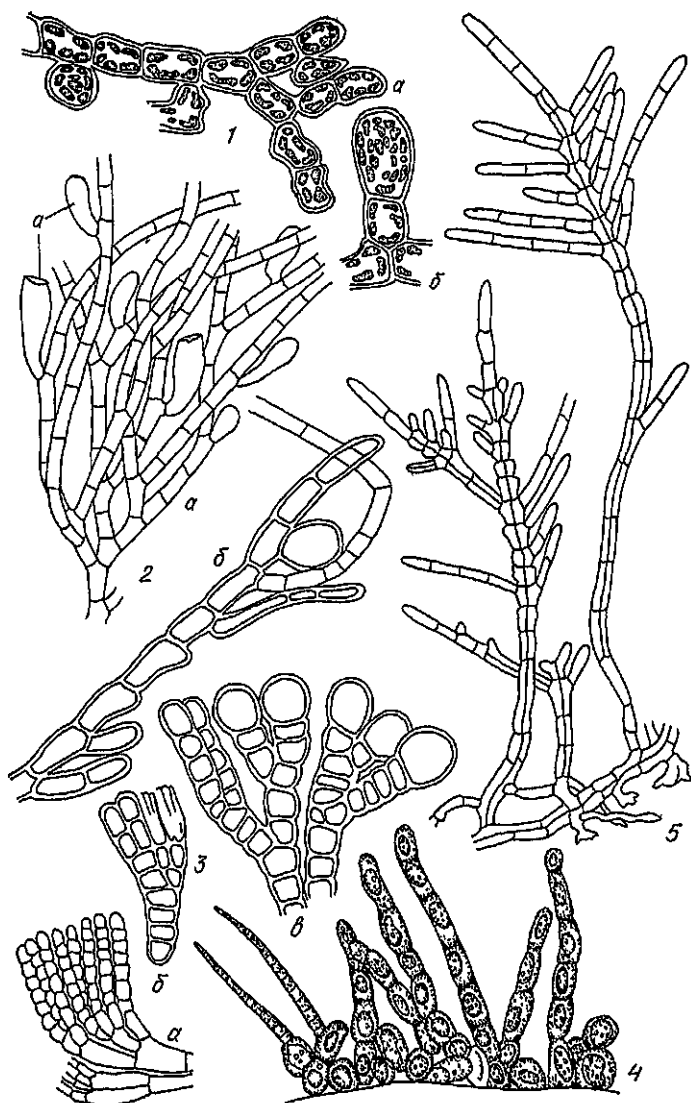


Рис. 18.8. Пресноводные бурые водоросли порядков Ectocarpales (1), Chordariales (2—4) и Sphacelariales (5):

1 — *Bodanella lauterbornii* Zimmer. (a — фрагмент таллома; б — одногнездный спорангий); 2 — *Pleurocladia lacustris* A. Br. (a, б — фрагменты таллома с одногнездными спорангиями); 3 — *Heribaudiella fluviatilis* (Aresch.) Sved. (a — восходящие нити, вырастающие из стелющихся по субстрату, б, в — нити с одногнездными спорангиями); 4 — *Streblonema longiseta* Arnoldi, общий вид таллома; 5 — *Sphacelaria fluviatilis* Jao, общий вид таллома

Встречаются во всех морях Мирового океана, особенно многочисленны в северных и субтропических морях в холодное время, обитают в литорали и сублиторали, на твердых и мягких грунтах и на более крупных водорослях, участвуют в обрастании судов.

Порядок представлен 1 семейством Ectocarpaceae (5 родов) (см. рис. 18.1).

18.1.2. Порядок 2. Тилоптеридовые — *Tilopteridales*

Таллом кустистый, с нитевидными однорядными ветвями, или в нижней части многорядными, в последнем случае побеги имеют членистый вид. Рост интеркалярный, зоны роста расположены по одной или несколько в каждом междоузлии. Ветви нередко оканчиваются волоском с интеркалярной зоной роста в основании. Органы размножения очень своеобразны. Известны крупные моноспорангии, в которых развиваются неподвижные многоядерные моноспоры, и многогнездные вместилища, полые внутри, с одним слоем гнезд по периферии, расположенные в основании ветвей. При созревании каждое гнездо открывается особым отверстием. Особенности размножения до сих пор не ясны, не исследованы и циклы развития. Вегетативное размножение широко распространено. Новые слоевища могут образовываться не только из отдельных многоклеточных частей ризоидов, но и из одиночных клеток. Морские водоросли, обитающие в сублиторали северной части Атлантического океана у берегов Европы и Америки, часто на значительной глубине.

Порядок представлен 1 семейством *Tilopteridaceae*, объединяющим несколько родов.

18.1.3. Порядок 3. Хордариевые — *Chordariales*

Талломы микроскопические и макроскопические, корковидные, пузыревидные, шнуровидные, кустистые, в основании их имеется однослойная или многослойная пластинка или разветвленные стелющиеся нити. От основания вверх отходит большое число однорядных многоклеточных нитей (при многоосевом типе строения) или одна нить (при одноосевом типе строения). Вертикальные нити дают короткие боковые выросты, которые многократно и интенсивно ветвятся, образуя слои клеток, окружающие центральный пучок вертикальных нитей или единственную центральную нить. Различия в строении талломов связаны с разным числом вертикальных нитей, их высотой и плотностью расположения. Общий признак хордариевых — строение поверхностного слоя таллома, который состоит из многоклеточных однорядных простых нитей.

Цикл развития заключается в чередовании большей частью крупного спорофита и микроскопического гаметоспорофита, однако строгая смена форм развития отсутствует. Половой процесс изогамный, редко — гетерогамный.

Из-за большого разнообразия в строении талломов хордариевые делят на 9 семейств: *Myrionemataceae* (4 рода), *Ralfsiaceae* (1 род), *Lithodermataceae* (2 рода), *Streblonemataceae* (1 род), *Elachistaceae* (2 рода), *Chordariaceae* (8 родов), *Spermatochneaceae* (2 рода), *Corynophlaeaceae* (3 рода), *Splachnidaceae* (1 род) (рис. 18.9, 1, 2).

18.1.4. Порядок 4. Диктиосифоновые — *Dictyosiphonales*

Талломы пластинчатые или кустистые, с цилиндрическими многорядными, реже однорядными ветвями. В многорядных талломах коровой слой из тесно сомкнутых клеток, плотный. Одногнездные или многогнездные вмести-

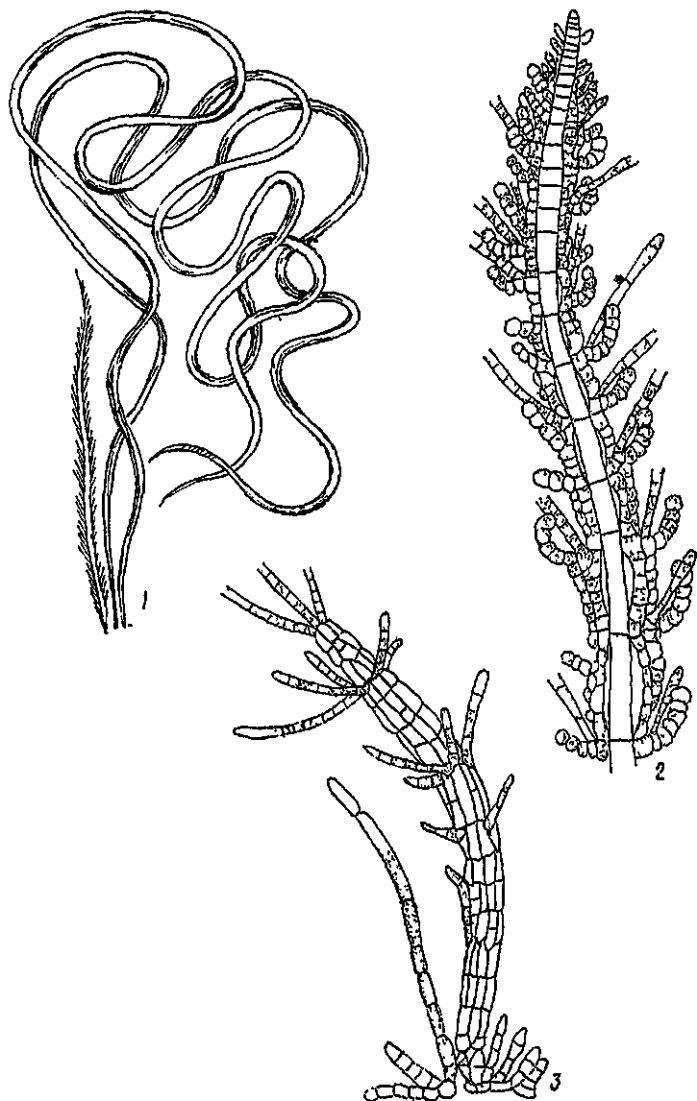


Рис. 18.9. Морские бурые водоросли порядков Laminariales (1), Chordariales (2), Scytosiphonales (3):
 1 — *Chorda filum* (L.) Lam.; 2 — *Spermatochnus paradoxus* (Roth) Kütz.; 3 — *Scytosiphon lomentaria* (Lyngb.) Link

лища развиваются на поверхности таллома. Макроскопические талломы образуют одногнездные или многогнездные вместилища или те и другие одновременно. Мейоз происходит в одногнездных спорангиях. Цикл развития диктосифонов подобен циклу развития хордариевых, характеризуется нерегулярной сменой форм развития, наличием микроскопических форм, которые могут быть гаметоспорофитами или плетизмоталлюсами, способными производить многогнездные спорангии и слоевища спорофитов в качестве выростов. Половой процесс изогамный, реже гетерогамный. Морские водоросли, распространенные во всех морях Земного шара, но особенно обильно развивающиеся в морях умеренных и приполярных широт.

Порядок объединяет 5 семейств: Punctariaceae (2 рода), Dictyosiphonaceae (2 рода); Stictyosiphonaceae (2 рода), Asperococcaceae (1 род), Striariaceae (1 род).

18.1.5. Порядок 5. Скитосифоновые — Scytosiphonales

Талломы макроскопические, разнообразной формы, в виде удлиненно-вертикальных пластинок, трубок с перетяжками, полых шаров, сетчатых пластинок и т. п. Образованы они плотно сомкнутыми клетками, мелкими и интенсивно окрашенными в поверхностных слоях, крупными бесцветными в глубине. На поверхности таллома образуются однорядные и двурядные многогнездные вместилища. У некоторых родов среди вместилищ развиваются единичные парафизы, встречаются группами и одиночно многоклеточные волоски. Макроскопические талломы считаются гаметофитами, хотя правильнее их было бы называть гаметоспорофитами. Зоонды, образующиеся во вместилищах без полового процесса или после него, вначале вырастают в короткую стелющуюся нить из удлиненных клеток, затем из нее, в зависимости от внешних условий, развиваются следующие микроскопические образования, считающиеся спорофитами: стелющийся диск с короткими вертикальными нитями и одногнездными спорангиями; корочки, несущие одногнездные спорангии; однорядные нити, дающие местами полушаровидные паренхиматозные образования, служащие местом развития одногнездных спорангиев; длинные стелющиеся нити с многогнездными и одногнездными спорангиями. Морские широко распространенные водоросли.

Порядок представлен 1 семейством Scytosiphonaceae (5 родов) (см. рис. 18.9, 3).

18.1.6. Порядок 6. Кутлериевые — Cutleriales

Талломы пластинчатые, стелющиеся, корковидные или прямостоячие, обильно разветвленные. Для представителей порядка характерен трихоталлический рост, при котором в растущих частях, по краям пластинчатого таллома или на вершинах ветвей кустистого таллома расположены многоклеточные волоски с базальной зоной роста, которая отклоняет клетки наружу, способствуя росту волосков, а также в сторону таллома, способствуя его росту. На некотором удалении от зон роста основания волосков сливаются, образуется таллом паренхиматозной структуры. В более старых его частях можно различать кору из мелких окрашенных клеток и сердцевину из крупных бесцветных клеток.

Цикл развития заключается в чередовании диплоидных спорофитов и гаплоидных гаметофитов, одинакового или разного строения. Половой процесс гетерогамный. Многогнездные гаметангии развиваются на простых или разветвленных однорядных выростах. Женские гаметы крупнее мужских. Слияние их происходит после прикрепления женской гаметы к суб-

страту. Неоплодотворенные женские гаметы способны к партеногенетическому развитию. На спорофитах образуются только одногнездные спорангии.

Порядок представлен 1 семейством Cutleriaceae (3 рода) (рис. 18.10, 1).

18.1.7. Порядок 7. Сфацеляриевые — Sphacelariales

Талломы жесткие, кустистые. Каждая ветвь оканчивается крупной апикальной клеткой, с помощью которой происходит рост таллома. Сформировавшиеся участки ветвей сложены внутри крупными бесцветными клетками, снаружи расположен один или несколько слоев мелких окрашенных клеток, содержащих много хлоропластов и физод. В толщину талломы растут двумя способами: путем активного роста и деления коровых клеток (вторичная кора) либо путем разрастания отдельных клеток коры — тонких нитей (ризоидов), которые оплетают ветвь толстым слоем (ризоидальная кора). Для талломов сфацеляриевых характерно основание в виде корковидной пластинки из нескольких слоев клеток, а также столоны — нити из нескольких рядов клеток, стелющиеся по субстрату, которые производят новые корковидные пластинки с вертикальными побегам.

Собственно бесполое размножение осуществляется зооспорами, вегетативное размножение — специальными вегетативными почками, а также столонами. Половой процесс изогамный, реже гетерогамный. Смена форм развития изоморфная.

Порядок включает 1 семейство Sphacelariaceae (4 рода) (см. рис. 18.3; 18.10, 2).

18.1.8. Порядок 8. Диктиотовые — Dictyotales

Талломы крупные, до 50 см высоты, пластинчатые, целые или рассеченные на лопасти или вильчато разветвленные в одной плоскости. Рост апикальный. Размножение бесполое и половое. Бесполое размножение — неподвижными крупными голыми тетраспорами. Тетраспорангии располагаются на поверхности таллома спорофита; образование спор в них сопровождается мейозом. Половой процесс oogамный. Гаметангии — oogонии и антеридии — образуют на поверхности таллома гаметофита плотные сорусы. Смена форм развития изоморфная. Преимущественно обитатели тропических и субтропических морей.

Порядок представлен 1 семейством Dictyotaceae, объединяющим более 20 родов (см. рис. 18.5, 1; 18.10, 3).

18.1.9. Порядок 9. Спорохновые — Sporochiales

Таллом спорофита крупный (до 0,5 м высотой), нитевидно-цилиндрический или плоский, узковетвистый, попеременно или вильчато разветвленный, иногда со средним ребром, плотный или с полостью, с пучком длинных простых окрашенных волосков на концах всех ветвей. Клетки нитей центральной части таллома крупные, бесцветные, в наружной части они мельче, интенсивно окрашены из-за большого количества дисковидных хлоропластов и физод. Рост трихоталлический. Бесполое размножение — зооспорами, развивающимися в одногнездных спорангиях, расположенных группами по поверхности всего спорофита или только в определенных местах (например, у вершины ветвей). Гаметофит микроскопический, образован однорядными разветвленными стелющимися нитями, клетки которых содержат один пристенный хлоропласт, по краям лапотно-рассеченный. Женские гаметангии имеют вид крупных расширенных клеток на концах боковых

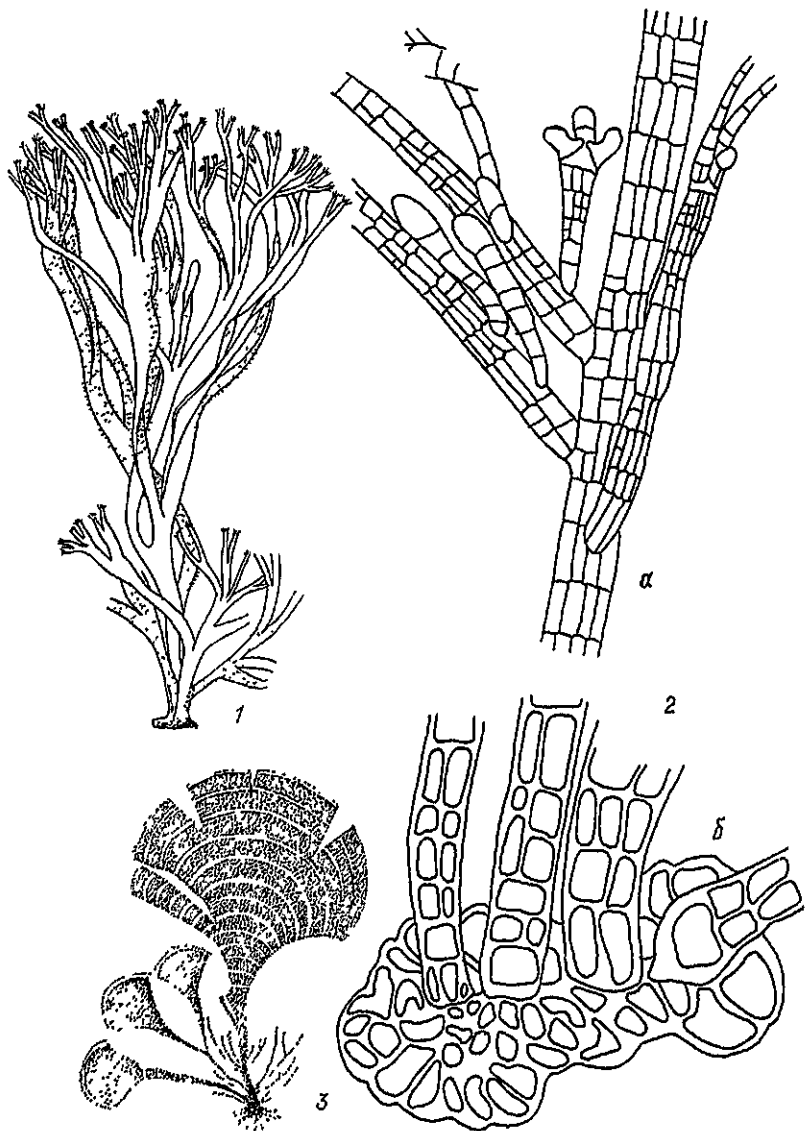


Рис. 18.10. Морские бурые водоросли порядков Cutleriales (1), Sphacelariales (2) и Dictyotales (3):

1 — *Cutleria multifida* (J. Sm.) Grév.; 2 — *Sphacelaria cirrhosa* (Roth) Ag. (а — фрагмент верхушечной части таллома, б — базальный диск с основаниями вертикальных побегов); 3 — *Padina pavonia* (L.) Gaill.

нитей; не отделяясь от гаметофита, эти клетки развиваются в спорофиты. Цикл развития не ясен, процесс оплодотворения не исследован. Большинство представителей порядка распространено в морях южного полушария, преимущественно в сублиторали и на значительной глубине.

Порядок представлен 1 семейством *Sporoghnaseae*, объединяющим несколько родов.

18.1.10. Порядок 10. Десмарестиевые — *Desmarestiales*

Таллом спорофита большей частью очень крупный (0,5—4 м высотой), обильно разветвленный, имеет вид кустов с короткими стволиками и плоскими, пластинчатыми или почти цилиндрическими ветвями. У плоских ветвей выражено продольное ребро. У пластинчатых талломов наблюдаются ветвящиеся жилки. По краям ветвей попеременно расположены короткие шипики, направленные под углом вверх. Талломы одноосевые. Осевая нить состоит из ряда крупных клеток, поперечные перегородки которых имеют по 4—5 групп мелких пор. Периодически некоторые клетки осевой нити дают однорядные выросты, направленные под углом вверх. Эти выросты превращаются в боковые ветви ограниченного роста, которые сохраняются в виде шипиков по краям таллома. Клетки осевой нити дают выросты, превращающиеся в клеточные нити, обрастающие осевую нить таллома. Клетки таких нитей делятся в разных плоскостях, в результате образуется таллом одноосевого типа псевдопаренхиматозной структуры. На спорофите развиваются одногнездные спорангии. Гаметофит микроскопический, состоит из однорядных стелющихся нитей. Половой процесс оогамный. Имеется регулярная гетероморфная смена форм развития. Водоросли широко распространены во внетропических морях северного и южного полушарий.

К порядку относятся 2 семейства: *Desmarestiaceae* (1 род), *Arthrocladiaeae* (1 род).

18.1.11. Порядок 11. Ламинариевые — *Laminariales*

Спорофиты нередко достигают 20—50 м. Таллом паренхиматозной структуры, имеет одну или несколько пластин, расположенных на простом или разветвленном стволе, прикрепляется к грунту диском или разветвленными ризоидами. Внутри пластин и ствола можно различить меристодерму и кору, промежуточный слой и сердцевину (см. рис. 18.2). У одних видов сердцевина состоит из плотно сомкнутых рядов цилиндрических нешироких клеток с оболочками обычной толщины и рядов широких клеток с толстыми боковыми стенками, у других — образована неплотно расположенными клеточными нитями. Одни нити идут от клеток промежуточного слоя поперек таллома, другие — трубчатые нити — ориентированы вдоль оси таллома, клетки их очень длинные, узкие, расширяющиеся воронкообразно только у поперечных перегородок — ситовидных пластин, в которых находятся поры. В краевой части сердцевины крупных ламинариевых водорослей (*Macrocystis* Ag., *Nereocystis* Post. et Rupr.) среди тонких нитей, располагаются крупноклеточные ситовидные трубки. В коре и промежуточном слое многих ламинариевых водорослей есть слизистые каналы. Для представителей семейства *Alariaceae* характерно присутствие в поверхностном слое пластин крупных *гладулярных клеток*, наполненных фукозаном. В талломах спорофитов есть две интеркалярные зоны роста — в основании пластины и на вершине ствола.

Спорофиты образуют органы бесполого размножения одного типа — одноклеточные одногнездные спорангии, развивающиеся на поверхности слоевища среди одноклеточных булавовидных парафиз. Гаметофиты много-

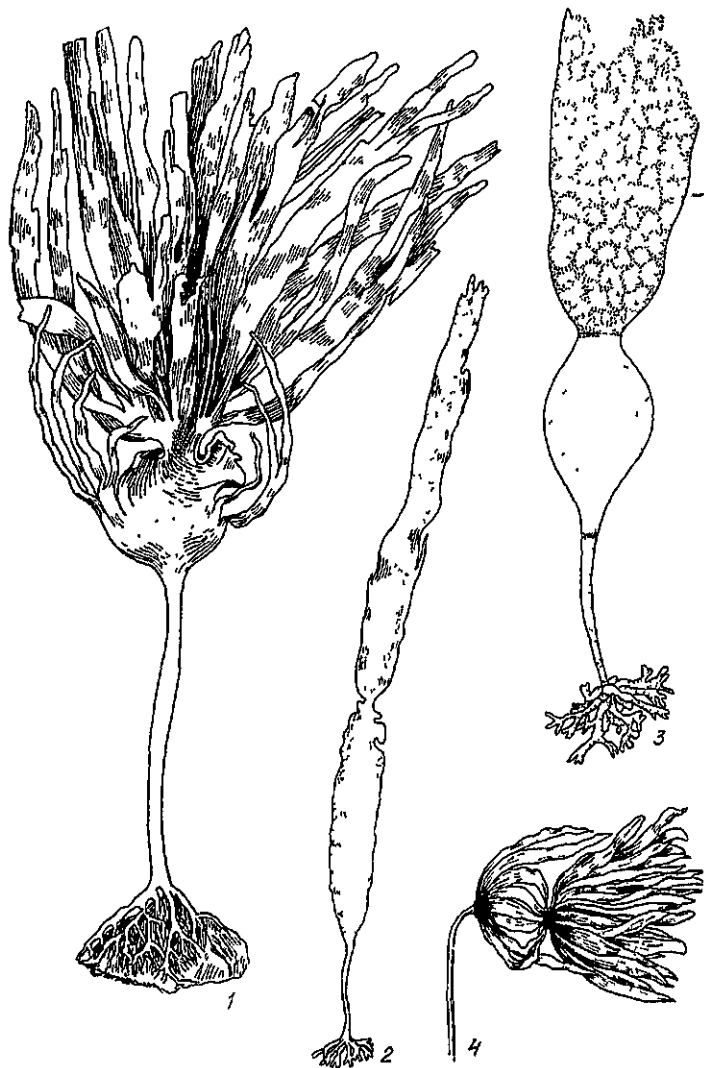


Рис. 18.11. Морские бурые водоросли порядка Laminariales:
 1 — *Laminaria cloustonii* Edm.; 2 — *L. saccharina* (L.) Lam.; 3 — *L. sinclairii*;
 4 — *L. digitata* (L.) Lam.

клеточные, в виде однорядных разветвленных нитей. Женские гаметофиты могут быть одноклеточными, мужские мельче женских и сильнее разветвлены. Половой процесс — оогамия. Большинство ламинариевых — многолетние растения. Обитают в холодных водах северного и южного полушарий.

Порядок включает 6 семейств: Phyllariaceae (2 рода), Chordaceae (1 род), Laminariaceae (7 родов), Arthrothamnaceae (1 род), Lessoniaceae (несколько родов с очень крупными талломами), Alariaceae (3 рода) (рис. 18.11; 18.12).

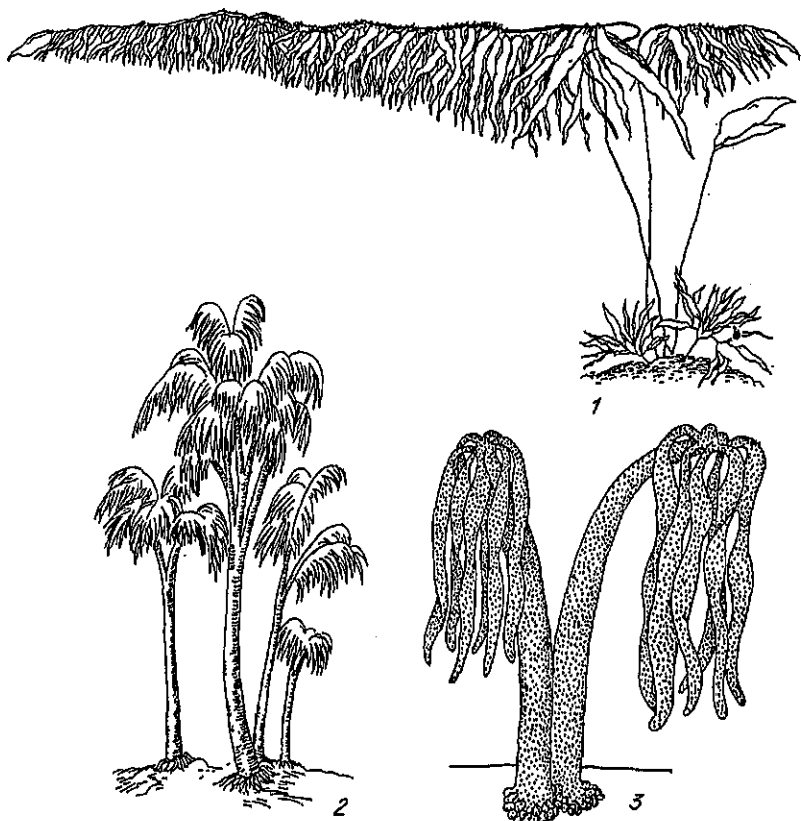


Рис. 18.12. Морские бурые водоросли порядка Laminariales:
 1 — *Macrocyctis* sp.; 2 — *Lessonia* sp.; 3 — *Postelsia* sp.

18.2. Класс 2. Циклоспоровые — Cyclosporophyceae

Таллом крупный, дифференцирован на меристодерму, кору, промежуточный слой и сердцевину. Трубочатые нити, ситовидные трубки, слизистые каналы и glandулярные клетки отсутствуют. Сердцевина образована рыхло и плотно расположенными клеточными нитями.

Основные отличительные особенности циклоспоровых связаны с их циклом развития и размножения. У них отсутствуют две самостоятельно растущие формы развития, гаметангии развиваются в концептакулах на слое клеток, возникающем из одной клетки (инициальной клетки концептакула), называемой *проспорой*, мейоз происходит при образовании гамет. У всех представителей, за исключением семейства *Ascoseigaceae*, половой процесс oogамный. Все циклоспоровые — морские водоросли.

Класс делят на 3 порядка.

18.2.1. Порядок 1. Аскозейровые — *Ascoseirales*

Таллом крупный, 1—2 м высотой, состоит из диска для прикрепления к субстрату, ствола и клиновидной пластины, расширяющейся кверху и заканчивающейся множеством лопастей. Ствол может быть вильчато разветвленным с пластинками на конце. В сердцевине, кроме обычных тонких нитей, находятся характерные для представителей этого порядка толстые прямые нити (проводящие трубки), состоящие из длинных клеток большого диаметра, набитых темно-бурым зернистым содержимым. У других водорослей такие образования неизвестны. Концептакулы расположены внутри таллома на границе промежуточного слоя и сердцевины, с поверхностью таллома их полости сообщаются узким и длинным каналом. Гаметофиты имеют вид длинных однорядных нитей, верхние клетки которых превращаются в гаметангии, содержащие по 8 гамет. Обитают в прибрежье субарктических и субантарктических островов.

Порядок включает 1 семейство *Ascoseiraceae* (1 род).

18.2.2. Порядок 2. Дурвиллеевые — *Durvilleales*

Таллом пластинчатый с лопастными выростами. Верхушки выростов узкие, тонкие, клетки в них расположены плотно; меристодерма состоит из одного ряда клеток. По мере удаления от вершины клетки меристодермы растут и делятся горизонтальными перегородками и меристодерма оказывается состоящей из клеточных нитей, непрерывно растущих и ветвящихся. Проспору, дающие гаметофиты, закладываются в тех местах, где нити меристодермы состоят не менее чем из 5—6 клеток. Они образуются в основании нитей из верхушечных клеток боковых выростов. Полностью сформировавшаяся проспора окружена толстой слизистой оболочкой. После дробления проспору образуется однослойная горизонтальная четырехклеточная пластинка. Нити меристодермы, расположенные рядом, дают дополнительные боковые выросты, которые, разрастаясь и переплетаясь, образуют вокруг проспору, а в дальнейшем и вокруг молодого гаметофита, защитную ткань. Гаметофит по мере роста занимает все большую площадь, нити меристодермы раздвигаются при этом в стороны, образуя канал между полностью концептакула и внешней средой. Встречаются в холодных морях южного полушария.

Порядок включает 1 семейство *Durvilleaceae* (1 род).

18.2.3. Порядок 3. Фукусовые — *Fucales*

Таллом довольно крупный, разнообразной формы, сложного морфологического и анатомического строения, расчленяется на основную, цилиндрическую или пластинчато-лентовидную часть, обычно короткой стволки и конусовидную или дисковидную подошву. Основная часть таллома чаще всего сильно разветвленная или расчлененная, кожистая или мясистая, на пластинчатых частях таллома обычно есть продольное ребро. На талломах ряда видов встречаются *криптостомы*, *цекостомы* и нередко *воздушные пузыри*. Рост апикальный посредством деления 1—8 особых апикальных клеток. Органы размножения развиваются в концептакулах, разбросанных по всему таллому или сконцентрированных в определенных местах, — в рецептакулах. Концептакулы возникают в результате обрастания гаметофитов тканями спорофита. Обитают во всех морях от Арктики до Антарктики, кроме Каспийского и Аральского.

Порядок представлен 6 семействами: *Hormosiraceae* (1 род), *Nothelaceae* (1 род), *Himantaliaceae* (1 род), *Fucaceae* (3 рода), *Cystoseiraceae* (3 рода), *Sargassaceae* (3 рода) (рис. 18.13, 1—3; см. рис. 18.6, 1).

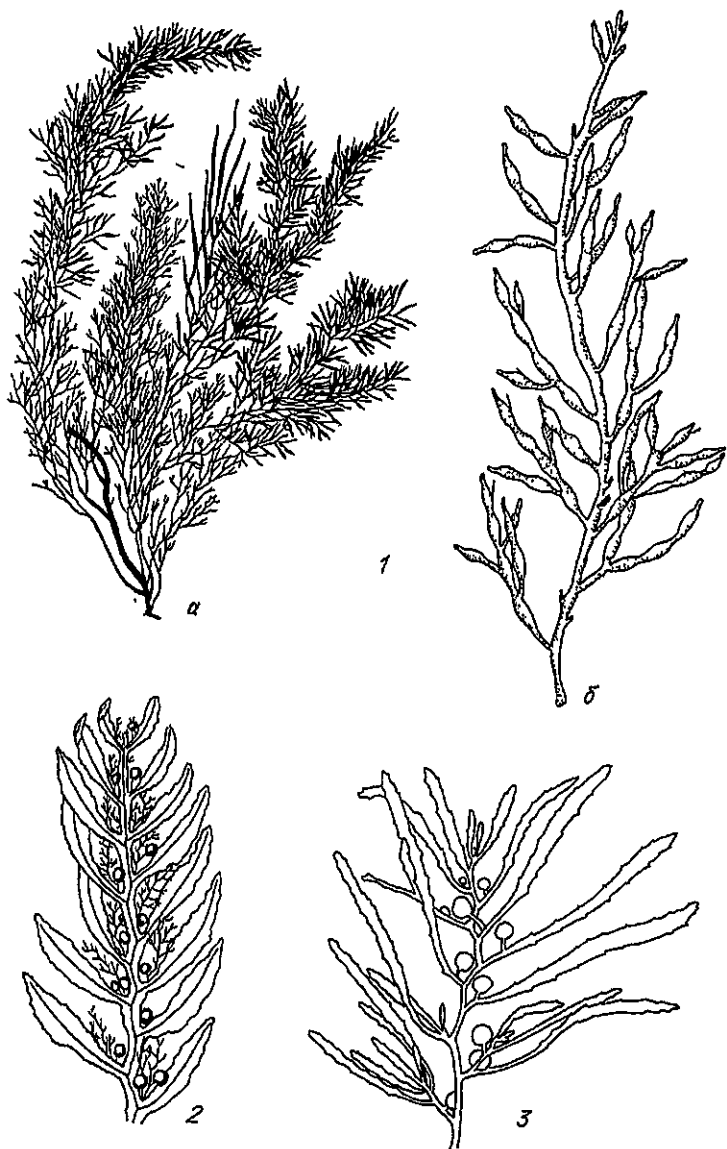


Рис. 18.13. Морские бурые водоросли порядка Fucales:
 1 — *Suctoseira barbata* (Good. et Wood.) Ag. (а — общий вид, б — фрагмент ветви); 2 — *Sargassum peronii* (Mert.); Ag.; 3 — *S. natans* L.

19. ОТДЕЛ 10. ЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРОСЛИ — CHLOROPHYTA (CHLOROPHYCOPHYTA, CHLOROPHYCEAE, CHLOROBIONTA, VIRIDIPLANTAE)

19.1. Общая характеристика

Отдел объединяет свыше 20 000 видов микро- и макроскопических эукариотических водорослей, по окраске напоминающих высшие растения. Мельчайшие (например, *Micromonas pusilla* (Butch.) Manton et Parke) граничат по размерам с бактериальными клетками, не превышая нескольких микрометров в диаметре, наиболее крупные — харовые — достигают 2 м в высоту. Представлены одноклеточные, колониальные (в т. ч. ценобиальные), многоклеточные и неклеточные и н д и в и д ы, активно подвижные и неподвижные, прикрепленные и свободноживущие, а также все типы структуры вегетативного тела от монадного до паренхиматозного, исключая амебонидный (рис. 19.1).

Строение к л е т к и и клеточные покровы разнообразны. У некоторых клетки окружены лишь плазмалеммой (*Quadrachloris* Fott), у других снабжены дополнительными образованиями в виде субмикроскопических чешуек (*Prasinophyceae* Chad.) или структур, напоминающих перипласт [279]. Такие клетки метаболичны. У большинства зеленых водорослей образуются клеточные оболочки, сохраняющие более или менее постоянную форму клеток. В световом микроскопе в оболочке многих зеленых водорослей видны два слоя — внутренний, более плотный, обычно целлюлозный и наружный, пектиновый. Клеточная оболочка *Haematococcus* C. A. Ag. по данным электронной микроскопии, состоит из четырех слоев, *Chlamydomonas reinhardtii* Dang. — из семи, *Pleurotaenium nodosum* (Bailey) Lund — из многочисленных слоев. Она представлена аморфным матриксом и погруженными в него микрофибриллами целлюлозной природы, количество и ориентация которых меняются от слоя к слою.

Клеточная оболочка может составлять до 39,2 % сухой массы клетки (*Hydrodictyon* Roth); 7,2 % этого количества приходится на жиры, остальное — на белки и углеводы. Целлюлоза — основной компонент клеточной оболочки большинства зеленых водорослей. Однако у *Chlamydomonas* Ehr. она отсутствует; в состав клеточных оболочек у этого рода входит гликопротеин. Протеин в оболочках других зеленых водорослей составляет 10—69 % их массы. У *Prasinophyceae* оболочки состоят из пектина, галактозы и арабинозы. Основную часть клеточных оболочек *Pleurotaenium* Näg. составляют глюкоза, галактоза, ксилоза, арабиноза, глюкоуроновая и галактуроновая кислоты. У *Bryopsidales* оболочки состоят из маннанов и ксиланов, причем у спорофитов преобладает маннан, у гаметофитов — ксилан и целлюлоза. В клеточных оболочках *Chara* L., *Pediastrum* Meyen, *Chlorella* Beijer., помимо внутреннего целлюлозного, обнаружен спорополлениновый слой, состоящий из окисленных полимеров каротина и (или) каротиноидных эфиров, которые входят в состав клеточных оболочек спор и пыльцы высших растений. Попытки обобщения данных о химическом составе клеточных оболочек и использования их в систематических целях затрудняются недостаточной изученностью зеленых водорослей и отсутствием необходимого количества сравнительного материала [385, 393].

Оболочки могут быть инкрустированы солями железа (*Phacotaceae*) или кальция (*Charophyceae*, *Bryopsidales*). У видов рода *Oedogonium* Link на поверхности оболочки выделяется дополнительный твердый покров (*кутикула*), состоящий из кутина.

Клеточная оболочка обычно цельная, реже состоит из двух — нескольких фрагментов (*Microspora* Thur., *Desmatriactum* West, *Desmidiiales*). На поверхности оболочки нередко образуются разнообразные выросты, шипы,

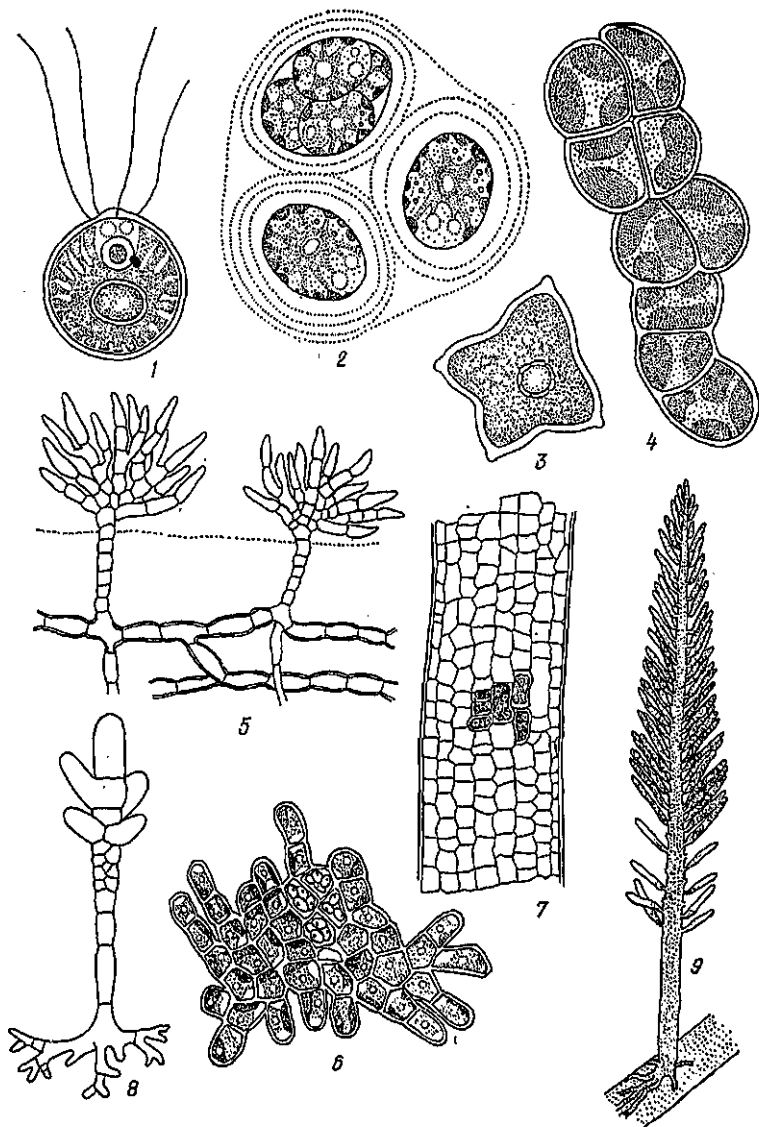
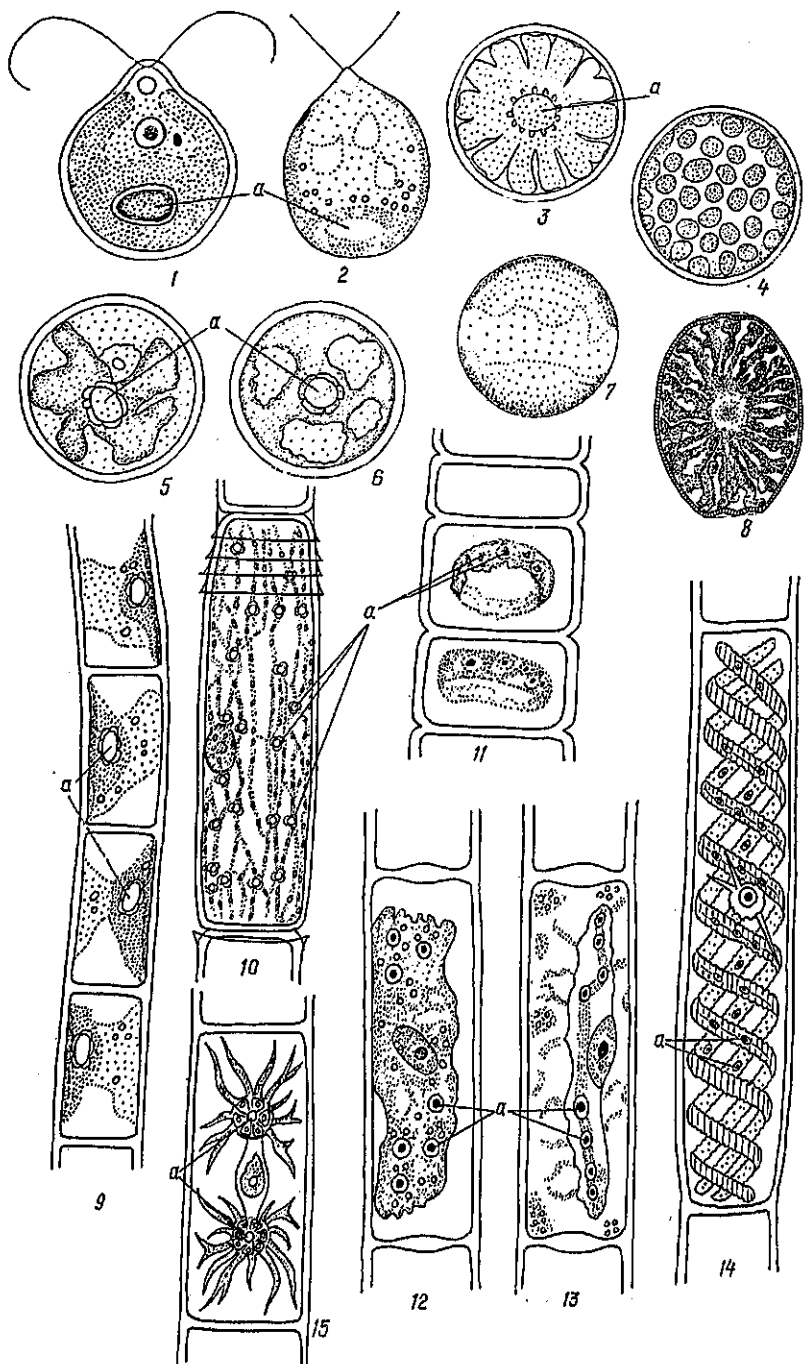


Рис. 19.1. Типы структуры вегетативного тела зеленых водорослей:

1 — монадный (*Carteria radiosa* Korsch.); 2 — гемимонадный (*Asterococcus superbus* (Clenk.) Scherff.); 3 — коккондный (*Tetraëdron minimum* (A. Br.) Hansg.); 4 — нитчатый (*Pleurochloris vulgaris* Menegh.); 5 — разноразветвленный (*Fritschella tuberosa* Iyengar); 6 — псевдопаренхиматозный (*Protoderma viride* Kütz.); 7 — паренхиматозный (*Enteromorpha pillifera* Kütz.); 8 — сифонокладальный (*Siphonocladus pusillus* (Kütz.) Hauck.); 9 — сифональный (*Bryopsis* Lamour.)



щетинок, гранулы, бородавки (см. рис. 19.17), 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 воздействием ферментов (вторичные поры). Диаметр пор у Desmidiaceae 12—20 нм. У некоторых колониальных (*Volvox L.*, *Pediastrum*) и многоклеточных (*Ulotrichales*, *Oedogoniales*) зеленых водорослей через поры связь между соседними клетками осуществляется посредством плазмодесм, у других — через поры выделяется слизь, способствующая образованию колоний (*Hormotila Borzi*, *Palmodictyon Kütz.*) или активному перемещению организма в пространстве (*Closterium Nitzsch.*). У некоторых представителей порядка *Volvocales* слизь окружает протопласт внутри клеточной оболочки (*Haematococcus C. A. Ag.*). Нередко слизь возникает вследствие ослизнения клеточных оболочек (*Botryococcus Kütz.*). Образование слизистых капсул вокруг клеток свойственно конъюгатам. Иногда (*Chlamydomonas*, *Ulothrix Kütz.*) при неблагоприятных условиях наблюдается временное ослизнение клеточных оболочек и переход в пальмелловидное состояние.

У некоторых *Prasinophyceae* обнаружены стрекательные структуры, напоминающие эвжектосомы криптоноад.

Клетки содержат от одного (*Chlamydomonas*) до нескольких сотен (*Cladophora Kütz.*) ядер; размеры их колеблются от одного (*Chlorella*, *Chlorococcum Menegh.*, *Oocystis Näg.*) до 45 мкм (*Bryopsis halimoniae Berth.*), форма обычно шаровидная или линзовидная. В нуклеоплазме от 1 до 100 (*Micrasterias thomasi* Arch.) ядрышек; число, форма и размеры их изменяются на протяжении клеточного цикла. Многообразие интерфазных ядер проявляется в соотношении объема ядрышка и нуклеоплазмы, степени спирализации хромосом. Наряду с типичными картинами митоза выявлены разнообразные отклонения, связанные с разной степенью выраженности веретена деления, наличием или отсутствием центриолей, поведением ядерной оболочки и ядрышка, микротрубочек веретена. Иногда наблюдается внутриядерный митоз. В ядрах *Spirogyra Link* ядрышки во время митоза диспергируют, маскируя их содержимое [279, 391]. У зеленых водорослей наблюдается значительно большее разнообразие картин митоза по сравнению с высшими растениями [278].

Хлоропласты разнообразны по форме, размерам, положению в клетке. Их количество варьирует от одного (многие виды *Chlamydomonas*) до нескольких десятков (*Sphaeroplea Ag.*) или сотен (*Cladophora*) в клетке. По форме различают чашевидные, пластинчатые, корытовидные, лентовидные, дисковидные, сетчатые, губчатые, звездчатые хлоропласты, по положению — пристенные и осевые (центральные) (рис. 19.2). Хлоропласты окружены двухмембранной оболочкой, не связанной с каналом эндоплазматиче-

Рис. 19.2. Хлоропласты зеленых водорослей:

1 — чашевидный с базальным пиреноидом (*Chlamydomonas proboscigera* Korsch.); 2 — чашевидный перфорированный с базальным пиреноидом (*Dunaliella salina* Massjuk); 3 — звездчатый, осевой с центральным пиреноидом (*Radiosphaera dissecta* (Korsch.) Starr); 4 — пристенные дисковидные без пиреноидов (*Bracteacoccus* sp.); 5 — асимметрично звездчатый, осевой с центральным пиреноидом (*Axyllosphaera vegetata* Cox et Deas.); 6 — губчатый с центральным пиреноидом (*Neosporoglossium punctatum* (Arce, et Bold) Deas.); 7 — пристенный, разделенный надвое трещиной, без пиреноидов (*Lobococcus macronucleatus* (Deas.) Bourr.); 8 — радиально расположенные, лентовидные (*Oocystis gigas* Arch. var. *incrassata* W. et G. S. West sensu Skuja); 9 — пристенный полуцилиндрический с пиреноидами (*Chlorhormidium flaccidum* (Kütz.) Fott); 10 — пристенный, сетчатый с многочисленными пиреноидами (*Oedogonium crassum* (Hass.) Witttr.); 11 — кольцевидный со многими пиреноидами (*Ulothrix zonata* (Web. et Mohr.) Kütz.); 12, 13 — осевые, пластинчатые с несколькими пиреноидами (*Mougeotia* sp.); 14 — три пристенных, лентовидных, спиралевидно изогнутых хлоропласта с пиреноидами (*Spirogyra* sp.); 15 — два осевых, звездчатых хлоропласта с пиреноидами (*Zygnema* sp.); а — пиреноид

ческого ретикулума и ядерной оболочкой; тилакоиды в группах по 2—6 или в плотных стопках, напоминающих грани высших растений [391].

Хлоропласты обычно окрашены в различные оттенки зеленого цвета. Окраска обусловлена наличием хлорофиллов *a* и *b*, α -, β -, γ -, ξ -каротинов и их окисленных производных — ксантофиллов: лютеина, неоксантина, виолаксантина, зеаксантина, антраксантина. У некоторых зеленых водорослей обнаружен криптоксантин, представителям Siphonophyceae свойственны сифонейн и сифоноксантин, у Prasinophyceae выявлены микронон и ликопин, последний отмечен и у Charophyceae. 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 каротиноидов, водоросли приобретают оранжево-красную окраску (*Trentepohlia* Mart., *Dunaliella salina* Teod., *Chlamydomonas nivalis* (Bauer) Wille), отдельные представители способны накапливать вторичные каротиноиды: эхиноенон, кантаксантин, астаксантин, астацин (*Chlorococcum*, *Spongiochloris* Starr, *Dunaliella pseudosalina* Massjuk et Radch.). Подобные изменения пигментации нередко наблюдаются в покоящихся клетках — зиготах, акинетах. Способность к синтезу вторичных каротиноидов используется в таксономических целях на низших таксономических уровнях [195, 502 и др.]. У некоторых зеленых водорослей наблюдается утрата фотосинтетических пигментов (*апохлороз*) при сохранении в клетках бесцветных лейкопластов (*Polytomella* Aragao, *Tetrablepharis* Senn, *Hyalogonium* Pasch.), а иногда и утрата пластид — *апопластия* (*Polytoma* Ehr., *Hyalobrachion* Swindell, *Hyalielliella* Pasch.). Функцию хлоропластов в бесцветных клетках могут выполнять внутриклеточные симбиотические синезеленые водоросли — *цианеллы* (*Hyalocardium printzii* (Schill.) Ettl, *Gloeochoete wittrockiana* Lagerch., *Glaucocystis nostochinearum* Itz.). У Dasycladaceae наряду с хлоропластами присутствуют *амилопласты*.

Хлоропласты обычно содержат от одного до нескольких десятков (*Draparnaldia* Borg, *Cladophora* Kütz.) погруженных *пиреноидов*. Их число и локализация в пластиде обычно видоспецифичны. Ламеллярная система хлоропласта нередко проникает в пиреноид (*Pyrarnimonas* Schmarida, *Cosmarium* Corda, *Mougeotia* Ag.), у иных (*Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Bréb., *Oedogonium cardiacum* Witttr., *Chlamydomonas chlamydogama* Bold) пиреноиды лишены ламеллярной системы. Попытки связать особенности тонкого строения пиреноида с систематическим положением объекта пока не увенчались успехом. Только у одного рода *Ulothrix* наблюдается 8 типов пиреноидов [540]. Полагают, что пиреноид зеленых водорослей является ферментативным центром, продуцирующим энзимы, полимеризующие молекулы глюкозы¹ в *крахмал* — основной продукт ассимиляции зеленых водорослей². Крахмал образует вокруг пиреноида сплошную или состоящую из отдельных зерен обкладку. Наличие светопреломляющей крахмальной обкладки облегчает обнаружение пиреноида. Пиреноиды

¹ Основные ассимилянты зеленых водорослей — глюкоза, фруктоза и сахароза. Prasinophyceae синтезируют маннитол и глюкозоманнитол, для аэрофитных водорослей (*Trentepohlia* Mart. и др.) характерны сахарные спирты.

² Крахмал зеленых водорослей (α -1, 4-глюкан), как и у высших растений, состоит из амилозы и амилопектина (в различных пропорциях). Лишь у Dasycladaceae вместо крахмала откладывается *инулин* и близкие *полифруктозиды*. Кроме крахмала зеленые водоросли могут накапливать *масло*, иногда в большом количестве, маскирующем наличие крахмала (*Botrydium braunii* Kütz.). Гипергалобная водоросль *Dunaliella salina* Teod. в больших количествах синтезирует *глицерин*.

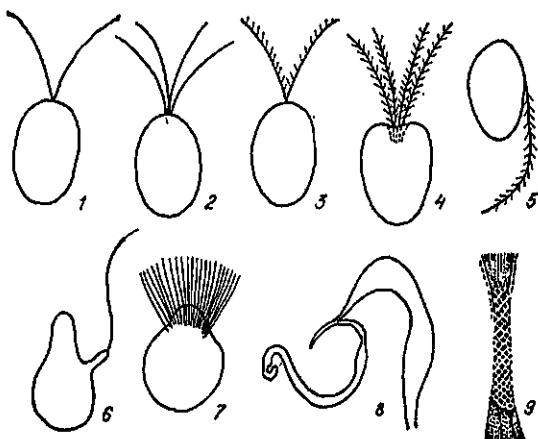


Рис. 19.3. Жгутики зеленых водорослей:

1 — *Chlamydomonas* Ehr.; 2 — *Carteria* Dies.; 3 — *Haematococcus* C. A. Ag.; 4 — *Tetraselmis* Stein; 5 — *Pedinomonas* Korsch.; 6 — *Micromonas* Manion et Parke; 7 — *Oedogonium* Link (зооспоры, андроспоры, антерозонды); 8 — *Chara* (Vaill.) L. (антерозонды); 9 — субмикроскопические чешуйки на жгутике антерозонда *Chara* (Vaill.) L.

некоторых зеленых водорослей (*Monoraphidium mirabile* (W. et G. S. West) Pankow, *Kirchneriella* Schmidle, *Ankistrodesmus* Corda) лишены крахмальной обкладки, и выявить их гораздо труднее.

Крахмал может откладываться вне связи с пиреноидом; локализация его в клетках зеленых водорослей, как и высших растений, строго приурочена к пластидам. Лишь у *Dasycladaceae* запасные полисахариды могут откладываться за пределами пластид. Пиреноиды воспроизводятся делением надвое или фрагментацией. Обычно деление их по времени совпадает с завершением митоза, делением пластид и клетки, хотя не исключены отклонения. При спорогенезе наблюдается новообразование пиреноидов, которому предшествует исчезновение старого пиреноида.

У монадных форм и стадий зеленых водорослей, а также у некоторых гемимонадных, филогенетически связанных с монадными предками, имеется стигма, являющаяся частью хлоропласта. *Стигма* в виде небольшого красного пятна расположена в передней части клетки, реже медиально. Она состоит из одного — нескольких слоев пигментированных глобул, расположенных у поверхности хлоропласта, прилегающей к поверхностным покровам клетки, и разделенных тилакоидами (см. рис. 1.34). У *Chlamydomonas* Ehr. стигма состоит из 15—45 электронно-плотных гранул 75—100 нм каждая, которые тесно прилегают друг к другу, образуя один слой. Место фоторецептора в клетках зеленых водорослей с точностью не установлено. В настоящее время считают, что функцию фоторецепции выполняет участок наружной мембраны хлоропластной оболочки или плазмалеммы, прилегающий к стигме и отличающийся от соседних участков мембраны, стигме же отводят вспомогательную роль в фоторецепции. В пользу этого свидетельствует способность к фототоптаксису некоторых монадных форм и стадий зеленых водорослей, лишенных стигмы (зооспоры *Chlorhormidium flaccidum* (Kütz.) Fott, мужские гаметы *Bryopsis hypnoides* Lamour., мутанты *Chlamydomonas* Ehr.).

Монадные формы и стадии обычно снабжены 2—4 изоморфными (акро-нематическими), изоконными, изодинамическими *жгутиками* (*Dunaliella* Teod., *Chlamydomonas*, *Carteria* Dies.) (рис. 19.3). Количество жгутиков

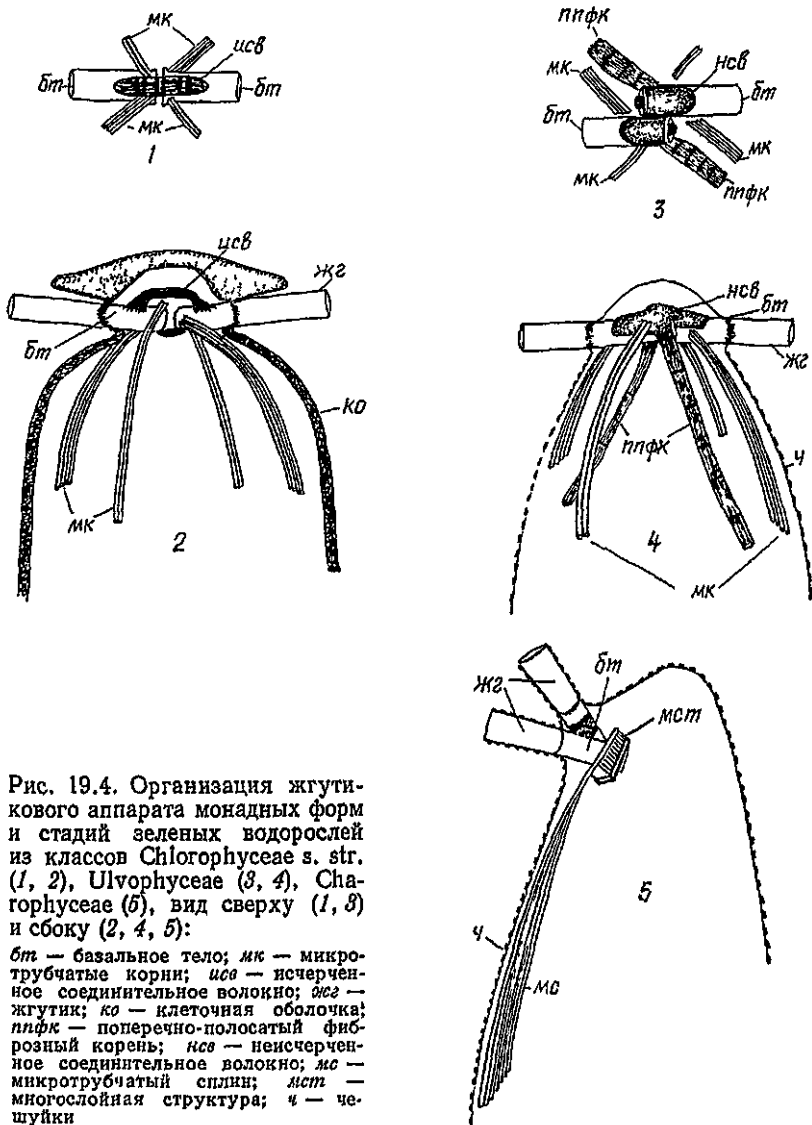


Рис. 19.4. Организация жгутикового аппарата монадных форм и стадий зеленых водорослей из классов Chlorophyceae s. str. (1, 2), Ulvophyceae (3, 4), Charophyceae (5), вид сверху (1, 3) и сбоку (2, 4, 5):

бт — базальное тело; мк — микротрубчатые корни; исв — исчерченное соединительное волокно; жг — жгутик; ко — клеточная оболочка; ппфк — поперечно-полосатый фиброзный корень; нсв — неисчерченное соединительное волокно; мс — микротрубчатый спин; мст — многослойная структура; ч — чешуйки

может варьировать от одного (*Pedinomonas* Korsch.) до многих (монадные стадии *Oedogonium*, зооспоры *Derbesia* Sol.). Наряду с гладкими акроне-матическими наблюдаются плевронематические жгутики, покрытые одним (*Haematococcus*) или большим количеством рядов *мастигонем* (*Tetraselmis* Stein, *Pedinomonas* Korsch.). Жгутики *Prasinophyceae* и *Charophyceae* покрыты субмикроскопическими чешуйками. У *Nephroselmis* Stein и *Trichloris* Scherff. et Pasch. жгутики гетероконтные и гетеродинамические. Жгутики прикрепляются апикально, реже субапикально к морфологически переднему концу клетки, который не всегда соответствует переднему по ходу

движения концу клетки. Иногда жгутики выходят из апикальной *жгутиковой ямки* (Tetraselmis) (рис. 19.3, 4) или субапикального желобковидного углубления. *Аксонема* жгутиков имеет типичное для эукариот расположение микротрубочек (структура «9 + 2»). В месте погружения жгутиков в клетку периферические дуплеты микротрубочек замещаются триплетами, образующими *базальные тела*. В переходной зоне жгутика имеется комплекс структур, соединяющих дуплеты микротрубочек, которые в поперечном сечении образуют звездчатую фигуру. Базальные тела располагаются под углом 90 или 180°. Они соединены поперечно исчерченной или неисчерченной перемышкой (рис. 19.4). С базальными телами связаны три типа структур: *корни*, *ризопласты* и *многослойные структуры*, расположенные в цитоплазме (см. рис. 19.4). Корни имеют микротрубочатую, ризопласт — микрофибрилярную, поперечно полосатую структуру. Ризопласт может быть связан с ядром. Многослойная структура, обнаруженная, например, у Charophyceae, Coleochaete Bréb. — сложно организованная группа микротрубочек, расположенных вблизи от базальных тел; она напоминает таковую в подвижных репродуктивных клетках некоторых высших растений. От многослойной структуры отходит *унилатеральный микротрубочатый корень* (см. рис. 19.4).

У основания жгутиков монадных форм и стадий находятся *диктиосомы* (*аппарат Гольджи*). В неподвижных клетках диктиосомы обычно располагаются вокруг ядра; у Bryopsidales — преимущественно в меристоплазме. В клетках Pediastrum Meyen, Tetracystis Brown et Bold, Chlorella они заключены в выросты наружной мембраны ядерной оболочки — *амплексы*. Размеры диктиосом колеблются от 0,7 (Spirogyra) до 20 мкм (Cladophora). Число цистерн в диктиосоме у Cosmarium и Closterium 8—12, у Oocystis 12—16. Диктиосомы участвуют в синтезе клеточных покровов, в секреторной деятельности клетки, возможно, в образовании лизосом.

Число *митохондрий* в клетках колеблется от одной (Chlorella, Chlamydomonas postigata Korsch.) до нескольких и может изменяться в онтогенезе. Размеры митохондрий варьируют в пределах одного растения, иногда достигая больших значений (Bryopsis Lamour.). Митохондрии зеленых водорослей имеют пластинчатые кристы. Являясь источником энергии, митохондрии располагаются в активных центрах клетки.

Разветвленная система канальцев *эндоплазматического ретикулома* располагается в клетках неравномерно, концентрируясь возле стигмы (Volvox) или вокруг хлоропласта и диктиосом (Closterium littorale Gay), на периферии клетки, вдоль плазмалеммы (Fritschella Iyengar, Chlorella), либо вокруг ядра, образуя дополнительную *перинуклеарную оболочку* (Hydrodictyon, Kirchneriella, Tetraëdron Kütz.). Установлена связь эндоплазматического ретикулома с комплексом Гольджи, митохондриями и хлоропластом, иногда наблюдается контакт с наружной мембраной в ядерной оболочке. У водорослей монадной и гемимонадной структуры наблюдаются *сократительные вакуоли*, число и распределение которых в клетке видоспецифичны, у остальных — вакуоли с клеточным соком (*тонопласт*), нередко занимающие в клетке центральное положение (Spirogyra). В цитоплазме обнаружены лизосомы, пероксисомы, сферосомы, ирисовые тела, ломасомы, а также система микротрубочек, существенно не отличающаяся от таковой у представителей других отделов.

В зависимости от степени согласованности процессов митоза и цитокинеза наблюдается последовательное (в вегетативных клетках Chlamydomonas Ehr., Ulothrix Kütz., Spirogyra Link), одновременное (обычно в спорангиях, гаметангиях) и сегментационное (в вегетативных клетках Siphonocladales) *клеточное деление* (рис. 19.5). Цитокинез осуществляется перетяжкой (кольцевой бороздой) или с помощью клеточной пластинки, формирование которой происходит по типу фико- или фрагмопласта (рис. 19.6). Деление с помощью фрагмопластоподобных структур, напоминающих

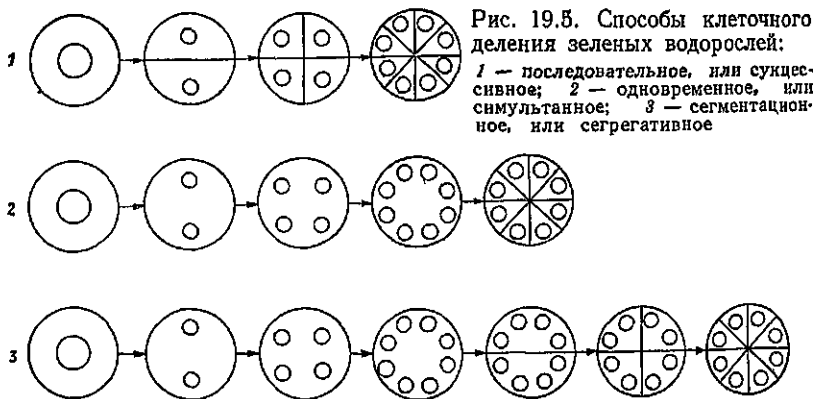


Рис. 19.5. Способы клеточного деления зеленых водорослей:
 1 — последовательное, или сукцессивное; 2 — одновременное, или симультанное; 3 — сегментационное, или сегрегативное

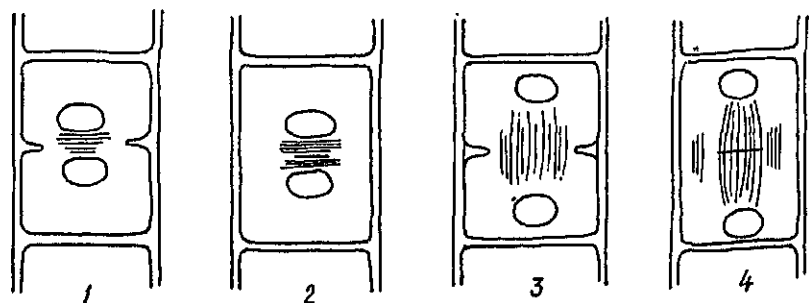


Рис. 19.6. Способы деления клеток зеленых водорослей:

1, 2 — веретено деления отсутствует, ядра сближены (1 — деление кольцевой бороздой с участием фикопласта; 2 — деление с помощью клеточной пластинки, образующейся по типу фикопласта), 3, 4 — веретено деления сохраняется, ядра отдалены друг от друга (3 — деление кольцевой бороздой; 4 — деление с помощью клеточной пластинки, образующейся по типу фрагмопласта)

таковые высших растений (см. рис. 19.6, 4), наблюдается у *Chlorhormidium* Fott, *Coleochaete*, *Charophyceae*, рассматриваемых в качестве представителей прогрессивной линии эволюции зеленых водорослей [589, 660, 661 и др.].

Размножаются зеленые водоросли половым и бесполом путем, с помощью вегетативных и специализированных клеток. Бесполое (вегетативное) размножение у одноклеточных, лишенных клеточной оболочки, происходит делением клетки надвое (например, *Pedinomonas*, *Dunaliella*), у колониальных (неценобиальных) и многоклеточных — фрагментацией таллома (*Raciborskiella* Wisl., *Dictyosphaerium* Näg., *Botryococcus*, *Chlorhormidium*; рис. 19.7). Ценобиальные (*Volvox*, *Hydrodictyon*, *Scenedesmus* Meyen) образуют дочерние ценобии внутри клеток материнского ценобия (рис. 19.8). Многие размножаются с помощью акинет (*Pithophora* Witttr., *Chlorhormidium*; см. рис. 19.7). У *Charophyceae* из узловых клеток таллома могут возникать новые растения, отчленивающиеся от материнского, наблюдаются также специальные органы вегетативного размножения — одно- и многоклеточные корневые и стеблевые клубеньки.

Бесполое размножение с помощью специализированных клеток — спор — широко представлено у многих зеленых водорослей, нередко наряду

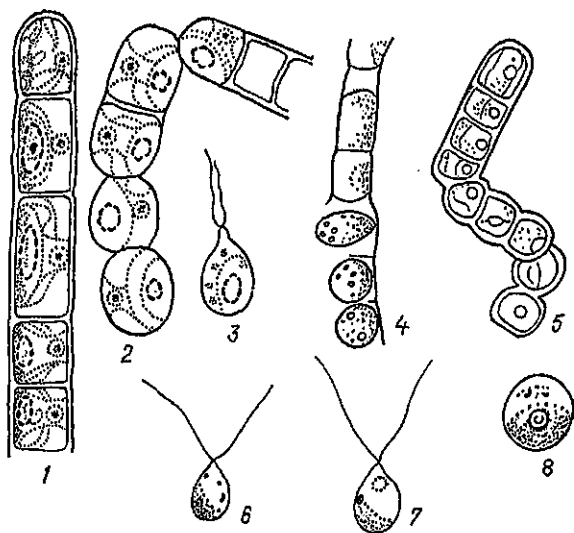


Рис. 19.7. Различные способы размножения видов рода *Chlorhormidium* Fott:

1 — участок вегетативной нити; 2 — фрагментация нити; 3 — зооспора; 4 — образование апланоспор; 5 — образование акинет; 6 — микрогамета; 7 — макрогамета; 8 — зигота

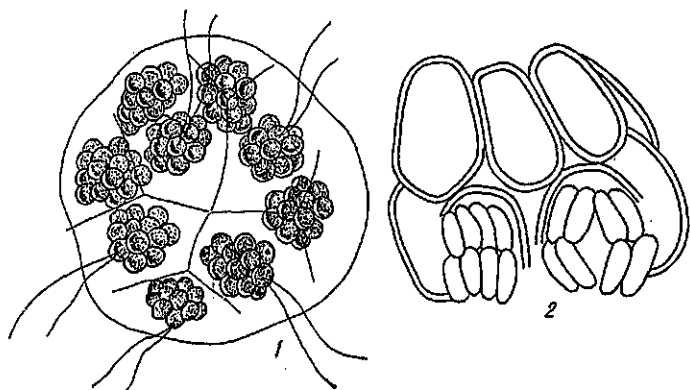
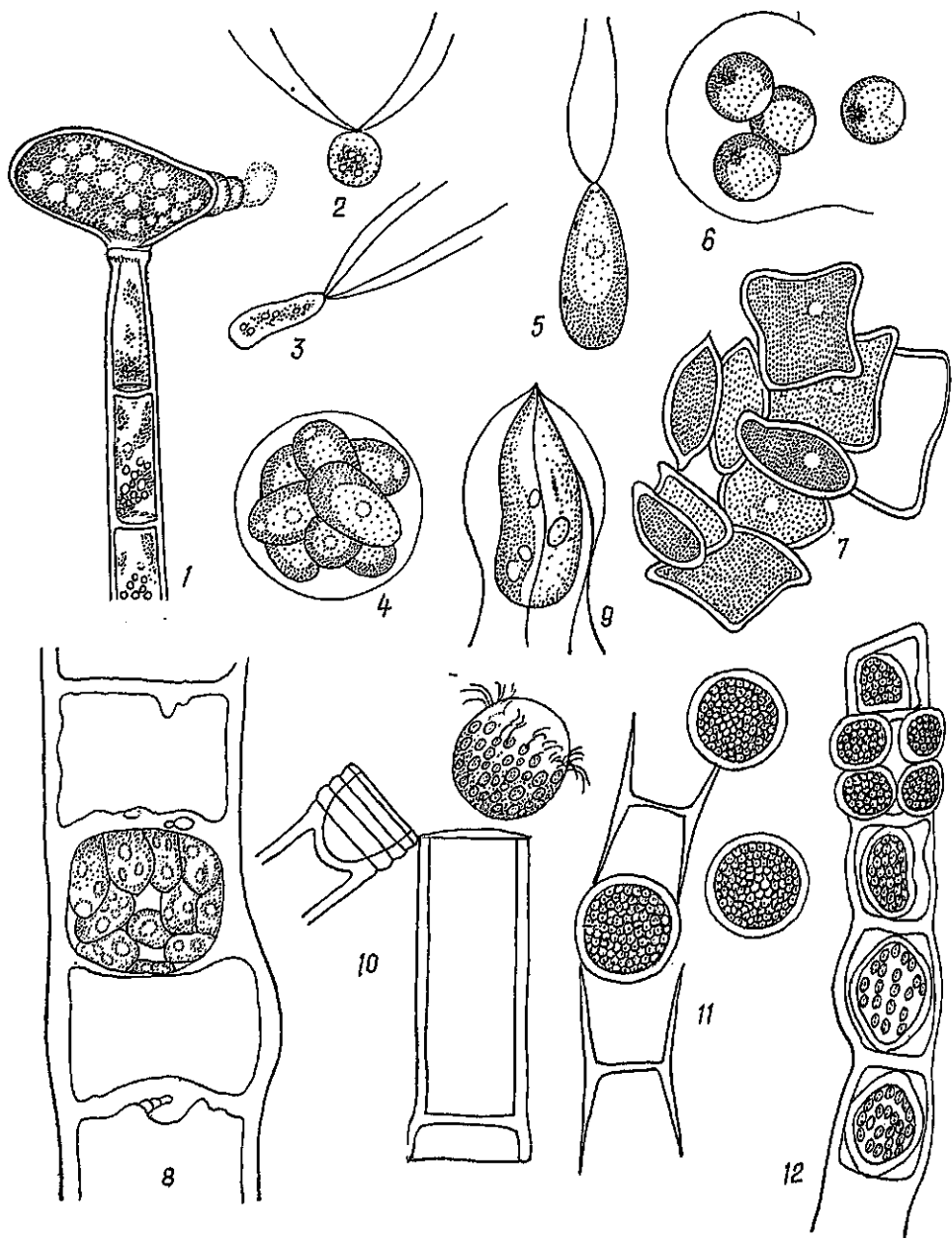


Рис. 19.8. Бесполое размножение ценобиальных зеленых водорослей: 1 — *Volvulina steinii* Playf.; 2 — *Scenedesmus obtusus* Meyen f. *alternans* (Rainsch) Comp.

с вегетативным и половым размножением (см. рис. 19.7). Иногда образование спор является единственным способом размножения (*Chlorella*), у некоторых споры отсутствуют (*Chaga*). Споры зеленых водорослей бывают подвижными (*зооспоры*) и неподвижными (*апланоспоры*) (рис. 19.9; см. рис. 19.7). Наблюдается также образование *автоспор*, *гипноспор*, *гемизооспор* и *гемиавтоспор*. Споры бывают шаровидными, яйцевидными, эллипсоидными, с клеточной оболочкой или без нее. Зооспоры обычно имеют 2 —



4 изоморфных (акронематических), изоконтных, изодинамических жгутика. У Oedogoniales и некоторых Bryopsidales зооспоры (*андроспоры*) с многочисленными жгутиками, расположенными венцом у переднего конца клетки (см. рис. 19.9, 10). Наблюдаются и другие отклонения от обычного строения жгутикового аппарата; обнаружены разные типы тонкой структуры жгутиковой корневой системы. Считают, что различия в строении спор (а также гамет) в известной мере отражают различия в строении предков соответствующих таксонов. Спорангии одноклеточные, обычно не отличающиеся от вегетативных клеток, но иногда они образуются как выросты последних, выполняя только функцию продуцирования спор. Специализированные спорангии наблюдаются у представителей семейства Trentepohliaceae (см. рис. 19.9). Количество спор в спорангиях колеблется от одной (Oedogonium) до нескольких сотен (Cladophora).

Половой процесс представлен разнообразными формами: *гологамией* (Dunaliella, Asteromonas Artary), *изогамией* (Chlamydomonas moewusii Gerloff), *гетерогамией* (Eudorina uniccoca G. Sm.) *оогамией* (Volvox), *конъюгацией* (Conjugatophyceae). Наблюдаются формы полового процесса, промежуточные между изо- и гетерогамией (Draparnaldiella Meyer et Skabitsch.), гетеро- и оогамией (Arphanochaete A. Br.). Наличие различных форм полового процесса (изо-, гетеро- и оогамии) в пределах одного рода Chlamydomonas свидетельствует о том, что эволюция его происходила независимо от морфологической эволюции. В строении гамет, особенно их жгутикового аппарата, наблюдается разнообразие, отмеченное для спор и монадных форм. Половые органы одноклеточные, морфологически не отличающиеся (Cladophora) или отличающиеся (Coleochaete) от вегетативных клеток. Лишь у видов рода Draparnaldiella отмечены *многокамерные гаметангии* [217]. Образования, рассматриваемые ранее как многоклеточные половые органы Charophyceae, трактуются ныне как сильно редуцированные гаметофиты, развивающиеся из прорастающих in situ (в микро- и макроспорангиях — инициальных клетках *антеридиев* и *оогониев*) спор [253, 623]. Среди зеленых водорослей есть *гомо-* и *гетероталлические*, одно- и *двудомные* виды. Изредка наблюдается *половой диморфизм* (*наннандриевые* виды Oedogoniales). Некоторым свойственны *партеногенез* (Chara spp.) и вторичная утрата полового процесса (многие Chlorococcales). Половой процесс не всегда сопровождается размножением (одноклеточные Desmidiaceae). У некоторых половое размножение — единственная форма репродукции (Draparnaldiella). Обычно в цикле развития зеленых водорослей сочетаются различные формы размножения, нередко наблюдается поливариантность индивидуального развития.

Зиготы, образующиеся при голо-, изо- и гетерогамии, обычно проходят стадии *планозиготы* и *гипнозиготы* (Chlamydomonas, Ulothrix). При конъюгации и оогамии образуются неподвижные зиготы, которые обычно проходят стадию гипнозиготы (*ооспоры*, *зигоспоры*, например, у Oedogonium, Spirogyra, Chara). Иногда, минуя покоящееся состояние, зиготы непосредственно прорастают в новые растения (многие Bryopsidales).

Циклы развития зеленых водорослей очень разнообразны (см. раздел 3.2.2). Наряду с *цикломорфозом*, характерным для агамных и апогамных видов, у зугамных наблюдается *зиготический* (Spirogyra,

Рис. 19.9. Спорангии и споры зеленых водорослей:

1—3 — Trentepohlia annulata Brand (1 — участок нити с субспорангиальной клеткой и зрелым спорангием на вершине; 2, 3 — зооспоры); 4, 5 — Chlorococcum sp. (4 — спорангий, 5 — зооспора); 6 — Chlorella sp. (освобождение автоспор из спорангия); 7 — Tetraedron minimum (A. Br.) Hansg. (освобождение автоспор); 8, 9 — Ulothrix zonata (Web. et Mohr.) Kütz. (8 — спорангий, 9 — зооспора); 10 — Oedogonium concatenatum (Hass.) Wittg. (выход зооспоры из спорангия); 11 — Microspora williana Lagerh. (освобождение аплаоспор); 12 — Ulothrix sp. (образование гипноспор)

Oedogonium), спорический (*Ulva*), гаметиеский (*Codium Stack.*) и соматический (*Prasiola Ag.*, *Coleochaete*) мейоз. Смена форм развития изо- (*Ulva*, *Enteromorpha Link*) или гетероморфная (*Bryopsis*, *Monostroma Thur.*), с преобладанием гаметофита (*Bryopsis Lamour.*), гаметоспорофита (*Monostroma*, *Urogospora Aresch.*) или спорофита (*Halicystis Aresch.*). В цикле развития харовых различают крупный спорофит и развивающиеся на нем сильно редуцированные карликовые мужской и женский гаметофиты [253]. Иногда зиготы осуществляют фотоассимиляцию и значительно увеличиваются в размерах в процессе созревания (*Chlamydomonas*); у них наблюдается смена *зигоспорофита* и гаметофита [45, 253]. В цикле развития *Coleochaete* происходит смена гаметоспорофита и развивающихся на нем диплоидных спорофитов, в которых происходит соматический мейоз [253].

Циклы развития могут быть однотипными у всех представителей крупного таксона (*Charophyceae*) или различаться у видов одного рода (*Ulothrix*), в различных популяциях одного вида и у различных особей одной популяции в зависимости от условий произрастания (*Bryopsis*, *Protosiphon Klebs*). Считают, что исходным в эволюции зугамных зеленых водорослей был неизвестный у ныне существующих цикл развития с нефиксированным положением мейоза. В дальнейшем процессе эволюции в различных группах одновременно могли закрепиться зиготическая, спорическая и соматическая редукция. Наиболее широкое распространение получил спорический мейоз с дифференциацией форм развития на изо- и гетероморфные. Приобретение талломами, принадлежащими к различным формам развития, разных размеров и строения имело большое адаптивное значение. Гаметическая редукция, связанная с более совершенной формой полового процесса — гаметогамией (*мерогамией*), имеет вторичное происхождение. Она не получила широкого распространения. Вершиной в эволюции циклов развития зеленых водорослей явилось возникновение организмов двойственной природы — *дубионтов* (*Coleochaete*, *Charophyceae*).

По составу *фотосинтетических пигментов* зеленые водоросли близки к *Euglenophyta*, *Prochlorophyta*, *Chlorarachniophyta* и высшим растениям. Только у представителей этих групп содержатся хлорофиллы *a* и *b*. На основании сходства пигментного состава, окраски таллома и общего габитуса *Euglenophyta* и некоторых зеленых водорослей (*Volvocales*) их иногда объединяют в отделе *Chlorophyta* [374, 682]. Однако принципиальные различия между зелеными водорослями и *Euglenophyta* в тонкой структуре клетки, особенно в строении клеточных покровов, митотических ядер, стигм, в химизме клеточных покровов, основных продуктов ассимиляции и локализации последних свидетельствуют об отсутствии прямых родственных связей между этими таксонами [120]. Открытие *Prochlorophyta* послужило основанием для гипотезы об эндосимбиотическом происхождении хлоропластов зеленых растений от древних прокариотических зеленых водорослей [369, 612]. Единственный представитель *Chlorarachniophyta* Hibberd et Norris — *Chlorarachnion reptans Geitl.* — характеризуется необычным сочетанием уникальных ультраструктурных признаков и наличием хлорофиллов *a* и *b*; его происхождение предположительно рассматривают как результат симбиоза бесцветного амебоида и зеленого эукариотического организма, однако родственные связи эндосимбионта остаются загадочными [478]. Сходство зеленых водорослей и высших растений, проявляющееся не только в составе фотосинтетических пигментов, но и в химизме клеточной оболочке, локализации основных продуктов ассимиляции, в строении вегетативных и репродуктивных клеток, тонкой структуре жгутикового аппарата и хлоропластов, наиболее фундаментально. Оно свидетельствует в пользу тесных родственных связей зеленых водорослей и высших растений вследствие происхождения их от общих предков [120, 414, 415, 417, 423, 425, 500, 643, 645].

Рассматривая зеленые водоросли и высшие растения как единый фи-

логенетический ствол зеленых растений, Д. К. Зеров объединил их в отделе *Chlorophyta sensu lato*, в котором зеленые водоросли занимают исходное положение в качестве подотдела *Chlorophycophytina*. Если же по традиции рассматривать зеленые водоросли в качестве отдела, то, по мнению Д. К. Зерова, используя номенклатуру, предложенную Г. Ф. Папенфуссом [570], этот отдел следует называть *Chlorophycophyta*.

История развития взглядов на пути эволюции и классификацию зеленых водорослей насчитывает почти столетие [120]. В середине XX ст. наиболее популярной была система, включающая три класса: *Chlorophyceae* (с порядками *Volvocales*, *Tetrasporales*, *Chlorococcales*, *Ulotrichales*, *Bryopsidales*, *Siphonocladales*), *Conjugatophyceae* (с порядками *Mesotaeniales*, *Zygnematales*, *Gonatozygales*, *Desmidiiales*) и *Charophyceae* (с одним порядком *Charales*) [414, 417 и др.]. Она отражала взгляды на эволюцию зеленых водорослей от жгутиковых предков в направлении развития неподвижного многоклеточного таллома растительного типа. Считалось, что основные этапы эволюции зеленых водорослей представляют порядки собственно зеленых водорослей (*Chlorophyceae*), а *Conjugatophyceae* и *Charophyceae* рассматривали как боковые крайне специализированные ветви, рано отделившиеся и уклонившиеся от магистрального пути эволюции зеленых растений.

Исследования последних десятилетий, проведенные с применением электронно-микроскопических и биохимических методов [420, 501, 588, 589, 5.0, 607, 642, 660—662 и др.], послужили основой для попыток реклассификации зеленых водорослей. К. Д. Стюарт и К. Р. Мэттокс [547, 660, 661] считают, что предками зеленых водорослей были покрытые чешуйками жгутиковые, близкие современным *Prasinophyceae*. Этот класс, согласно М. Шадефо [371], характеризуется наличием жгутиковой ямки у монадных форм и стадий. Электронно-микроскопические и биохимические исследования обнаружили у них мелкие чешуйки, покрывающие тело монады, а иногда и несущие волоски жгутики, своеобразное строение переходной зоны жгутиков, базальных тел и жгутиковых корней, необычный состав фотоассимиляционных пигментов [202, 559, 560]. Класс *Prasinophyceae* принимается многими авторами [359, 362, 373, 405, 407, 486, 487, 632 и др.] и нередко рассматривается как исходный в эволюции зеленых водорослей. Отмечается также возможное родство *Prasinophyceae* с хромовитной линией эволюции водорослей [371, 372, 560]. Ф. Раунд [611] возводит их в ранг самостоятельного отдела *Prasinophyta*.

Т. Христенсен [374], кроме *Prasinophyceae*, выделил еще класс *Lochophyceae*, куда он отнес монадные организмы, не обладающие радиальной симметрией (например, *Pedinomonas*). Однако выделение этого класса не встретило широкой поддержки.

К. Стюарт и К. Мэттокс [660, 661] на основании тонкого строения монадных форм и стадий, в первую очередь жгутикового аппарата (см. рис. 19.4), особенностей митоза и цитокинеза (см. рис. 19.6) разделили зеленые водоросли на три класса: *Chlorophyceae*, *Ulvophyceae* и *Charophyceae*. Первый объединяет *Volvocales*, *Tetrasporales*, *Chlorococcales*, *Chlorosarcinales*, *Ulotrichales* (частично), *Chaetophorales* и *Sphaeropleales*, у которых деление клеток происходит с помощью кольцевой борозды или клеточной пластинки, образующейся по типу фикопласта, жгутиковая корневая система крестообразная, субмикроскопические чешуйки и ризопласт отсутствуют. *Ulvophyceae* включает *Ulotrichales* (частично), *Trentepohliales*, *Ulvales*, *Cladophorales*, *Acrosiphonales*, *Caulerpaceles*, *Siphonocladales*, *Dasycladales*, у которых деление клеток происходит с помощью кольцевой борозды, жгутиковая корневая система крестообразная, есть ризопласт и образуются субмикроскопические чешуйки. *Charophyceae*, в понимании К. Стюарта и К. Мэттокса, включает *Ulotrichales* (частично), *Klebsormidiales*, *Coleochaetales*, *Charales*. Деление клеток у них происходит с

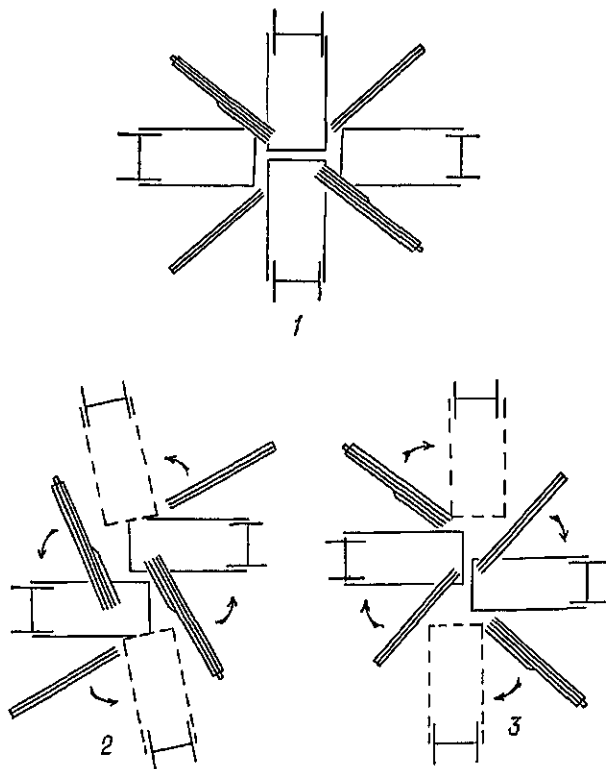


Рис. 19.10. Ориентация базальных тел и жгутиковых корней у некоторых зеленых водорослей:

1 — гипотетический жгутиковый аппарат со строго крестообразным расположением базальных тел и микротрубоччатых корней; 2 — сдвиг компонентов жгутикового аппарата против часовой стрелки, характерный для *Ulvophyceae*; 3 — сдвиг компонентов жгутикового аппарата по часовой стрелке, характерный для *Chlorophyceae sensu str.*

помощью кольцевой борозды с сохранением веретена деления или с помощью клеточной пластинки, образующейся по типу фрагмопласта, жгутиковая корневая система унилатеральная с многослойной структурой (см. рис. 19.4), ризопласт отсутствует, монадные клетки обычно покрыты субмикроскопическими чешуйками. *Charophyceae sensu Stewart et Mattox*, соответствующий *Phragmophyceae sensu Chadeffaud* [372], по указанным признакам наиболее близок высшим растениям. Эту группу рассматривают как прогрессивную линию эволюции зеленых водорослей, а иногда относят к высшим растениям [641].

В дальнейшем К. Мэттокс и К. Стюарт [547] несколько пересмотрели критерии классификации зеленых водорослей, придавая меньше значения наличию или отсутствию субмикроскопических чешуек у монадных форм и стадий и больше значения — ориентации базальных тел и жгутиковых корней (рис. 19.10), поведению митотического веретена деления в течение цитокinesis, привлекая дополнительные данные об особенностях размножения, циклах развития, экологии и др. В новой системе [547], кроме выделенных ранее трех классов (*Chlorophyceae*, *Ulvophyceae*, *Charophyceae*),

дополнительно предложено еще два: *Micromonadophyceae* и *Pleurostrophyceae*. Первый объединяет исключительно монадные голые или покрытые чешуйками микроорганизмы с интразональным митотическим веретеном деления, сохраняющимся во время цитокинеза. Ко второму отнесены монадные, коккоидные, сарциноидные и нитчатые организмы с крестообразной микротрубчатой жгутиковой корневой системой и ризоопластом, метацентрическим митотическим веретеном деления, коллапсирующим в телофазе, и цитокинезом с помощью фикопласта особого типа. В новой системе определено место *Oedogoniales* среди *Chlorophyceae* и *Zygnematales* в пределах *Charophyceae* [547].

Предлагались и другие критерии для реклассификации зеленых водорослей на уровне классов: стефанококонтный тип монадных стадий и особый тип вегетативного клеточного деления с образованием колпачков (*Oedogoniophyceae* [610]), многоядерность, в результате разобщенности процессов митоза и цитокинеза (*Bryopsidophyceae* [610]), особенности циклов развития, в частности наличие особой стадии *Codiolum* (*Codiolophyceae* [512]), наличие клеточных оболочек у монадных форм и стадий, хламидомонадный тип строения репродуктивных клеток (*Chlamydothryx* [406]), особенности экологии и циклов развития в комплексе с некоторыми другими признаками (*Siphonophyceae* [50 и др.]). Ряд авторов принимает деление отдела зеленых водорослей на пять-шесть классов, соответствующих порядкам в общепринятом понимании¹ [113, 239], другие отказываются от выделения классов, разделяя отдел на многочисленные порядки [356]. Рассматривая зеленые водоросли как гетерогенную группу, возникшую в результате нескольких актов эндосимбиоза, в которых принимало участие несколько различных жгутиковых предков и один (или несколько?) фотосинтезирующий симбионт — предок хлоропластов современных зеленых растений, Т. Кавалер-Смит [368, 369] и Ф. Раунд [612] предлагают объединить их с высшими растениями в царство *Viridiplantae*, а в пределах последнего выделить ряд самостоятельных отделов: *Prasinophyta*, *Chlorophyta*, *Ulvophyta*, *Charophyta*, *Bryophyta*, *Tracheophyta*.

Поскольку с точки зрения новых критериев большинство зеленых водорослей остается все еще слабо изученным, в настоящем издании принимается традиционная система отдела зеленых водорослей [417] с добавлением к имеющимся в ней трем классам (*Chlorophyceae*, *Conjugatophyceae*, *Charophyceae*²), четвертого — *Siphonophyceae*, выделение которого можно считать достаточно обоснованным [50].

Зеленые водоросли широко распространены в воде, почве, в наземных местообитаниях, на разных географических широтах, во всех морях и на всех континентах земного шара. Они встречаются в водах с различной степенью солености (от пресных до пересоленных), трофности (от дистрофных до эвтрофных), с различным содержанием органических веществ (от ксено- до полисапробных), водородных ионов (от кислых до щелочных), при различных температурах (*термо-, мезо- и криофильные* виды). Среди них есть планктонные, перифитонные и бентосные организмы. Многие обитают в почве, на ее поверхности, на скалах, коре деревьев, стенах домов, в других вневодных местообитаниях, включая толщу воздуха (аэропланктон).

Разнообразны формы взаимоотношений зеленых водорослей с другими организмами — бактериями, грибами, высшими растениями, животными и другими водорослями. Они поселяются на других организмах в качестве

¹ Основной критерий выделения порядков в альгологии, по мнению большинства авторов, — тип структуры вегетативного тела водорослей.

² Следуя М. М. Голлербаху [79, 81], автор раздела, посвященного харовым водорослям, рассматривает их в качестве самостоятельного отдела *Charophyta* (см. раздел 20).

эпи- и эндобионтов (эпифитов и эпизоитов, эндофитов и эндозоитов). Вступая в симбиотические отношения с грибами, зеленые водоросли входят в состав многих лишайников. В качестве эндосимбионтов зеленые водоросли существуют в клетках простейших, губок, гидр (зоохлореллы). Некоторые развиваются на шерсти млекопитающих. Случаи паразитизма зеленых водорослей на других организмах редки (*Sephaleuros* Kunze на различных органах тропических и субтропических растений). Зеленые водоросли могут служить хозяевами для поселяющихся на или внутри них эпи- и эндобионтов, паразитических и эндосимбиотических организмов, в том числе внутриклеточных (например, цианеллы в клетках *Glaucocystis postochinearum* Itz.).

Зеленые водоросли входят в состав различных водных и вневодных фитоценозов, биоценозов, экосистем. Развиваясь иногда в массовом количестве, зеленые водоросли выходят на доминирующее положение в биоценозах. Массовое развитие микроскопических зеленых водорослей нередко вызывает зеленое или красное цветение воды, рапы, почвы, снега, скал, коры деревьев, стен домов, что иногда сопровождается образованием сапропелей (например, при массовом развитии *Botryococcus braunii* Kütz. в озерах).

Ближайшие родственники высших растений, берущие начало от общих с ними предков, зеленые водоросли — уникальный модельный объект эволюционной биологии, а также разнообразных генетических, физиологических, биохимических, цитологических и других исследований. Ряд видов имеет хозяйственное значение как индикаторные организмы в системе экологического мониторинга, агенты самоочищения загрязненных и доочистки сточных вод, первичное звено трофической цепи гидробионтов в рыбохозяйственных водоемах. Благодаря высокому КПД утилизации солнечной энергии, некоторые зеленые водоросли — перспективный объект биотехнологии для получения биогаза, продуктов питания и кормов, ценных витаминных, ферментных, фармацевтических препаратов. Рассматривается возможность использования зеленых водорослей в качестве фотосинтетического звена в системе жизнеобеспечения космонавтов (см. раздел 6), объекта промышленного фотосинтеза.

Более детальные сведения о зеленых водорослях можно почерпнуть в монографиях и других изданиях [42, 44, 48, 51, 113, 122, 239, 359, 362, 487, 552, 559, 560, 588, 625, 670] (см. также ссылки в описаниях классов и порядков зеленых водорослей).

19.2. Класс 1. Собственно зеленые водоросли — *Chlorophyceae* (*Euchlorophyceae*)

Разнообразные зеленые водоросли монадной, гемимонадной, коккоидной, сарциноидной, нитчатой, разноритчатой, паренхиматозной, псевдопаренхиматозной, сифональной и сифонокладальной структуры, одно-, многоклеточные или неклеточные, одиночные или в соединениях разного типа, микро- и макроскопические, прикрепленные и неприкрепленные. Бесполое размножение вегетативное или с помощью спор разного строения, включая зооспоры. Половой процесс *голо-* или *мерогамия*; последняя представлена изо-, гетеро-или оогамией. Половые органы одноклеточные, у *Draparnaldiella* Meyer et Skabitsch. — многогнездные. Циклы развития *моно-* или *дигенетические*, с преимущественно спорическим мейозом, с *изо-* или *гетероморфной* сменой форм развития; реже встречаются гаметицеский, зиготицеский или соматический мейоз. Наблюдаются *добионты* с эмбрионизированными спорофитами (*Coleochaete* Bréb.).

19.2.1. Порядок 1. Вольвоксовые — Volvocales
(Phytomonadina, Phytomonadineae, Volvophyceae, Volvocineae)

Порядок объединяет свыше 1000 видов одноклеточных или колониальных, в том числе ценобиальных, преимущественно микроскопических зеленых водорослей, представленных и н д и в и д а м и монадной организации, способных активно передвигаться в течение вегетативной фазы жизненного цикла с помощью жгутиков. Лишь некоторые колониальные вольвоксовые могут достигать макроскопических размеров, например, колонии *Volvox* (L.) Ehr. до 2 мм в диаметре.

К л е т к и разнообразной радиально-, билатерально-симметричной, реже дорсивентральной, спиралевидно изогнутой или асимметричной формы, полярного строения (рис. 19.11), покрытые клеточной оболочкой или без нее. Иногда клетки окружены лишь плазмалеммой, тогда они очень метаболитны (*Quadrachloris* Fott). В других случаях клетки снабжены дополнительными покровами в виде *перипласта* (*Micromonas* Manion et Parke) или субмикроскопических чешуек органической природы, образующих *панцирь*, иногда состоящий из нескольких слоев (*Pugamimonas* Schmar- da, *Mesostigma* Laut.). При слиянии чешуек образуется *тека*, напоминающая клеточную оболочку (*Tetraselmis* Stein; см. рис. 19.11, 7).

Клеточная оболочка обычно трех- — многослойная, состоит из гликопротеина; целлюлоза не обнаружена¹. Оболочка плотно прилегает к протопласту или несколько отстоит от него в задней части клетки (*Chlamydomonas* Ehr., *Carteria* Dies.). У *Haematococcus* C. A. Ag. внутренние слои клеточной оболочки сильно ослизнены, а протопласт образует радиальные цитоплазматические тяжи, тянущиеся через ослизненные слои оболочки к ее наружному более плотному пограничному слою. Иногда клеточная оболочка образует не заполненные протопластом выросты, придающие клетке разнообразную причудливую форму (см. рис. 19.11, 16, 17). Отложение солей кальция, железа или марганца придает оболочке твердость, превращая ее в своеобразный *домик* (*Coccomonas* Stein), стенки которого иногда состоят из двух половинок (*Phacotus* Perty, *Pteromonas* Seligo, *Pedinoperopsis* Korsch.; см. рис. 19.11, 18, 19). Кроме клеточной оболочки, иногда имеется наружный слизистый покров разной толщины (*Gloeomonas* Klebs em. Ettl H. et O.).

На переднем полюсе оболочка обычно утолщена в виде маленького бугорка, называемого *папиллой* (см. рис. 19.11, 4, 12, 13, 19). Иногда папилла наблюдается также у организмов, не имеющих клеточной оболочки (плазматическая папилла у видов *Dunaliella* Teod., *Polytomella* Arago). У основания папиллы в клеточной оболочке имеются отверстия, через которые выходят *жгутики*. Нередко папилла отсутствует, и жгутики выходят из углубления, называемого «*жгутиковой ямкой*» (см. рис. 19.11, 1, 7, 8). Чаще всего наблюдается апикальное, реже субапикальное или латеральное прикрепление жгутиков.

Строение жгутикового аппарата отличается большим разнообразием. Обычно жгутиков 2 или 4, редко 8, изоконтных, изоморфных, изодинамичных, бичевидного (акронематического) типа (см. рис. 19.3, 1, 2). Иногда наблюдаются изоморфные, изоконтные жгутики плевронематического типа (см. рис. 19.3, 3, 4), несущие по одному (*Haematococcus*) или по два (*Tetraselmis* Stein) ряда *мастигонем*. Реже жгутики гетероконтные и гетеродинамичные (*Nephroselmis* Stein, *Trichloridella* Silva); у *Pedinomonas* Korsch. и *Micromonas* всего по одному жгутику в каждой клетке (см. рис. 19.3, 5, 6). Иногда жгутики покрыты снаружи 1—3 слоями субмикроскопических чешуек.

¹ Химический состав клеточных оболочек изучен лишь у немногих видов Volvocales.

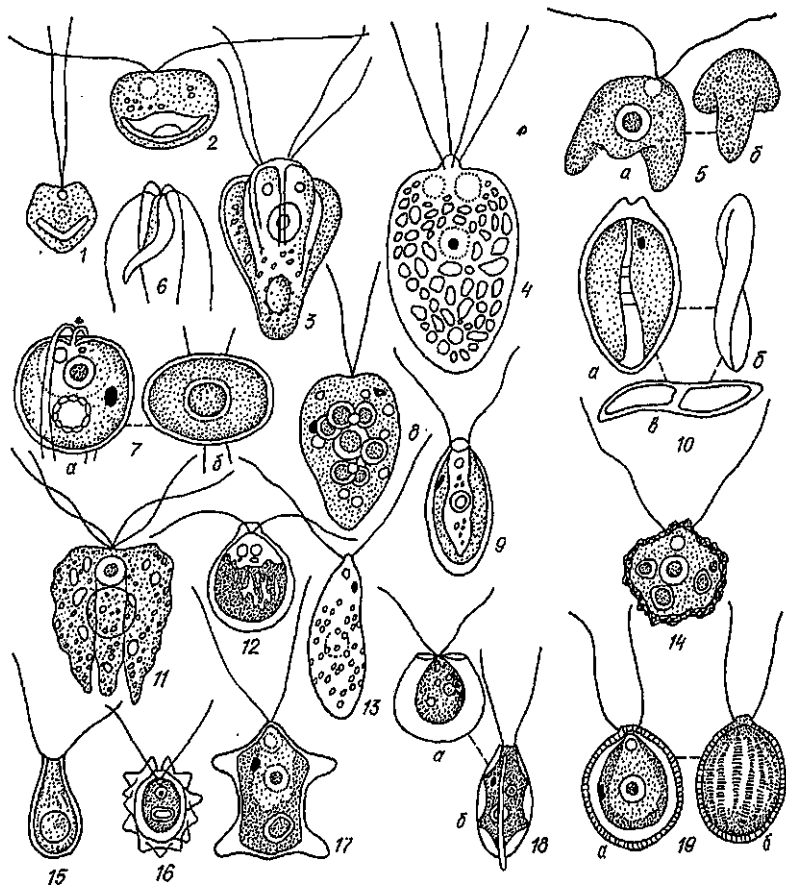


Рис. 19.11. Одноклеточные Volvocales:

1 — *Scourfieldia cordiformis* Takeda; 2 — *Nephroselmis olivacea* Stein; 3 — *Pyramimonas tetrarhynchus* Schmarda; 4 — *Polytomella agilis* Arago; 5 — *Spermatenchloris quadriloba* (Korsch.) Ettl (a — вид спереди; б — вид сбоку); 6 — *Spermatozopsis exsultans* Korsch.; 7 — *Tetraselmis cordiformis* (Cart.) Stein (a — вид сбоку, б — вид сверху); 8 — *Phyllariochloris striata* (Korsch.) Pasch. et Jahoda; 9 — *Chloromonas infirma* (Gerloff) Silva; 10 — *Scherffella ovata* Pasch. (a — вид спереди, б — вид сбоку, в — вид сверху); 11 — *Collodictyon triciliatum* Cart.; 12 — *Chloromonas reticulata* (Gorosch.) Wille; 13 — *Polytoma uvella* Ehr.; 14 — *Thorakomonas irregularis* Korsch.; 15 — *Sphenochloris urceolata* (Printz) Pasch; 16 — *Lobomonas stellata* Chod.; 17 — *Diplostauron angulosa* (Cart.) Lemm.; 18 — *Pteromonas angulosa* (Cart.) Lemm. (a — вид спереди, б — вид сбоку); 19 — *Pedinoperopsis gracilis* Korsch. (a — в оптическом сечении, б — с поверхности)

Строение и ориентация жгутиковых корней, отходящих от базальных тел, также весьма разнообразны. У *Chlamydomonas* базальные тела связаны между собой широким поперечно-полосатым волокном. От них по периферии протопласта, под плазмалеммой, к заднему концу клетки отходят четыре крестообразно расположенных микротрубчатых корня (см. рис. 19.4, 1, 2). У *Pyramimonas* и *Tetraselmis* обнаружен ризопласт, осуществляющий связь между жгутиковым аппаратом и клеточным ядром [405, 559].

Ядро одно, шаровидное, реже эллипсоидное или линзовидное, с хорошо заметным ядрышком, расположено обычно в центре или спереди, иногда — в задней части клетки.

Окрашенные *Volvocales* имеют *хлоропласты*, разнообразные по форме и положению: центральные и пристенные, чашевидные, трубчатые, H-образные, кольцевидные, линзовидные, звездчатые, сетчатые, корытообразные и т. д., которые рассматриваются как видоизменения исходного чашевидного (см. рис. 19.2, 1, 2). Разнообразие их умножается благодаря наличию (или отсутствию) ребер, гранул, морщин и других шероховатостей на их поверхности, перфораций или трещин, по количеству и расположению пиреноидов и т. д.

В хлоропластах находятся фотоассимиляционные *пигменты*, обычные для зеленых водорослей, обуславливающие их зеленую окраску. Однако у некоторых видов, обитающих в экстремальных условиях (на снегу, в рапе гипергалинных водоемов) наблюдается избыточный каротиногенез, маскирующий зеленый цвет хлорофиллов и обуславливающий оранжево-красную окраску клеток (*Chlamydomonas nivalis* (Bauer) Wille, *Dunaliella salina* Teod.). Наряду с окрашенными известны многочисленные бесцветные формы, нередко образующие параллельные ряды с окрашенными, утратившие пигменты, но сохраняющие бесцветный *лейкопласт* (*Polytomella*), или апопластидные (*Polytoma* Ehr.).

С пластидами связана *стигма* разнообразной формы, обычно ярко-красного цвета, расположенная в передней части, посредине, редко — в задней части клетки. У ценобиальных форм (*Pandorina Bory*, *Volvox*) передние клетки имеют более крупные стигмы, к заднему концу ценобии их размеры уменьшаются.

Характерными органеллами всех пресноводных вольвокальных водорослей являются *сократительные вакуоли*, число и характер расположения которых являются видоспецифическими признаками. В цитоплазме, кроме того, находятся разнообразные непультсирующие вакуоли, митохондрии, аппарат Гольджи, эндоплазматический ретикулум, микротрубочки, микротела, изредка — трихоцисты, включения.

Большинство колониальных *Volvocales* образует колонии типа *ценобииев* (рис. 19.12, 2—8), лишь у немногих количество клеток изменяется в онтогенезе (*Dangardinella* Pasch., *Raciborskiella* Wisl.; см. рис. 19.12, 1). Клетки, соединенные в колонии неценобиального типа, не обладают клеточными оболочками; клетки в ценобиях могут быть окружены клеточными оболочками (*Pandorina*, *Gonium* O. Müll.) или без них (*Stephanosphaera* Cohn). Колонии образуются как с помощью слизи, так и без нее (см. рис. 19.12). Колониальные *Volvocales* образуют постепенно усложняющийся ряд от простейших колоний *Dangardinella*, случайно возникающих в процессе деления клеток, до ценобиев типа *Pandorina Bory* с генетически обусловленным числом морфологически и физиологически равноценных клеток и до крупных ценобиев *Volvox*, включающих десятки тысяч соединенных плазмодесмами клеток, реагирующих как целостный организм, в котором наблюдается сложная морфофизиологическая дифференциация клеток на вегетативные и генеративные. У видов *Volvox*, кроме того, наблюдается дифференциация особей на бесполое и половое, последние могут быть обоеполыми или раздельнополыми, причем дифференциация происходит на самых ранних стадиях эмбриогенеза. У *Volvox carteri* Stein, например, наблюдаются ценобии трех типов: бесполое, женские и мужские [521]. Бесполое ценобии содержат крупные клетки — *гонидии* — до 80—100 мкм в диаметре, в то время как вегетативные клетки достигают лишь 10 мкм в диаметре. В ценобии из 2—4 тыс. клеток насчитывается 16 гонидий. Зрелые гонидии, в отличие от других клеток, не имеют жгутиков. Путем повторных делений гонидии производят все три типа ценобиев. Подобно эволюционно продвинутым организмам, ценобии *Volvox* обеспечивают

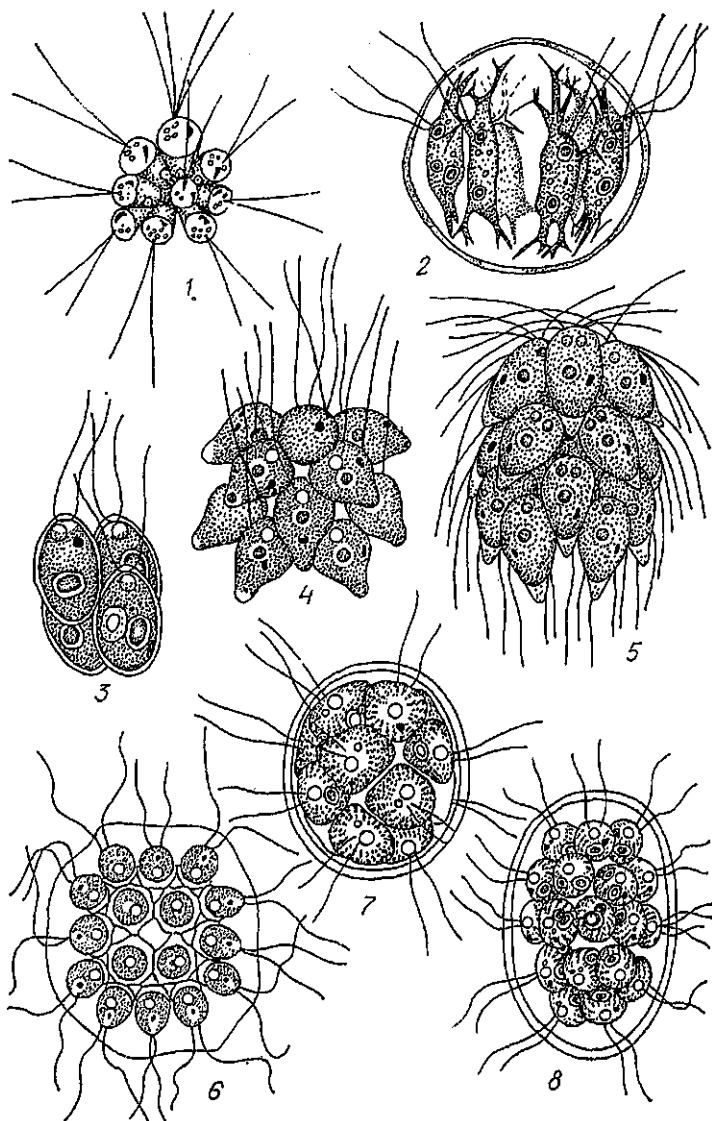


Рис. 19.12. Колониальные Volvocales:

1 — *Raciborskiella salina* Wisl.; 2 — *Stephanosphaera pluvialis* Cohn;
 3 — *Pascherina tetras* (Korsch.) Silva; 4 — *Pyrobotrys casinoensis* (Playf.)
 Silva; 5 — *Spondylomorom quaternarium* Ehr.; 6 — *Gonium pectorale*
 O. Müll.; 7 — *Pandorina morum* (O. Müll.) Bory; 8 — *P. charkowiensis*
 Korsch.

развитие новых ценобиев до почти полного их формирования. Сложно устроенные колонии *Volvox*, характеризующиеся высокой степенью интегрированности и дифференцированности слагающих их клеток, иногда рассматривают как многоклеточные организмы [253]. Однако от многоклеточных растений *Volvox* отличается неспособностью к вегетативному делению клеток и неограниченному росту в течение вегетативной фазы цикла развития.

Volvocales размножаются бесполом и половым путем. Лишенные клеточных оболочек одноклеточные формы размножаются продольным делением надвое в подвижном состоянии, окруженные плотными клеточными покровами — с помощью *зооспор* (*Chlamydomonas*, *Chlorogonium* Ehr.). У колониальных неценобиальных *Volvocales* (*Raciborskiella*) наблюдается фрагментация колоний, ценобиальные — формируют дочерние ценобии внутри материнского (см. рис. 19.8, 1, 2). Известны также акинеты и апланоспоры. Половой процесс — гогогамия (*Dunaliella*, *Dangeardinella*) или мерогамия (*Chlamydomonas*, *Haematococcus*, *Volvox*), причем в пределах одного рода (например, *Chlamydomonas*) могут быть представлены все формы гаметогамии, наблюдается гомо- и гетероталлизм. С другой стороны, видам родов *Gonium* O. Müll. и *Pandorina* свойственна изогамия, *Eudorina* Ehr. — гетерогамия, *Volvox* — высокоразвитый оогамный половой процесс с оплодотворением яйцеклетки внутри согония в пределах материнского ценобия. Одноклеточные и колониальные представители порядка в неблагоприятных условиях могут переходить в пальмеллевидное состояние.

Цикл развития *Volvocales* характеризуется сменой полового и бесполого размножения и сопровождается сменой ядерных фаз и форм развития. Так, цикл развития *Chlamydomonas* включает одноклеточный гаплоидный гаметоспорифит, способный к бесполому размножению в течение многих поколений, и одноклеточный диплоидный зигоспорифит [253]. В цикле развития *Volvox* существуют изоморфные самовозобновляющиеся споро- и гаметофиты [253]. Таким образом, цикл развития *Volvocales* дигенетический, диплогаплофазный, сопровождающийся изо- или гетероморфной сменой форм развития.

Электронно-микроскопические и биохимические исследования последних десятилетий продемонстрировали гетерогенность *Volvocales* s. l., что привело к попыткам их реклассификации [372, 374, 406, 546, 547, 588, 589, 661] и перераспределению между различными классами зеленых водорослей: *Loxophyceae*, *Prasinophyceae*, *Chlorophyceae*, *Chlamydomorphyceae*, *Microtonadophyceae*, *Pleurastrophyceae*. Однако для удобства сравнительной характеристики разнообразных монадных зеленых водорослей их по-прежнему объединяют в искусственную группу *Phytomonadina* по аналогии с гетерогенной группой зеленых флагеллят, выделяемой протозоологами [407].

Монадные водоросли, объединяемые в гетерогенном порядке *Volvocales*, рассматриваются как ближайшие родственники гипотетических предков, исходных в эволюции зеленых водорослей.

Преобладающее число видов *Volvocales* питается фотоавтотрофно, реже сапротрофно. Они распространены главным образом в пресных водах, являясь обитателями мелких, большей частью сильно эвтрофированных водоемов, где развиваются часто в огромном количестве, окрашивая воду в зеленый цвет. Некоторые виды вызывают красное цветение соленых водоемов и снега. В морях представлены единичные виды. Хламидомонады обильны и разнообразны в почвах.

Volvocales — активные агенты самоочищения загрязненных вод, важное звено в трофической цепи водных и почвенных биоценозов, что и определяет их роль в природе и хозяйственное значение. Используются в комплексе с другими микроорганизмами для целей биомониторинга, интенс-

фикации процессов доочистки сточных вод, являются перспективными объектами биотехнологии как продуценты глицерина, β -каротина, аскорбиновой кислоты и других физиологически активных веществ.

ПОДПОРЯДОК 1. ПЕДИНОМОНАДОВЫЕ — PEDINOMONADINEAE (PEDINOMONADALES, LOXOPHYCEAE)

Мелкие, одноклеточные зеленые водоросли асимметричной формы, с одним латеральным жгутиком, выходящим из жгутиковой ямки. Клетки сжатые с боков, лишены клеточной оболочки, покрыты субмикроскопическими чешуйками (на жгутиках чешуйки отсутствуют), метаболические.

Включает 1 монотипное семейство *Pedinomonadaceae*. Род *Pedinomonas* Korsch. объединяет около 10 видов, половина их распространена в СССР, например, *P. tenuis* Massjuk, обитающий в гипергалинных водоемах.

ПОДПОРЯДОК 2. ПИРАМИМОНАДОВЫЕ — PYRAMIMONADINEAE (POLYBLEPHARIDACEAE, PYRAMIMONADALES, PRASINOVOLVOCALES, PRASINOPHYCEAE, PYRAMIMONADACEAE)

Одноклеточные водоросли радиальной, билатеральной, моно- или асимметричной формы, с 4—8 изоконтными или 2—3 гетероконтными и гетеродинамичными жгутиками, выходящими из апикальной *жгутиковой ямки*. Поверхность клеток и жгутиков покрыта субмикроскопическими чешуйками, иногда формирующими *теку*. Базальные тела с направленным назад зиплопластом.

Включает 3 семейства (*Pyramimonadaceae*, *Nephroselmidaceae* и *Tetraselmidaceae*), объединяющие около 10 родов и до 100 видов, распространенных в морях, пресных и соленых водах, например: *Scourfieldia cordiformis* Takeda (см. рис. 19.11, 1), *Nephroselmis olivacea* Stein (см. рис. 19.11, 2), *Pyramimonas tetrahyunchus* Schmarda (см. рис. 19.11, 3), *Tetraselmis cordiformis* (Carl.) Stein (см. рис. 19.11, 7), *Phyllariochloris striata* (Korsch.) Pasch. et Jahoda (см. рис. 19.11, 8).

ПОДПОРЯДОК 3. ХЛАМИДОМОНАДОВЫЕ — CHLAMYDOMONADINEAE (CHLAMYDOMONADALES)

Одноклеточные, радиально или билатерально симметричные, редко асимметричные водоросли с 2—4 изоморфными, изоконтными, изодинамическими жгутиками, отходящими от выпуклого переднего конца клетки, обычно у основания палиллы. Клетки окружены гликопротеиновой оболочкой, иногда насыщенной солями кальция или железа и напоминающей домик; реже оболочка отсутствует.

Включает 4 семейства: (*Dunaliellaceae* — клетки без оболочки, *Chlamydomonadaceae* — клетки окружены эластичной клеточной оболочкой, тесно примыкающей к протопласту, *Haematococcaceae* — внутренние слои клеточной оболочки ослизнены и пронизаны цитоплазматическими тяжами, радиально расходящимися от протопласта, *Phacotaceae* — клетки находятся в домике), объединяющие немногим менее 100 видов, относящихся к 65 родам, широко распространенным в пресных, соленых, реже морских водах и в почвах. Один только род *Chlamydomonas* Ehr. объединяет до 500 видов, различающихся по форме клеток, строению хлоропластов, по количеству и положению в клетке пиреноидов, сократительных вакуолей и др.

Наиболее широко распространены в наших водоемах *Chlamydomonas reinhardtii* Dang., *Chloromonas infirma* (Gerloff) Silva (см. рис. 19.11, 9), *Ch. reticulata* (Gorosch.) Wille (см. рис. 19.11, 12), *Polytoma uvella* Ehr. (см. рис. 19.11, 13), *Pteromonas angulosa* (Cart.) Lemm. (см. рис. 19.11, 18) и др.

ПОДПОРЯДОК 4. ВОЛЬВОКСОВЫЕ — VOLVOCINEAE (VOLVOCALES)

Колониальные, большей частью ценобиальные водоросли, по разнообразию форм и строения клеток соответствующие *Chlamydomonadineae*. Имеют по 2—4 жгутика в каждой клетке. Клеточная оболочка есть или отсутствует. Хлоропласт обычно чашевидный, часто с пиреноидом и стигмой. Имеются сократительные вакуоли. Клетки в колониях объединяются с помощью слизи или без нее.

Включает 5 семейств: *Dangeardinellaceae* — непостоянные бесслизистые колонии, образующиеся с помощью плазматических нитей, удерживающих вместе асимметричные голые двужгутиковые клетки, *Raciborskiellaceae* — бесслизистые колонии, образующиеся путем соединения задними концами голых двужгутиковых обратнойцевидных клеток, *Stephanosphaeraceae* — слизистые ценобии, объединяющие 8—16 двужгутиковых голых клеток с псевдоподиальными выростами, *Spondylomoraceae* — бесслизистые ценобии с ярусным расположением дву- или четырехжгутиковых клеток, окруженных клеточными оболочками, *Volvocaceae* — слизистые ценобии, объединяющие двужгутиковые хламидомонадоподобные клетки с ослизненными клеточными оболочками, 16 родов и несколько десятков видов.

Наиболее широко распространены в пресных водах *Gonium pectorale* O. Müll. (см. рис. 19.12, 6), *Pandorina morum* (O. Müll.) Bory (см. рис. 19.12, 7), виды рода *Volvox* L.

19.2.2. Порядок 2. Тетраспоровые — Tetrasporales (Tetrasporineae, Vacuolales)

Небольшой порядок, объединяющий немногим более 100 видов одноклеточных или колониальных, в том числе ценобиальных [517] зеленых водорослей. И н д и в и д ы преимущественно микроскопические (редко достигающие размеров, видимых невооруженным глазом), прикрепленные к субстрату или свободноживущие, неподвижные в вегетативном состоянии, но сохраняющие монадный тип строения клетки (наличие сократительных вакуолей, стигм, иногда также жгутиков или *псевдоцилий*), т. е. обладающие гемимонадным типом структуры вегетативного тела.

К л е т к и большей частью окружены клеточной оболочкой, реже она отсутствует, либо заключены в слизистую обертку (*Kremastochloris* Pasch., *Nautocarpa* H. et O. Ettl) или находятся в домиках (*Porochloris* Pasch.). Химический состав *клеточной оболочки* изучен недостаточно. В оболочках *Characiosiphon rivularis* Iyengar установлено наличие белка и углеводов, целлюлоза не обнаружена [583]; в состав клеточных оболочек *Tetrasporopsis fuscescens* входит целлюлоза [683]. Нередко клетки погружены в бесструктурную или слоистую слизь, формирующую колонии разнообразной, иногда древовидной формы (*Gloeodendron* Korsch.; рис. 19.13, 4); иногда слизь выделяется в виде слизистых стебельков, на концах которых располагаются отдельные клетки (рис. 19.13, 5), или она отсутствует, и колонии образуются посредством срастания оболочек вегетативных клеток, как, например, у *Chaetorelvis* Berth. [706] (см. рис. 19.15, 1).

Вегетативные клетки *Gloeococcus* A. Br. обладают двумя изоконтными изоморфными *жгутиками* и сохраняют способность к ограниченному

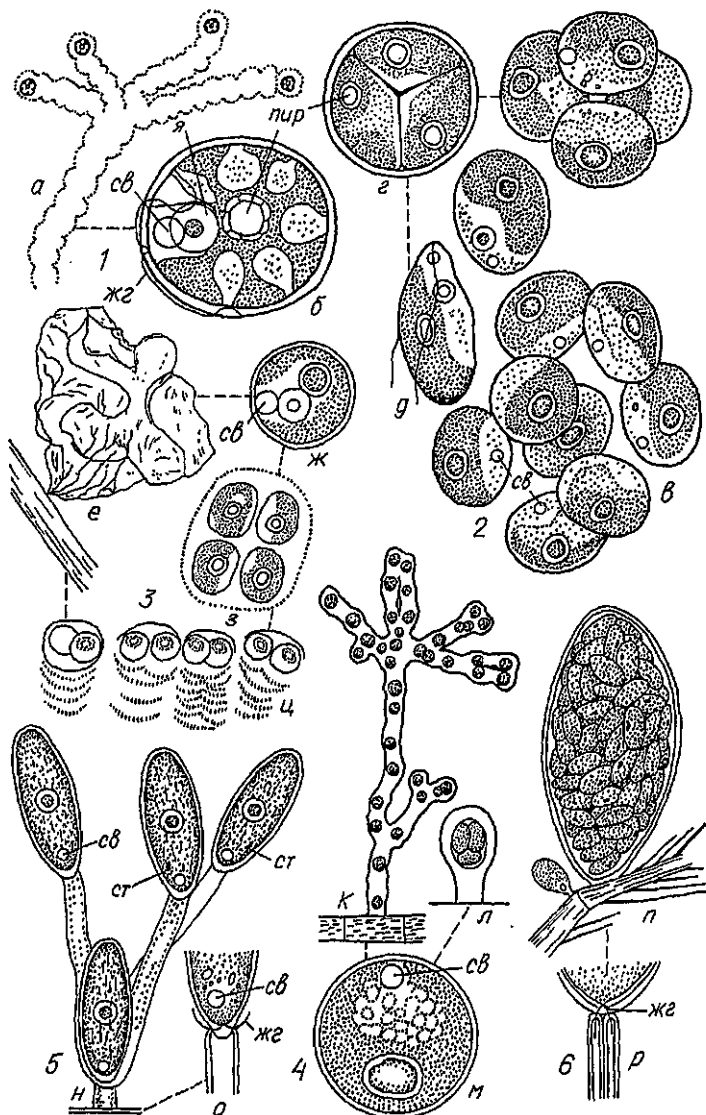


Рис. 19.13. Tetrasporales:

1 — *Asterococcus superbis* (Cienk.) Scherff. (а — общий вид колонии, б — строение вегетативной клетки); 2 — *Palmellopsis gelatinosa* Korsch. (а — часть колонии, г — образование автоспор, д — зооспора); 3 — *Gloeophyllum fimbriatum* Korsch. (е — колония, ж — вегетативная клетка, з, и — расположение клеток в колонии; з — вид сверху; и — поперечный срез); 4 — *Gloeodendron ramosa* Korsch. (к — общий вид колонии, л — начальная стадия развития колонии, м — строение вегетативной клетки); 5 — *Chlorangiella rugosa* (Ehr.) Silva (н — общий вид колонии, о — передний конец клетки); 6 — *Chlorangiopsis epizoitica* Korsch. (п — молодая клетка и зооспорангий, р — строение ножки; жг — жгутики; св — сократительная вакуоль; я — ядро; хл — хлоропласт; пир — пиреноид; ст — стигма

передвижению внутри колониальной слизи. Сильно редуцированные жгутики обнаружены в вегетативных клетках Characiochloris Pasch., Chlorangiella De Toni, Chlorangiopsis Korsch. (см. рис. 19.13, 5, 6). Они покрыты слизистым футляром, аксонома их часто дезорганизована, но базальные тела сохраняют обычное строение [520]. У представителей других родов вместо подвижных жгутиков клетки снабжены *псевдоцилиями* (рис. 19.14). Тонкая структура последних характеризуется отсутствием центральной пары микротрубочек [705], иногда нарушена также симметрия в расположении дублетов микротрубочек на периферии, но переходная зона и базальные тела сохраняют обычное для зеленых водорослей строение [698]. Количество псевдоцилий варьирует от одной (Dicranochaete Hieron.) до 16 (Schizochlamys A. Br.), нередко они многократно ветвятся (см. рис. 19.14, 5). У многих Tetrasporales псевдоцилии и жгутики отсутствуют.

Клетки большей частью *однойдерные*, у Actinochloris Korsch. многоядерные. Тенденция к полимеризации органелл привела к возникновению макроскопических (до 1 см в высоту) мешковидных слоевищ Characiosiphon Luenga, представляющих собой одну клетку с многочисленными ядрами, хлоропластами и сократительными вакуолями. Такие формы рассматриваются как пример *гипергенеза* на гемимонадном уровне организации [198].

Хлоропласты Tetrasporales по форме и положению в клетке напоминают таковые Volvocales; среди них есть пристенные и осевые, чашевидные, мантиевидные, корытовидные, дисковидные, звездчатые и другие, с пиреноидами и без них. Иногда вместо зеленых хлоропластов в клетках функционируют сине-зеленые *цианеллы* (Gloeochaete wittrockiana Lagerh.; см. рис. 19.14, 8). Известны также бесцветные, *апохлоротические организмы* (Metapolytoma bacteriferum Skuja). Выявлены разные типы тонкого строения пиреноидов [704, 707].

Многие Tetrasporales содержат в хлоропластах типичную для монадных организмов структуру — *стигму* в виде красного или оранжевого пятнышка эллипсоидной или линейной формы. Наиболее характерным признаком Tetrasporales является наличие в вегетативных клетках *сократительных вакуолей* в количестве от двух до многих. Лишь у видов, приспособившихся к жизни в водоемах с повышенным содержанием солей, сократительные вакуоли не обнаружены (Chlamydomonadopsis lenoraе Fott).

Наиболее примитивные представители порядка (Gloeococcus, Chlorangiella, Characiochloris, Chlorophyseta Pasch. и др.) сохраняют полярность в форме клетки и расположении клеточных органелл, свойственную монадным организмам, у более высокоорганизованных (Chaetoreltis, Nautococcus Korsch., Actinochloris Korsch.) эта полярность нарушена (рис. 19.15).

Разножатося Tetrasporales преимущественно *бесполом*, реже *половым путем*. Колониальные формы размножаются *фрагментацией колоний*, разрастающихся вследствие образования *автоспор* и ослизнения оболочек спорангиев (вегетативное деление клеток отсутствует). Наблюдается также размножение с помощью акинет (см. рис. 19.15, 6) и спор разных типов: *зооспор* (см. рис. 19.13, 2, 6; 19.14, 6; 19.15, 1—5), *гемиапланоспор* или *гемиавтоспор* (см. рис. 19.13, 2; 19.15, 6). Описано формирование *внутриклеточных цист* (Porochloris). Половой процесс — *мерогамия* (в форме *изо-, анизо- или оогамии*) — отмечен у видов Tetraspora Link, Tetrasporidium Möb., многих Chlorangiellaceae и Nautococcaceae. Гаметы дву- или четырехжгутиковые, покрытые клеточной оболочкой или без нее. Наблюдаются гомо- и гетерогамичные виды. Зигота превращается в покоящуюся зигоспору, в которой происходит накопление запасных питательных веществ.

Таким образом, *цикл развития Tetrasporales* включает *гаметоспорофит*, способный к бесполому размножению в течение многих

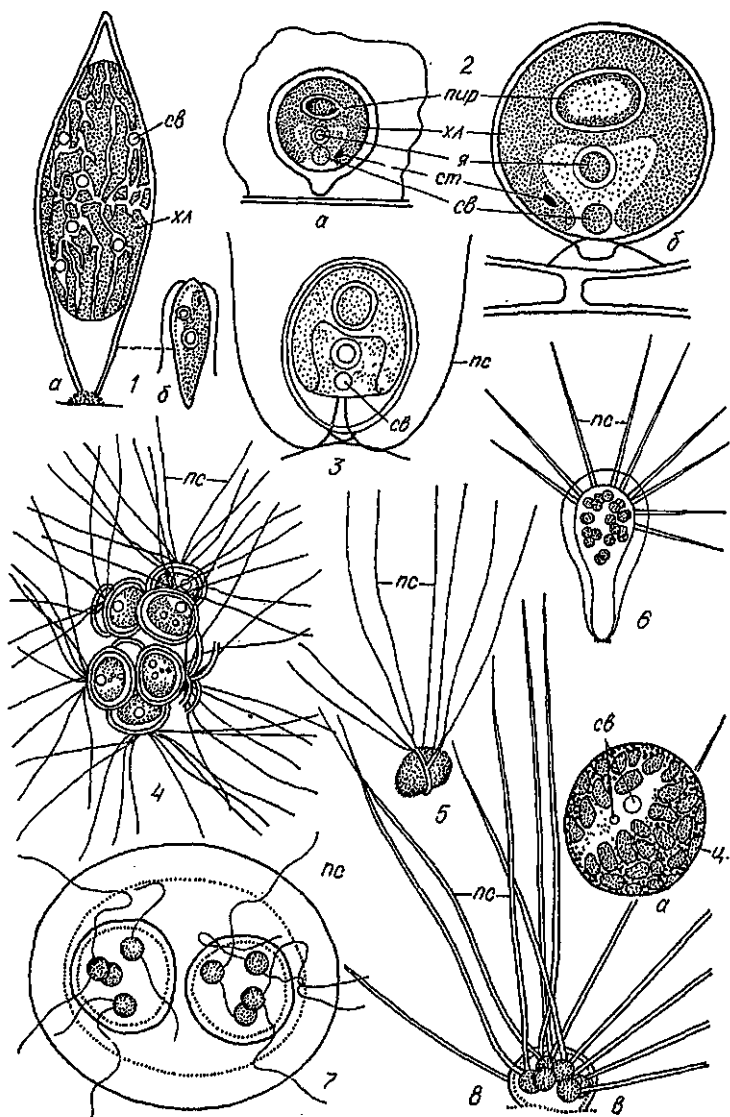


Рис. 19.14. Tetrasporales:

1 — *Characlochloris characioides* (Korsch.) Pasch.; 2 — *Chlorophysema inertis* (Korsch.) Pasch.; 3 — *Chaetochloris consociata* Pasch. et Korsch.; 4 — *Schizochlamys gelatinosa* A. Br.; 5 — *Dicanochaete reniformis* Hieron.; 6 — *Aplocystis brauniana* Näg.; 7 — *Paulschulzia pseudovolvox* (Schulz) Skuja; 8 — *Gloeochaete wittrockiana* Lagerh.; а — вегетативная клетка; б — зооспора; в — колония; св — сократительная вакуоль; хл — хлоропласт; ст — стигма; я — ядро; пир — пиреноид; пс — псевдоцилии; ц — цанеллы

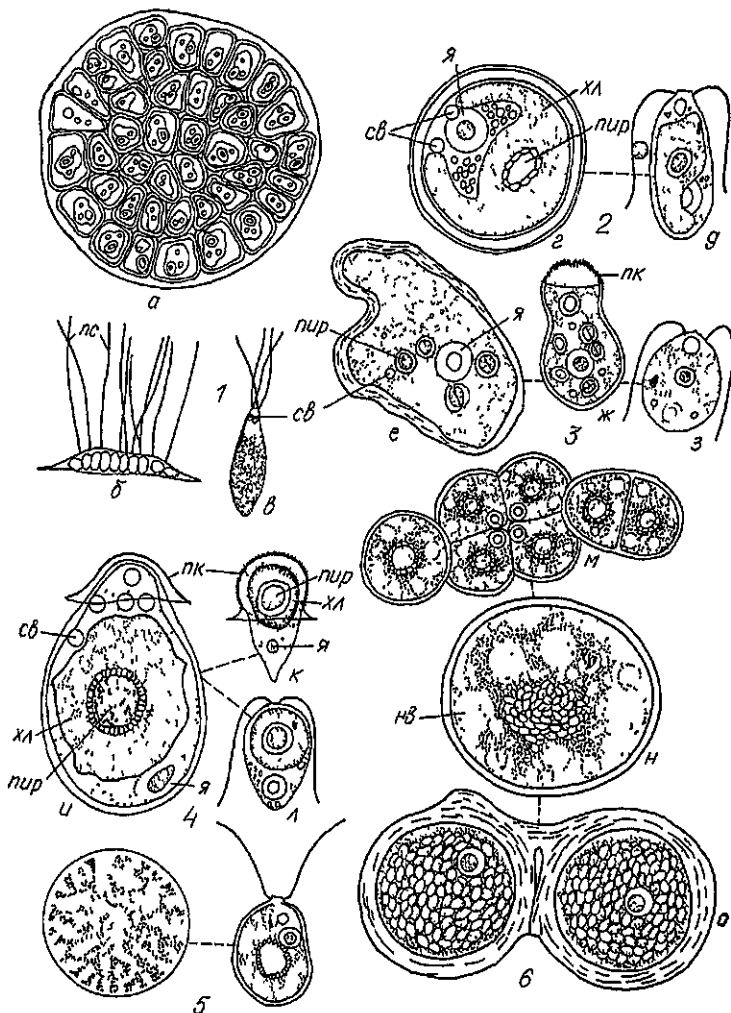


Рис. 19.15. Tetrasporales:

1 — *Chaetopeltis orbicularis* Berth. (а, б — общий вид колонии а — вид сверху, б — вид сбоку; в — зооспора); 2 — *Nupropotomas chlorococcoides* Korsch (е — строение вегетативной клетки, в — зооспора); 3 — *Nautococopsis constrictus* (Korsch) Geitl (е, ж — вегетативные клетки разного возраста, развивающиеся на поверхности воды, з — зооспора); 4 — *Nautococcus mammillatus* Korsch (и — зрелая вегетативная клетка, к — молодая клетка, л — зооспора), 5 — *Actinochloris sphaerica* Korsch., вегетативная клетка и зооспора, 6 — *Arliococcus consociatus* Korsch. (м — скопление клеток, возникшее при размножении гемивагострами, н — строение вегетативной клетки; о — акинеты, св — сократительная вакуоль; я — ядро; хл — хлоропласт; нпр — пиреноид, пс — псевдоцилии; nk — плавательный колпачок; nv — непulsирующие вакуоли

поколений, и одноклеточный *зигоспорофит*. *Arpicoccus* Korsch. свойствен диплофазный цикл развития [161].

Tetrasporales связаны тесными родственными узлами, с одной стороны, с *Volvocales* благодаря наличию ряда переходных форм, обладающих жгутиками и полярным строением клеток, с различной степенью утраты подвижности (*Dunaliella viridis* Teod. var. *palmelloides* Massjuk, *Gloeococcus*, *Tetraspora*, *Chlamydomonas ignava* Korsch., *Chlorangiopsis rugiformis* Korsch.), с другой, — с *Chlorococcales* — через ряд переходных форм, обладающих коккоидным габитусом при монадоидном строении протопласта (типа *Nautococcus*). Таким образом, в системе зеленых водорослей они занимают промежуточное положение между порядками *Volvocales* и *Chlorococcales*, однако их систематический статус остается спорным. Е. Фрич [423] включал их в порядок *Volvocales* в качестве подпорядка *Tetrasporineae*, А. А. Коршиков [161], наоборот, присоединял к *Chlorococcales* в качестве порядка *Vacuolales* в составе подкласса *Protococcaeae*. Ряд авторов [359, 417, 418, 644, 645] сохраняет за ними статус самостоятельного порядка, равноценного *Volvocales* и *Chlorococcales* в системе класса *Chlorophyceae*. Обладая гемимонадным типом структуры вегетативного тела, *Tetrasporales* представляют важный этап в эволюции зеленых водорослей, знаменуя переход от подвижного к типично растительному и неподвижному образу жизни.

Tetrasporales — пресноводные водоросли, распространенные преимущественно в небольших стоячих эвтрофных водоемах, реже в почвах. Среди них есть бентосные, планктонные, нейстонные организмы; значительную часть составляют эпибионтные формы.

Обычно *Tetrasporales* представлены в биоценозах единично и поэтому большой роли в природе не играют. В хозяйственных целях их тоже пока не используют. Эта группа водорослей представляет в основном эволюционный интерес.

Tetrasporales — гетерогенная группа, включающая 8 семейств: *Gloeococcaceae*, *Asterococcaceae*, *Chlorangiellaceae*, *Chaetochloridaceae*, *Tetrasporaceae*, *Nautococcaceae*, *Characiosiphonaceae*, *Prasinocladaceae*, объединяющих около 50 родов [418]. В последние годы выделено дополнительно еще несколько семейств, например: *Chaetopeltidaceae* [706], *Schizochlamydeaceae* [707]. Систематическое положение некоторых семейств (*Prasinocladaceae*, *Nautococcaceae*, *Characiosiphonaceae*) дискутируется [339, 374, 656, 663, 710].

19.2.3. Порядок 3. Хлорококковые — *Chlorococcales* (*Protococcales*)

Хлорококковые водоросли довольно многочисленный и разнообразный порядок зеленых водорослей, насчитывающий свыше 1200 видов [510], из них около 450 видов известны во флоре СССР.

Преобладающее большинство видов являются хлорофиллсодержащими организмами и имеют зеленую окраску. В основном это микроскопические формы, размеры которых колеблются от 0,5 до 100 мкм, обычно 5—20 мкм, и только виды рода *Hydrodictyon* Roth и отдельные слизеобразующие представители, способные формировать макроскопические колонии-растания, достигают 1,5 см.

К хлорококковым водорослям относятся одноклеточные, колониальные или ценобиальные, неподвижные в вегетативной фазе жизненного цикла, и н д в и ды коккоидной структуры (как исключение, отдельные из них обладают сократительными вакуолями или стигмой), снабженные прочной целлюлозной или целлюлозо-спорополлениновой оболочкой, объединяющие мохо- и ценоцитные формы (рис. 19.16). Одноклеточные формы образуют

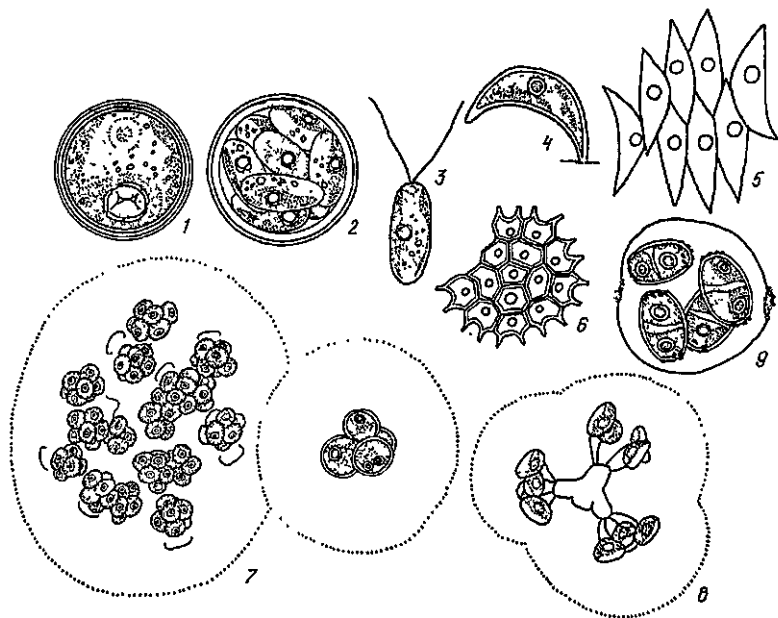


Рис. 19.16. Одноклеточные (1—4), ценобиальные (5, 6) и колониальные (7—9) Chlorococcales:

1—3 — *Chlorococcum infusionum* (Schrank) Menegh.; 4 — *Characium ornithocephalum* var. *pringsheimii* (A. Br.) Kom.; 5 — *Scenedesmus acutus* Meyen; 6 — *Pediastrum boryanum* (Turp.) Menegh.; 7 — *Coenochloris pyrenoidosa* Korsch.; 8 — *Dictyosphaerium tetrachotomum* Printz; 9 — *Granulocystopsis pseudocoronata* (Korsch.) Hind.

иногда скопления в виде однослойных пластинок или бесформенных конгломератов.

Колонии чаще всего с более или менее развитым слизистым покровом, в котором отдельные клетки расположены свободно (не связаны друг с другом) или соединены с помощью слизистых нитей, стеблей или остатков оболочки материнских клеток, в то время как в ценобии клетки соединены непосредственно своими боковыми поверхностями или с помощью выростов клеточной оболочки. Широко распространенной формой колонии является сферическая или овальная, только иногда встречается древовидная, гроздевидная или сетевидная (подсемейство *Ecballocystoideae*). Иногда наблюдается заметный рост клеточной оболочки, которая становится ограничивающим барьером колонии из нескольких генераций и определяет ее форму (*Oocystaceae*).

Форма клеток хлорококковых также довольно разнообразна — от шаровидной до цилиндрически-веретеновидной, спиралевидной или трапециевидной. Однако преобладающей формой клетки является шаровидная или овальная до яйцевидной, нередко с разнообразными отростками. Прикрепленные формы развивают специальные органы крепления — ножку, стопу или только слизистую подушечку.

Клеточная оболочка большинства видов сплошная, цельная, гладкая, в то время как у других — состоит из двух или нескольких сегментов (*Treubariaceae*). Обычно она имеет несколько слоев: внутренний широкий слой из целлюлозы и один или несколько внешних. Тонкие внешние слои

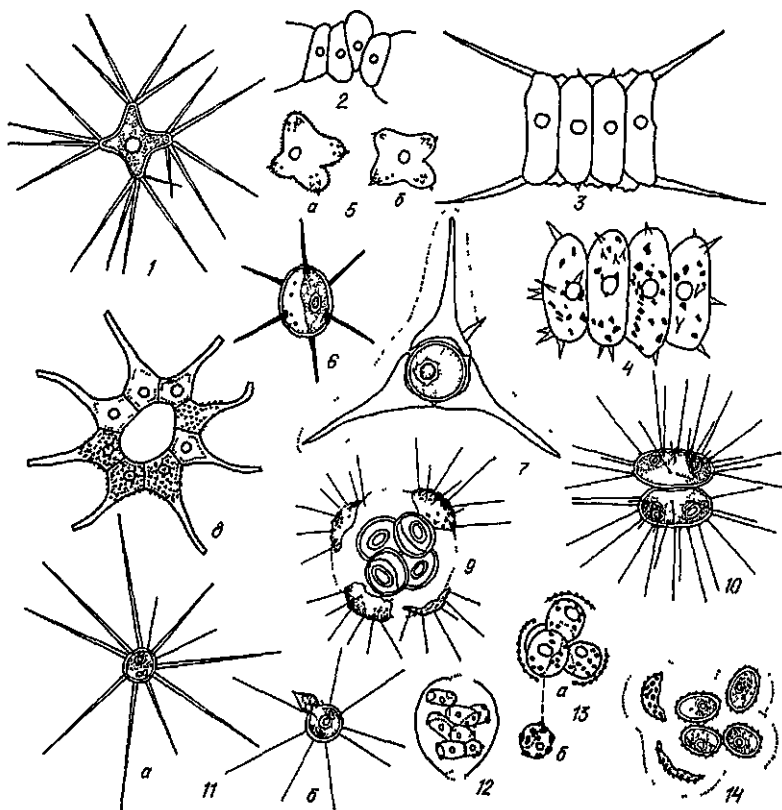


Рис 19.17. Chlorococcales с разнообразными выростами, шипами, щетинками, зубчиками, бородавками на оболочке:

1 — *Polyedriopsis spinulosa* (Schmidle) Schmidle; 2 — *Scenedesmus intermedius* Chod.; 3 — *S. communis* Hegew., 4 — *S. pseudogranulatus* var. *hystericoides* Mass; 5 — *Tetraedron minimum* var. *apiculato-scribiculatum* f. *elegans* Hortob (a — с бородавчатой оболочкой, б — с гладкой оболочкой); 6 — *Lagerheimia marssonii* Lemm.; 7 — *Treubaria planctonica* Korsch.; 8 — *Pediastrum simplex* var. *echinulatum* Witttr et Nordst.; 9 — *Siderocystopsis fusca* (Korsch.) Swale; 10 — *Dicellula geminata* (Printz) Korsch.; 11 — *Golenkinlopsis solitaria* (Korsch.) Korsch. (a — вегетативная клетка, б — яйцеклетка со сперматозоидом); 12 — *Granulocystopsis coronata* (Lemm) Hind.; 13 — *Siderocelis sphaerica* Hind (a — дочерние клетки с остатками материнской оболочки, б — вегетативная клетка); 14 — *Siderocelis ornata* (Fott) Fott

состоят из пектина, спорополленина, иногда полимерных полисахаридов. В некоторых случаях оболочка многослойная, состоит только из целлюлозы с характерными утолщениями в определенных местах и способна сильно ослизняться или заметно расширяться.

Внешний слой оболочки имеет различного рода ультраструктуру — гладкую, скробикулированную, сетчатую, складчатую и т. п., которая иногда различима при наблюдении в световой микроскоп как пунктированная, морщинистая или ребристая. Составными элементами этого слоя являются разнообразные шиповидные образования — иглы, шипы, щетинки, зубчики (рис. 19.17), которые различаются между собой как формой, относительными размерами, временем возникновения, так и химическим соста-

вом [461]. Щетинки, состоящие из пучков целлюлозных микрофибрилл, характерны для *Golenkinia Chod.*, *Acanthosphaera Lemm.*, *Echinosphaeridium Lemm.*, а шипы, содержащие нити протеина, установлены для *Scenedesmus Meyen*, *Polyedriopsis Schmidle*, *Pediastrum Meyen*, *Microactinium Fres.*, *Lagerheimia Chod.*, *Siderocystopsis Swale* [461]. Для видов родов *Scenedesmus* и *Tetrastrum Chod.* известны также шипы (зубчики), состоящие из спорополленина и являющиеся частью клеточной оболочки [461]. У этих двух родов внешний спорополлениновый слой имеет своеобразную структуру и особые поверхностные образования — розетки, сетки, бородавки, сосочки, ребра, шипики [460]. Довольно разнообразна ультраструктура щетинок у планктонных видов родов *Scenedesmus*, *Pediastrum* и *Coelastrum Näg.*, которые выполняют функцию плавательного аппарата. Развитие щетинок зависит от экологических условий. Среди других поверхностных структур оболочки ясно выделяются отдельные бородавки, валики, бугорки, локализованные в определенных местах на поверхности клетки или образующие общую орнаментацию. Выделение липкой слизи и образование слизистых головок на одном из полюсов клетки у отдельных видов *Ankistrodesmus Corda*, *Pediastrum*, *Scenedesmus* служат для прикрепления к субстрату или как временные приспособления при смене биотопа. У прикрепленных форм (*Characium A. Br.*, *Korschikoviella Silva*) подушечки или пластинки слизи нередко пропитаны гидроксидом железа и окрашены в бурый цвет.

Слизь, окружающая клетки хлорококковых водорослей, либо продуцируется этими клетками (*Radiococcaseae*), либо образуется вследствие ослизнения остатков оболочки материнской клетки (*Botryococcaseae*, *Sphaerocystidaceae*). Остатки оболочки могут ослизняться довольно быстро, и тогда они практически не заметны в общей колониальной слизи (*Coenococcus Korsch.*, *Coenocystis Korsch.* и др.), или сохраняться продолжительное время без изменения первоначальной формы клетки, или деформироваться (*Coenochloris Korsch.*, *Schizochlamydeella Korsch.*). В других случаях (например, *Botryococcus Kütz.*) остатки оболочки ослизняются в центре колонии, но отчетливо заметны на ее периферии или из них формируются слизистые прямые или разветвленные соединительные тяжи.

Ядро обычно занимает периферическое положение. Вегетативные клетки большинства видов содержат только одно ядро, реже несколько (например, 2—4 у *Scenedesmus incrassatulus Bohl.* и *Nephrochlamys subulitaria (G. S. West) Korsch.*) или иногда являются многоядерными — т. п. *ценоцитная структура* (*Hydrodictyon*, *Follicularia Miller* и т. п.). Ряд видов характеризуется непостоянным количеством ядер, которое зависит от возраста клетки или определенных отклонений в процессе размножения. Тонкая структура ядра хлорококковых полностью идентична таковой других эукариотических водорослей. В процессе митоза установлено наличие 4—32—80 (обычно 8—12) хромосом.

Хлоропластов — от одного или нескольких до многих; форма их различна. Наиболее часто встречается пристенный (периферический) тип хлоропласта в виде блюдца, корыта или чаши. Довольно редки спонгиозморфный (губчатый) и центральный, или осевой (звездчатый и лопастной) типы хлоропластов [510, 656].

Ультраструктура хлоропластов хлорококковых обычная для зеленых водорослей, так же как и состав основных фотосинтетических пигментов (хлорофиллы *a* и *b*). Однако существует группа бесцветных *Chlorococcales*, лишенных пигментов (*Hyalographidium Pasch. et Korsch.*, *Prototheca Krüger*, *Hyalocharacium Pasch.*), которые являются, в принципе, аналогами хлорофиллсодержащих *Ankistrodesmus*, *Monographidium Kom.-Legn.*, *Chlorella*, *Characium*.

Пиреноид расположен обычно в базальной утолщенной части хлоропласта, реже сбоку и только иногда строго в центре. Форма пиреноида

может изменяться от сферической, овальной до почковидной или многоугольной, слегка неправильной. Для большинства видов характерно наличие одного пиреноида, реже нескольких (некоторые виды *Characium*, *Korschikoviella*, *Eremosphaera* Miller) или многих (*Hydrodictyon*, *Coenococcus polyococcus* (Korsch.) Hind.), но у некоторых они неразличимы в световом микроскопе и, возможно, отсутствуют (*Heleochloris* Korsch., *Actidesmium* Lagerh., *Palmella* Lyngb.). В целом пиреноид *Chlorococcales* состоит из основного вещества (стромы), нередко погруженной в него ламеллярной системы и часто окружающей его сплошной или фрагментарной обкладки, благодаря которой эта органелла хорошо заметна даже в живых клетках. Обкладка имеет крахмальную природу и характеризуется сильной преломляемостью света. Такая структура пиреноида характерна для большинства представителей порядка *Chlorococcales*, хотя существуют некоторые роды с т. н. *открытыми пиреноидами* — лишенными крахмальной обкладки с одной, обычно внутренней, обращенной к центру, стороны (*Acanthosphaera*, *Golenkinia*). Известны виды с голыми, трудноразличимыми в световом микроскопе пиреноидами, лишенными крахмальной обкладки (*Kirchneriella* Schmidle, *Monogaphidium*, *Selenastrum* Printz и др.), существование которых подтверждено в настоящее время методами электронной микроскопии.

Стигма, функционально связанная с хлоропластом, имеется у репродуктивных клеток *Chlorococcales* и, как исключение, у взрослых вегетативных клеток отдельных родов (*Ankura* Fott, *Characium*, *Bicuspidella* Pasch.). Она расположена на переднем конце клетки в периферической части хлоропласта около клеточной оболочки. Размеры стигмы могут заметно колебаться даже в пределах одного рода (например, у *Chlorococcum* Meneghini).

Стигма функционально связана не только с хлоропластом, но и со *жгутиковым аппаратом* репродуктивных клеток *Chlorococcales* — зооспор, гамет. Для большинства зооспорообразующих форм характерны клетки с двумя жгутиками равной длины и только для некоторых (например, *Pseudocharacium* Korsch.) — с четырьмя. Тонкая структура жгутика полностью соответствует таковой других зеленых водорослей.

В периферической части короткого (до 2 мкм) базального тела жгутика располагается 9 триплетов микротрубочек (центральная пара отсутствует). Эти образования у хлорококковых ориентированы по часовой стрелке [547]. В подвижных клетках *Pediastrum* sp., *Hydrodictyon reticulatum* (L.) Lagerh. базальные тела соединены между собой перемычкой или (у зооспор *N. reticulatum*) они направлены друг к другу под углом 180°. От базальных тел отходят несколько жгутиковых корней — сложная система собранных в пучки (по 5—8 у *Hydrodictyon*) микротрубочек [279]. Микротрубочки, при выходе из базальных тел, располагаются симметрично и образуют характерную для зеленых водорослей крестообразную фигуру. Пучки микротрубочек направлены к периферии клетки, к плазмалемме и выполняют роль цитоскелетных образований.

Сходны с базальными телами по внешней форме и тонкой структуре *центриоли*, которые обнаружены даже у родов, полностью утративших в жизненном цикле подвижную стадию (например, *Kirchneriella*, *Chlorella* Beijer., *Scenedesmus*, *Tetraëdron* Kütz.).

Размер и количество цистерн в *диктиосоме* (*аппарат Гольджи*) зависит как от функционального состояния клетки, так и от воздействия внешних факторов, однако колеблется в определенных пределах (например, 12—16 для *Oocystis* Näg.). Хлорококковые водоросли содержат обычно несколько *митохондрий*, хотя у некоторых наблюдается только одна (виды рода *Chlorella*). Число, размеры, форма и их расположение в клетке строго не фиксированы и колеблются в широких пределах в зависимости от возраста и функционального состояния клетки.

Цитоплазма пронизана системой канальцев *эндоплазматического рети-*

кулюма, которые местами расширяются, образуя цистерны или пузырьки с гладкой и шероховатой, несущей рибосомы мембраной. Разветвленная система канальцев наблюдается на периферии клетки вдоль плазмалеммы (например у *Chlorella*), либо вокруг ядра, образуя дополнительную *перинуклеарную оболочку*, которая сохраняется длительное время в процессе митоза у *Hydrodictyon*, *Kirchneriella* и *Tetraëdron*. Помимо канальцев эндоплазматического ретикулюма клетки хлорококковых водорослей содержат *микротрубочки*, число и местоположение которых в клетке довольно изменчивы и зависят от ее функционального состояния. У *Chlorella* они возникают перед самым делением ядра и исчезают сразу же после завершения цитокинеза, а у *Kirchneriella* они сосредоточиваются на периферии клетки, непосредственно под плазмалеммой, в то время как у *Hydrodictyon* — около хлоропласта и располагаются поодиночке или собраны в группы по несколько в каждой. Из цитоплазматических телец (частиц) обнаружены *пероксисомы* (например, у видов рода *Chlorella*). Они состоят из мелкозернистого материала и содержат фермент гликолатдегидрогеназу.

Продукты ассимиляции — крахмал и масло, а у некоторых видов и вторичные каротиноиды. Крахмал концентрируется в основном вокруг пиреноидов, хотя отдельные зерна могут возникать также в строме хлоропласта между тилакоидными. Капельки масла иногда рассеяны в плазме клетки (*Botryococcus*, *Trebouxia* Ruem., *Spongiochloris* Starb и некоторых видов *Chlorococcum*).

Деление клетки осуществляется с помощью клеточной пластинки, которая обычно появляется в плоскости клеточного деления в поздней анафазе или ранней телофазе между возникающими в ходе митоза дочерними ядрами. Она растет по направлению к периферии, разделяя протопласт на две части. У хлорококковых водорослей известно последовательное (например, *Chlorococcum*, *Neochloris* Starb., *Neospongiococcum* Deas.), одновременное, которое нередко называют также делением распада (*Characium*, *Sorastrum* Kütz.) и сегментационное деление (*Spongiochloris*, *Planktosphaeria* G. M. Sm., *Dictyochloris* Visch. et Starb и др.). В результате цитокинеза возникает совершенно обособленные одноклеточные особи, а оболочка материнской клетки, лишенная связи с протопластом, теряет способность к росту и под воздействием увеличивающихся в размере дочерних клеток разрывается. Разрушение оболочек происходит не спонтанно, а носит закономерный характер и зависит от количества и активности фермента целлюлазы.

Размножение происходит бесполом, реже половым путем, вегетативное деление отсутствует. *Бесполое размножение* осуществляется эндогенно образующимися бесполоыми специализированными клетками — зооспорами, синзооспорами, гемизооспорами, апланоспорами и автоспорами. У некоторых родов установлена способность к размножению бесполоыми клетками различных типов (при этом часто наблюдается значительное преобладание одного из типов), для других — только одного типа. Освобождение специализированных клеток происходит при полном или частичном местном ослизнении либо разрыве клеточной оболочки, а иногда ее распаде на две или несколько частей. У ценобияльных форм наблюдается формирование ценобиев в материнской клетке (*Hydrodictyon*, *Scenedesmus*) или после выхода из нее (*Pediastrum*, *Euastropsis*). Для некоторых родов или их отдельных видов (*Chlorococcum*, *Tetraëdron*, *Pediastrum* и др.) характерно образование слизистого пузыря, в котором репродуктивные или сформированные дочерние клетки выходят из материнской.

Наиболее примитивные формы размножения *Chlorococcales* — активно подвижные *зооспоры* или ограниченно подвижные *гемизооспоры*. Количество этих клеток у отдельных родов и видов различно и иногда достигает нескольких десятков или сотен (например, у *Chlorochytrium* Cohn). Большинство зооспорообразующих родов характеризуются двужгутиковыми

зооспорами и лишь некоторые (*Pseudocharacium*, *Acanthosphaera*) — четырёхжгутиковыми. Зооспоры имеют различное морфологическое строение: одни из них лишены настоящей оболочки, т. е. голые — т. н. *Dunaliella* (*-Carteria*)-*mun*, что свойственно многим зооспорообразующим хлорококковым (*Hydrodictyaceae*, *Golenkiniaceae*, *Sphaerocystidaceae* и т. п.), другие — с прочной оболочкой, не метаболичны — т. н. *Chlamydomonas-mun* (*Chlorococcum*, *Mastogochloris* Korsch., некоторые виды *Characium*) [405, 409, 510 и др.]. Гемизооспоры представляют собой в сущности недоразвитые зооспоры. Они лишены жгутиков, голые или покрытые оболочкой, прорастают на месте своего образования в материнской оболочке (*Desmatractum* W. et G. S. West, *Trochiscia* Kütz.) или выходят наружу в виде слегка амёбондновидных клеток и прорастают отдельно одна от другой (*Treibaria* Bern., *Golenkinia*, *Acanthosphaera*).

Неподвижные бесполое клетки размножения хлорококковых водорослей — *апланоспоры* и *автоспоры* — довольно сходны между собой и образуются в материнской клетке чаще всего в небольшом количестве, обычно по 4—8, значительно реже по 2, 16, 32 и 64, хотя апланоспор всегда формируется больше, чем автоспор [510]. Автоспоры у ценобиальных форм могут образовывать несколько или только один новый ценобий.

У колониальных и ценобиальных хлорококковых водорослей наблюдается иногда *фрагментация* или *распад колоний* или ценобия на отдельные части или одиночные клетки, что можно рассматривать как вегетативное размножение.

Половое размножение известно только у небольшого числа видов из различных семейств (*Chlorococcales*, *Chlorochytriaceae*, *Dictyosphaeriaceae*, *Micractiniaceae* и др.) и наблюдается довольно редко. Гаметы иногда сильно напоминают зооспоры. Среди хлорококковых водорослей, которым свойствен половой процесс, чаще наблюдается *изогамия* и значительно реже *гетерогамия* (*Korschikoviella limnetica* (Lemm.) Silva) и *оогамия* (*Golenkiniopsis* Korsch., *Micractinium*, *Dictyosphaerium* Näg.). Известны как гомоталлические (*Chlorochytrium lemnae* Cohn.), так и гетероталлические организмы (*Hydrodictyon*, *Pediastrum*, *Micractinium*, *Golenkiniopsis*, *Dictyosphaerium*).

В цикле развития хлорококковых зигота вскоре после слияния гамет переходит в состояние покоя и покрывается твердой оболочкой (гладкой, бородавчатой или шиповатой) и содержит большое количество запасных веществ. При прорастании зиготы происходит редукционное деление ядра и вегетативные клетки являются гаплоидными, реже оно отсутствует и тогда вегетативная стадия — диплоидная (*Chlorochytrium lemnae*). В последнем случае зигота прорастает сразу без слияния гамет, без периода покоя. У *Golenkiniopsis*, *Micractinium* наблюдались случаи партеногенетического преобразования гамет в вегетативные клетки.

При неблагоприятных условиях вегетативные клетки большинства хлорококковых способны превращаться в покоящиеся клетки — *акинеты*, *цисты*.

До настоящего времени нет единого мнения о систематическом статусе *Chlorococcales* и объеме этого порядка, не определена значимость отдельных признаков в систематике этих водорослей, существует большой разнобой в интерпретации видовых и внутривидовых таксонов, из-за чего многие из них трактуются разными авторами неоднозначно.

В зависимости от значимости, придаваемой коккоидной структуре таллома, хлорококковые водоросли рассматриваются в ранге класса, подкласса или порядка. В отечественной альгологии эта группа водорослей чаще всего представлялась как класс [65, 83, 205, 206, 233, 234, 330] или подкласс [161]. Зарубежные альгологи [355, 356, 359, 362, 417, 510 и др.] данную группу водорослей рассматривают в ранге порядка, что представляется и нам более обоснованным [318].

Тесные родственные связи *Chlorococcales* и *Tetrasporales*

проявляются в наличии у некоторых видов рудиментарных признаков флагеллат — сократительных вакуолей и стигмы (*Chlorococcales*, отдельные виды рода *Chlorococcum*) у вегетативных клеток. Существует также ряд родов, представляющих переходной тип между хлорококковыми и пакетовидными хлорсарциновыми, а также нитевидными улотриковыми водорослями.

Систематика порядка *Chlorococcales* до сих пор остается искусственной, а разграничение на отдельные семейства — субъективным. За полтора столетия предложено свыше 70 классификационных систем, однако ни одна из них не является общепризнанной. Наиболее разработанной и обоснованной на данное время, с нашей точки зрения, следует признать систему И. Комарека, Б. Фотта [510], которая базируется на системах А. А. Коршикова [161] и Б. Фотта [417]. Данная система учитывает как традиционные морфологические признаки, так и современные данные по ультраструктуре и биохимии этих организмов. Принимая настоящую систему за рабочую, мы внесли в нее некоторые изменения с учетом новых данных по отдельным систематическим группам хлорококковых, а именно: 1) водоросли подсемейств *Chlorosarcinoideae*, *Neochloroideae* p. p., *Spongiosococceae* p. p., которым свойственно настоящее вегетативное деление клетки (десмосхизис) и своеобразный хлорсарциноидный тип структуры [198], относятся к порядку *Chlorosarcinales*, а подсемейство *Disporoideae* — к *Ulotrichales*; 2) оставшаяся часть видов подсемейства *Neochloroideae* p. p. рассматривается нами в семействе *Chlorococaceae* среди типовых представителей, а подсемейство *Dictyochlorelloideae* — в семействе *Sphaerocystidaceae*, в первом случае отказываясь от признака присутствия оболочки у зооспор, а во втором — признавая наличие зооспор, как указывал А. А. Коршиков [161]; 3) в соответствии с правилами «Международного кодекса ботанической номенклатуры» название семейства *Palmellaceae* изменено на *Sphaerocystidaceae*; 4) подсемейство *Ankistrodesmoideae*, на основании отличий в цитокинезе, в сравнении с другими представителями семейства *Chlorellaceae*, рассматривается в ранге самостоятельного семейства *Selenastraceae*, как ранее предлагалось [161, 543, 691]; 5) проведены соответствующие преобразования и перераспределение родов и видов в семействах *Radiococaceae*, *Oocystaceae*, *Chlorellaceae* и *Selenastraceae* [462, 481, 543 и др.].

Хлорококковые водоросли распространены повсеместно. В экологическом отношении они довольно разнообразны. Преобладающее большинство видов — обитатели пресных или слабосоленоводных, мелких, хорошо прогреваемых, богатых биогенными веществами водоемов со стоячей или слабопроточной водой, лишь немногие встречаются в морях. Они заселяют водоемы различных типов — ручьи, реки, водохранилища, озера, пруды, в том числе биологические, болота, каналы, пойменные и эфемерные водоемы и различные их биотопы. Обнаружены они также на коре деревьев и среди обрастаний различных наземных материалов, в том числе и промышленных (капрон, пенопласт, стеклопластик или стекловолокно, сплавы алюминия, стали и т. п.).

Аэрофитные виды представлены в основном сферическими формами, из которых наиболее обычны представители родов *Chlorococcum*, *Chlorella*, иногда *Trebouxia*, *Oocystis* и др. Особое многообразие этих и подобных им родов наблюдается в почве, где они хорошо приспособились к неблагоприятным условиям (высушивание, промерзание, инсоляция и т. п.). Обычными представителями вневодных биотопов являются зооспорообразующие формы (например, виды родов *Chlorococcum*, *Neochloris*, *Spongiochloris*, *Neospongiosococcum*). Наиболее обильно они населяют поверхностный слой почвы (0,2—1 см), но встречаются и на глубине до 2 м. С глубиной численность и видовое разнообразие хлорококковых резко уменьшается. Некоторые зооспорообразующие виды обитают на снегу (криофильные виды родов *Chlorococcum*, *Chlorella*, *Oocystis* Näg. em A. Br., *Trochiscia*, *Scotiella*

Fritsch и др.) или в термальных источниках (отдельные виды рода *Chlorella*).

Большинство хлорококковых — *свободноживущие формы* и только некоторые — прикрепленные, имеющие или не имеющие специальных органов прикрепления (большинство видов *Chlorococcales*, некоторые *Selenastraceae*, поселяющиеся на других водорослях, живых или отмерших частях высших растений, различных каменных или бетонных субстратах), или *эндофитные*, либо *эпизоитные*, *паразитические* или *симбиотические* (например, *Chlorochytrium lemnae* развивается в клетках ряски, виды рода *Chlorella* — в клетках инфузорий, губок, мшанок, а *Chlorochytrium*, *Kentrosphaera Borzi* — внутри тела или слизи других водорослей). В последнем случае трудно установить четкую грань между симбиозом и паразитизмом, поскольку не всегда отчетливо проявляется повреждение клеток хозяина или другие явные признаки его угнетения. Виды родов *Chlorella*, *Chlorococcum*, *Trebouxia*, *Mutuncia* Printz обычно встречаются в теле лишайников, а *Chlorella* образует жизненное сообщество с плазмодием некоторых видов миксомицетов.

Обычно планктонные виды *Chlorococcales* обитают на глубине 0,5—1 м. Нередко они имеют специальные приспособления (щетинки, шипы, выросты и т. п.) для парения в толще воды (например, *Micractinium*, *Golenkinopsis*, *Golenkinia*, *Lagerheimia*, *Polyedriopsis*). Этой же цели служат обширные массы слизи вокруг отдельных клеток или колоний (*Coenochloris*, *Coenococcus* Korsch., *Coenocystis* Korsch., *Palmella* и др.) или сочетание слизистой оболочки со щетинками или шипами, а также рыхлое строение ценобия, шаровидная, звездчатая его форма и т. п. Только обитатели поверхностной пленки воды (*Ankura ancosa* (G. M. Sm.) Fott, *Chlorella neustonica* Bourr., *Emergosphaera superficialis* Miller, *Topacevskiella nautococcoides* Massjuk) снабжены специальными плавательными колпачковидными образованиями.

Наиболее благоприятны для развития хлорококковых водорослей пруды, особенно рыбоводные, где они являются одной из ведущих групп. Чаще всего в рыбоводных прудах наблюдается одновременная вегетация нескольких видов, создающих доминирующий ценоз конкретного водоема. «Цветение» воды могут вызывать виды родов *Scenedesmus*, *Pediastrum*, *Crucigeniella* Lemm. и другие, когда количество их клеток достигает 1—3 (до 5) млн/мл.

В целом, своеобразие экологических условий в каждом типе водоемов определяет характерный для него комплекс видов хлорококковых, однако свыше 40 % видов этих водорослей встречаются на территории Украины практически в водоемах всех типов.

Хлорококковые водоросли играют большую роль в природе как продуценты органического вещества и кислорода. Они принимают активное участие в процессах самоочищения и формирования качества воды, а некоторые из них служат биоиндикаторами трофности и сапробности водоемов.

Хозяйственное значение многих видов хлорококковых определяется тем, что их поедают различные беспозвоночные и рыбы. Отдельные виды хлорококковых культивируют и используют в качестве стимулирующих кормовых и пищевых добавок, а также применяют в медицинской, парфюмерной и других отраслях промышленности.

Хлорококковые водоросли являются источником витаминов А, В, К, фолиевой и пантотеновой кислоты, холина и других витаминов (например, у видов рода *Chlorella* их насчитывают 15), характеризуются высоким содержанием полноценных белков (включая все необходимые для питания человека и животных аминокислоты, в том числе незаменимые) и других физиологически активных веществ. По содержанию белков, аминокислот и витаминов они не уступают другим источникам природных органических соединений. Например, пшеница содержит 13,8 % белков, 66,6 углеводов

и 1,8 жиров, мука гречневая — 8,5, 73,8 и 1,8 — соответственно, а суспензия хлореллы и сценедесмуса — 45; 35 и 12 %. В качестве добавок к пищевому рациону сельскохозяйственных животных хлорококковые водоросли оказались особенно полезными в аридной зоне. Так, в Средней Азии их использование повышает продуктивность крупного и мелкого рогатого скота на 15—20 % и снимает госсиполовое отравление; в птицеводстве — дает привес до 20 %, увеличивает яйценосность кур на 20—30 % [224].

Лабораторные культуры этих водорослей используют в качестве удобного модельного объекта для выяснения механизмов дыхания и фотосинтеза, потенциальной продуктивности фотосинтетического аппарата, вопросов биологического саморегулирования и биосинтеза различных соединений, а также для решения некоторых других фундаментальных проблем физиологии, биохимии, генетики и т. п.

Согласно нашему пониманию порядка Chlorococcales, он подразделяется на 16 семейств: Chlorococcaceae (27 родов), Sphaerocystidaceae (20), Chlorochytriaceae (7), Dicranochaetaceae (1), Characiaceae (19), Treubariaceae (7), Hydrodictyaceae (4), Golenkiniaceae (4), Micractiniaceae (5), Botryococcaceae (13), Radiococcaceae (18), Chlorellaceae (24), Oocystaceae (30), Selenastraceae (17), Coelastraceae (6), Scenedesmaceae (29).

19.2.4. Порядок 4. Хлоросарциновые — Chlorosarcinales (Chlorosphaerales, Chlorosphaeraceae, Chlorosarciniaceae, Chlorosarcinaceae, Chlorosarcinoideae)

Небольшой порядок, объединяющий несколько десятков видов одноклеточных или колониальных зеленых водорослей, сочетающих коккоидный габитус со способностью к вегетативному клеточному делению в различных плоскостях, т. е. обладающих сарциноидным типом структуры вегетативного тела [198]. Для представителей этого порядка характерно вегетативное клеточное деление¹ (десмосклизис, цитотомия), т. е. деление надвое одетых оболочками клеток, при котором неподвижные продукты деления (отличающиеся от репродуктивных клеток), выделяя собственную оболочку, остаются прочно связанными друг с другом тесно прилегающей к ним оболочкой родительской клетки, сохраняющейся более или менее длительное время после завершения цитокинеза.

Клетки Chlorosarcinales всегда окружены плотной оболочкой. Они имеют неполярное строение. Форма их довольно однообразна: у одиночных — шаровидная, у колониальных — неправильно полигональная, уплощенная в местах контактов с соседними клетками и выпуклая снаружи. Образующиеся в процессе деления комплексы клеток имеют форму пакетов или тетраэдров (рис. 19.18). При последовательном делении в трех взаимно перпендикулярных плоскостях пакеты приобретают кубическую форму (Chlorosarcina Gern., Chlorosarcinopsis Hern.). В тетраэдрических комплексах клетки располагаются либо в одной плоскости крестообразно, либо в разных, в виде тетраэдра, так что одновременно в поле зрения находится не более трех клеток из четырех (Tetracystis Brown et Bold, Pseudotetracystis Arn., Borodinella Miller, Borodinellopsis Dykst.). Многократно повторяющиеся деления клеток у некоторых видов, обладающих эластичными клеточными оболочками (Chlorosarcinopsis minor Groover et Bold), приводит к формированию многоклеточных паренхиматозных комплексов, в которых, однако, не наблюдается функциональная дифференциация клеток, свойственная водорослям тканевого строения. Растягивающаяся до определенных пределов оболочка родоначальной клетки нередко объеди-

¹ Термин «вегетативное клеточное деление» неоднозначно трактуется многими авторами [356, 405, 416, 417, 423, 463 и др.].

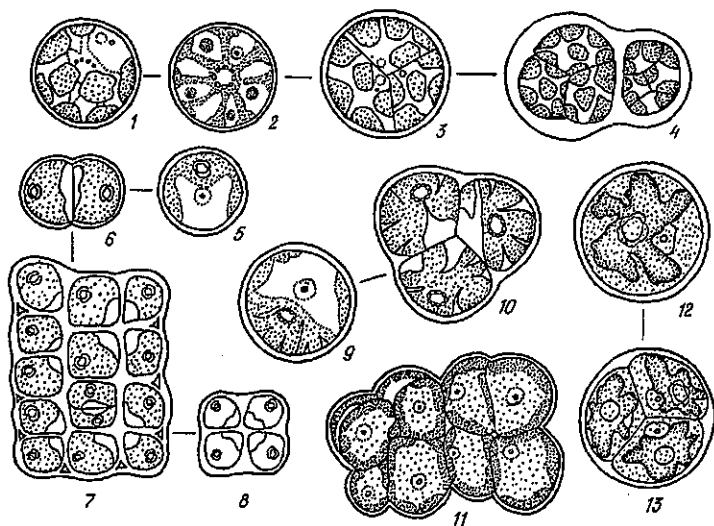


Рис. 19.18. Chlorosarcinales:

1—4 — *Borodinellopsis oleifera* Schwarz (1, 2 — взрослая одиночная клетка, вид с поверхности (1) и в поперечном разрезе (2), 3, 4 — делящиеся клетки, образование тетраэдрических многоклеточных комплексов); 5—8 — *Tetracystis sarcinalis* Schwarz (5 — взрослая одиночная клетка, 6—8 — различные стадии деления и образования пакетовидных многоклеточных комплексов); 9, 10 — *Tetracystis compacta* Schwarz (9 — взрослая одиночная клетка, 10 — деление и образование тетраэдрического комплекса); 11 — *Chlorosarcina longispinosa* Chant. et Bold; 12, 13 — *Axilosphaera vegetata* Cox et Deason (12 — взрослая одиночная клетка, 13 — тетрада, образовавшаяся путем десмосхиэнса)

няет сразу несколько поколений клеток, каждая из которых, помимо собственной оболочки, окружена оболочками всех предшествующих поколений родительских клеток. Размеры таких комплексов, впоследствии распадающихся, зависят от эластичности клеточных покровов, их способности к росту и растяжению. Нередко такие разрастания в виде зеленых бугорчатых пленок или порошоквидных налетов на субстрате становятся заметными для невооруженного глаза.

Клеточная оболочка обычно гладкая, без скульптурных украшений и выростов, у одиночных клеток тонкая, в многоклеточных комплексах — более толстая, нередко слоистая, иногда покрыта тонким слоем слизи. Протопласт растительного типа, лишь изредка (*Planophila* Gern.) в неподвижных вегетативных клетках наблюдаются *сократительные вакуоли*. Клетки большей частью *однойдерные*, иногда *многоядерные* (*Chlorosphaeropsis* Visch.). *Хлоропласты* пристенные (*Chlorosarcinopsis*), иногда слегка отстоящие от клеточной оболочки (*Apatococcus* Brand), центральные, осевые (*Borodinella*) или заполняющие всю полость клетки (*Chlorosphaeropsis*), с пиреноидами или без них. Пристенные хлоропласты чашевидные, мантиевидные, сплошные или перфорированные (до сетчатых) или раздельно-лопастные, корытообразные, пластинчатые, до дисковидных. У *Chlorosphaeropsis* хлоропласт губчатый, состоящий из пристенной части и отходящих к центру анастомозирующих тяжей, заполняющих почти всю клетку.

Размножаются *Chlorosarcinales* преимущественно бесполом путем: *фрагментацией* многоклеточных комплексов или с помощью специализированных клеток — *зооспор* и *апланоспор*. Зооспоры покрыты обо-

лочками или без них, двух- или четырехжгутиковые, жгутики изо- или гетероконтные. У *Chlorosarcinopsis dissociata* Hern. и *Pseudotetracystis terrestris* Agg наблюдался изогамный половой процесс. У преимущественного большинства видов цикл развития проходит без смены ядерных фаз.

Зеленые водоросли с сарциноидным типом структуры были выделены в самостоятельный порядок *Chlorosphaerales* в 1958 г. [463], что нашло поддержку у ряда авторов [5, 356, 362, 547, 610, 684], по мнению которых выделенный порядок занимает промежуточное положение между одноклеточными и многоклеточными зелеными водорослями, знаменуя принципиально важный, поворотный этап в их эволюции. *Chlorosarcinales* с их неполярным строением клеток и способностью делиться в различных плоскостях рассматриваются как исходные в эволюции многоклеточных зеленых водорослей [198]. Однако систематический статус и родственные связи *Chlorosarcinales* остаются дискуссионными. Б. Фотт [417] считает их вторично упрощенными многоклеточными нитчатыми формами, помещая в качестве подпорядка *Chlorosarcininae* после *Ulotrichinae*. Ф. Гиндак и др. [483], наоборот, рассматривают их в начале порядка *Ulotrichales* в составе семейства *Pleurococcaceae*. П. Буррелли [359] и К. Стармах [654] помещают их в качестве семейства *Chlorosarcinaceae* в начале системы *Chaetophorales*. А. А. Коршиков [161] и И. Комарек [510] рассматривают хлоросарциновые в системе порядка *Chlorococcales* в качестве семейства *Chlorosphaeraceae* [161] или подсемейства *Chlorosarcinoideae* [510].

Chlorosarcinales распространены преимущественно в наземных биотопах: в почве и на ее поверхности, на скалах, стволах деревьев и в других аэрофитных условиях: реже они встречаются в водных, в том числе миксогалинных [450] местообитаниях. Являясь постоянным компонентом почвенной альгофлоры, они играют определенную роль в почвообразовательных процессах, способствуя накоплению в почвах кислорода и гумуса.

Порядок *Chlorosarcinales* объединяет 2 семейства: *Chlorosarcinaceae* — зооспоры есть, *Soccomyxaceae* — зооспоры отсутствуют, и немногим более 10 родов. Это, несомненно, гетерогенный порядок, о чем свидетельствует разнообразие строения репродуктивных клеток, способов осуществления митоза и цитокинеза [547]. Поэтому сделана попытка реклассификации сарциноидных зеленых водорослей путем их распределения между двумя классами *Chlorophyta*: *Chlorophyceae* (*Chlorosarcinales*) и *Charophyceae* (*Chlorokybales*) [547].

19.2.5. Порядок 5. Улотриковые — *Ulotrichales*

Порядок *Ulotrichales* объединяет около 460 видов водорослей, относящихся к 70 родам. В подавляющем большинстве это многоклеточные и нитчатые и дидимные нитчатой, разноразветвленной или пластинчатой¹ структуры, реже многоклеточные до одноклеточных или колониальные, микроскопические или различимые невооруженным глазом, нередко макроскопические, достигающие в длину до нескольких дециметров, окрашены обычно в зеленый цвет разных оттенков, немногие желтовато-оранжевые или оранжево-красные (виды рода *Trentepohlia* Mart.). У некоторых видов оранжево-красная окраска наблюдается лишь на определенных стадиях развития.

Одноклеточные формы обычно образуют временные короткие нити из небольшого числа клеток или плотные скопления. *Нитчатые талломы* простые или разветвленные, однорядные, реже многорядные, часто покрыты слизью разной толщины и структуры, при определенных условиях легко распадаются на многоклеточные фрагменты и даже отдельные клетки.

¹ Строение тела особи дано по М. М. Голлербаху [78].

У форм, живущих в свободном состоянии, отсутствует морфологически уловимое различие между вершиной и основанием нити (*Binuclearia* Witt., *Geminella* Turp., *Gloeotila* Kütz., *Radiofilum* Schmidle, *Chlorhormidium* Fott и др.), у прикрепленных организмов (виды родов *Ulothrix* Kütz., *Uronema* Lagerh. и др.) базальная и апикальная клетки отличаются от остальных клеток таллома. Апикальные клетки полушаровидные, тупые или заостренные, прямые, реже изогнутые, базальные — обычно имеют форму довольно вытянутого конуса, суженной частью обращенного к субстрату. На нижнем конце базальных клеток могут возникать пектозные или целлюлозные образования в виде полушаровидных подушечек или дисковидных стоп с ровными или изрезанными краями (дермоиды), иногда базальная клетка вытягивается в ризоид.

Разнонитчатые талломы представляют собой дальнейшее морфологическое усложнение нитчатого тела и характерны для большого числа родов улотриковых. Разнонитчатая структура представлена не только разветвленными в плоскости талломами, но и восходящими нитями, у просто организованных улотриковых — простыми, у более сложно организованных — разнообразно разветвленными. Усиление или ослабление развития стелющейся или вертикальной частей таллома способствовало возникновению различных модификаций разнонитчатой структуры.

При более или менее полном исчезновении вертикальных нитей таллом приобретает вид разнообразных *однослойных пластинок* (*Protoderma viride* Kütz., *Epibolium dermaticola* Printz) или дисков (*Coleochaete scutata* Bréb., *C. orbicularis* Pringsh.).

При недоразвитии или выпадении горизонтальной части интенсивно развитыми оказываются вертикальные нити (виды родов *Draparnaldia* Vory, *Draparnaldiella* Meyer et Skabitsch. и др.). Разветвленные формы обычно кустиковидные, при этом у одних представителей нет резкого различия между главными нитями и боковыми ветвями (*Stigeoclonium* Kütz., *Microthamphion* Näg.), у других эти различия выражены ярко (*Cloniophora* Tiffany, *Draparnaldopsis* Sm. et Klyver и др.).

Для некоторых разветвленных подорослей характерно образование большого количества слизи, объединяющей нити в полушаровидные и лопастные колонии (*Chaetophora* Schrank). Слизь образуется в результате видоизменения пектиновых слоев оболочки клеток или обверток нитей.

Двуслойные пластинчатые талломы улотриковых обычно плоские, листовидно расширенные или лентовидные. Если между слоями таллома образуется полость — тогда пузыревидные, мешковидные (*Monostroma* Thurg.) или трубчатые с однослойными стенками, простые или разветвленные (*Enteromorpha* Link).

На поверхности многих клеток стелющихся нитей и однослойных пластинчатых талломов образуются преимущественно одноклеточные *волоски*, иногда луковичеобразно вздутые у основания, или щетинки. Многие апикальные клетки кустиковидных талломов нередко вытягиваются в одноклеточный, заостренный, чаще многоклеточный, тупой волосок.

Клетки цилиндрические, боченковидные, эллипсоидные, шаровидные, яйцевидные, веретеновидные, иголковидные, прямые или изогнутые, на концах тупые или заостренные, преимущественно со сплошной двуслойной оболочкой, обычно бесцветной, реже окрашенной соединениями железа в бурый цвет. Внутренний слой оболочки тонкий, целлюлозный, наружный — более толстый, с примесью пектиновых веществ, гомогенный или слоистый, с продольным или косым расположением слоев, легко ослизняющийся; оболочки из двух равных частей, не имеющие формы буквы Н, встречаются только у видов рода *Radiofilum*. Все клетки в нитях одеты снаружи еще своеобразной *обверткой* (влагалищем) из пектиновых веществ, обычно тонкой, хорошо заметной лишь у поперечных перегородок, реже довольно толстой, гомогенной или отчетливо слоистой (фиброзной), не-

редко легко ослизняющейся. Цитоплазма прилегает к клеточным стенкам; середину клетки занимает центральная вакуоль с клеточным соком. *Ядро* преимущественно одно, шаровидное или слегка эллипсоидное, незначительных размеров, мало заметное, обычно размещается в пристенном слое цитоплазмы, реже в особом слизистом тяже, проходящем посередине клетки или смещенном к одной из ее сторон. *Хлоропласт* обычно один, пристенный, у одних видов дисковидный, пластинчатый, прямой или согнутый в форме полуцилиндра с ровными или лопастными краями, реже лентовидно вытянутый и слегка спирально изогнутый, у других — в форме широкого или узкого цилиндра (кольца), цельного или продырявленного нередко настолько сильно, что принимает вид сеточки, выступающей продольные стенки клеток. У водорослей семейства Prasiolaceae хлоропласт центральный, звездчатый. Чашевидный хлоропласт встречается преимущественно у репродуктивных клеток. Хлоропласты улотриковых содержат хлорофиллы *a* и *b* и каротиноиды (преимущественно β -каротин и ксантофилл).

Внутри хлоропластов, реже на их поверхности располагаются *пиреноиды*, преимущественно скорлупчатые, окруженные покровом из ассимилятов; реже пиреноиды отсутствуют.

Продукт ассимиляции — крахмал или маслоподобное вещество, бесцветное (у видов рода *Microthamnion* Näg.) или окрашенное (у видов рода *Trentepohlia*).

Размножаются улотриковые водоросли как бесполым, так и половым путем. *вегетативное размножение* происходит путем *фрагментации* тела водорослей на отдельные многоклеточные или одноклеточные участки или отдельными клетками с утолщенной оболочкой и большим количеством запасных питательных веществ — *акинетами размножения*. Подобные акинеты весьма часто встречаются у представителей родов *Ulothrix*, *Vinuclearia*, *Gloeotila*, *Chlorhormidium*, *Cylindrocapsa* Reinsch., а также многих хетофоровых водорослей. Собственно *бесполое размножение* осуществляется большей частью подвижными четырехжгутиковыми или двухжгутиковыми *зооспорами*, реже неподвижными *апланоспорами* и *гипноспорами*. *Половое размножение* — посредством *гамет*, возникающих в неизменных, слегка измененных или значительно преобразованных клетках — *гаметангиях*. Гаметы обычного монадного типа, двухжгутиковые. У улотриковых известны все три формы полового процесса — изо-, гетеро- и оогамия. При *изогамии*, если обе копулирующие гаметы развиваются на одной особи, водоросли называются гомоталличными, если копуляция возможна только между гаметами, образовавшимися на разных особях, — гетероталличными. При этом гаметы морфологически совершенно подобны друг другу и различия между ними являются чисто физиологическими. При *гетерогамии* обе гаметы также подвижны, но различаются между собой по величине. Более крупные и менее подвижные гаметы (*макрогаметы*) считаются женскими, меньшие по величине и более подвижные (*микрогоаметы*) — мужскими. У форм с *гетерогамным* половым процессом наблюдается разная степень дифференциации мужских и женских гамет. В одних случаях различия невелики, в других весьма значительны. У некоторых улотриковых водорослей с гетерогамным половым процессом наблюдается своеобразный переход от гетерогамии к оогамии (виды родов *Aphanochaete* A. Br. и *Chaetonema* Nowak.). Настоящая *оогамия* встречается в семействах *Cylindrocapsaceae* и *Coleochaetaceae*.

У некоторых улотриковых водорослей одна и та же особь может давать начало как зооспорам, так и гаметам, у других — зооспоры и гаметы образуются на разных особях, т. е. *цикл развития водорослей* включает в себя как половую (гаметофит), так и бесполоую (спорофит) форму развития. У многих улотриковых водорослей, размножающихся половым путем, жизненный цикл проходит в основном в гаплоидной фазе, диплоидной оказывается только зигота, в которой, при ее прорастании и

происходит мейоз (*зиготическая редукция*). Такой гаплофазный цикл развития свойствен многим видам водорослей, принадлежащим к подпорядкам Ulotrichineae и Chaetophorineae. В тех случаях, когда редукционное деление ядра происходит в спорангии, при образовании спор (*спорицеоская редукция*), часть жизненного цикла водоросли от зиготы до образования спор проходит в диплоидной фазе, а часть от споры до образования гамет — в гаплоидной фазе. Такой диплогаплофазный цикл развития наблюдается у видов подпорядка Ulvinea. В морфологическом отношении здесь наблюдается смена форм развития двух типов: изоморфная, когда обе формы бесполоя (спорофит) и полового (гаметофит) морфологически подобны друг другу (известна у родов Ulva и Enteromorpha), и гетероморфная, когда они морфологически различны (встречается у рода Monostroma). Гаметофит моностромы многоклеточный, пластинчатый, крупный, спорофит — одноклеточный, мелкий.

У видов рода Prasiola Ag. (*P. stipitata* Suhr) обнаружена *соматическая редукция*. Мейоз происходит в вегетативных клетках верхней части диплоидного гаметофита, где возникают участки гаплоидных клеток, в которых образуются гаплоидные гаметы. Таким образом, при соматической редукции вегетативные клетки из разных участков одной и той же особи могут отличаться по плоидности их ядер.

Единого мнения об объеме порядка Ulotrichales и его месте в системе нитчатых зеленых водорослей до сего времени не существует. Одними исследователями улотриковские рассматриваются в широком объеме в ранге порядка класса Chlorophyceae, другими — в том же объеме, но в ранге класса Ulotrichophyceae. Некоторые принимают порядок Ulotrichales в узком объеме, как один из порядков класса Ulotrichophyceae, но и в этом случае неоднозначно [65, 221, 222, 359, 414, 416, 417, 423, 495, 580].

Мы рассматриваем порядок Ulotrichales в классе собственно зеленых водорослей. Он представляет собой весьма четко очерченную систематическую группу, которая по своим морфологическим особенностям хорошо отличается от других равноценных по рангу систематических групп класса Chlorophyceae. Порядок Ulotrichales в нашем представлении объединяет нитчатые, разнонитчатые, пластинчатые и трубчатые структуры, которые могут быть правильно поняты только как производные нити.

Вопрос о происхождении и Ulotrichales решается по-разному. Существует точка зрения, что возникновение нитчатого таллома зеленых водорослей было связано с непосредственным переходом древних примитивных монадных или коккоидных форм к прикрепленным условиям существования [305]. У прикрепленной клетки постепенно возникла и закрепилась способность к неограниченному росту ее апикальной части с последующей сегментацией протопласта и образованием поперечных перегородок. Высказывается также мнение о возможности другого пути возникновения порядка Ulotrichales из хлорсарциновых водорослей, которые, будучи тесно связанными с хлорококковыми, отличаются вегетативным делением клеток, сопровождающимся образованием клеточных пакетов.

Эволюция улотриковых шла в направлении от простейшей формы многоклеточного таллома — нити — к сложной разнонитчатой структуре. В пределах нитчатого типа строения водорослей различают однорядную и многорядную нити, последняя возникает в результате определенного усложнения однорядной нити. Производными многорядной нити являются, с одной стороны, однослойная и двуслойная пластинчатая форма тела, а с другой — трубчато-пузыревидная. Разнонитчатая структура таллома обусловлена совмещением двух форм вегетативного размножения клетки — деления и почкования, а также функциональным расчленением таллома в пределах однорядной нитчатой структуры. Однослойная пластинчатая форма тела могла возникнуть также в результате редукции прямостоячей части разнонитчатого таллома и усиленного развития ползулей по субстрату

горизонтальной части или в результате срастания обильно разветвленных в плоскости однорядных нитей.

Ulotrichales широко распространены в природе. Преобладающее большинство обитает в пресных проточных и стоячих водах, значительно меньше видов встречается в щелочных, известковых и кислых водах, а также в солоноватых водоемах и морях. Улотриковые водоросли преимущественно прикрепленные формы, изредка пассивно плавающие. Подавляющее большинство улотриковых *эпифиты*, некоторые — *эндофиты* (*Endoclonium chroolepiforme* Szymb., *Entocladia gracilis* Hansg., *E. viridis* Reinke, *Coleochaete nitellarum* Jost и др.), сохраняющие самостоятельное автотрофное питание.

Своеобразную экологическую группу представляют собой эндолитовитные организмы, связанные с известковым субстратом. С одной стороны — это сверлящие водоросли. В пресных водах СССР найдены *Gomontia codiolifera* (Chod.) Wille, внедряющаяся в известковые отложения, *G. holdenii* Collins, живущая на раковинах перловицы (*Unio*), *G. perforans* (Chod.) Acton, сверлящая раковины живых беззубок (*Anadonta*). Внедряясь в известковый субстрат, эти водоросли делают его рыхлым, легко поддающимся воздействию физических и химических факторов.

Более многочисленна группа туфообразующих водорослей, переводящих растворенные в воде соли кальция в нерастворимые и отлагающих их на поверхности своих талломов, благодаря чему на субстрате возникают мелкие твердые известковые полушаровидные подушечки, которые сливаются в известковые корочки с бугристой или зернистой поверхностью (*Fridea torenticola* Schmid, *Chlorotyllium cataractarum* Kütz., *Ch. mamiforme* (Balbis) Kütz., *Gongrosira incrustans* (Reinsch) Schmidle, *G. schmidle* P. Rich., *G. depauperata* Woronich.).

Улотриковые водоросли развиваются преимущественно в теплый период года, некоторые вегетируют при низкой температуре. Криофильные виды обитают на поверхности слежавшегося снега или в его толще, а также на поверхности льда (виды родов *Koliella* Hind., *Raphidonema* Lagerh. em. Hindák).

Незначительная часть улотриковых водорослей приспособилась к вневодным условиям существования на влажных кирпичных и деревянных стенах, оконных стеклах теплиц, коре хвойных и широколиственных деревьев, полусгнившей древесине, влажных скалах, камнях, железобетонных блоках, а также на влажной почве и непосредственно в почве (*Chlorhormidium pseudostichococcus* (Heering) Fott, *Ch. mucosum* (Boye Pet.) Starmach, *Hormidiopsis crenulatum* (Kütz.) Heering).

Хозяйственное значение улотриковых водорослей многообразно и еще не полностью выяснено. Наравне со многими другими группами водорослей они играют определенную роль в процессах естественного самоочищения вод. Некоторые виды, весьма чутко реагирующие на гидрохимические изменения среды, используют как биологические индикаторы для быстрого определения степени загрязненности воды [31]. Четко выраженными мезосапробами являются при высокой их продуктивности *Stigeoclonium tenue* (Ag.) Kütz.; *Enteromorpha intestinalis* (L.) Link; к менее выраженным мезосапробам относятся *Chlorhormidium subtile* (Kütz.) Starmach, *Microthamnion kuetsingianum* Näg., *Chaetophora elegans* (Roth) Ag., к олигосапробам — *Ulothrix zonata* (Web. et Mohr) Kütz., *Draparnaldia glomerata* (Vauch.) Ag., *D. plumosa* (Vauch.) Ag., *Coleochaete pulvinata* A. Br.

Некоторые улотриковые водоросли являются постоянными компонентами обрастаний судов и различных гидротехнических сооружений, погруженных в воду. Развиваясь в большом количестве, они способствуют коррозии металлических и бетонированных конструкций, гниению деревянных строений. В почвах улотриковые участвуют в процессах накопле-

ния органических веществ, влияя тем самым на повышение плодородия. В тропических и субтропических областях виды рода *Serphaleuros* Kunze (Trentepohliaceae) вызывают заболевания культурных цветковых растений. Некоторые виды улотриковых входят в состав лишайников как автотрофный компонент.

В соответствии с классификационной схемой [221] порядок Ulotrichales включает 4 подпорядка: Ulotrichineae, Ulvineae, Chaetophorineae, Prasiolipaeae.

ПОДПОРЯДОК 1. УЛОТРИКОВЫЕ — ULOTRICHINEAE

Талломы нитчатые, простые, легко распадающиеся на фрагменты или отдельные клетки, реже многорядные, не распадающиеся, микроскопические или макроскопические, одноклеточные формы без слизи или объединенные слизью в колонии различной формы. К порядку относятся 3 семейства.

Семейство Ulotrichaceae. Нити однорядные, простые, прикрепленные или пассивно плавающие, одноклеточные формы свободноживущие или объединены общей слизью, иногда образуют временные, легко распадающиеся короткие ниточки.

Наиболее распространенные виды представлены на рис. 19.19, 1—9.

Семейство *Cylindrocapsaceae*. Нити двурядные, прикрепляющиеся к субстрату целлюлозной подошвой; клетки шаровидные или эллипсоидные, с толстыми слоистыми оболочками, часто попарно сближенные; апикальная клетка округлая (см. рис. 19.19, 10, 11).

Семейство *Schizomeridaceae*. Нити многорядные, прикрепляющиеся к субстрату конусовидной, нередко очень вытянутой базальной клеткой, реже ризоидными выростами; клетки цилиндрические, с тонкими оболочками, плотно соединенные между собой; верхушечная клетка заостренная. Семейство представлено одним видом (см. рис. 19.19, 12—14).

ПОДПОРЯДОК 2. УЛЬВОВЫЕ — ULVINEAE

Талломы пузыревидные или трубчатые с однослойными стенками и полостью в середине или листовидно расширенные, двуслойные, без полости. К подпорядку относятся 2 семейства.

Семейство *Monostromataceae*. Таллом гаметофита макроскопический, трубчатый, мешковидный или пластинчатый, всегда однослойный, прикрепляющийся к субстрату подошвой из переплетенных ризоидов или базальным диском. Спорофит одноклеточный (рис. 19.20, 1—7).

Семейство *Ulvaceae*. Таллом макроскопический, нитевидный, простой, из 1—2 рядов клеток, или мешковидный, трубчатый, полый внутри, однослойный, простой или разветвленный, а также пластинчатый, двуслойный, без внутренней полости, на ранних стадиях развития прикрепляющийся ризоидами. Спорофит и гаметофит многоклеточные, макроскопические, сходного строения (см. рис. 19.20, 8—14).

ПОДПОРЯДОК 3. ХЕТОФОРОВЫЕ — CHAETOPHORINEAE

Таллом нитчатый или распротерто-пластинчатый, микроскопический или довольно крупный. Нити ветвящиеся, однорядные, часто суженные на концах, обычно прикрепленные, прямостоячие или ползучие, полностью распротертые по субстрату или частично приподнимающиеся над ним. На многих клетках образуются одноклеточные или многоклеточные волоски или щетинки, или они отсутствуют. В составе подпорядка 6 семейств.

Семейство *Chaetophoraceae*. Таллом в виде разветвленно-нитевидных,

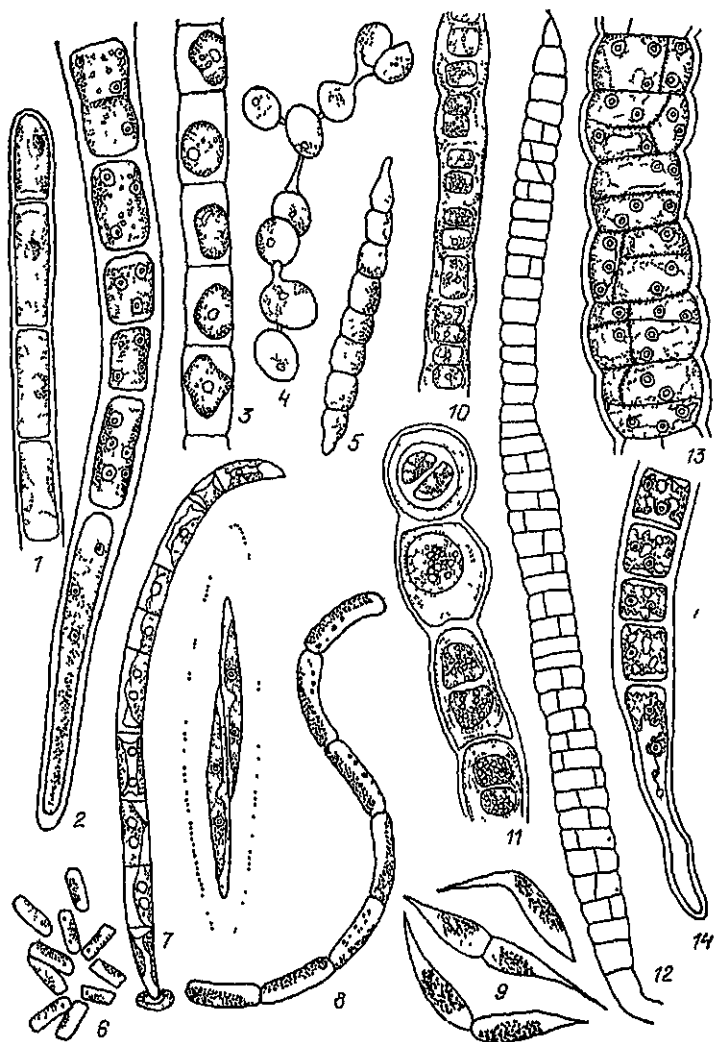


Рис. 19 19 Ulotrichales семейства Ulotrichaceae (1—9), Cylandrocapsaceae Wille (10, 11), Schizomeridaceae (12—14):

1, 2 — *Ulothrix zonata* (Web. et Mohr) Kütz (1 — верхина нити, 2 — основание нити), 3 — *Chlorhormidium subtile* (Kütz) Starmach; 4 — *Radiofillum paradoxum* (Chod. et Topali) Printz; 5 — *Raphidonema brevirostre* Scherff; 6 — *Stichococcus bacillaris* Nag s. str., 7 — *Uromyxa intermedia* Bourr; 8 — *Gloeotila spiralis* Chod.; 9 — *Koliella helvetica* (Kol) Hindak; 10, 11 — *Cylandrocapsa conferta* W. West (10 — вегетативная нить, 11 — образование оогониев); 12—14 — *Schizomeris leibleinii* Kütz. (12 — общий вид таллома, 13 — фрагмент взрослого таллома с утолщенной оболочкой, 14 — базальная часть нити)

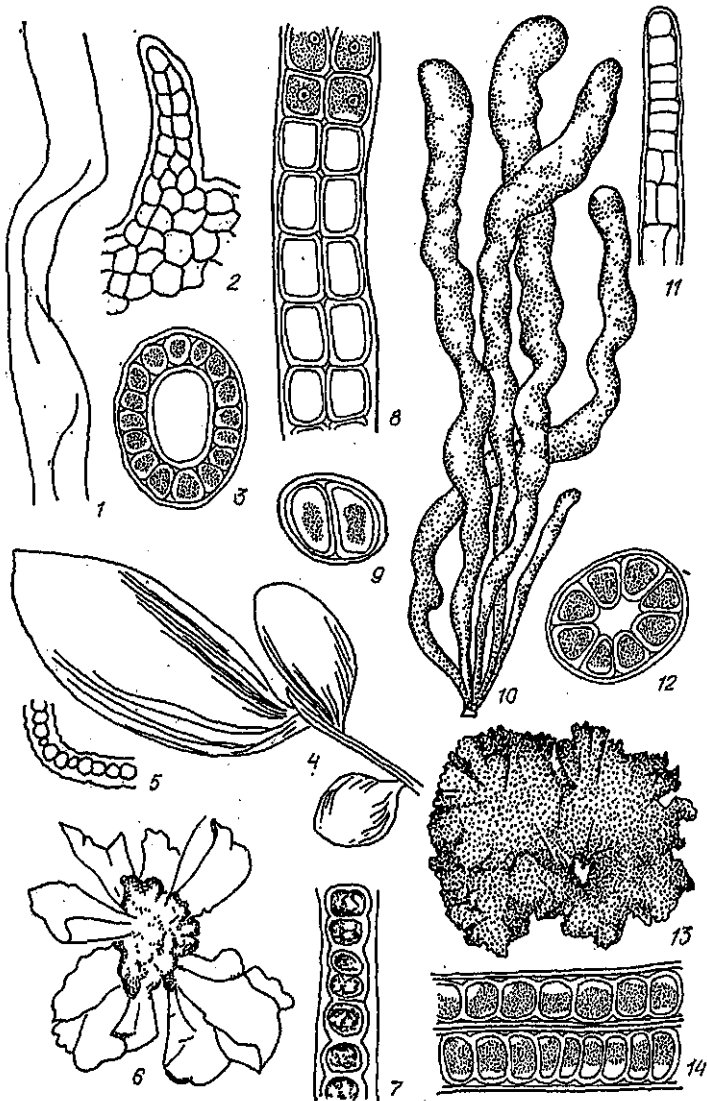


Рис. 19.20. Ulotrichales: семейства Monostromataceae (1—7), Ulvaceae (8—14):

1—3 — *Blidingia marginata* (J. Ag) Dang. (1 — общий вид таллома; 2 — образование веточки; 3 — поперечный разрез таллома); 4, 5 — *Monostroma bullosum* (Roth) Witt. (4 — общий вид таллома; 5 — поперечный разрез таллома); 6—7 — *Monostroma wittrockii* Born., (6 — общий вид таллома, 7 — поперечный разрез таллома); 8, 9 — *Percursaria recurva* (Ag.) Borg (8 — фрагмент двурядной нити, 9 — поперечный разрез двурядной нити); 10—12 — *Enteromorpha intestinalis* (L.) Link (10 — общий вид таллома, 11 — поперечный разрез таллома, 12 — поперечный разрез таллома); 13, 14 — *Ulva rigida* Ag. (13 — общий вид таллома; 14 — поперечный разрез таллома)

вертикально растущих кустиков, обособленных или объединенных в дерновинки, полшаровидные подушечки и корочки, реже в виде пластинок из горизонтально распростертых нитей. В состав семейства входят 3 подсемейства: Chaetophoroideae (рис. 19.21), Ulvelloideae (рис. 19.22, 1, 2) и Leptosiroideae (см. рис. 19.22, 3—8).

Семейство Trentepohliaceae. Таллом в виде разветвленных, ползучих, приподнимающихся или прямостоячих обособленных нитей, разрастающихся на субстрате в порошокватые налеты или войлочные, подушковидные дерновинки; изредка образуются одноклеточные волосовидные выросты (рис. 19.23, 1—7).

Семейство Microthamniaceae. Таллом в виде плотно или рыхло разветвленных прямостоячих кустиков, без слизи, прикрепляющихся базальной клеткой. Волосовидные образования отсутствуют (см. рис. 19.23, 8).

Семейство Arphanochaetaceae. Таллом нитчатый, нити простые или ветвящиеся, обособленные, полностью распростертые по субстрату или частично приподнимающиеся, реже прямостоячие. Волоски одноклеточные, преимущественно вздутые у основания (см. рис. 19.23, 9, 10).

Семейство Coleochaetaceae. Таллом нитевидный, нити ползучие, ветвящиеся, обычно радиально расходящиеся от центральной группы клеток и тесно смыкающиеся боковыми сторонами в однослойную псевдопаренхимную пластинку округлых или неправильных очертаний, реже таллом подушковидный или представлен обособленными, беспорядочно ветвящимися нитями; клетки со щетинками, заключенными в трубчатое влагалище, отогнутое в форме воротничка (рис. 19.24, 1, 2).

Семейство Chaetosphaeridiaceae. Таллом многоклеточный, дисковидный, чаще в виде шаровидных или полшаровидных подушечек, прикрепленных к субстрату, реже одноклеточный. Щетинки без трубчатого влагалища либо оно слизистое, цилиндрическое или конусовидное, гомогенное или слоистое (см. рис. 19.24, 3).

ПОДПОРЯДОК 4. ПРАЗИОЛОВЫЕ — PRASIOLINEAE

Таллом однорядно- и многоряднонитчатый или однослойный, лентовидный или пластинчатый. Хлоропласт центральный, звездчатый.

К подпорядку относится 1 семейство Prasiolaceae, повторяющее признаки подпорядка (см. рис. 19.24, 4—6).

19.2.6. Порядок 6. Кладофоровые — Cladophorales

Порядок объединяет более 100 видов водорослей, относящихся к 15 родам. Это многоклеточные и н д и в и д ы в виде длинных или коротких простых или разветвленных нитей, растущих одиночно или собранных в дерновинки, прикрепленных в течение всей жизни или связанных с субстратом лишь в начальной стадии развития, а позднее отрывающихся и живущих свободно в толще воды или в виде скоплений перепутанных нитей («тины») на дне водоемов. Некоторые виды (*Cladophora aegagropila* (L.) Rabenh.) образуют плавающие шаровидные дерновинки до 10—20 см в диаметре, состоящие из многочисленных радиально расположенных, восходящих, обильно кустиковидно разветвленных нитей. Кладофоровые обычно окрашены в зеленый цвет разных оттенков.

К л е т к и многоядерные или с малым количеством ядер, реже одноядерные, преимущественно цилиндрические, у поперечных перегородок не перешнурованные, реже перешнурованные, бочковидные, эллипсоидные, булавовидные. Оболочка цельная, двуслойная, внутренний слой тонкий, целлюлозный, внешний — толстый, с примесью лектиновых веществ, гомогенный или отчетливо слоистый. Все клетки нитей снаружи покрыты

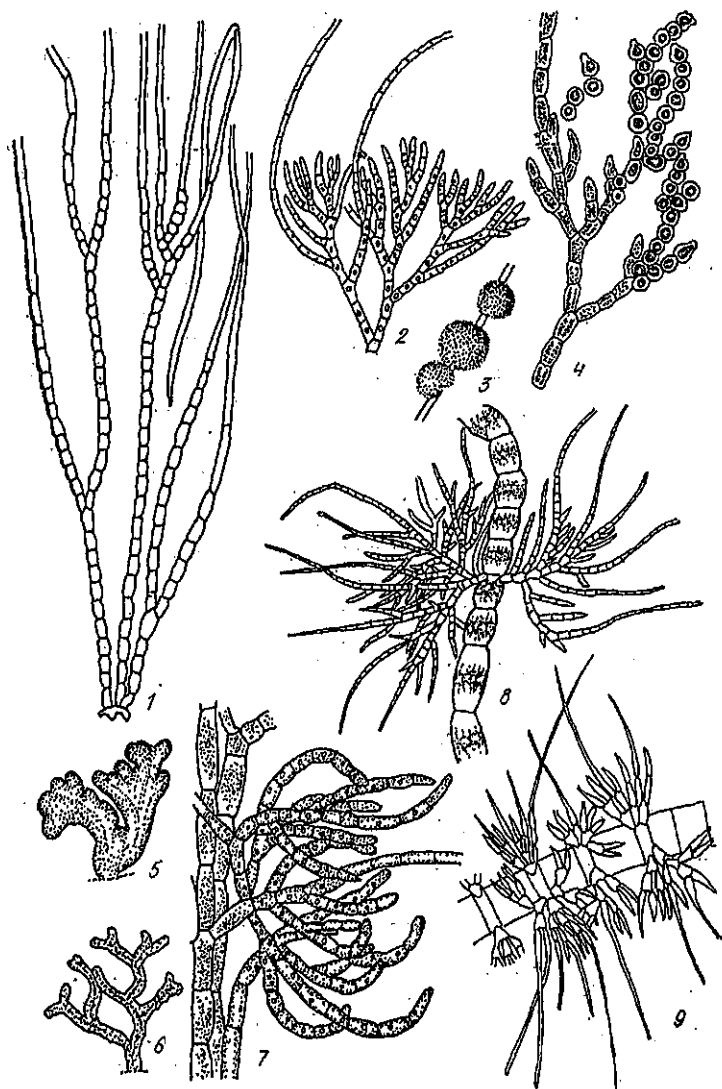


Рис. 19.21. Ulotrichales: семейство Chaetophoraceae, подсемейство Chaetophoroideae:

1 — *Sigeoclonium longipillum* Kütz.; 2—4 — *Chaetophora elegans* (Roth) Ag. (2 — форма ветвления, 3 — общий вид таллома, 4 — образование акинет); 5—7 — *Chaetophora incrassata* (Huds.) Hazen (5, 6 — разные формы талломов, 7 — главные нити с боковой ветвью); 8 — *Draparinaldiopsis glomerata* (Vauch.) Ag.; 9 — *Draparinaldiopsis intermedia* Obuch.

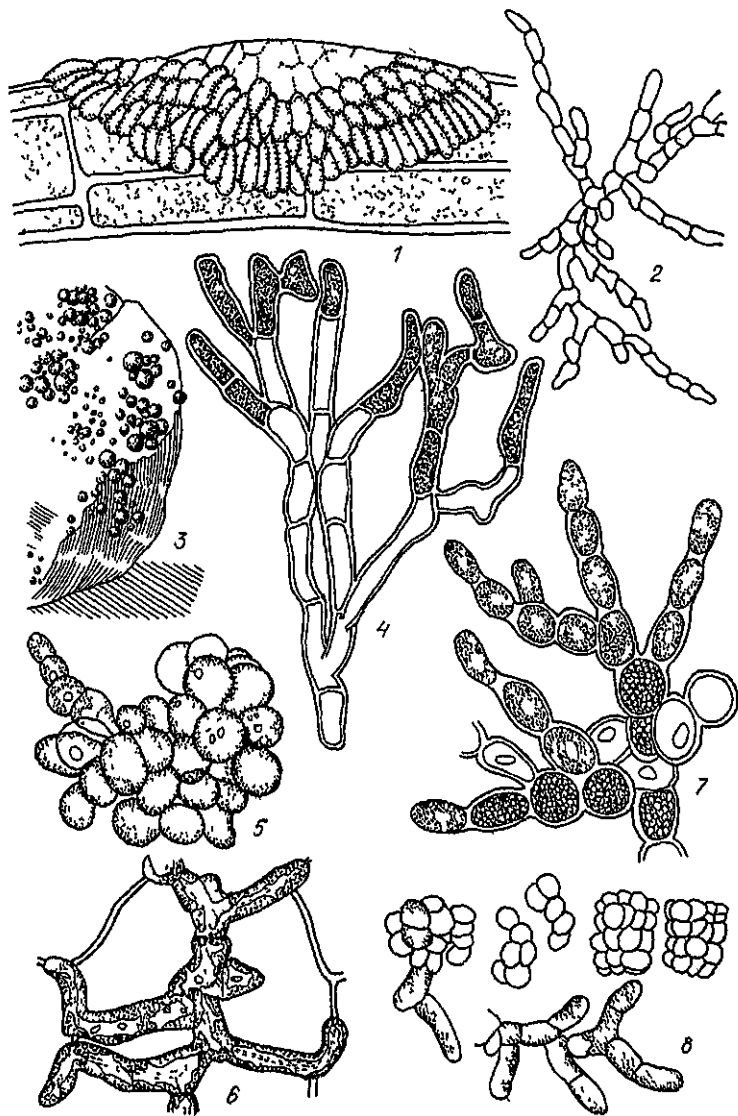


Рис 19.22. Ulotrichales. семейство Chaetophoraceae, подсемейства Ulvelloideae (1, 2) и Leptosiroideae (3—8):

1 — *Pringsheimiella scutata* (Reinke) Schmidt; 2 — *Entocladia viridis* Reinke, 3, 4 — *Gongrosira schmidlei* P. Richter (3 — общий вид таллома, 4 — фрагмент таллома); 5 — *Pleurastrum terrestre* Fritsch et John, 6 — *Epibolium polysporum* During; 7 — *Leptosira mediciana* Borzi; 8 — *Desmococcus vulgaris* (Nag.) Brand

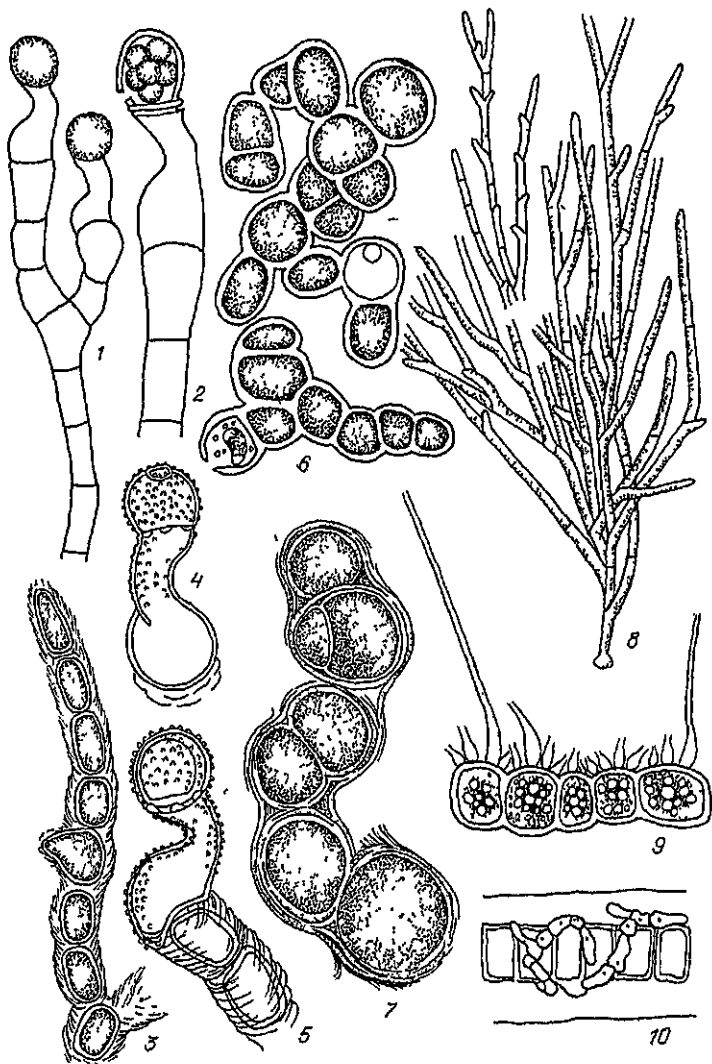


Рис. 19.23. Ulotrichales: семейства Trentepohliaceae (1—7), Microthamniaceae (8), Aphanochaetaceae (9, 10):

1, 2. — *Trentepohlia uncinata* (Göbl) Hansg. (1 — фрагмент таллома с зооспорангиями, 2 — зооспорангий с зооспорами); 3—5 — *Trentepohlia jolithus* (L.) Walk. (3 — фрагмент таллома, 4, 5 — зооспорангии на разных стадиях развития); 6, 7 — *Trentepohlia umbrina* (Kütz.) Borg (6 — общий вид таллома, 7 — фрагмент нити при большом увеличении); 8 — *Microthamnion strictissimum* Rabenh.; 9 — *Aphanochaete polychaete* (Hansg.) Fritsch; 10 — *Aphanochaete vermiculoides* Wolle

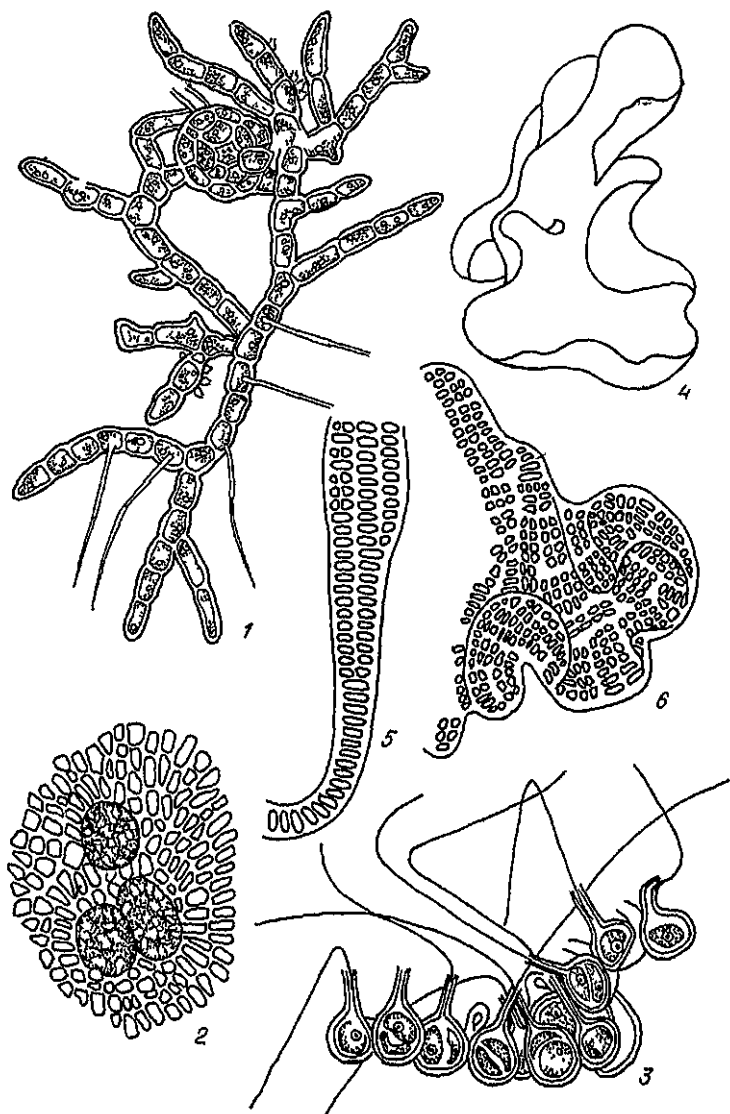


Рис. 19.24. Ulotrichales: семейства Coleochaetaceae (1, 2), Chaetosphaeridiaceae (3), Prasiolaceae (4—6):

1 — *Coleochaete divergens* Pringsh.; 2 — *Coleochaete orbicularis* Pringsh.; 3 — *Chaetosphaeridium pringsheimii* Klebahn; 4—6 — *Prasiola crispa* (Light) Menegh. (4 — общий вид таллома, 5, 6 — фрагменты таллома при большом увеличении)

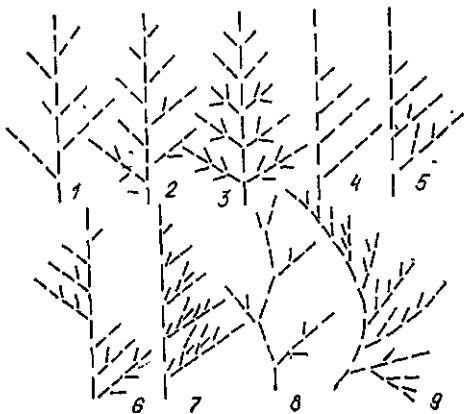


Рис. 19.25. Типы ветвления Cladophorales:

1 — беспорядачное; 2 — очередное; 3 — супротивное; 4 — одностороннее с веточками второго порядка; 5 — одностороннее; 6 — попеременно одностороннее; 7 — односторонне-перистое; 8 — зигзаговидное (симподиальное); 9 — серповидное

оберткой из пектиновых веществ, хорошо заметной обычно у поперечных перегородок.

Ядра мелкие, расположены в пристенном слое цитоплазмы под хлоропластом по спирали на одинаковом расстоянии друг от друга или беспорядочно рассеяны по всему протопласту. Количество ядер у одного и того же вида может варьировать в зависимости от величины и формы клеток. У некоторых видов Cladophora в тонких длинных клетках бывает по одному ядру.

Хлоропласт обычно один, в виде широкого сетчато продырявленного цилиндра со множеством равномерно расположенных в нем *пиреноидов*, размещается в периферическом слое цитоплазмы под оболочкой и почти полностью выстилает продольные стенки клеток. Иногда от стенок хлоропласта внутрь клетки отходят тяжи, заполняющие всю его цилиндрическую полость. Они анастомозируют друг с другом и также несут пиреноиды. Внутренняя часть хлоропласта окрашена менее интенсивно, чем внешняя. С возрастом и изменением условий существования вид хлоропласта может существенно изменяться. Изредка наблюдается расчленение хлоропласта на множество дисковидных участков, каждый с пиреноидом. Нередко форма хлоропласта трудно различима из-за большого количества крахмальных зерен.

Продукт ассимиляции — крахмал, отлагающийся в виде зерен вокруг пиреноидов и в стромах хлоропласта.

Клетки кладофоровых водорослей делятся двумя путями: простым делением надвое в поперечном направлении к продольной оси таллома и почкованием [305]. Рост таллома апикальный и интеркалярный (диффузный) одновременно. Талломы кладофоровых, особенно видов рода Cladophora Kütz., обильно и разнообразно разветвлены (рис. 19.25). Образование ветвей происходит путем выпячивания в верхней части клетки небольшого бугорка, который, достигая определенных размеров, отделяется от материнской клетки поперечной перегородкой, постепенно растущей от периферии к центру. Образование ветвей происходит апикально и интеркалярно. Если ветвь образуется непосредственно под апикальной клеткой или на расстоянии нескольких клеток от вершины (*апикальный рост*), то все растение будет иметь правильное строение, при котором каждая новая ветвь отрастает ближе к вершине, чем предыдущая — *акропетальное ветвление*. Если образование ветвей происходит по всему таллому (*интеркалярный рост*) и по всей его длине появляются ветви разного возраста, то происходит *неправильное ветвление*. У многих видов в верхней части слоевища преобладает апикальное деление клеток, а интеркалярное начи-

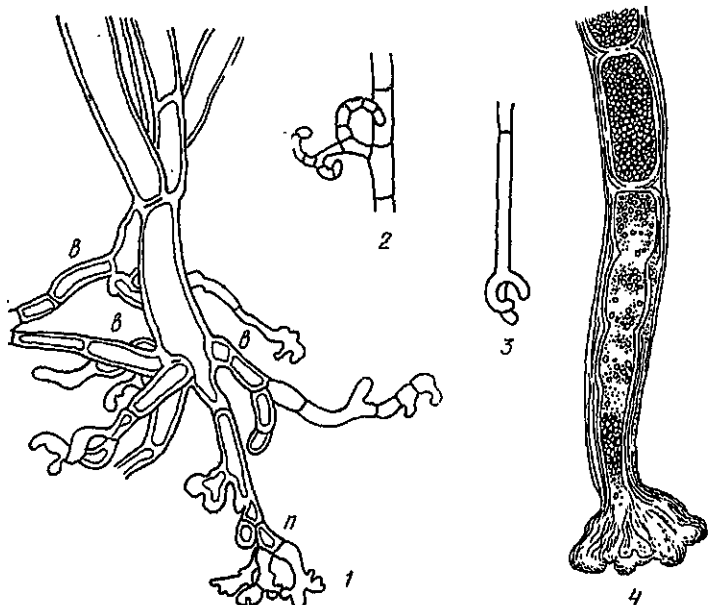


Рис. 19.26. Органы прикрепления Cladophorales:

1 — ризоиды *Cladophora* Kütz. (n — первичный, s — вторичные, добавочные, внешние); 2 — цирроиды *Spongomorpha* Kütz.; 3 — геликоиды *Pithophora* Wittr.; 4 — внутренние ризоиды *Chaetomorpha* Kütz.

нается в средней и нижней частях. При этом образуются длинные ветвящиеся нити неправильного строения, которые заканчиваются пучками ветвей правильного акропетального ветвления. Ветвление растений часто зависит от условий местообитания. В проточных водах большей частью преобладает апикальное ветвление, в стоячих — интеркалярное.

Талломы прикрепляются к субстрату базальными клетками или их производными — базальными органами прикрепления. Наиболее простым органом прикрепления является *дермоид*, имеющий вид диска с ровными или лопастными краями. Значительно чаще встречаются *ризоиды* — однорядные нитевидные образования из длинных узких клеток, нередко с довольно толстыми оболочками (рис. 19.26). Различают первичные и вторичные ризоиды. *Первичный ризоид* отходит от основания базальной клетки и является как бы продолжением главной оси растения. *Вторичные ризоиды* образуются клетками, расположенными над базальной. Они делятся на внутренние (интрацеллюлярные) и внешние (экстрацеллюлярные). При образовании внутренних ризоидов нижняя поперечная перегородка одной из клеток, находящихся в основании более или менее сформированного растения, начинает выпячиваться в середину предшествующей клетки, захватывая ее верхнюю поперечную перегородку. Развиваясь дальше, этот шланговидный вырост пронизывает полость клетки, прижимая к продольным стенкам хлоропласт. Достигая нижней перегородки, он вызывает и ее выпячивание в полость следующей клетки. Таким образом, пронизывая все клетки, лежащие ниже, включая и базальную, внутренние ризоиды достигают субстрата (см. рис. 19.26, 4). Внешние ризоиды отходят от любой клетки в основании растения. У видов рода *Pithophora* Wittr. встречаются своеобразные прикрепительные образования — *геликоиды*, в виде корот-

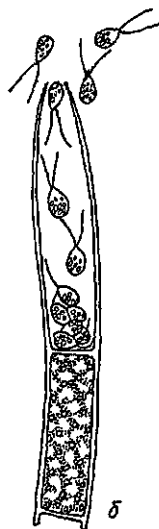
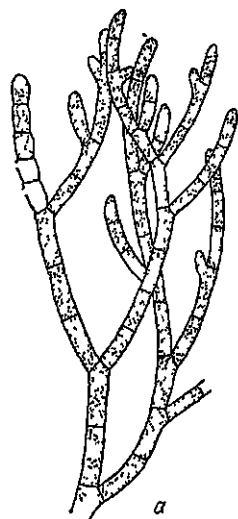


Рис. 19.27. *Cladophora glomerata* (L.) Kütz :

a — фрагмент нити с пустыми спорангиями, *b* — выход зооспор

ких, коралловидных, или когтеобразных отростков, не отделяющихся от базальных клеток поперечными перегородками (см. рис. 19.26, 3). Они, как пальцы, охватывают субстрат, но не врастают в него. В геликоиды часто превращаются короткие, низко расположенные боковые веточки. *Цирроиды* — очень тонкие, спиралевидно или крючкообразно загнутые клетки (см. рис. 19.26, 2), встречаются у видов рода *Spongomorpha* Kütz.

Помимо базальных органов прикрепления у кладофоровых имеются апикальные органы

прикрепления — разнообразные *ризоидальные выросты*, образующиеся на верхних клетках растения.

Кроме обычных вегетативных ветвей и типичных ризоидов у кладофоровых имеются еще ризоидальные ветви. Они образуются обычно ближе к основанию таллома и отличаются более длинными клетками, содержащими меньше хлорофилла, а также способностью превращаться в другие органы — ризоиды, цирроиды и т. п.

У кладофоровых водорослей наблюдается половое и бесполое размножение. *Вегетативное размножение* осуществляется с помощью ветвей, отделяющихся вследствие *механического повреждения* растений или постепенного отмирания их базальных частей, а также путем образования *акинет* — апикальных или интеркалярных, одиночных, парных или связанных в короткие цепочки. Акинеты эллипсоидные, бочковидные, грушевидные либо булавовидные с толстой оболочкой. Собственно *бесполое размножение* с помощью зооспор известно для всех родов кладофоровых, кроме *Pithophora*. *Зооспоры* грушевидные, двух-, четырехжгутиковые, формируются в почти неизмененных вегетативных клетках — *зооспорангиях*. Зооспорангием может стать любая клетка таллома; у видов рода *Cladophora* в зооспорангии превращаются обычно клетки боковых ветвей. В стенке зооспорангия, ближе к апикальному концу или посередине, образуется круглое отверстие, через которое зооспоры выплывают наружу (рис. 19.27).

Половое размножение осуществляется двужгутиковыми *гаметами*, возникающими в неизмененных материнских клетках — *гаметангиях*. Половой процесс преимущественно *изогамный*. Некоторые виды родов *Cladophora* и *Chaetomorpha* Kütz. гетероталличны и слияние гамет происходит только в том случае, если они развились на талломах разного полового знака. Гетерогамия наблюдается у видов рода *Urospora* Agresch. и некоторых видов рода *Rhizoclonium* Kütz.

В результате слияния гамет образуется зигота, которая прорастает сразу после образования или после некоторого периода покоя. Мейоз происходит перед образованием зооспор.

В цикле развития некоторых представителей кладофоро-

вых происходит изоморфная смена форм развития, иногда размножение происходит только бесполом путем.

Вопрос о происхождении *Cladophorales* решается по-разному. Согласно одной точке зрения кладофоровые — продукт эволюции одной из ветвей *Ulotrichales*, согласно другой — они более сходны с *Siphonocladales*. Многие альгологи порядок *Cladophorales* помещают среди сифоновых водорослей. По мнению других исследователей, этот порядок представляет собой самостоятельную группу, развивающуюся независимо в пределах отдела *Chlorophyta*.

Не установлено окончательно и систематическое положение кладофоровых водорослей. Первоначально они были отнесены к порядку *Siphonales* [353]. Несколько позднее Ф. Блекман и А. Тенсли [349] выделили из порядка *Siphonales* 2 подпорядка — *Siphoneae* и *Siphonocladae* и отнесли к последнему подпорядку кладофоровые водоросли. Эти взгляды разделили многие последующие исследователи [46, 48, 84, 359, 416, 417, 459, 563, 579, 598, 700]. Иного мнения о систематическом положении кладофоровых водорослей придерживался Ф. Фрич [423]. По его мнению, кладофоровые водоросли в систематическом отношении наиболее близки к улотриковым. *Cladophorales*, как и *Ulotrichales*, представлены простыми или разветвленными нитчатыми формами и большинство из них имеет изоморфный цикл развития. Несмотря на то что обычно крупные клетки кладофоровых многоядерные, многие организмы этого порядка в начале развития одноядерные или имеют небольшое количество ядер. Хлоропласт у кладофоровых, как и у многих улотриковых, сетчато продырявленный, размещается в пристенном слое цитоплазмы; у некоторых видов по мере старения клеток он распадается на отдельные фрагменты. Зооспоры и гаметы образуются в обычных неизменных клетках и, как и у улотриковых, освобождаются через боковое отверстие в клеточной оболочке. В отличие от *Siphonophyceae*, у которых во время прорастания зооспор сначала возникает пузыревидное образование и только потом из него развивается нитчатый галлом, у кладофоровых зооспоры и зиготы сразу прорастают нитчатым талломом.

По мнению Ф. Фрича [423, 424], водоросли порядка *Cladophorales* имеют свою собственную линию развития среди многоклеточных организмов с полными клеточными перегородками. Взглядов Ф. Фрича придерживаются многие исследователи [120, 122, 216, 221, 495, 631, 643, 645, 654 и др.].

Кладофоровые водоросли широко распространены в природе. На земном шаре их можно обнаружить повсюду, за исключением самых северных широт. Они обитают в разнообразных пресных и солоноватых водоемах, а также в морях, где в основном встречаются на галечно-песчаных, каменистых и скалистых грунтах, а также на водных растениях литорали и сублиторали. В пресных стоячих и проточных, преимущественно эвтрофных водоемах умеренных широт кладофоровые вегетируют как правило в теплый период года. Обычно ведут прикрепленный образ жизни, реже пассивно плавающий, встречаются на листьях и стеблях водных цветковых растений, древесине, камнях, раковинах моллюсков. Некоторые кладофоровые (виды родов *Pithophora*, *Basicladia* Hoffm. et Tild.) предпочитают пресные воды тропических областей, где растут на панцирях черепах, раковинах моллюсков и разнообразных растительных субстратах.

К вневодным условиям существования приспособились лишь виды рода *Cladophorella* Fritsch, живущие также в тропических районах на известняках или субстратах, содержащих большое количество известня. В умеренных широтах их можно обнаружить в теплицах или оранжереях с тропическими растениями.

Практическая роль кладофоровых в основном негативна. Будучи в основном прикрепленными организмами, кладофоровые сильно

обрастают различные гидротехнические сооружения, ухудшая их эксплуатационные показатели. Механическое засорение нитчатыми водорослями водозаборных и подающих воду устройств не только затрудняет их работу, но часто приводит всю систему к полной временной непригодности. Отрицательно сказывается интенсивное развитие кладофоровых и других нитчатых водорослей на эксплуатации арыков, зауров, каналов и других оросительных систем.

Массовое развитие видов *Cladophora* губительно влияет на рыбное хозяйство. Так, нити кладофор образуют иногда природные слои толщиной 20—50 см. Они заглушают рост полезной мягкой растительности, а в ковре этих нитей запутывается и гибнет молодь рыб [64].

Существенна и положительная роль в природе кладофоровых. Представители родов *Cladophora*, *Rhizoclonium* и других выполняют важные функции в донных биоценозах. Они служат кормом для многочисленных беспозвоночных животных и ценных промысловых рыб. Велика их роль в обогащении воды кислородом и очистке ее от различного рода загрязнений. Экспериментально установлено, что поглощенные водорослями биогенных элементов можно значительно интенсифицировать подбором перспективных видов. Наиболее подходящими из кладофоровых для биологической очистки воды оказались *Cladophora fracta* (Vahl.) Kütz. и *Rhizoclonium hieroglyphicum* (Ag.) Kütz. Эти водоросли хорошо развиваются в условиях культивирования, характеризуются интенсивным ростом, высокой фотосинтетической активностью и поглотительной способностью по отношению к биогенным и органическим веществам, не прирастают к стенкам биопоглопителя, располагаются чаще всего в поверхностных слоях воды и при необходимости их можно легко изъять из биопоглопителя [36].

Порядок *Cladophorales* представлен 1 семейством *Cladophoraceae* (15 родов). Наиболее часто в пресных солоноватоводных и соленых континентальных водоемах встречаются *Chaetomorpha herbipolensis* Lagerh., *Ch. aerea* (Dillw.) Kütz., *Rhizoclonium fontanum* Kütz., *Rh. hieroglyphicum* (Ag.) Kütz., *Cladophora fracta* (Vahl.) Kütz., *C. crispata* (Roth) Kütz., *C. glomerata* (L.) Kütz., *C. siwaschensis* C. Meyer, *Arnoldiella conchophila* Miller (рис. 19.28; рис. 19.29).

19.2.7. Порядок 7. Эдогониевые — *Oedogoniales*.

Порядок *Oedogoniales* объединяет зеленые нитчатые водоросли, для которых характерно деление вегетативных клеток с образованием колпачков, особое строение монад — с венчиком жгутиков на переднем конце — и прогрессивная редукция межклеточных растений до одной клетки — антеридия. В мировой флоре известно 655 видов этих водорослей, во флоре Украины — немногим более 180.

И н д и в и д ы эдогониевых водорослей имеют нитчатый таллом. Нити простые (*Oedogonium* Link) или разветвленные (*Bulbochaete* Ag., *Oedocladium* Stachl), преимущественно прикрепленные, заканчиваются тупой или заостренной клеткой (*Oedogonium*, *Oedocladium*) или волоском (*Bulbochaete*, *Oedogonium*), могут достигать в длину до 50 см, но обычно не превышают нескольких миллиметров (рис. 19.30). Прикрепляются к субстрату базальной клеткой с ризоидальными выростами, дисковидным дермоидом, полушаровидной или сферической стопой (*Bulbochaete*, *Oedogonium*), либо посредством разветвленных, слабоокрашенных ризоидных нитей (*Oedocladium*). Рост аликальный (*Oedocladium*), базальный и интеркалярный (*Bulbochaete*) или диффузный (*Oedogonium*).

К л е т к и преимущественно цилиндрические (*Oedogonium*, *Oedocladium*) или обратноконические (*Bulbochaete*). Оболочки клеток трехслойные;

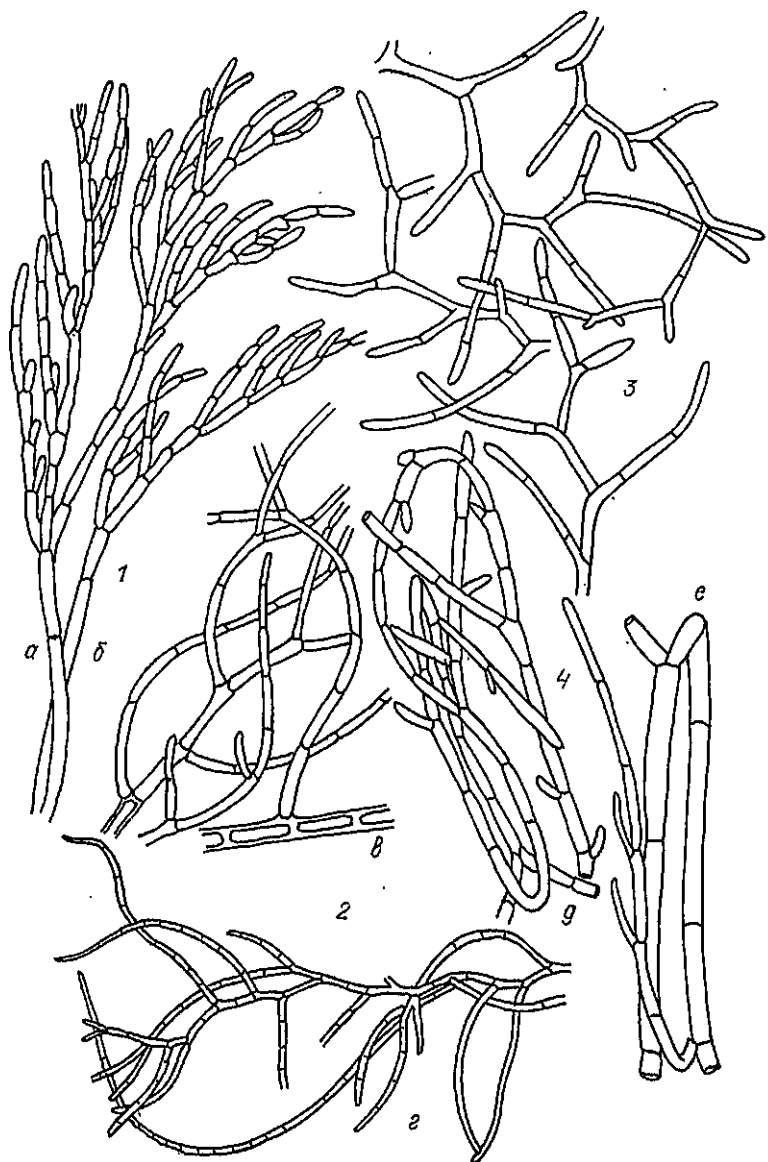


Рис. 19.28. Строение нитей Cladophorales:
 1 — *Cladophora glomerata* (L.) Kütz. (а, б — фрагменты верхушечных частей нити); 2 — *C. fracta* (Vahl.) Kütz. (а, з — фрагменты нитей при разном увеличении); 3 — *Cladophora siwaschensis* Mejer, фрагменты нитей; 4 — *Cladophora crispata* (Roth) Kütz. (д, е — фрагменты нитей)

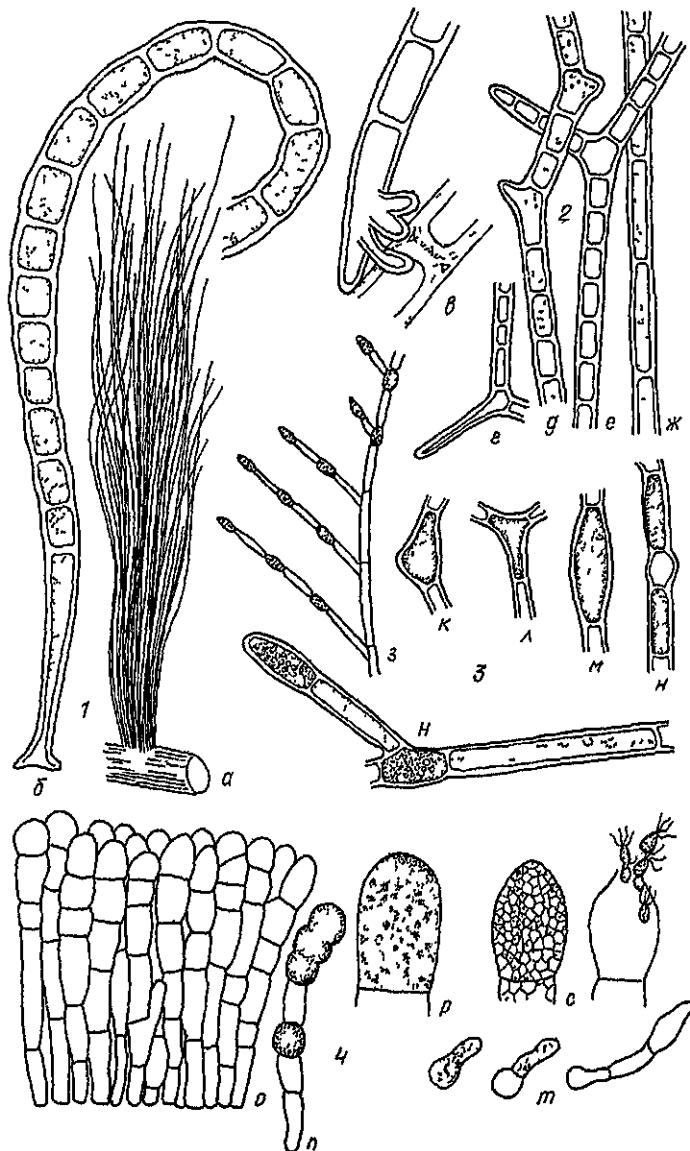


Рис 19 29 Строение талломов и клеток Cladophorales:

1 — *Chaetomorpha aerea* (Dillw.) Kütz (а — общий вид дерновинки, б — отдельная нить с базальной клеткой), 2 — *Rhizoclonium hieroglyphicum* (Ag.) Kütz (в — базальная часть нити с разветвленными ризоидами, г — заостренная боковая веточка, д, е, ж — фрагменты нитей), 3 — *Plithophora kewensis* Wittg (з, и — фрагменты нитей с акинетами при разных увеличениях, к, л, м, н — акинеты разной формы), 4 — *Arnoldiella conchophila* Miller (о — продольный разрез таллома, п — фрагмент нити с акинетами, р — верхушечная клетка с сетчатым хлоропластом и пирепоидами, с — зооспорангии, т — прорастающие зооспоры)

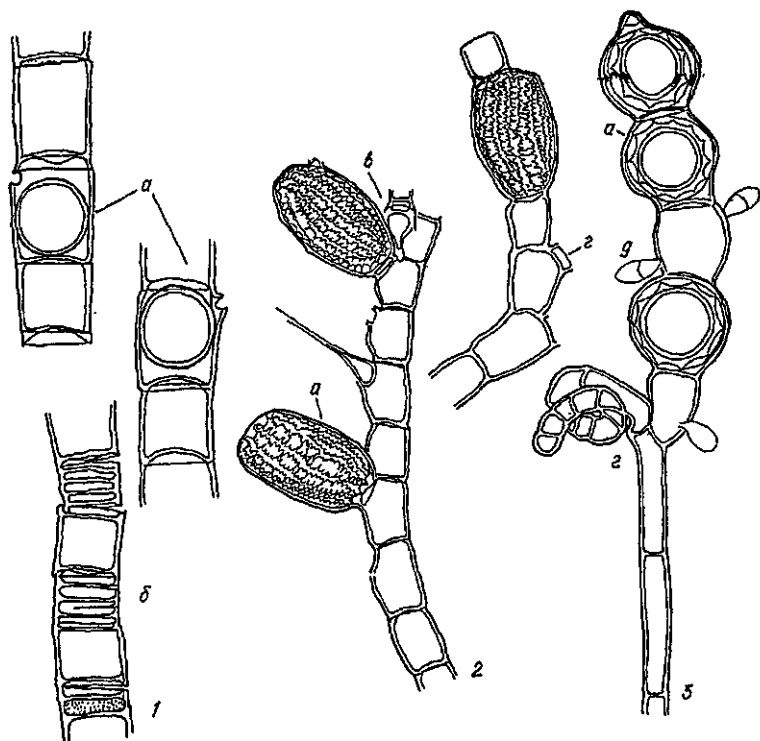


Рис. 19.30. Oedogoniales:

1 — *Oedogonium capillare* (L.) Kütz. (a — оогонии, б — антеридии); 2 — *Vulbochaete rectangularis* Wittr. (a — оогонии, б — антеридии с антеридием, з — андропорангиальные клетки); 3 — *Oedocladium carolinianum* Beane et Hoffmann (a — оогонии, з — андропорангиальные клетки, б — антеридии — антеридий)

внутренний слой — целлюлозный, средний — пектиновый, наружный (мутикулярный) — предположительно хитиновый. Однако исследования Б. К. Паркера [574] наличия хитина не подтвердили. Целлюлозный слой согласно данным электронной микроскопии состоит из нескольких слоев микротрубочек, ориентированных вдоль оси нитей [574]. Наружная поверхность клеточной стенки гладкая (*Oedocladium*) или иногда со спиральной пунктацией (*Oedogonium*, *Vulbochaete*), природа которой не ясна. Нередко наружные оболочки клеток инкрустированы солями кальция или оксидами железа, что затрудняет микроскопирование эдогониевых водорослей.

Для представителей порядка Oedogoniales характерно наличие *колпачков*, образующихся при вегетативном делении клеток — т. н. *линейном почковании* [305]. В начале деления в верхней части клетки, ближе к ее вершине, на внутренней стороне оболочки образуется складка, которая утолщается и постепенно превращается в кольцо (рис. 19.31). В это время ядро переходит из периферической части клетки в центральную и делится митотически. По окончании карокинеза и расхождения ядер стенка материнской клетки в районе кольца разрывается, кольцо раскрывается и разрастается, обеспечивая интенсивный рост дочерней клетки. Остатки

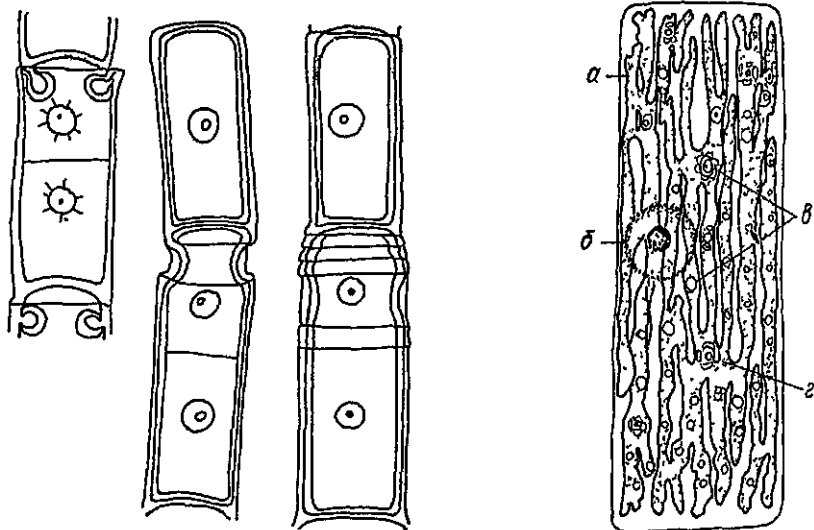


Рис. 19.31. Деление клеток у *Oedogonium borisianum* Wittr.

Рис. 19.32. Схема строения вегетативной клетки *Oedogonium*:

a — хлоропласт; *б* — ядро; *в* — пиреноиды; *г* — зернышко крахмала

оболочки материнской клетки остаются на дочерней в виде колпачка. Число колпачков соответствует количеству делений данной клетки. Деление вегетативных клеток эдогониевых водорослей впервые описал Н. Прингсгейм [597]. Он же выяснил роль кольца в нем. Дальнейшее изучение деления клеток эдогониевых в основном сводилось к изучению строения кольца и путей его возникновения. Большинство исследователей [342, 485 и др.] считали, что кольцо представляет собой впячивание внутреннего слоя оболочки материнской клетки. В настоящее время электронно-микроскопическими исследованиями показано, что кольцо является протоплазматическим новообразованием, возникающим вследствие деятельности аппарата Гольджи, и на ранних стадиях развития состоит из системы диктисом [480].

Ядро обычно крупное, сферическое или несколько продолговатое, в интерфазе четко очерчено и ограничено ядерной оболочкой, содержит нуклеоплазму, хроматин, одно или несколько ядрышек. Митоз у эдогониевых водорослей изучен слабо, однако немногочисленные наблюдения в роде *Oedogonium* свидетельствуют о том, что он сходен с таковым у высших растений. В хромосомах *Oedogoniales* обнаружены *центромеры*, занимающие субтерминальное или медиальное положение. Количество хромосом колеблется от 13 до 38, известны полиплоиды. *Хлоропласт* один, пристенный, крупный, сетчато продырявленный, иногда до лентовидного, рассеченного на узкие полосы (рис. 19.32). Ультраструктурное строение хлоропласта эдогониевых такое же, как и у большинства зеленых водорослей. *Пиреноиды* размещены в строме хлоропласта. Их количество непостоянно — от 1 до 20 и более. При наблюдении в электронный микроскоп виден зернистый матрикс пиреноида, окруженный двойной цитоплазматической мембраной; матрикс пиреноида нередко пронизан цитоплазматическими канальцами [486]. Фотосинтезирующие пигменты у эдогониевых такие же, как и у остальных зеленых водорослей: хлорофиллы *a* и *b*, каротины, лютеин и ксантофил-

лы (виолоксантин и зеаксантин). Основной продукт ассимиляции — крахмал, накапливающийся вокруг пиреноидов в особых крахмальных влагилищах.

У эдогониевых водорослей наблюдается половое и бесполое размножение и не. *Вегетативное размножение* происходит с помощью специальных клеток — акинет, или *фрагментацией таллома*. Фрагментация нитей в роде *Oedogonium* встречается часто, в родах *Bulbochaete* и *Oedocladium* — значительно реже. Сведения о прорастании фрагментов в полноценные талломы отсутствуют. *Акинеты* — тонкостенные красноватые или оранжевые клетки, образующиеся из любой клетки таллома, расположенные по одной (*Oedogonium*) или по несколько (3—4) подряд (*Oedocladium*). У видов рода *Oedocladium* кроме того в подземной части таллома образуются *геммы*, отличающиеся от акинет только местом возникновения, а также короткие боковые веточки, состоящие из нескольких оранжевых клеток.

Бесполое размножение осуществляется зооспорами, развивающимися по одной в любой клетке таллома, за исключением базальной. *Зооспоры* овалоидные, на переднем конце несут венчик жгутиков (100—120 жгутиков у *Oedogonium* и 20—30 у *Bulbochaete*). Жгутики расположены парами, каждый из них окружен цитоплазматической мембраной, являющейся продолжением мембраны протопласта, поверхность их гладкая, по строению они подобны жгутикам других подвижных клеток растений (структура «9 + 2»).

Основания каждой пары жгутиков соединяются с базальными телами, связанными между собой фиброзным кольцом, состоящим из микрофибриллярных волокон (рис. 19.33). Между каждой парой трубочек от фиброзного кольца отходят по два радиально расположенных жгутиковых корешка, один из которых микрофибриллярный, направлен наружу от кольца, второй, внутренний, состоящий из 3 микротрубочек, направлен к ядру клетки, но не соединяется с ним. Столь сложно устроенный жгутиковый аппарат, по-видимому, уникален для зеленых водорослей. Зооспоры эдогониевых водорослей, кроме того, обязательно содержат ядро, хлоропласт, цитоплазму, сократительную вакуоль, стигму и другие клеточные компоненты. После выхода из зооспорангия зооспоры свободно плавают в течение некоторого времени (до 2 ч), затем передним концом прикрепляются к субстрату и прорастают в новое растение, причем у видов *Oedogonium* и *Bulbochaete* тело зооспоры непосредственно превращается в базальную клетку, а ее бесцветный конец — в ризоидальный вырост.

Половое размножение у эдогониевых водорослей всегда *оогамное*, причем образование женских и мужских половых клеток может происходить на одном и том же растении (однодомные виды) или на различных растениях (двудомные виды). По строению мужских растений двудомные виды можно разделить на две группы: 1) с мужскими талломами, аналогичными по строению женским; 2) с карликовыми мужскими одноклеточными и многоклеточными растениями — *наннандрями*. *Наннандрии*, как одноклеточные,

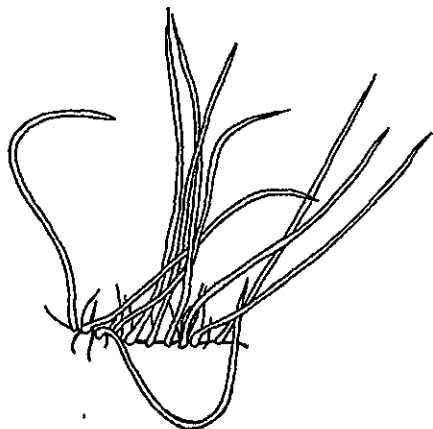


Рис. 19.33. Строение жгутикового аппарата у *Oedogonium cardiacum* (Hass.) Wittr.

так и многоклеточные развиваются из андрозоспор. *Андрозоспоры* морфологически подобны остальным монадам эдогониевых. У одних видов они образуются на тех же талломах, что и оогонии (*гинандриспоровые виды*), у других — на особых андроспорангиальных растениях (*идиоандроспоровые виды*). У видов с одноклеточными наннандриями андрозоспоры, прикрепившись, или непосредственно превращаются в антеридии, или предварительно делятся без образования кольца. У видов с многоклеточными наннандриями андрозоспора, прикрепившись, превращается в базальную клетку, от которой путем нормального для *Oedogoniales* деления с образованием кольца отшнуровывается несколько вегетативных, а затем и антеридиальных клеток. Антеридиальные клетки как у однодомных, так и у двудомных видов по форме отличны от вегетативных (см. рис. 19.30). Они значительно короче вегетативных клеток, встречаются одиночно или группами. В каждом из антеридиев образуется по две, реже по одной мужской гамете — *сперматозоиду*. Сперматозоиды эдогониевых водорослей очень похожи на зооспоры, но имеют меньшие размеры и меньшее количество жгутиков. *Оогонии* обычно крупнее вегетативных клеток, в каждом из них развивается по одной *ооспоре*. Оогонии могут располагаться одиночно или группами, их оболочка иногда имеет крыловидные выросты (*Oedogonium*). Оогонии открываются овальным отверстием, щелью или крышечкой. Способ раскрытия оогония является важным таксономическим признаком для видов рода *Oedogonium*.

Оплодотворение у эдогониевых водорослей — сложный многоступенчатый процесс. Например, у *Oedogonium borisianum* Witt., андрозоспоры хемотаксически привлекаются к инициальной клетке оогония, развитие которого начинается только после завершения развития наннандрия; уже сформировавшийся оогоний выделяет массивные слизистые оболочки, перекрывающие и наннандриевые растения, т. е. оплодотворяющий сперматозоид движется в желатиновом пузыре. Оплодотворенная яйцеклетка превращается в зиготу (ооспору), которая обычно окружена толстой трехслойной оболочкой. Наружная и средняя оболочки зиготы могут быть гладкими или скульптурированными (шиповатыми, бородавчатыми, выемчатыми, ребристыми и т. д.). Строение оболочки — важный таксономический признак на видовом уровне в каждом из родов *Oedogoniales*. После периода покоя ооспора делится мейотически и прорастает, образуя четыре *мейозоспоры*, которые, проплавав некоторое время, прикрепляются к субстрату и прорастают в новые нити. Следовательно, цикл развития эдогониевых водорослей гаплофазный, диплоидна лишь зигота, которая мейотически делится только при образовании зооспор, т. е. у эдогониевых водорослей наблюдается *спорическая редукция*.

Серьезной трудностью в изучении эдогониевых водорослей является то, что их с и с т е м а т и к а на видовом уровне основывается на признаках, связанных со структурами, возникающими при половом воспроизведении — строении мужских растений, антеридиев, оогониев и ооспор. В то же время период полового воспроизведения у некоторых видов этих водорослей может быть очень недолгим¹.

Сомнений в принадлежности эдогониевых к зеленым водорослям не возникает. В пользу этого безусловно свидетельствует набор фотосинтезирующих пигментов, характер продуктов ассимиляции и тонкое строение хлоропластов. Чаще всего эдогониевые водоросли рассматривают как са-

¹ Для возможно более полного выявления видового состава эдогониевых водорослей необходимы продолжительные стационарные исследования. Кратковременные экспедиционные выезды рациональнее всего планировать на период, когда можно встретить наибольшее количество видов, сформированными оогониями и антеридиями (на Украине — июнь, июль).

мостоятельный порядок класса Chlorophyceae. Однако среди альгологов, изучающих эдогониевые водоросли, все большее распространение приобретает мнение о необходимости выделения их в самостоятельный класс Oedogoniophyceae отдела Chlorophyta, принимая во внимание своеобразие вегетативного деления и строения жгутикового аппарата монад [446, 679].

Эдогониевые водоросли в целом широко распространены в природе. Виды родов Oedogonium и Bulbochaete — типично водные организмы. Они встречаются во всех частях света за исключением Антарктиды. Представители рода Oedocladium, исключая один вид (Oedocladium hazenii Lewis ex Tiffany — водный организм), наземные водоросли. Они обнаружены в Юго-Восточной Азии, южных штатах США и в Австралии, единственная находка известна также в Европе. Виды родов Oedogonium и Bulbochaete распространены в разнообразнейших континентальных водоемах, от олиготрофных болот до лиманов, от гляциальных озер до термальных источников. Обычно они образуют различные погруженные в воду предметы, выступая как *эпилиты*, *эпиксилы* и *эпифиты*, причем среди них явно преобладают эпифиты.

В некоторых случаях виды рода Oedogonium могут развиваться массово, и их нити, оторвавшись от субстрата, в этом случае обычно образуют мощные ватообразные скопления, засоряющие водоемы. Массовое развитие этих водорослей чаще происходит в пойменных водоемах, прудах и в эвтрофных озерах. Массовое развитие видов рода Bulbochaete наблюдается значительно реже. На Украине наибольшее видовое богатство эдогониевых водорослей (видов родов Oedogonium и Bulbochaete) выявлено в эвтрофных болотах и мелких, периодически пересыхающих водоемах, наименьшее — в реках и олиготрофных болотах.

Практическое значение эдогониевых водорослей обусловлено той ролью, которую они играют в континентальных водоемах. Эти водоросли представляют и значительный теоретический интерес в связи с их значительной геологической древностью (наиболее древние находки относятся к среднедевонским отложениям) и своеобразным положением среди зеленых водорослей.

Порядок Oedogoniales включает 1 семейство Oedogoniaceae De Bary, содержащее 3 рода: Oedogonium Link (530 видов), Bulbochaete Ag. (110 видов), Oedocladium Stachl (15 видов), отличающихся морфологией таллома (см. рис. 19.30). Наиболее распространенными в водоемах Украинской ССР являются Oedogonium capillare (L.) Kütz., Oe. capilliforme Kütz., Oe. pringsheimii Cramer, Bulbochaete rectangularis Wittr. (см. рис. 19.30).

19.3. Класс 2. Сифоновые водоросли — Siphonophyceae (Siphonineae)

К классу Siphonophyceae относятся те зеленые водоросли, которые, в отличие от других представителей отдела Chlorophyta, обладают не клеточным *сифональным типом структуры* вегетативного тела. У одних из этих организмов таллом несмотря на крупные размеры, сложное строение, причудливую форму представляет собой одну гигантскую клетку со множеством ядер (*ценоцитный таллом*), у других — он разделен своеобразными полными или неполными перегородками на многоядерные участки сходного строения — сегменты.

Сифоновые — одна из наиболее древних групп морских водорослей, пережившая свой расцвет в отдаленные геологические эпохи. Современные представители являются остатками древней, когда-то мощно развитой флоры этих водорослей. В настоящее время их насчитывается около 400—500 видов, относящихся к 60 родам.

И н д и в и д ы́ современных представителей морских сифоновых водорослей — обычно макроскопические, некоторые до 0,5 м и более, отличаются не только большим разнообразием внешнего облика, но и очень сложным расчленением тела на стебле-, листо- и корневищеподобные части. Пресноводные сифоновые водоросли обычно различимы простым глазом, реже микроскопические, имеют вид слабоветвящихся нитей, иногда одиночных шаровидных клеток, способных давать длинные, трубчатые, лишенные перегородок выросты.

К л е т к и имеют целлюлозо- или каллозопектиновые оболочки, нередко пропитанные карбонатом кальция. Центральную часть протопласта занимает одна сплошная центральная вакуоль, наполненная клеточным соком. Цитоплазма располагается сравнительно тонким пристеночным слоем под оболочкой. Многочисленные ядра сосредоточены преимущественно в слоях цитоплазмы, граничащих с центральной вакуолью. Многочисленные хлоропласты располагаются в слоях цитоплазмы, граничащих с оболочкой. Они веретеновидные, эллипсоидные или дисковидные. Если хлоропласт один, он имеет сетчатое строение. В хлоропластах сифоновых, кроме обычных для зеленых водорослей пигментов, хлорофилла, каротина, ксантофиллов, содержатся два специфических из группы каротиноидов — сифонеин и сифоноксантин. Пиреноиды имеются или отсутствуют. Наряду с обычными окрашенными хлоропластами у некоторых сифоновых водорослей имеются еще бесцветные лейкопласты, принимающие участие в образовании крахмала; последние при определенных условиях могут превращаться в хлоропласты.

П р о д у к т ы а с с и м и л я ц и и — крахмал, реже масло, у некоторых представителей химический состав продуктов ассимиляции еще не выяснен. Сегментация таллома является результатом сегрегативного деления, при котором образование перегородок происходит независимо от ядерных делений.

У сифоновых водорослей наблюдается бесполое и половое р а з м о ж е н и е. Вегетативное размножение происходит путем фрагментации таллома, с помощью выводковых почек — пропагул, возникающих на верхушках ветвей, изредка акинетами. Собственно бесполое размножение осуществляется зооспорами с двумя и более жгутиками (у некоторых сифоновых зооспоры имеют венец жгутиков на переднем бесцветном конце клетки), изредка апланоспорами; у некоторых видов бесполое размножение отсутствует.

Половое размножение представлено изо-, гетеро- и оогамией. Двужгутиковые гаметы образуются в необособленных частях таллома (такое размножение называют голокарпией) или в специализированных гаметангиях, отделенных от основного тела водоросли перегородкой. Гаметы выходят из клеток или гаметангиев через одно или несколько отверстий в оболочке. Зигота не имеет стадии покоя. Прорастание начинается с образования сифональной стелюшейся одноядерной протонемы или неклеточного пузыря.

В цикле развития происходит изоморфная и гетероморфная смена форм развития (мейоз спорический и гаметический). У некоторых сифоновых половое размножение отсутствует.

Сифоновые распространены преимущественно в морях тропической зоны, в значительно меньшей мере представлены в морях умеренных широт и только некоторые представители проникли и расселились в пресных водах.

Класс Siphonophyceae включает 3 порядка: Bryopsidales, Dasycladales, Siphonocladales. Каждый из них представляет самостоятельную, хорошо очерченную эволюционную линию [46, 48].

19.3.1. Порядок 1. Бриопсидовые (сифоновые) — Bryopsidales (Siphonales) (Eusiphonales, Caulerpales, Codiales, Derbesiales)

Порядок Bryopsidales объединяет нитчатые и индивидуальные сифональной структуры, простые, беспорядочно либо перисто-разветвленные или тесно переплетенные, образующие определенную морфологическую форму (подушковидную, цилиндрическую и т. п.) псевдопаренхиматозной структуры; у некоторых форм таллом пузыревидный, мягкий или кальцинированный, прямостоячий или ползучий и тогда с развитой корневищеподобной частью, образованной неклеточными ризоидами. Таллом лишен перегородок; только в основании вегетативных ветвей и гаметангиев могут возникать особые перегородки с порой посредине, частично отделяющие их от таллома. Если на месте поры образуется слизистая пробка, отделение становится полным.

Вегетативное размножение осуществляется фрагментацией и пропагулами, собственно бесполое размножение — зооспорами с венцом жгутиков на переднем конце, или оно отсутствует. Половое размножение происходит с помощью двужгутиковых гамет, образующихся в любой части таллома или в специальных гаметангиях, отделенных от таллома перегородками. Гаметы освобождаются через одно или несколько отверстий в стенке таллома или гаметангия или через отверстие на верхушке специальных выростов — папилл. Половой процесс — анизогамия. Смена форм развития у большинства представителей отсутствует.

Цикл развития моногенетический, диплофазный; мейоз гаметический. У некоторых видов наблюдается гетероморфная смена форм развития и тогда цикл развития дигенетический, диплофазный; мейоз спорический.

В состав порядка входит 5 семейств. Из них Bryopsidaceae, Caulerpaceae и Codiaceae, распространены преимущественно в тропических и субтропических морях, а представители семейств Protosiphonaceae и Dichotomosiphonaceae обитают в пресных водах умеренных широт.

Семейство Bryopsidaceae (Derbesiaceae, Derbesiales, Halicystidaceae) охватывает 3 рода, тесно связанные между собой: *Derbesia* Sol., *Halicystis* Aresch., *Bryopsis* Lamour. (рис. 19.34), особенности развития которых изложены в разделе 3.2.2.

Семейство Caulerpaceae длительное время считалось состоящим из 1 рода *Caulerpa* Lamour. (рис. 19.35). В настоящее время к нему относят еще несколько родов, в том числе *Udotea* Lamour. и *Halimeda* Lamour., обладающие аналогичным строением и размножением.

Семейство Codiaceae (Codieae) включает 1 род *Codium* Stack. В умеренных широтах встречаются единичные виды, например *Codium rifferi* Setch. et Gardn. (см. рис. 19.36).

Семейство Protosiphonaceae представлено 1 родом *Protosiphon* Klebs и единственным видом — *P. botryooides* (Kütz.) Klebs (рис. 19.37, 1—8), который обитает на сырой почве вблизи водоемов и часто образует разрастающиеся, видимые невооруженным глазом.

Семейство Dichotomosiphonaceae представлено 1 родом *Dichotomosiphon* Ernst, в котором известен единственный вид — *D. tuberosus* (A. Br.) Ernst (см. рис. 19.37, 9), встречающийся в разнообразных пресных водоемах и на влажной почве.

19.3.2. Порядок 2. Дазикладовые — Dasycladales

Порядок Dasycladales объединяет индивидуальные, слоевище которых представляет собой одну гигантскую радиально-симметричную клетку сложной морфологии. Таллом одноядерный, состоит из неразветвленной центральной оси, покрытой мутовками коротких ветвей, и системы разветвлен-

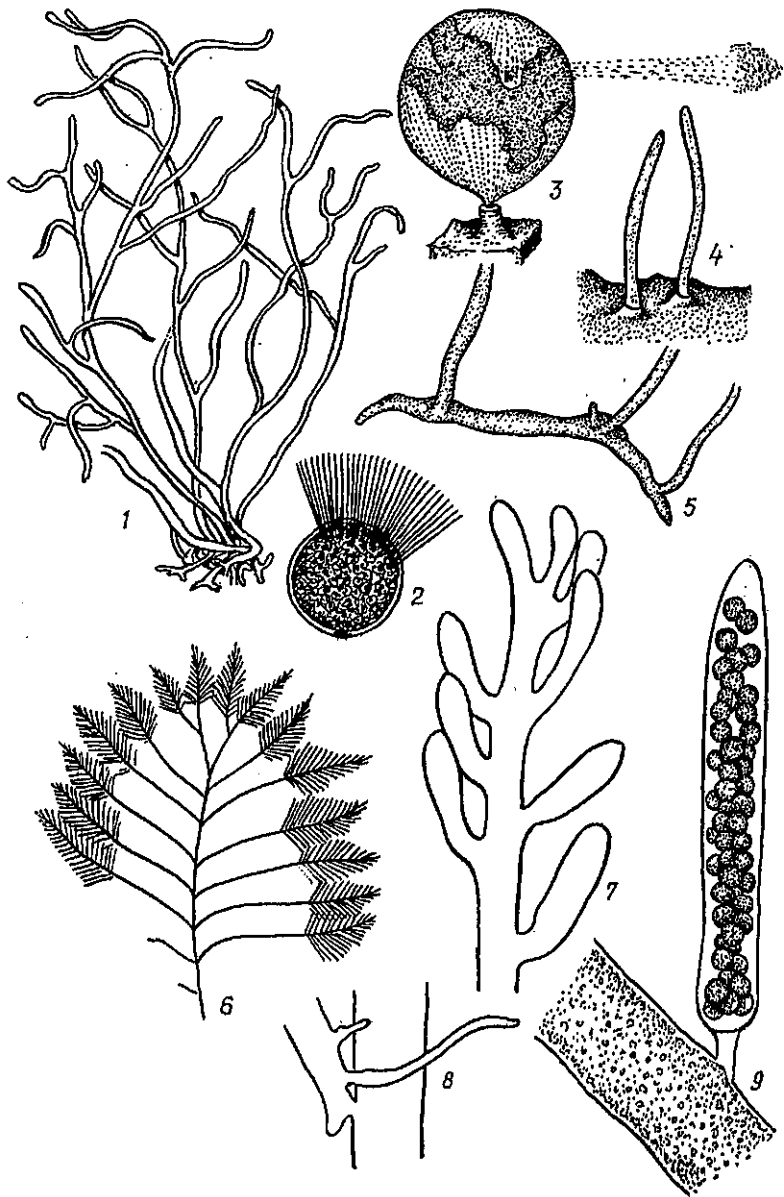


Рис. 19.34. Siphonophyceae:

1, 2, — *Derbesia neglecta* Berth. (1 — общий вид таллома, 2 — зооспора с венцом жгутиков); 3—5 — *Halicystis ovalis* (Lyngb.) Aresch. (3 — зрелый пузырь в момент выхода гамет через пору в оболочке, 4 — молодые вертикальные нити, 5 — протонема); 6—9 — *Bryopsis plumosa* (Huds.) Ag. (6 — схема ветвления таллома, 7 — верхушка ветви, 8 — ризоидные выросты в основании веточки, 9 — зрелый женский гаметангий)

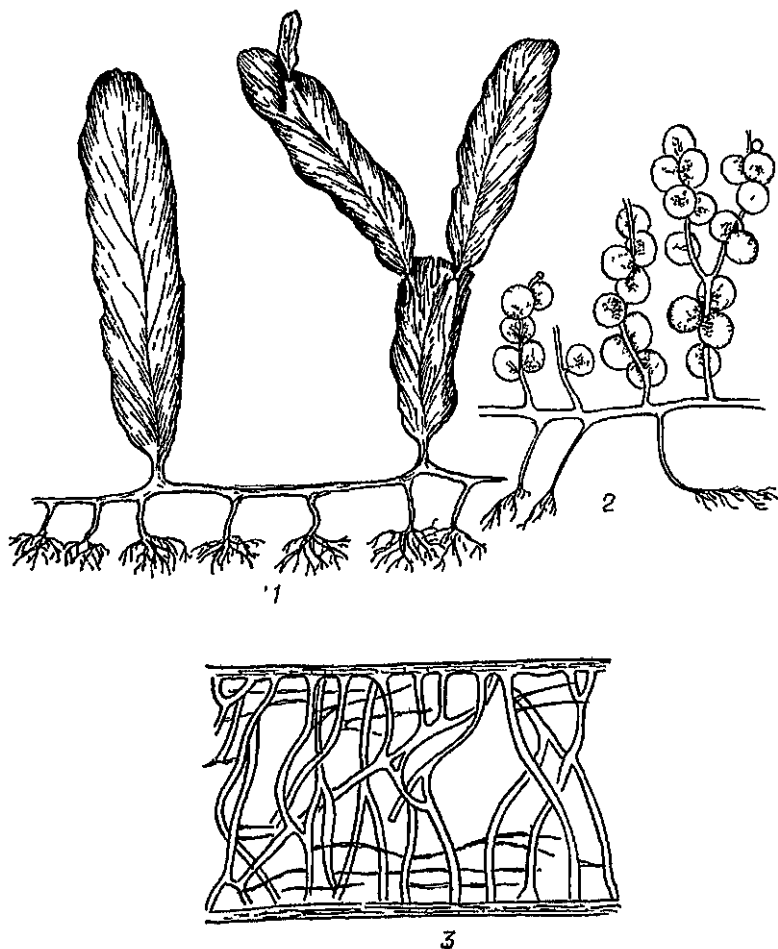


Рис 19.35. Siphonophyceae (род *Caulerpa* Lamour.):
 1, 2 — разные виды рода; 3 — продольный разрез таллома

ных ризоидов. В вегетативном состоянии ядро располагается в ризоидах. Перед гаметообразованием первичное ядро многократно делится и дочерние ядра мигрируют в развивающиеся гаметангии. Хлоропласты многочисленные, дисковидные или эллипсоидные с пиреноидом или без него.

Дазикладовые — типичные обитатели тропических и субтропических морей, для них характерно более или менее полное обызвествление стенок талломов.

Наименее специализированной структурой обладают представители рода *Dasycladus* Ag. Центральная ось у этих водорослей имеет вид узкого пузыря, густо покрытого на всем протяжении (кроме самого основания) мутовками из 10—15 ветвей. Каждая ветвь, в свою очередь, разветвляется дважды или трижды, конечные боковые веточки не срастаются, остаются свободными.

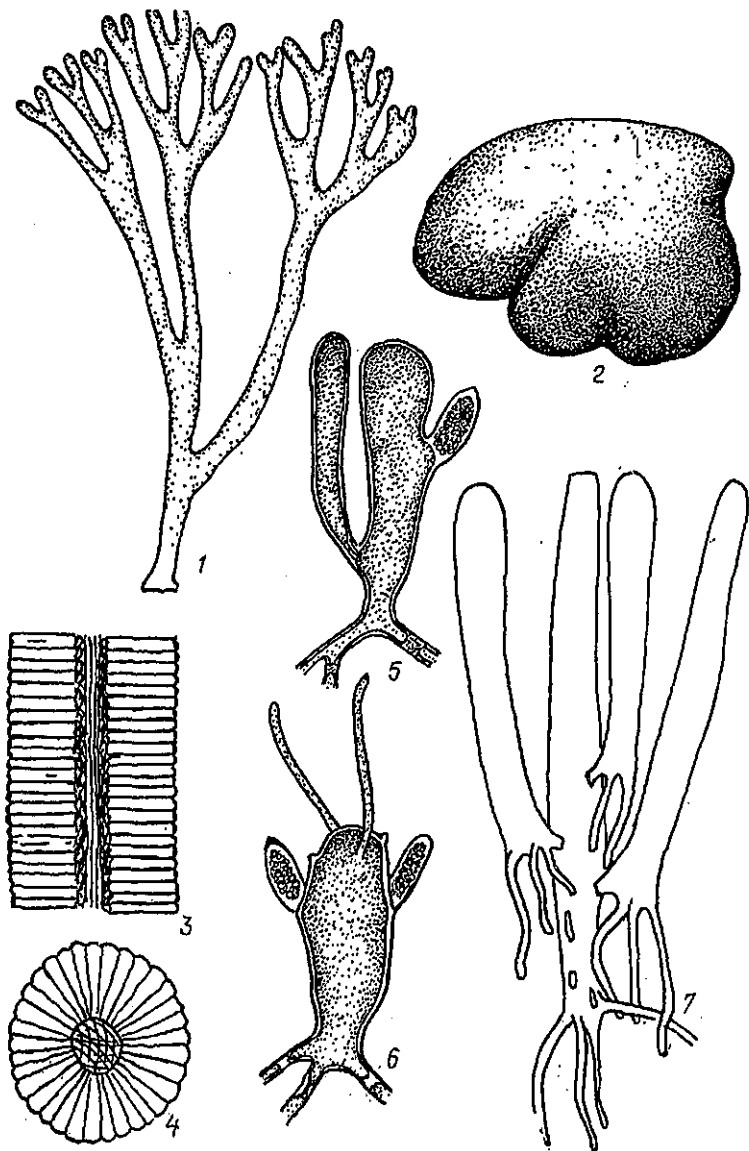


Рис. 19.36. Siphonophyceae (род *Codium* Stackh.):

1 — фрагмент шнуровидного прямостоячего таллома; 2 — распростертый подушковидный таллом; 3, 4 — схематическое изображение внутреннего строения шнуровидного таллома (3 — продольный разрез, 4 — поперечный разрез); 5 — утрикулы (5 — утрикул с гаметагнем, 6 — утрикул с гаметагнем, волосками с волосковыми зубцами, 7 — группа утрикулов с ризоизальными выростами)

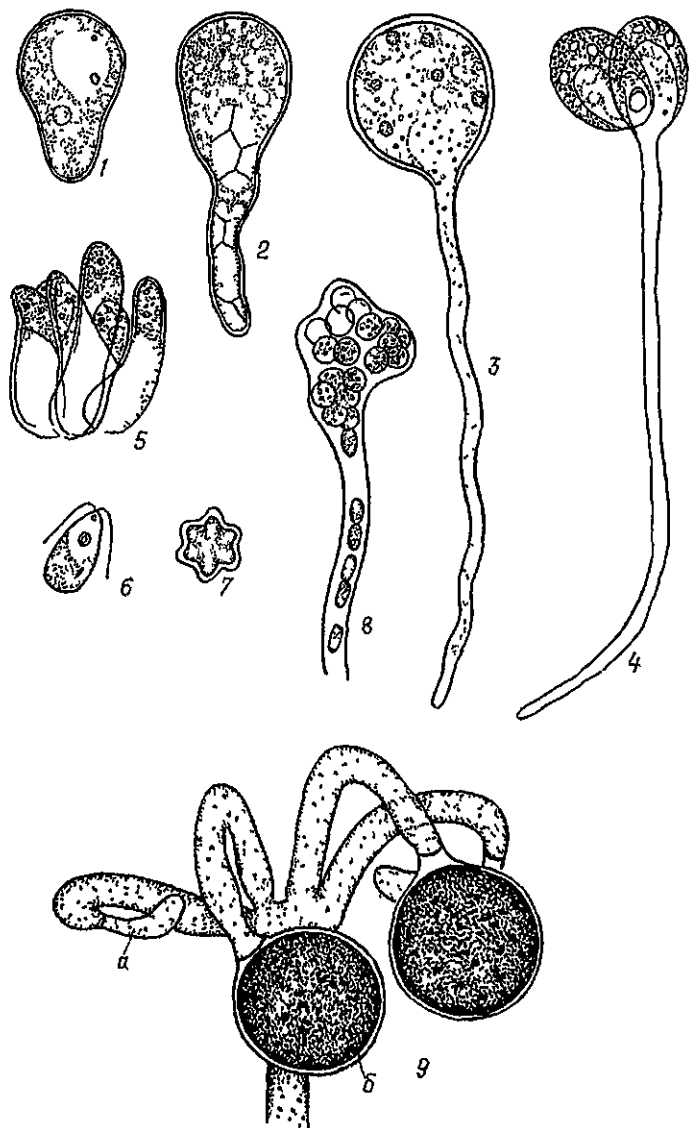


Рис. 19.37. Siphonophyceae:

1—8 — *Protosiphon botrioides* (Kütz.) Klebs (1, 2 — молодые клетки, образующие трубчатые выросты, 3 — взрослая клетка, 4 — клетка с трубчатым выростом в стадии почкования, 5 — клетки, растущие в культуре тесной группой, 6 — гамета, 7 — зигота, 8 — образование гипноспор); 9 — *Dichotomosiphon tuberosus* (A. Br.) Ernst (a — антеридий, б — оогоний)

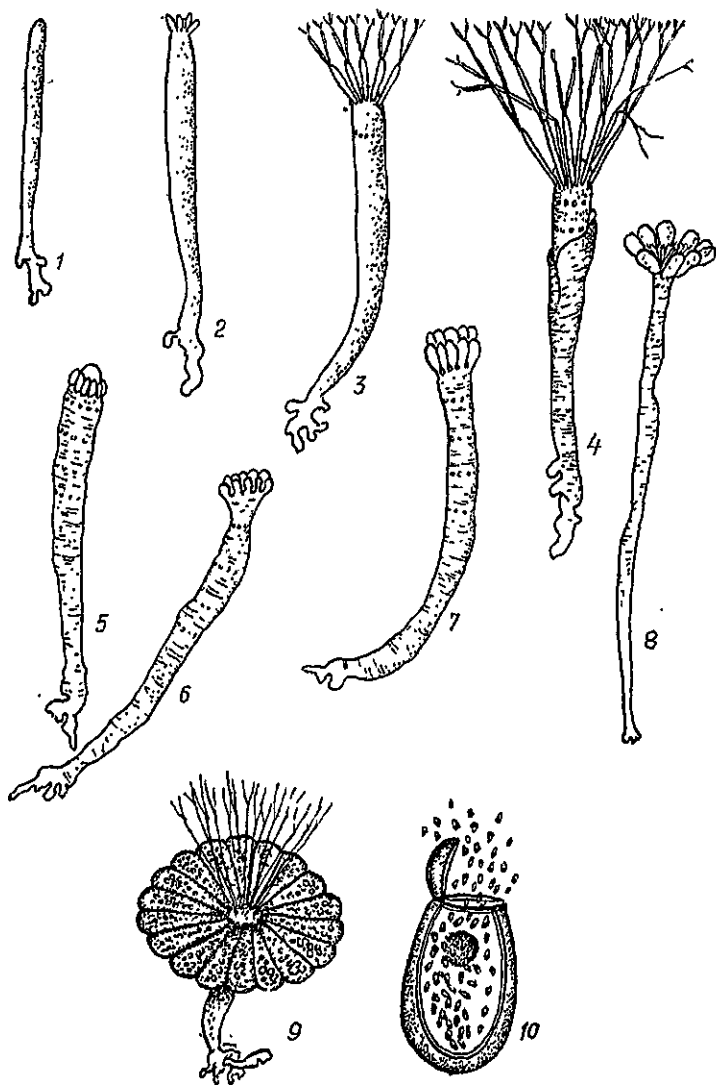


Рис. 19.38. Siphonophyceae (род *Acetabularia* Lamour.):
 1—8 — ранние стадии развития; 9 — взрослое растение, зонтик образован сросшимися гаметами; 10 — выход гамет из зрелой цисты

Наиболее известный род — *Acetabularia* Lamour. (рис. 19.38). В стерильном состоянии представители его состоят из одноклеточного стволка до 10 см длиной, прикрепленного к субстрату нижним концом с помощью ризоидов. На вершине этой оси постепенно образуется первая мутовка боковых сегментов. К концу первого года вегетации вертикальная часть слоевища отмирает, остается лишь многолетняя ризоидная система. На второй год из ризоидов снова вырастает одна или несколько стерильных осей с мутовками боковых ветвей. Этот процесс может повторяться несколько

ко сезонов, пока не наступит время плодоношения. Тогда образуются специфические фертильные (плодоносные) побеги из крупных одноклеточных мешковидных ветвей — гаметангиев, срастающихся своими боками в зонтик. В гаметангиях образуются толстостенные многоядерные цисты со специальной крышечкой. Зрелые цисты содержат множество изогамет. При разрушении стенок гаметангия цисты выходят во внешнюю среду и из них высвобождаются гаметы. Зигота прорастает без периода покоя.

В состав порядка входит 1 семейство *Dasycladaceae* (10 родов).

19.3.3. Порядок 3. Сифонокладовые — *Siphonocladales* (*Siphonocladaceae*)

Порядок *Siphonocladales* объединяет макроскопические и н д и в и д ы, нитчатые, простые или разветвленные, прикрепленные или свободные, некальцинированные. Слоевище состоит из многоядерных сегментов, образующихся в результате сегрегативного деления, при котором формирование перегородки происходит независимо от деления ядер. Сегменты могут быть разного размера и формы, беспорядочно или правильно расположенными. У наиболее примитивных форм таллом имеет вид пузыря. Органами прикрепления таллома к субстрату служат неклеточные или сегментированные *ризоиды*. *Хлоропласт* сетчатый, состоит из множества многоугольных или дисковидных участков, соединенных тонкими тяжами. Из двух своеобразных пигментов, характерных для водорослей класса *Siphonophyceae*, у сифонокладовых присутствует один — сифоноксантин. *Вегетативное размножение* осуществляется *фрагментацией*, реже *акинетами*. Собственно бесполое и половое размножение изучено недостаточно.

Систематическое положение сифонокладовых водорослей вызывает много споров. Нередко происхождение порядка связывают с *Ulovirchales*. Однако строение хлоропласта, структура и химизм клеточных оболочек, способ клеточного деления, наличие на ранних стадиях развития сифонального типа строения, заставляют многих исследователей отказаться от этой точки зрения. По мнению К. Л. Виноградовой [46], сифонокладовые, вероятнее всего, отделились от какого-то общего с сифоновыми водорослями предка, уже обладавшего сифональной многоядерной структурой.

Сифонокладовые — морские водоросли. Наиболее примитивные представители приурочены к тропикам, более высокоорганизованные постепенно выходят в моря умеренных широт.

Порядок включает 4 семейства, различающихся строением таллома: *Valoniaceae* (2 рода), *Siphonocladaceae* (2 рода), *Bodleaceae* (2 рода), *Anadyomenaceae* (2 рода), обитающих главным образом в тропических водах (рис. 19.39; 19.40; см. рис. 1.41).

19.4. Класс 3. Конъюгаты — *Conjugatophyceae* (*Zygnematophyceae*)

Конъюгаты, или сеплянки, являются одной из самых больших групп отдела *Chlorophyta*, представленной в основном пресноводными организмами. Большинство конъюгат—одноклеточные, симметрично построенные и н д и в и д ы (*Mesotaeniales*, *Desmidiaceae*) ярко-зеленого, изумрудного, реже темно-зеленого цвета. Некоторые виды конъюгат особенно круглые формы, имеют в диаметре 10 мкм и даже меньше, в то время как палочковидные формы могут достигать в длину 1 мм и более и видны невооруженным глазом. Ширина вегетативных клеток гонатозиговых клеток колеблется от 4,5 до 32 мкм, их длина в 10—20 (реже в 35—40) раз превышает ширину. Ширина клеток зигнемовых колеблется от 3 до 150 (200) мкм, а длина их может быть в 2 раза меньше ширины или более чем в 20 раз больше.

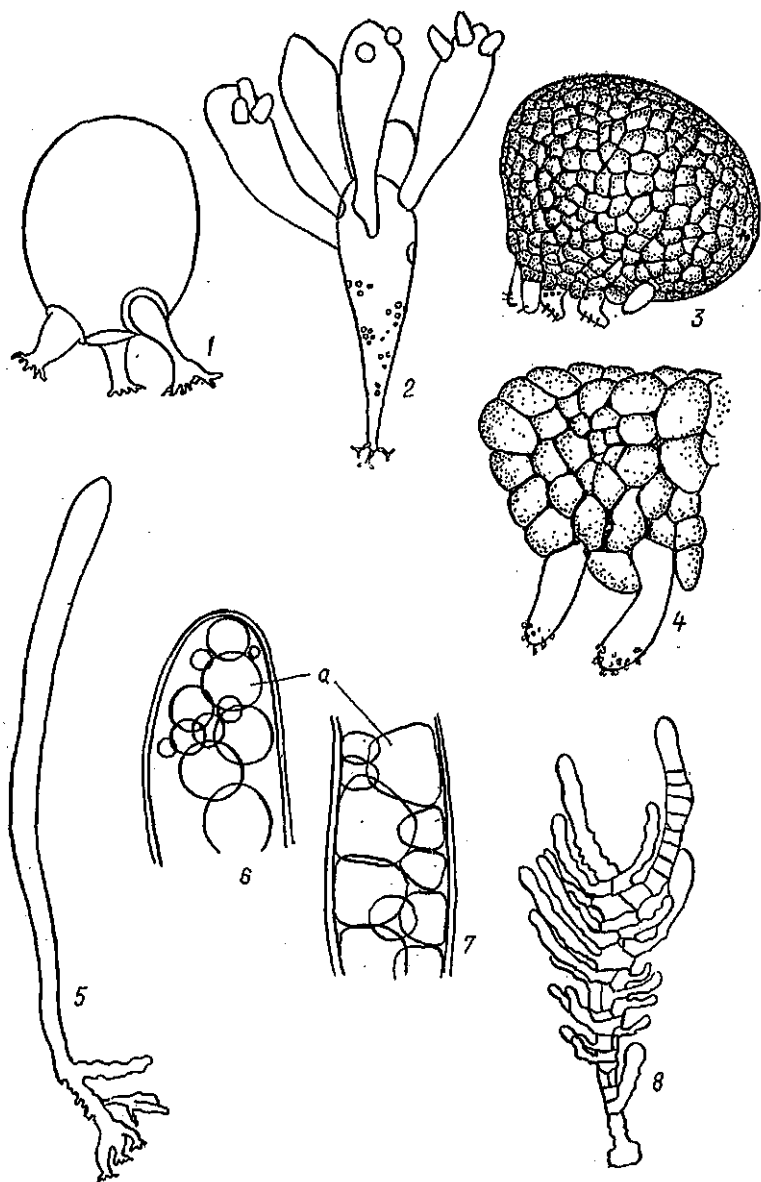


Рис. 19.39. Талломы Siphonophyceae:

1 — *Valonia ventricosa*; 2 — *Valonia utricularis* Roth (Ag.); 3, 4 — *Dictyosphaeria favulosa* (3 — вид сверху, 4 — продольный разрез); 5—8—*Siphonocladus* Schmitz (6, 8 — внешний вид таллома; 6, 7 — продольный разрез таллома с сегментами. (a). образовавшимися в результате сегрегативного деления)

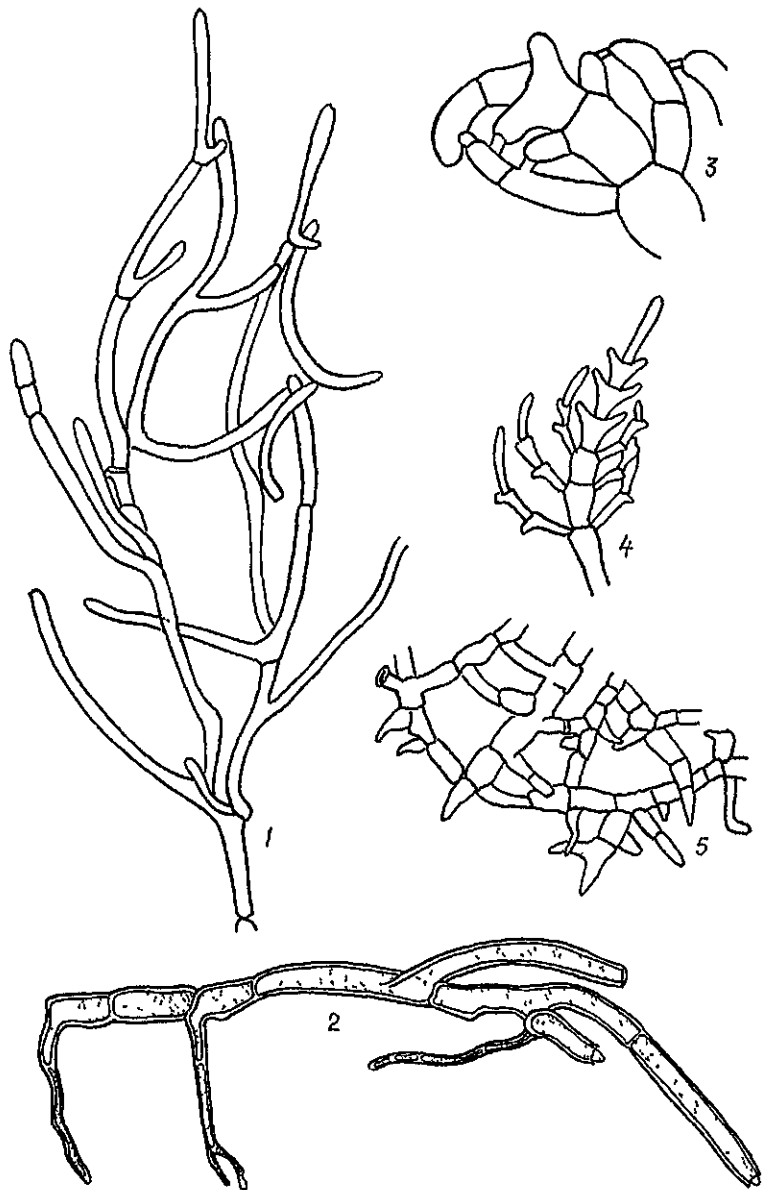


Рис 19 40 Талломы Siphonophyceae:

1, 2 — *Cladophoropsis fasciculatus* (Kjellm.) Borg. (1 — верхняя часть таллома, 2 — нить с ризоидами в основании таллома), 3 — *Struvea* sp., соединение веточек, 4 — *Bodleia* sp., верхина веточки, 5 — *Microdictyon* sp., часть таллома

Самая яркая отличительная черта конъюгат, позволяющая объединить их в особый класс — полное отсутствие подвижных стадий размножения, т. е. зооспор и подвижных гамет, и наличие своеобразного полового процесса, получившего специальное название — конъюгация.

Форма клеток конъюгат очень разнообразна. У многих видов клетки перешнурованы посередине и состоят из двух одинаковых полуклеток (*Desmidiaceae*). Многие формы конъюгат образуют типичные нити, некоторые рыхлые колонии (*Zygnematales*, *Desmidiaceae*, *Gonatozygales*).

Строение клеточной оболочки у конъюгат очень разнообразно. Она может быть цельной или сегментированной, состоящей из двух или более частей, однослойной и двуслойной. Внешний слой оболочки может быть лишен порового аппарата, а может иметь ясно выступающие поры, быть гладкой или иметь богатую орнаментацию, не встречающуюся у других представителей отдела *Chlorophyta*. Этот признак у представителей разных таксонов конъюгат сильно варьирует.

Конъюгаты — одноядерные организмы. Иногда при нарушении процессов деления клетки образуются уродливые формы, которые обладают двумя и большим количеством ядер. Ядро у большинства представителей занимает центральное положение и тесно связано с хлоропластом, но когда хлоропласт занимает всю клетку (*Mesotaeniales*, *Gonatozygales*), оно занимает боковое положение. У многих видов ядро располагается между двумя частями хлоропласта (*Mesotaeniales*) или посередине между хлоропластами двух полуклеток у перешнурованных видов или в перешейке у перешнурованных видов (*Desmidiaceae*) и обычно хорошо заметно.

Размеры ядер очень разнообразны и обычно заметно от размеров клеток. Очень крупное, гомогенное, с ясно заметным ядрышком посередине, ядро у видов рода *Spirogyra* (*Zygnematales*). Оно также расположено в центральной части клетки, окружено слоем цитоплазмы и подвешено на плазматических тяжах, соединяющихся с пристенным слоем цитоплазмы.

Ядра содержат одно более или менее крупное, шаровидное или неправильных очертаний ядрышко (все конъюгаты) или несколько ядрышек шаровидной формы (*Desmidiaceae*). Число ядрышек и их величина зависят от размеров клетки. Ядро бывает шаровидно-эллипсоидным, квадратным, прямоугольным или линзовидным (*Spirogyra*) и ориентировано поперек продольной оси клетки. Разнообразие форм ядра сочетается с некоторыми морфологическими и физиологическими признаками, в первую очередь, с шириной клетки.

Вакуолярная система конъюгат (особенно *Desmidiaceae*) была предметом многих исследований, но окончательно ее значение и роль еще не выяснены. У небольшого числа одноклеточных видов (*Mesotaeniales*, *Desmidiaceae*) на самых концах клеток образуются вакуоли с кристалликами гипса, которые совершают броуновское движение. Некоторые вакуоли содержат слизистые тельца пектиновой природы (*Desmidiaceae*). Изредка вакуоли размещены в цитоплазме или в углублениях между ребрами хлоропласта (*Closterium*), или в области перешейка между хлоропластами обеих полуклеток у перешнурованных видов (*Desmidiaceae*). При нормальных условиях число и расположение вакуолей у одного и того же вида непостоянно. В большинстве случаев (*Desmidiaceae*, *Zygnematales*) в каждой полуклетке имеется одна крупная (основная) вакуоль и несколько более мелких. Размеры вакуолей могут увеличиваться за счет слияния их с другими. При некоторых ненормальных условиях жизни в протоплазме десмидиевых могут образовываться многочисленные вакуоли, иногда очень крупные.

Конъюгаты характеризуются чрезвычайно разнообразно построенными, иногда очень сложными, осевыми или центральными, реже пристенными *хлоропластами*, более детальная характеристика которых дана при описании отдельных порядков.

Пиреноиды присутствуют в хлоропластах всегда. Исключение состав-

ляет только монотипный род *Mougeotiopsis* Palla из зигнемовых, у которого постоянно отсутствуют пиреноиды, а также некоторые виды рода *Spirotaenia* Gréb. из мезотениевых. Один, два или более пиреноидов обычно располагаются в центральной части хлоропласта, и только у видов рода *Spirotaenia* с лентовидно-пристенными хлоропластами они беспорядочно разбросаны по всему хлоропласту.

Основным продуктом ассимиляции конъюгат является крахмал, который содержится в хлоропластах в виде свободных крахмальных зерен. Крахмальные зерна равномерно покрывают поверхность пиреноида или же располагаются на некотором расстоянии друг от друга. Иногда зерна крахмала возникают в строме хлоропласта. Если крахмала очень мало, то хлоропласт имеет тонкую и плотную структуру и кажется гладким. Иногда крахмала в хлоропласте бывает очень много, и в таких случаях хлоропласт становится массивнее, приобретает более грубую структуру и гранулированный внешний вид. При определенных условиях крахмальные зерна выбрасываются из пиреноидов в больших количествах и распространяются по хлоропласту. Тогда хлоропласт в результате разбухания крахмальных зерен увеличивается в несколько раз, его структура нарушается и он теряет типичную форму. Кроме крахмала в клетках конъюгат (*Zygnematales*) встречаются также капли масла, дубильные вещества и кристаллы щавелевокислого кальция.

Размножение конъюгат осуществляется бесполом и половым путем. *Вегетативное размножение* происходит путем простого деления клетки надвое. У представителей разных таксонов конъюгат процесс деления имеет определенные особенности. Известны покоящиеся вегетативные клетки, также служащие для размножения. Это апланоспоры, партеноспоры, акинеты.

Апланоспоры образуются из вегетативных клеток путем сокращения их содержимого и развития вторичной оболочки, которая может быть сходной с оболочкой зигоспор. Возникновение *партеноспор* связано с аномалиями в конъюгации. Они образуются из неслившихся гамет, но имеют форму и строение зигоспор. При образовании *акинет* в вегетативных клетках происходит накопление крахмала и масла, а оболочка их, обычно снабженная линией разрыва, значительно утолщается. Считается, что образование апланоспор и акинет — это способ перенесения неблагоприятных условий.

Половое размножение у конъюгат совершается безжгутиковыми апланогаметами в результате очень своеобразного полового процесса — *конъюгации*. Во время конъюгации происходит слияние протопластов двух клеток, которые выполняют здесь функцию гамет. В результате слияния, происходящего через специально образующийся канал, получается одноклеточная, покрытая толстой оболочкой зигоспора. Внешне две сливающиеся (конъюгирующие) клетки совершенно неразличимы; физиологическая дифференциация на мужскую и женскую клетки хотя и определена, но узнать ее можно лишь косвенно и спустя некоторое время по положению зигоспоры. В том случае, когда скорость передвижения (перетекания) сжавшихся протопластов-гамет одинакова, зигота образуется в конъюгационном канале, иногда разрастаясь вплоть до стенок конъюгирующих клеток — гаметагний. В этом случае разделение клеток на мужскую и женскую условно, а сам процесс слияния равноценных по морфологии и скорости протекания гамет называется изогамией. Эта форма полового процесса характерна для большинства конъюгат. У более развитых в эволюционном отношении зигнемовых и десмидиевых наряду с изогамией существует и физиологическая анизогамия или гетерогамия. И здесь протопласты — гаметы конъюгирующих клеток — одинаковы по размерам, но одна из них (мужская) активно перетекает через конъюгационный канал из отдающей клетки в воспринимающую, где и сливается со сравнительно неподвижной

гаметой (женской). В этом случае зигота формируется только в воспринимающей (женской) клетке.

После образования зиготы в ней происходит ряд изменений: образование трехслойной оболочки, появление орнаментации наружного слоя и она превращается в зигоспору. Зигоспора после длительного периода покоя, который может продолжаться всю зиму и дольше, прорастает, давая начало одному (*Zygnematales*, *Gonatozygales*), двум (*Desmidiiales*) или четырем (большинство *Mesotaeniales*) новым организмам — проросткам. Существует мнение, что уменьшение числа проростков имеет прогрессивное эволюционное значение: оно приводит к образованию более жизнеспособного поколения.

Образование зигоспор у конъюгат — явление довольно редкое, а у многих видов десмидиевых водорослей зигоспоры вообще не найдены. Для нормального протекания конъюгации необходимы благоприятные условия — теплая вода (15—25 °С) и интенсивная освещенность. Конъюгация длится 7—14 дней, начиная от образования конъюгационных каналов и кончая созревaniem зигоспор.

Систематическое положение конъюгат сейчас прочно установлено. Большинство альгологов рассматривают их в составе зеленых водорослей, основываясь на сходстве состава их пигментов и продуктов ассимиляции. Однако своеобразие строения, структура клеточной оболочки и хлоропластов, уникальные способы бесполого размножения, отсутствие подвижных стадий развития и конъюгационный половой процесс свидетельствуют о том, что конъюгаты отделились от других зеленых водорослей на очень ранних этапах филогенеза и эволюционировали независимо от них.

Вопрос о происхождении конъюгат до сих пор дискутируется. Существует несколько точек зрения относительно филогении этой группы. Согласно одной из них одноклеточные формы конъюгат возникли от нитчатых форм путем распада нитей на отдельные клетки, поэтому предков конъюгат следует искать среди нитчатых зеленых водорослей типа *Ulotrichales*. Согласно другой точке зрения нитчатые формы конъюгат произошли от одноклеточных форм, имеющих простую организацию клетки. Это мнение разделяет большинство альгологов. Если придерживаться этого взгляда, то наиболее примитивными среди конъюгат следует считать мезотениевые водоросли, а предков конъюгат следует искать среди одноклеточных *Volvocales*. Последние дали начало двум линиям развития. Одна из них привела к гонатоциговым и далее к зигнемовым, другая — к высоко развитым десмидиевым.

В настоящее время все конъюгаты объединены в один класс *Conjugatorhysae* с четырьмя порядками: *Mesotaeniales*, *Gonatozygales*, *Zygnematales* и *Desmidiiales*. Это деление в настоящее время является наиболее обоснованным, так как оно с одной стороны указывает на независимый и своеобразный характер развития класса конъюгат, давших отдельную эволюционную ветвь в стволе зеленых водорослей, а с другой стороны, отражает основные пути эволюции этих растений, которая шла в направлении сохранения осевого хлоропласта, усложнения его строения и увеличения световоспринимающей поверхности путем структурных усовершенствований.

Конъюгаты распространены на всех континентах вплоть до Антарктиды, но не обитают повсеместно, так как требуют вполне определенных экологических условий. Почти все конъюгаты — обитатели пресных вод, и только некоторые из них встречаются в солоноватых водоемах или в эстуариях рек при небольшой солености. Типично морских видов среди конъюгат нет. Известны виды наземных обитаний, поселяющиеся на влажных мхах, скалах, сырой земле, стенах домов. Многие мезотениевые и десмидиевые предпочитают торфяные болота, побережье озер, мелкие канавы, ямы, лужи, часто обильно населяют спокойные горные озера со

скалистым дном и берегами. В быстро текущей воде они не обнаружены. Среди них есть организмы обрастаний, обитатели влажных скал, гипсовых и сфагновых болот. Эвтрофные и мезотрофные сфагновые болота—постоянные места обитания разнообразных десмидиевых. Некоторые из десмидиевых ведут аэрофитный образ жизни. Имеются сведения о нахождении десмидиевых в почвах.

Распространены конъюгаты не только на равнинах, но и в горах. Так, десмидиевые были найдены на высоте 3100 м н. у. м., а виды рода *Spirogyra* — на высоте 3400 м в Заилийском Алатау и 5600 м в Тибете.

Существуют роды и виды конъюгат, характеризующиеся ограниченным распространением. Например, род *Temnogametum* W. et G. S. West (*Zignetales*) известен только из тропических и субтропических областей, а род *Sirocladium* Randh. найден только в Индии. В родах *Zigogonium* Kütz., *Syrogonium* Kütz. 22—15 видов соответственно имеют узкоочерченные ареалы с определенной экологической приуроченностью, и только *Zygogonium ericetorum* и *Syrogonium sticticum* (Engl. Bot.) Kütz. являются эврибионтами. Многие виды десмидиевых оцениваются как эндемики.

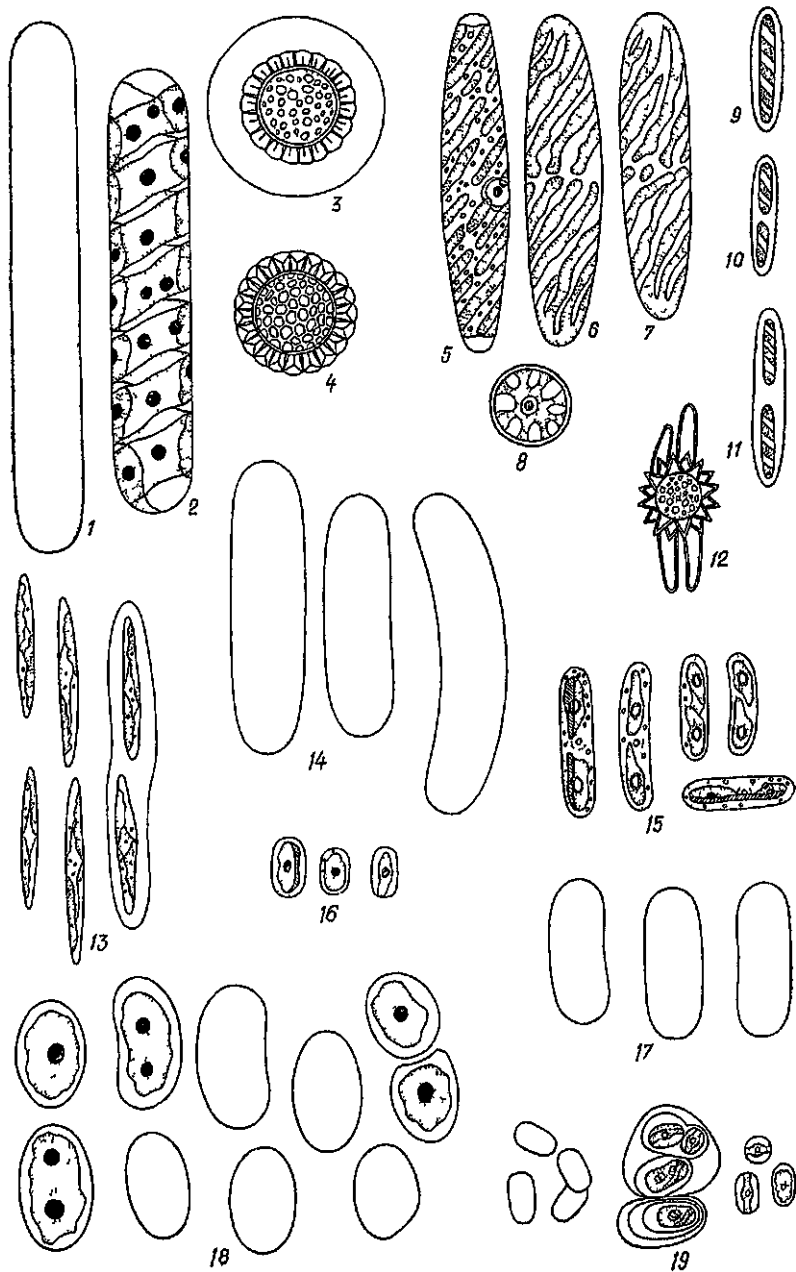
В связи с широким распространением и огромным количеством видов конъюгаты играют большую роль в природе как первичные продуценты органического вещества и кислорода и как важные компоненты экосистем водоемов. Многие виды конъюгат используют в пищу различные низшие беспозвоночные животные, а также рыбы и моллюски. Некоторые виды массово размножаются в сточных водах, способствуя их очистке, другие — способны выделять в окружающую среду биологически активные вещества, подобные пенициллину, что может быть использовано в хоз. и сельск. целях. Обитая в различных условиях, обладая высокой степенью физиологической избирательности, конъюгаты служат также надежными биоиндикаторами качества воды.

19.4.1. Порядок 1. Мезотениевые — *Mesotaeniales*

Мезотениевые являются наиболее примитивными конъюгатами. Известно 40—50 видов этого порядка. Клетки простой формы, не сегментированы, всегда гладкие, изредка инкрустированы известью, с оболочкой простого строения, без пор. Они бывают эллипсоидными, веретенообразными или цилиндрическими, преимущественно прямыми, реже согнутыми, без перетяжек посередине, одиночными или объединенными в бесформенные колонии, окруженные слизью, реже — в короткие нити (*Anciconema* Berggr.) (рис. 19.41).

У примитивных мезотениевых каждая клетка имеет однослойную и сплошную, как бы из одного куска, гладкую оболочку. Двуслойные, иногда расслаивающиеся и разрывающиеся оболочки можно наблюдать у мезотениевых только при делении старых клеток. В этом случае внутренний слой очень тонкий, слабо окрашивающийся хлор-цинк-йодом; наружный слой не дает реакции с этим красителем. Известен факт тонкого обызвествления оболочки клеток *Mesotaenium* Näg. в культуре.

Для мезотениевых, обитающих на влажных скалах, мхах, лишайниках и сырой почве, характерно обильное выделение слизи, которая со всех сторон окружает клетку, и, в отличие от слизи десмидиевых, всегда беструктурна. Лишь иногда слизь образует концентрически входящие друг в друга слои, что особенно хорошо выражено у видов рода *Mesotaenium*. У одной из самой распространенной мезотениевой водоросли *Spirotaenia condensata* Bréb. слизь выделяется в форме длинной «ножки», как у десмидиевых. Чем менее подходящие для мезотениевых водорослей условия обитания, тем сильнее они выделяют слизь, по-видимому, защищающую клетки от неблагоприятных условий среды, прежде всего от высыхания.



Хлоропласты лентовидно-пристенные, спирально закрученные или чаще осевые и тогда пластинчатые, или другого строения, состоят из центральной, несущей пиреноид части, от которой отходят короткие радиально расположенные пластинчатые выросты или длинные продольные ребра. Почти каждый род характеризуется особой формой хлоропласта. Через ряд постепенных усложнений и усовершенствований формы хлоропласта четко выявляется морфологическая эволюция родов мезотениевых водорослей. Наиболее примитивные представители родов *Mesotaenium* Näg. и *Ancylonepta* Berggg. имеют осевой пластинчатый хлоропласт с зазубренными или цельными иногда завернутыми внутрь краями. У видов рода *Roya* W. et G. S. West. хлоропласт несколько усложняется: появляются продольные ребра-складки и характерный для этого рода срединный вырез у вогнутой стороны клетки. Дальнейшее усложнение хлоропласта выражается в увеличении его поверхности за счет развития коротких радиальных пластинчатых выростов (*Cylindrocystis* Menegh.) или длинных ребер, тоже радиальных, с лопастевидными, глубоко изрезанными или цельными краями (*Netrium* (Näg.) Itz. et Rothe). У этих двух родов хлоропласт разделен на две части. Звездчатый хлоропласт *Cylindrocystis* Menegh. напоминает таковой *Zygnema* Ag. из зигнемовых, а хлоропласт *Netrium* схож по строению с хлоропластами одноклеточных десмидиевых. Одноклеточные клетки видов рода *Spirotaenia* Bréb. внешне похожи на клетки одноклеточных видов рода *Spirogyra* Link — здесь тот же спирально закручивающийся пристенный хлоропласт или спирально закручивающиеся ребра вокруг осевой части хлоропласта. Пиреноиды расположены в центре клеток по 1—2 и больше, редко беспорядочно разбросаны по всему хлоропласту. Их форма разнообразна. У некоторых видов они достигают крупных размеров.

У мезотениевых деление клеток происходит несколькими путями. В крупных, разросшихся клетках видов рода *Mesotaenium* сначала наблюдается деление пиреноидов с удвоением их числа, затем таким же образом делится хлоропласт и только после этого образуется поперечная клеточная перегородка, делящая старую клетку на две новые. У видов родов *Netrium* и *Cylindrocystis* развитие новых хлоропластов сопровождается одновременным образованием клеточной перегородки, так что иногда еще до окончательного развития хлоропластов старая клетка уже оказывается поделенной на две. Для некоторых видов рода *Spirotaenia* характерно образование косой разделительной перегородки. Такие пары клеток, соприкасающиеся скошенными концами, не обнаружены больше ни у одного рода мезотениевых водорослей.

Половой процесс — изогамия. В результате слияния содержимого двух конъюгирующих клеток образуется 1 зигоспора, если же происходит парное слияние двух гамет, образовавшихся в готовых к конъюгации клетках, тогда образуется 2 зигоспоры. При прорастании зигоспоры большей частью образуются 4 новых клетки.

Порядок содержит только 1 семейство *Mesotaeniaceae* (6 родов). Наиболее известные виды — *Mesotaenium* De Greyi Turn., *Roya obtusa* (Bréb.) W. et G. S. West., *Spirotaenia condensata* Bréb., *Cylindrocystis brebissonii* Menegh., *Netrium digitus* (Ehr.) Itz. et Rothe.

Рис. 19.41. Клетки Conjugatophyceae (порядок Mesotaeniales):

1—4 — *Spirotaenia condensata* Bréb. (1, 2 — вегетативные клетки, 2, 4 — зигоспоры); 5—8 — *S. obscura* Ralfs. (5—7 — вид спереди, 8 — вид сверху); 9—12 — *S. truncata* Arch. (9—11 вегетативные клетки, 12 — зигоспоры); 13 — *S. fusiformis* W. et G. S. West.; 14, 17 — *Mesotaenium* De Greyi Turn.; 15 — *M. endlicherianum* Näg.; 16, 19 — *M. macrococcum* (Kütz.) Roy et Biss; 18 — *M. mirificum* Arch.

19.4.2. Порядок 2. Гонатозиговые — *Gonatozygales*

Порядок включает около 10 широко распространенных видов. Индивиды гонатозиговых характеризуются очень простой цилиндрически-веретеновидной или цилиндрически-удлиненной формой клеток без перетяжек посередине.

Клетки объединяются в короткие или длинные нити. Некоторые гонатозиговые образуют очень хрупкие нити, легко распадающиеся на отдельные клетки. Освободившиеся после распада нити клетки гонатозиговых обычно продолжают жить вполне самостоятельно. Клеточная оболочка, как правило, сплошная, двуслойная. Поэтому у гонатозиговых нет заранее определенного места клеточного деления, что сближает их с мезотениевыми и зигнемовыми.

У клеток делящихся, недавно поделившихся и еще не вполне зрелых можно наблюдать различные по строению участки оболочки, иногда отделяющиеся друг от друга ясно заметной чертой. Такие участки напоминают пояски (сегменты) некоторых видов десмидиевых из рода *Peridium* Bréb. Подобного рода сегментация наблюдается только у клеток с не вполне развитым наружным слоем оболочки. При росте клетки сегменты смыкаются и распознавание пояски становится совершенно невозможным. Внутренний слой клеточной оболочки у гонатозиговых всегда цельный, тонкий бесструктурный, целлюлозный, окрашивающийся иодом и серной кислотой в синий цвет; наружный — толстый, пектиновый, не окрашивающийся теми же реактивами. Он более толстый на боковых поверхностях клетки и заметно утончается уступом к ее концам. Очень характерно для гонатозиговых наличие на наружном слое оболочки мелких нежных зернышек или заостренных шипиков, достигающих в длину 9,5—18 мкм. Однако эти шипики никогда не развиваются на самых концах клетки. Значительно реже оболочка бывает гладкой.

Клетки гонатозиговых обычно окружены слизистым слоем пектозы, который при действии метиленового синего и индиго обнаруживает явно волокнистую структуру. Волокна располагаются перпендикулярно поверхности клеточных стенок, что указывает на присутствие пор в оболочке, через которые и выделяется слизь. Скульптурными украшениями, двуслойным строением и наличием пор клеточные оболочки гонатозиговых водорослей хорошо отличаются от мезотениевых и зигнемовых, но это сближает их с десмидиевыми.

В клеточных оболочках некоторых видов рода *Gonatozygon* De Bary отлагается железо. Особенно много его на концах клетки, причем чем старше клетка, тем большее количество железа содержится в ее оболочке. Иногда наблюдается развитие конечных, или терминальных, вакуолей, которые содержат многочисленные кристаллики гипса.

Хлоропласты двух типов: осевые, извилистые, реже прямые, в виде удлиненной пластинки либо бруска, или же лентовидно-пристенные, спирально извитые, или неправильно изогнутые. *Пиреноиды* многочисленные, беспорядочно разбросанные или расположены в виде правильного осевого ряда.

Вегетативное деление у гонатозиговых происходит так же, как и у мезотениевых и зигнемовых — закладыванием поперечной клеточной перегородки, делящей старую клетку на две новые. Место деления не фиксировано, оно может происходить в различных частях клетки.

Конъюгация происходит между двумя свободными, одиночными клетками после распада нити. *Зигоспоры* имеют правильную шаровидную форму и покрыты толстой оболочкой. Из них формируется всего один проросток.

Порядок содержит 1 семейство *Gonatozygaceae* (2 рода). Наиболее

широко распространенными являются *Gonatozygon kinahanii* (Arch.) Rabenh., *G. monotaenium* De Bary, *G. brebissonii*, *Genicularia spirotaenia* De Bary.

19.4.3. Порядок 3. Зигнемовые — *Zygnematales*

В настоящее время известно около 700 видов зигнемовых, объединенных в 12 родов, хотя в разных сводках их количество сильно варьирует в зависимости от взгляда того или иного исследователя на их систематику. И н и д и в и д ы нитчатые, неветвящиеся, ярко-зеленые. Каждая нить сложена из ряда одинаковых вытянутых цилиндрических клеток, плотно примыкающих друг к другу. Нити неветвящиеся, достигают в длину от нескольких миллиметров до 8—10 см. Распадаются нити очень редко и у немногих представителей зигнемовых при неблагоприятных условиях существования. Рост нити в длину осуществляется поперечным делением клеток. Слизистые на ощупь нити могут свободно лежать на дне водоемов, прикрепляясь к песчинкам и камням, образуя сплошной покров на протяжении многих метров, или же нити плавают у поверхности воды в прудах, озерах и тихих заводях рек, образуя рыхлые подушки-дерновины. Эти подушки, наполненные пузырьками выделяемого водорослями кислорода, состоят из множества нитей, переплетающихся между собой. Нити и подушечки зигнемовых называют тиной. Они встречаются в пресных водоемах всех континентов, даже в холодных ручьях Антарктиды. Нити зигнемовых, живущих в проточной воде, в частности видов рода *Spirogyra* Link, имеют *ризоиды* — выросты клетки, отличающиеся утолщенной оболочкой и отсутствием хлоропласта. Обычно ризоиды образуются на нижней клетке нити, но могут возникать и на остальных клетках. Крайне разнообразного вида, от слегка изогнутых неразветвленных до сильно разветвленных или розетковидных, ризоиды способствуют прикреплению нитей к субстрату и выживанию водоросли в условиях сильного течения. Ризоиды характерны для многих зигнемовых, но их образование сильно зависит от внешних условий.

К л е т к и одеты тонкой двуслойной оболочкой. Внутренний слой клеточной оболочки состоит из целлюлозы, наружный — из пектиновых веществ, окрашивающихся хлор-цинк-иодом в желтый цвет. Только у представителей рода *Sirogonium* Kütz. пектиновый слой отсутствует, что отличает их от спирогиры. Внешний студенистый покров, который укутывает всю нить зигнемовых, достигает значительной толщины и обуславливает ту скользкость и шелковистость, которые так присущи зигнемовым водорослям. Толщина этого покрова или видоспецифична, или зависит от внешних условий. Поперечные перегородки клеток у большинства зигнемовых гладкие, но есть виды с перегородкой в виде складчатой селты или шайбовидного кольца.

Форма и положение *хлоропласта* являются важнейшими систематическими признаками при выделении родов зигнемовых. У них известны три основные формы хлоропласта: осевой пластинчатый, осевой звездчатый, пристенный, спирально-лентовидный. Исходной формой надо считать осевой хлоропласт. Пристенный хлоропласт имеет вторичное происхождение — он возник из осевого путем редукции массивной центральной части и развития периферических лопастей. Усложнение хлоропласта сопровождалось значительным увеличением его поверхности. Тенденция к переходу от осевого хлоропласта к пристенному характерна для конъюгат вообще. Кроме того, строение хлоропластов у зигнемовых может варьировать в той или иной степени как от вида к виду, так и в зависимости от условий обитания. *Пиреноиды* имеют вид небольших, округлых, бесцветных телец и расположены по оси хлоропласта, если он спирально закрученный. Если хлоропласт имеет вид широкой осевой пластинки (*Mougeotia* Ag.), то

пиреноиды разбросаны по всему хлоропласту или расположены в один ряд. В хлоропластах звездчатой формы крупный пиреноид расположен в центральной части.

Вегетативное размножение у зигнемовых происходит при случайном разрыве нитей на участки или при распадении их на отдельные клетки при неблагоприятных условиях. Из каждого отрезка нити и каждой неповрежденной клетки при нормальных условиях образуется новая нить.

Для зигнемовых характерна *конъюгация* двух типов: лестничная и боковая. *Зигоспоры* бывают шаровидные или эллипсоидные, реже линзовидные. Прорастает зигоспора одной нитью.

Порядок включает 3 семейства: Zygnemataceae (6 родов), Mougeotiaceae (4 рода), Spirogyraceae (2 рода).

Широко распространены *Mougeotia angusta* Hass., *M. scalaris* Hass., *M. calcarea* (C.) Wittr., *Zygnema decussatum* (Vauch.) Ag., *Z. ralfsii* (Hass.) De Bary, *Spirogyra longata* (Vauch.) Kütz., *Z. communis* (Hass.) Kütz. и др.

19.4.4. Порядок 4. Десмидиевые — Desmidiiales

Известно более 4000 видов порядка Desmidiiales. И н д и в и д ы характеризуются удивительным разнообразием очертаний, красотой форм и замечательной симметрией. Причудливость очертаний клеток в сочетании с разнообразной скульптурой и зелеными хлоропластами издавна привлекали к себе внимание не только профессиональных исследователей, но и любителей, благодаря чему эти водоросли являются наиболее хорошо изученными во всем мире.

Типичная клетка десмидиевых водорослей состоит из двух симметричных полуклеток, каждая из которых является зеркальным отражением другой (рис. 19.42). Благодаря своеобразному способу деления клеток у десмидиевых, которое будет описано ниже, одна полуклетка всегда старше другой. Обе полуклетки соединены между собой более узкой частью — перешейком. Угол, возникающий между двумя полуклетками, в результате сжатия или сужения клеток, называют *синусом*. Он может быть узким и длинным, закрытым или открытым, с краями, расходящимися наружу от острой или закругленной верхушки.

Внешний вид клеток десмидиевых в большинстве случаев зависит от того, с какой стороны их рассматривают под микроскопом. Различают вид спереди (с широкой лицевой стороны), вид сбоку и вид сверху или снизу (см. рис. 19.42). Таким образом, клетки десмидиевых имеют три плоскости симметрии. Разнообразие очертаний клетки при взгляде с различных сторон имеет большое значение в систематике десмидиевых. Некоторые виды имеют очень сходные очертания при рассмотрении их спереди, но при этом резко отличаются друг от друга при рассмотрении сбоку или сверху. Однако клетки некоторых видов из родов *Docidium* Bréb., *Actinotaenium* (Näg.) Teil. сверху округлые и, следовательно, имеют одинаковые очертания при любых поворотах вокруг продольной оси (рис. 19.43). Своеобраз-

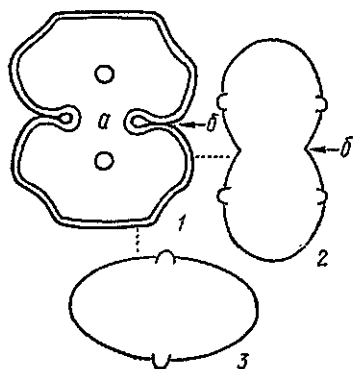


Рис. 19.42. Типичная клетка Desmidiiales:

1 — вид спереди; 2 — вид сбоку; 3 — вид сверху (a — перешеек, б — синус)

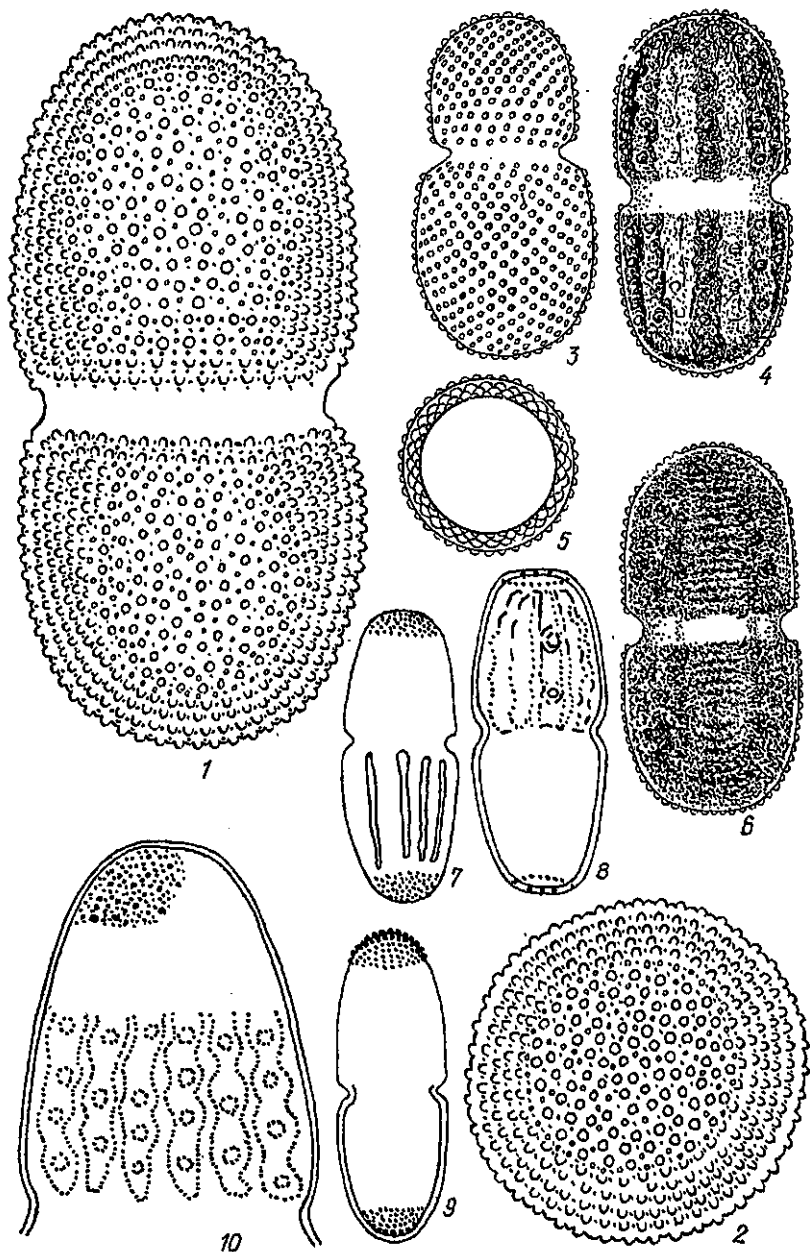


Рис. 19.43. Клетки Desmidiaceae (род *Actinotaenium*):
 1-6 — *A. tesellatum* (Delp.) Pal.-Mordv.; 7-9 — *A. clevelandii* (Lund.) Tell.; 10 —
A. turgidum (Breb.) Tell.

ным строением отличаются клетки видов рода *Closterium* Nitzsch. (рис. 19.44, 3—5). Они обычно сужены к концам, не перешнурованы и имеют более или менее серповидную форму, в результате чего образуются неодинаковые спинной и брюшной края. Спинной край — более или менее выпуклый, а брюшной — вогнутый или почти прямой. Однако ясная симметрия полуклеток и в этом случае сохраняется.

Перешнурованные виды десмидиевых, к которым относится большинство, характеризуются огромным разнообразием формы клеток (рис. 19.45). У одних видов клетки сильно вытянутые, цилиндрические, в поперечном сечении округленные или звездчатые; у других — сильно сжатые и плоские. У некоторых представителей развиваются особые отростки и шипы на углах полуклеток. Одним из наиболее характерных признаков десмидиевых является разнообразие очертаний клеток. Они бывают цилиндрическими, почти круглыми, эллиптическими, угловатыми (четырёх-, шести-, восьмиугольными). Края клеток часто разделены на дольки или сегменты, или сильно изрезаны. Наиболее сложными очертаниями характеризуются клетки видов родов *Micrasterias* Ag., *Euastrum* Ehr. (см. рис. 19.44, 11—14) и *Staurostrum* Meyen (см. рис. 19.45, 9).

Оболочка клеток десмидиевых состоит из трех слоев. Самый внешний слой кажется под электронным микроскопом то петлеобразным, то гладким, или имеет вид пчелиных сот. Химическая природа этого слоя еще не известна. Предварительные исследования показывают, что он содержит пектинообразное вещество. У молодых клеток внешний слой оболочки тонкий, у старых достигает значительной толщины. За внешним слоем следует первичная оболочка, затем вторичная — самый внутренний слой. Первичная оболочка состоит из тончайших микрофибрилл, имеющих вид пучков соломы, которые перекрещиваются друг с другом. Вторичная оболочка состоит из более широких фибриллярных лент, расположенных параллельно микрофибриллам первичной оболочки.

Строение оболочки десмидиевых усложняется наличием круглых или овальных отверстий — пор. Они имеют разное назначение: 1) для выделения экскреторной слизи, которая постоянно окружает клетки десмидиевых; 2) для удаления из клетки продуктов жизнедеятельности; 3) для поступления питательных веществ из окружающей среды в клетку, так как внешний слой оболочки сам по себе непроницаем. Расположение пор в оболочке у разных видов десмидиевых чрезвычайно разнообразно (рис. 19.46). У некоторых поры очень мелкие и многочисленные, сосредоточены в определенных местах или равномерно распределены по всей оболочке. У других поры крупные и немногочисленные, располагаются в определенных местах, чаще на концах клеток. У третьих — имеются и мелкие, и крупные поры, расположенные различным образом. Поры часто имеют сложное строение.

Известно два типа строения порового аппарата десмидиевых — тип *Closterium* и тип *Cosmarium*. Поровый аппарат *типа Closterium* более примитивен (рис. 19.47). Он состоит из порового канала обратноворонкообразной формы, узкая часть которого, являющаяся собственно порой, расположена во внешнем слое оболочки, а более широкая часть проходит через первичную и вторичную оболочки. Фибриллы этих оболочек пронизывают часть канала, закрывая его своеобразным ситом, через которое может проходить клеточное вещество и выбрасываться наружу через узкую часть. Поровый аппарат *типа Cosmarium* характеризуется наличием свободного сквозного канала, обычно снабженного различными приспособлениями (см. рис. 19.47). Самое сложное строение порового аппарата типа *Cosmarium* встречается в роде *Micrasterias*. Здесь настоящий поровый канал снабжен особыми поровыми нитями. Снизу он начинается на внутренней границе вторичной оболочки поровой луковичкой, проходит через первичную оболочку и внешний слой и заканчивается под внешним слоем конечными запонками. *Поровые нити* — трубочкоподобные образования, которые рас-

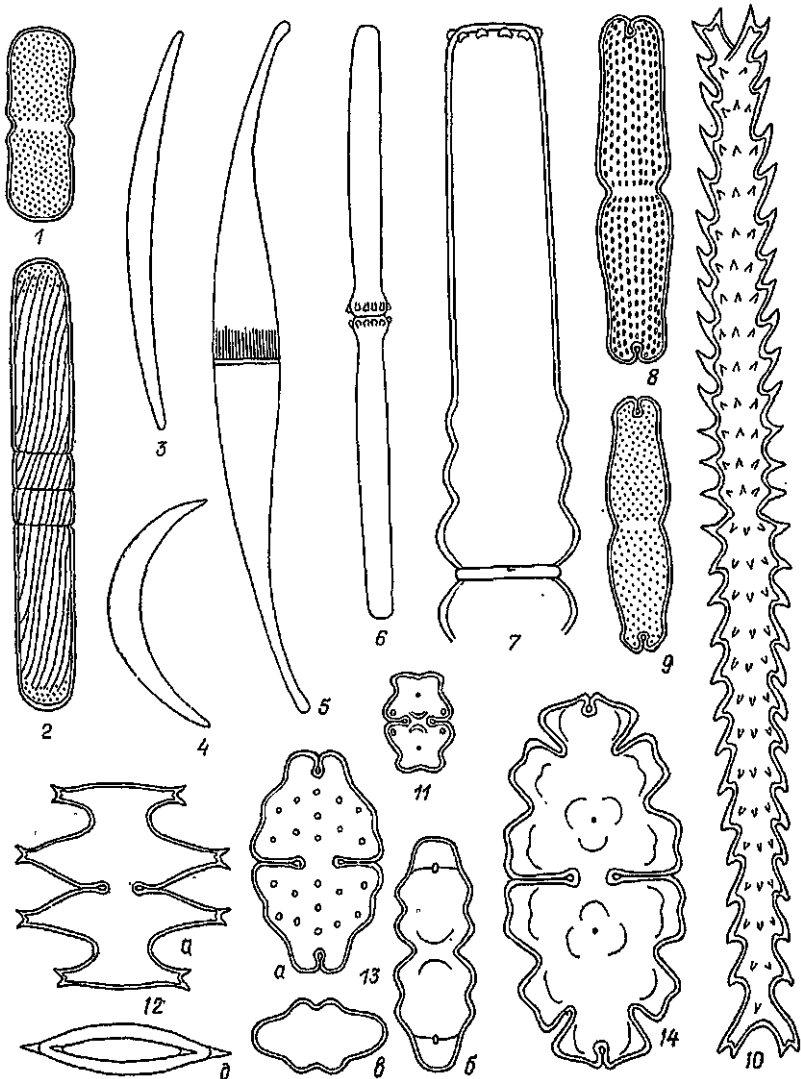


Рис. 19.44. Разнообразные формы клеток Desmidiaceae:

1 — *Penium rufescens* Cleve; 2 — *P. spirostriolatum* Barker; 3 — *Closterium cornu* Ehr.; 4 — *C. venus* Kütz.; 5 — *C. rostratum* Ehr.; 6 — *Doclidium baculum* Bréb.; 7 — *Pleurotaenium coronatum* (Bréb.) Rabh.; 8 — *Teimemorus brebissonii* (Menegh.) Ralfs; 9 — *T. laevis* (Kütz.) Ralfs; 10 — *Triploceras gracile* Bail.; 11 — *Euastrum validum* W. et G. S. West; 12, 13 — *E. sinuosum* var. *aboense* Elfv.; 14 — *E. oblongum* (Grév.) Ralfs; а — вид спереди; б — вид сбоку; а, б, — вид сверху

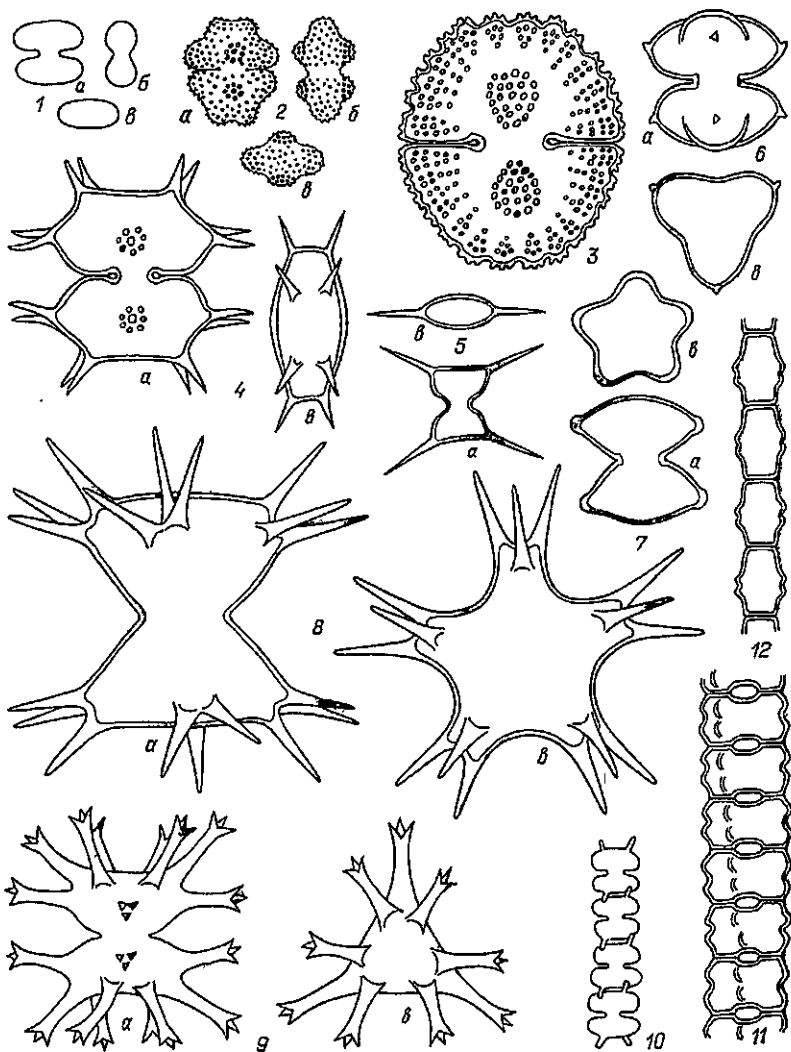


Рис. 19.45. Перешнурованные клетки Desmidiaceae:

1 — *Cosmarium bioculatum* Bréb.; 2 — *C. protractum* (Näg.) De Bary; 3 — *C. subquasillus* Boldt; 4 — *Xanthidium antilopaeum* (Bréb.) Kütz.; 5 — *Staurodesmus incus* (Bréb.) Tell.; 6 — *S. brevispinus* (Brév.) Tell.; 7 — *S. pachyrhynchus* (Nordst.) Tell.; 8 — *Raphidiastrum brasiliense* var. *lundellii* (W. West) Pal.-Mordv.; 9 — *Staurodesmus tohopekaligense* var. *trifurcatum* W. et G. S. West; 10 — *Teilingia filiforme* (Ehr.) Bourr.; 11 — *Desmidium aptogonum* Bréb.; 12 — *Bambusina brebissonii* Kütz.; a — вид спереди; б — вид сбоку; в — вид сверху

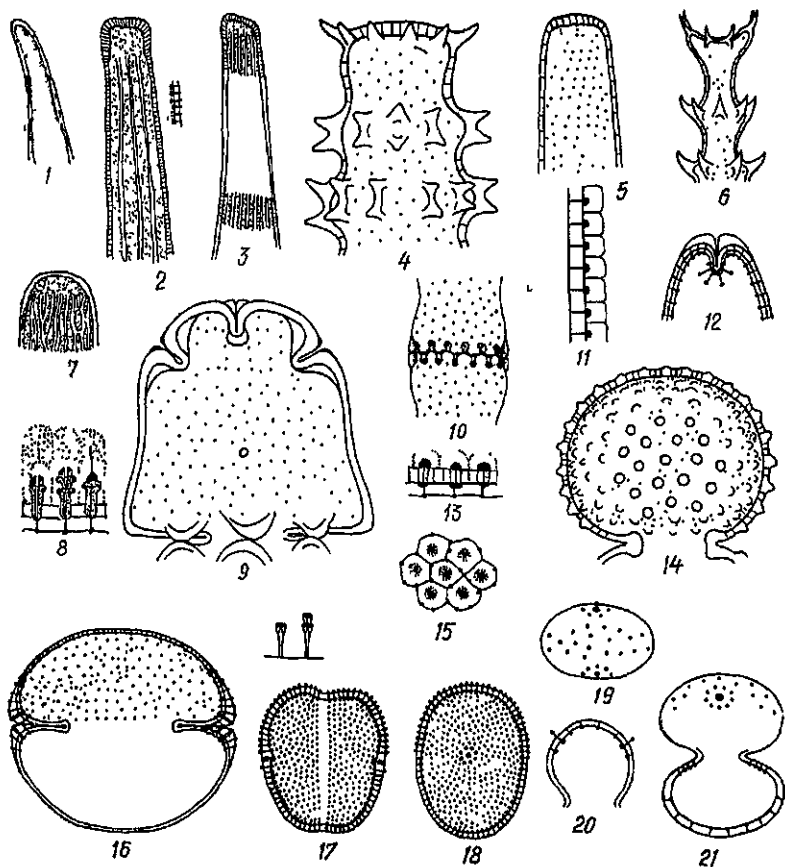


Рис. 19.46. Расположение пор в оболочке у разных видов Desmidiaceae: 1 — *Penium spirostriolatum* Barker; 2 — *Closterium dianae* Ehr.; 3 — *C. angustatum* Kütz.; 4 — *C. ralfsi* Bréb.; 5 — *Doecidium baculum* Bréb.; 6 — *Pleurotaenium kayei* (Arch.) Rabenh.; 7 — *P. trabecula* (Ehr.) Näg.; 8 — *Triploceras gracile* Bail.; 9 — *Tetmemorus granulatus* (Bréb.) Ralfs.; 10 — *Euastrum crassum* (Bréb.) Kütz. f. *scrobiculatum* Lund.; 11–12 — *Cosmarium turgidum* Bréb.; 13 — *C. praegrande* Lund.; 14 — *C. obsoletum* Reinsch.; 15 — *Xanthidium armatum* (Bréb.) Reinsch.; 16 — *Staurastrum jaculiferum* W. West; 17–19 — *Cosmocladium saxonicum* De Bary; 20, 21 — *Oocardium stratum* Näg.

ширяются наружу в бокаловидные конечные запонки. Поровые луковички имеют вид коротеньких гвоздиков с широкой шляпкой, которые погружены своим острием в поровый канал: они сидят в поровом канале, как затвор умывальника в отверсти для стока. Это приспособление в поровом аппарате имеет большое значение. С его помощью поры по мере надобности могут то открываться, то закрываться. В данном случае поровый механизм служит не только для выделения продуктов обмена и поступления питательных веществ, но и предохраняет клетку от нежелательной потери клеточного вещества, а также проникновения в клетку вредных веществ снаружи.

Кроме пор структура внешней оболочки десмидиевых может быть усложнена наличием особых скульптурных украшений: гранул, ямок,

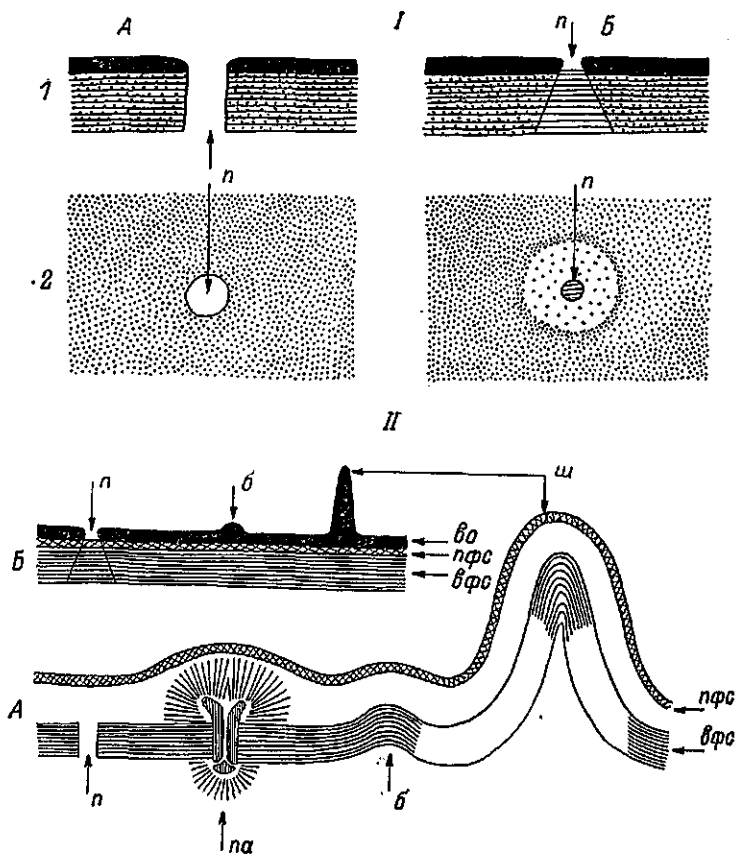


Рис. 19.47. Строение оболочки и пор у Desmidiaceae:

I — общая схема: 1 — на срезе, 2 — в плане; II — детали строения на срезе; А — тип *Cosmarium*; Б — тип *Closterium*; *n* — пора; *б* — бородавки; *ш* — шипы; *во* — внешняя оболочка; *пфс* — первичный фибриллярный слой внутренней оболочки; *вфс* — вторичный фибриллярный слой внутренней оболочки; *пп* — поровый аппарат

бородавок и шипов, в большинстве случаев расположенных в определенном порядке. Они, часто в сочетании с особыми выпуклостями, буграми и отростками оболочки, создают удивительные узоры, которые придают особую красоту и разнообразие десмидиевым. Эти скульптурные украшения являются важными систематическими признаками таксонов порядка десмидиевых.

Внешний слой оболочки у многих десмидиевых бывает пропитан соединениями железа, отложения которых располагаются у разных видов по-разному, что определяет их принадлежность к тому или иному роду. Железо часто откладывается в местах скульптурных украшений и особенно часто в районе перешейка (рис. 19.48). У отдельных видов железа откладывается так много, что оболочка их клеток приобретает желтый, ржавый или темно-коричневый цвет. Способность клеток десмидиевых к накоплению железа считается надежным систематическим признаком, однако у некоторых родов оно до сих пор не обнаружено.

Внешний слой оболочки благодаря присутствию пектина и наличию пор часто образует толстый слизистый покров, полностью окутывающий особь или (у нитчатых форм) — всю нить (рис. 19.49). С помощью этого слизистого покрова многие десмидиевые приклеиваются к высшим водным растениям или к другим водорослям, другие — увеличивают свою плавучесть.

У некоторых представителей клетки объединены в нити посредством *слизистых тяжей*, проходящих между прилегающими верхушками смежных клеток (рис. 19.50). При этом связь клеток оказывается настолько крепкой, что нити разрываются намного легче в районе перешейка клетки, чем в точках верхушечного прикрепления. Такое склеивание посредством слизи иногда дополняется развитием верхушечных отростков оболочки клеток (*Sphaerosoma Corda* и *Teilingia Bourg.*; см. рис. 19.50, 5). У колониального рода *Cosmocladium Bréb.* клетки удерживаются вместе с помощью *слизистых стебельков*, образуя небольшую разветвленную свободноплавающую колонию. У видов рода *Oocardium Näg.* колония имеет вид полушария, достигающего в диаметре 1—2 мм, прикрепляющегося к известковым скалам. Она состоит из более или менее параллельных, расходящихся лучами слизистых нитей значительной толщины. Каждая нить расширяется по направлению к поверхности колонии и иногда разветвляется. На свободном конце каждой слизистой нити расположена одна клетка. Она размещена так, что ее продольная ось лежит перпендикулярно оси слизистой нити. У некоторых видов образуется очень *плотная слизь*, которая окружает клетку в виде футляра и служит защитой при неблагоприятных условиях; она предохраняет клетку от недостатка влаги и защищает ее от высыхания.

У десмидиевых имеется еще *особая слизь*, с помощью которой осуществляется движение клетки (см. рис. 19.50, 1, 9). Эта слизь выделяется через специальные поры, размещенные на концах клеток. Движение свойственно всем представителям десмидиевых, но особенно хорошо изучено оно у видов рода *Closterium*. Движение у них осуществляется таким образом. Один конец клетки кластериума временно прикрепляется к субстрату, а другой выполняет ритмические колебательные движения под углом 180°. Через некоторое время свободный конец клетки прикрепляется к субстрату, а колебательные движения начинает совершать первый конец. Так, пригребляясь то одним, то другим концом, клетка кластериума передвигается по субстрату. При температуре воды 33 °С смена позиции клетки происходит каждая 6—8 мин. У других родов также отмечены неправильные, порой спазматические движения, но иногда они имеют плавный характер.

Некоторые виды образуют *слизистые «ножки»*, приподнимающие клетку над субстратом. Все десмидиевые положительно фототаксичны. В ясные солнечные дни они всегда собираются у поверхности воды. Если склянку с живыми десмидиевыми водорослями поставить на окно, то через некоторое время клетки сконцентрируются на освещенной стороне.

В *вакуолях* многих десмидиевых встречаются особые *слизистые тельца* в виде маленьких неподвижных зерен. Эти тельца состоят из органического вещества, так как при нагревании до 64 °С, а также в кислотах и щелочах они растворяются. По-видимому, они представляют собой запасные питательные вещества, связанные каким-то образом с выделением слизи.

У десмидиевых *хлоропласты* бывают двух типов: осевые и пристенные. У большинства видов встречается осевой хлоропласт, причем почти всегда по одному в каждой полуклетке. У очень мелких форм рода *Cosmarium Corda* в центре каждой клетки имеется только один простой хлоропласт с одним пиреноидом. Хлоропласты десмидиевых имеют разнообразную форму: звездообразных тел (*Penium Bréb.*), осевых конусов с радиальными пластинками (*Closterium*), стенокполужных лент (*Pleurotaenium Näg.*), осевых тел с радиальными лучами (*Cosmarium*) и др. (рис. 19.51; 19.52). Пристенные хлоропласты встречаются реже, чем осевые, и преимущественно у более круп-

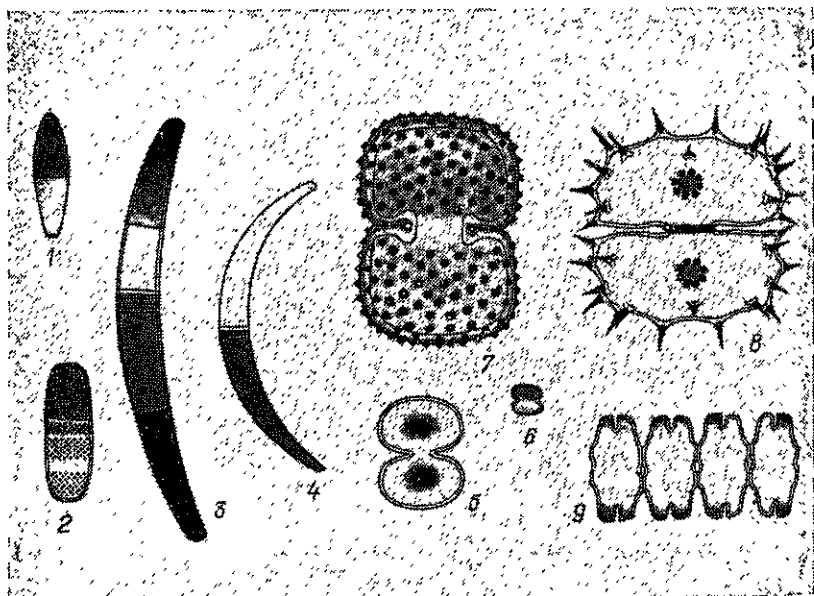


Рис. 19.48. Отложения железа в оболочках клеток Desmidiaceae:

1 — *Closterium navicula* (Bréb.) Lützk.; 2 — *Penium cylindrus* (Ehr.) Bréb.; 3 — *C. abruptum* W. West; 4 — *C. diana* Ehr.; 5 — *Cosmarium contractum* Kirchn. var. *ellipsoideum* (Elfv.) W. et G. S. West; 6 — *C. tinctum* Ralfs var. *intermedium* Nordst.; 7 — *C. quadrum* Lünd.; 8 — *Xanthidium aculeatum* Ehr.; 9 — *Desmidium pseudostreptonema* W. et G. S. West

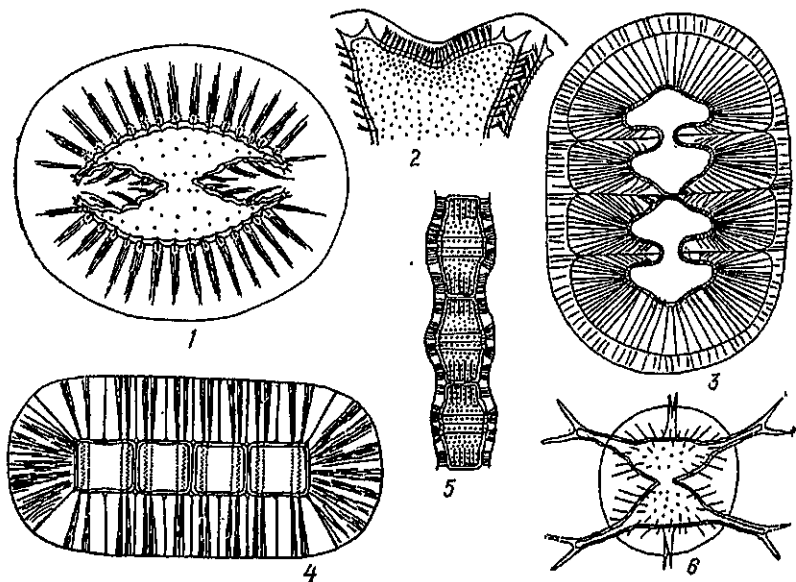


Рис. 19.49. Образование слизистого покрова у разных видов Desmidiaceae: 1 — *S. sonthalianum* Turn.; 2 — *Micrasterias rotata* (Grév.) Ralfs; 3 — *Spondylosium nitens* (Wallich.) Arch.; 4 — *Hyalotheca mucosa* (Mert.) Ehr.; 5 — *Bambusina brebissonii* Kütz.; 6 — *Staurastrum pseudopelagicum* W. et G. S. West

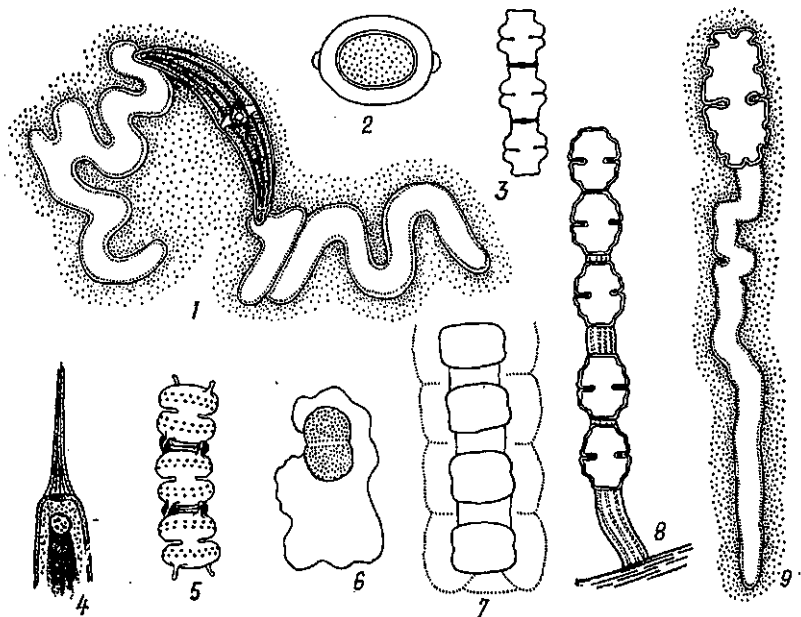


Рис. 19.50. Функции слизи у Desmidiaceae:

1 — *Glosterium* sp.; 2 — *Desmidium cylindricum* Grév.; 3 — *Spondylosium pulchellum* Arch.; 4 — *Glosterium moniliferum* (Bory) Ehr.; 5 — *Tellingia filiformis* (Ehr.) Bourr.; 6 — *Cosmarium pseudoconnatum* Nordst.; 7 — *Hyalotheca dissiliens* (Smith) Bréb.; 8 — *Cosmarium ruttneri* Krieg.; 9 — *Euastrum oblongum* (Grév.) Ralfs

ных форм. У некоторых представителей особенно из родов *Euastrum* и *Micrasterias*, имеющих осевые хлоропласты, наблюдается тенденция к развитию и пристенных хлоропластов. Центральная часть хлоропласта становится у них более тонкой и исчезает совсем, тогда как периферическая часть развивается очень хорошо. Иногда цельные пластинки хлоропластов в периферической части клеток разделяются на дольки или многочисленные короткие отростки, направленные к оболочке клетки. Благодаря этому площадь хлоропласта значительно увеличивается.

Размеры и характер расчленения хлоропласта могут быть различными у разных особей одного и того же вида в зависимости от условий их существования. При хорошем питании и освещении клеток хлоропласт хорошо развит и клетки окрашены в темно-зеленый цвет. В неблагоприятных условиях (при недостаточном количестве питательных веществ, отсутствии или избытке какого-либо вещества) хлоропласты развиваются слабо, преимущественно у стенок клетки. В таком случае клетки имеют бледно-зеленый или желтоватый цвет.

У разных представителей десмидиевых количество и положение *пиреноидов* сильно варьирует в зависимости от формы хлоропласта и условий существования клетки. У большинства видов, имеющих крупные пристенные хлоропласты, пиреноиды разбросаны без определенного порядка и порой малозаметны. В осевых хлоропластах пиреноиды обычно сосредотачиваются в наиболее массивной их части. Количество пиреноидов, внедренных в ось осевого хлоропласта, зависит от его величины. У некоторых крупных видов рода *Micrasterias* их может быть более 100, а у мелких видов

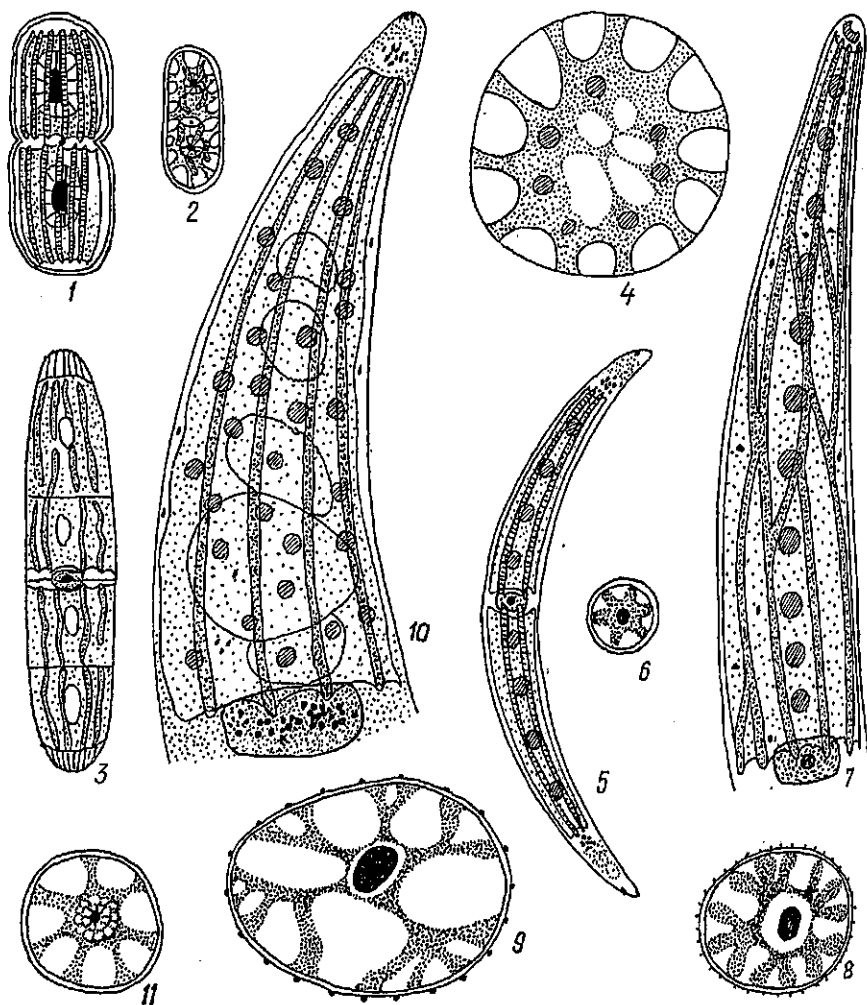


Рис. 19.51. Хлоропласты Desmidiaceae:

1 — *Actinotaenium rufescens* (Cleve) Teil.; 2 — *Penium phymatosporum* Nordst.; 3, 4 — *P. spirostriolatum* Barker (3 — общий вид, 4 — поперечный срез); 5, 6 — *Closterium dianaе* Ehr. (5 — общий вид, 6 — поперечный срез); 7, 8 — *C. striolatum* Ehr. (7 — общий вид, 8 — поперечный срез); 9 — *C. costatum* Corda; 10, 11 — *C. ehrenbergii* Menegh. (10 — общий вид; 11 — поперечный срез)

обычно имеется только один пиреноид. В зависимости от массы накопленных веществ количество пиреноидов изменяется.

Деление клеток десмидиевых хорошо прослеживается на примере видов рода *Cosmarium*. Ядро, лежащее в районе перешейка, делится, образуя два, которые расходятся к центрам обеих полуклеток. После этого в середине перешейка образуется перегородка, тесно примыкающая своими краями к внутреннему слою оболочки (рис. 19.53, 1). Затем область перешейка вытягивается, в результате чего две старые полуклетки отделяются одна от дру-

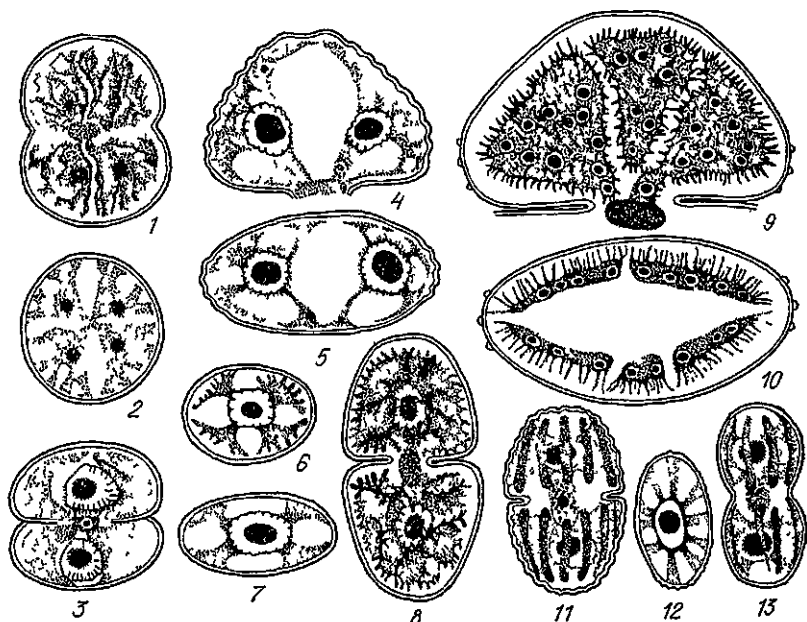


Рис. 1952. Хлоропласты Desmidiaceae рода *Cosmarium*:

1, 2 — *C. pseudocornutum* Nordst; 3, 7 — *C. depressum* Lünd, 4, 5 — *C. ochtodes* Nordst, 6, 8 — *C. pseudopyramidatum* Lund; 9, 10 — *C. askenasyi* Schmidle, 11–13 — *C. speciosum* Lund

гой (рис. 19.53, 2) Верхняя и нижняя части перешейка, лежащие по обе стороны поперечной перегородки, начинают раздуваться в виде пузырька, увеличиваться в размерах, после чего расщепляется сама перегородка (рис. 19.53, 3). Образовавшиеся из раздувшихся частей перешейка молодые полуклетки начинают быстро расти и достигают нормального размера и формы, оставаясь соединенными друг с другом своими вершинами (рис. 19.53, 5, 6). Когда клетки достигают зрелого возраста, их оболочка, являющая собой временное образование, отбрасывается и отпадает, наподобие линяющей кожи. Тогда клетки окончательно разъединятся и начинают самостоятельное существование (рис. 19.53, 7). Таким образом в каждой клетке оказывается более старая и более молодая полуклетки. На ранних стадиях развития содержимое молодых полуклеток совершенно прозрачно, поэтому клеточное ядро, лежащее в области перешейка, хорошо видно без специального окрашивания. Потом протоплазма становится густозернистой, заполняется вакуолями. Наконец хлоропласты старых полуклеток удлиняются, делятся, и один из них переходит в молодую полуклетку. У непрерывно размножающихся форм десмидиевых, например, у видов родов *Closterium* и *Penium*, клеточное деление происходит еще более сложным образом.

Половое размножение десмидиевых происходит так же, как и у других представителей класса *Conjugatorphyceae*. Конъюгация десмидиевых совершается безжгутиковыми *аплагогаметами*, которые выполняют функцию половых клеток. Гаметы двух клеток сливаются, образуя зиготу, которая со временем превращается в *зигоспору*. Зигоспоры известны у многих представителей десмидиевых, но подробности полового процесса были изучены

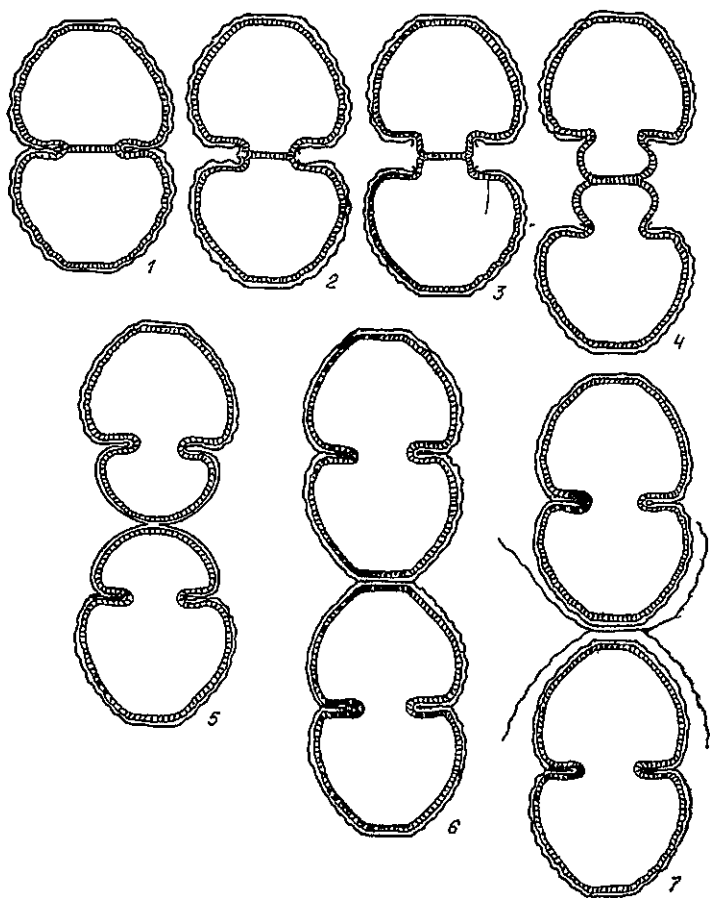


Рис. 19.53. Различные фазы деления клеток Desmidiaceae рода *Cosmarium*: 1 — возникновение поперечной перегородки; 2 — удлинение перешейка и начало развития молодых полуклеток; 3—5 — постепенный рост молодых полуклеток; 6, 7 — разделение вполне сформировавшихся молодых полуклеток, сопровождаемое сбрасыванием их временной оболочки

только у нескольких видов. Это связано с тем, что половой процесс у этих водорослей довольно редко встречается в природе. Из зигоспоры развиваются 2, 4 или 1 проросток.

Порядок включает 3 семейства: Peniaceae (1 род), Closteriaceae (1 род), Desmidiaceae (более 30 родов).

Характерными представителями являются *Penium spirostriolatum* Bark., *P. cylindrus* (Ehr.) Bréb., *Closterium acerosum* (Schränk) Ehr., *C. leibleinii* Kütz., *C. ehrenbergii* Menegh., *Staurastrum gracile* Ralfs, *Xanthidium antilopaeum* (Bréb.) Kütz., *Euastrum ansatum* (Ehr.) Ralfs, *Micrasterias rotata* (Grév.) Ralfs, *Cosmarium conspersum* Ralfs, *C. margaritatum* (Lund) Roy et Biss.

20. ОТДЕЛ 11. ХАРОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ — СНАРОПНУТА

Харовые водоросли, харофиты, или лучицы, объединяют около 300 видов макроскопических водорослей, 50 из которых обнаружено в СССР. Харовые — наиболее крупные из пресноводных водорослей. Длина их таллома составляет обычно 20—30 см, но может достигать и 1—2 м. Все части их тела, включая органы размножения, хорошо различимы невооруженным глазом.

И н д и в и д ы харовых водорослей имеют довольно сложно и своеобразно устроенное тело. Наибольшего своеобразия достигает у них строение органов полового размножения, не известное более ни в одной другой группе растений.

Слоевница харовых водорослей имеют вид кустовидно ветвящихся нитевидных или стеблевидных зеленых членисто-мутовчатых побегов, укрепляющихся на дне водоемов с помощью многочисленных тонких бесцветных ризоидов (рис. 20.1). На основных побегах располагаются мутовки коротких боковых побегов, также членистого строения. Обе эти вегетативные части харовых водорослей внешне похожи на органы высших растений, и в научной литературе их условно называют *стеблями* (основные ветвящиеся побеги) и *листьями* (расположенные мутовками боковые побеги). Рост стеблей верхушечный, неограниченный, листья обладают предельным ростом. Места расположения мутовок называют *узлами*, а участки стебля между ними — *междоузлиями*. Листья могут быть осевыми, расположенными в одну линию, с «листочками» в узлах, и вильчатого разделенными, когда на вершине первого членика образуются 2—4 членика второго порядка, и так до 3 раз. Между клетками узлов и междоузлий имеется существенное различие. Каждое междоузлие — это многоядерная гигантская, длиной в несколько сантиметров, вытянутая клетка, неспособная к делению (у некоторых харовых она покрыта еще корой), тогда как каждый узел состоит из собранных в диск нескольких мелких одноядерных клеток, дифференцирующихся в процессе деления и образующих как боковые ветви стебля, так и мутовку листьев.

Сложность строения таллома харовых водорослей определяется также дифференциацией клеток в процессе верхушечного роста основного побега (стебля). Верхушечная клетка стебля имеет характерную плоско-выпуклую форму. В течение вегетационного периода верхушечная клетка непрерывно делится горизонтальной (перпендикулярной длиной оси стебля) перегородкой на 2 клетки, из которой верхняя остается верхушечной, полусферической, а нижняя — цилиндрической (рис. 20.2, 1, 2). При следующем делении этих двух клеток такими же горизонтальными перегородками получается комплекс из четырех клеток, расположенных друг за другом, который является исходным для всего последующего процесса дифференциации и роста таллома. Новое деление верхушечной клетки повторяет описанный процесс возникновения цилиндрической клетки, а прежняя цилиндрическая клетка делится на верхнюю двояковыпуклую и нижнюю двояковыпуклую клетки. Дальнейшая роль этих двух клеток различна: верхняя делится и становится исходной для формирования многоклеточного узла, а нижняя только растет в длину, образуя междоузлие. Деление исходной узловой клетки происходит не горизонтальными, а вертикальными (параллельными оси стебля) перегородками так, что после ряда делений образуются 2 клетки в центре узла и несколько клеток по его периферии (см. рис. 20.2, 3, 4). В дальнейшем центральные клетки не делятся, а периферические продолжают делиться и дают начало листьям и боковым ветвям стебля. Из каждой периферической клетки стеблевого узла возникает по одному листу.

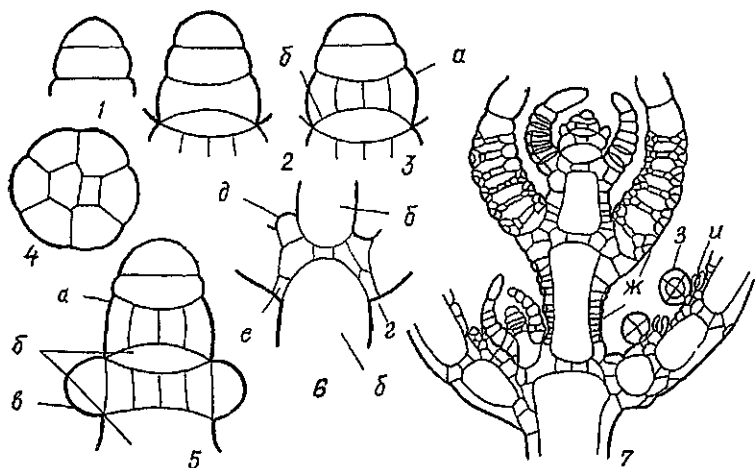


Рис. 20.1. Строение верхушки стебля Charophyta, продольный разрез:

1—6 — начальные стадии верхушечного роста (1 — двухклеточная стадия, 2 — четырехклеточная, 3 — начало формирования стеблевого узла и междоузлия, 4 — поперечный срез сформированного стеблевого узла, 5 — начальная стадия образования листьев из периферических клеток стеблевого узла, 6 — стеблевой узел с развитыми листьями и образующейся ветвью); 7 — часть стебля Chara sp. на протяжении верхних четырех мутовок; а — стеблевой узел; б — междоузлие, в — начальные листовые бугорки; г — базальный листовый узел; д — начальный бугорок боковой ветви стебля; е — клетки, образующие прилистники; ж — клетки стеблевой и листовой коры; з — антеридии, и — оогонии

Листья закладываются первоначально как бугорки (см. рис. 20.2, 5), которые постепенно вытягиваются и развиваются в листья. При этом периферические узловы клетки стебля выполняют роль верхушечных ростовых клеток, подобным верхушечным клеткам стебля. Делятся они не беспредельно, а отчлениют от себя только определенное количество сегментов. Они, дифференцируясь, образуют членистые листья, состоящие из длинных неделящихся клеток и чередующихся с ними узлов, сложенных несколькими мелкими клетками, способными к дальнейшему делению. Один или несколько конечных члеников листа лишены узлов. По строению листья сходны со стеблем, но функция узлов у них другая. Из периферических клеток большинства листовых узлов образуются органы полового размножения и окружающие их придаточные клетки. Только самый нижний, т. е. базальный узел, находящийся в основании каждого листа (см. рис. 20.2, 6) имеет другую функцию. Отдельные его клетки, расположенные в пазухах листьев, дают начало боковым ветвям стебля, из других образуются т. е. прилистники и кора.

У всех видов рода Chara Vaill. и у представителей некоторых других родов харофитов на стеблях при основании листовых мутовок имеется венчик более или менее вытянутых и заостренных длинных или почти шаровидных прилистников. Они образуются из двух боковых клеток базального узла каждого листа независимо от того, имеется у данного вида стеблевая кора или нет. Существует несколько вариантов строения прилистников, характерных для разных видов. Если делится одна из двух клеток, то образуется одноклеточный венчик прилистников (редкий случай). Если развиваются обе клетки по обе стороны листа, то венчик становится двукратным (частый случай). В обоих этих случаях возникает лишь один ряд прилистников, т. е. венчик может быть однократно однорядным или однократно

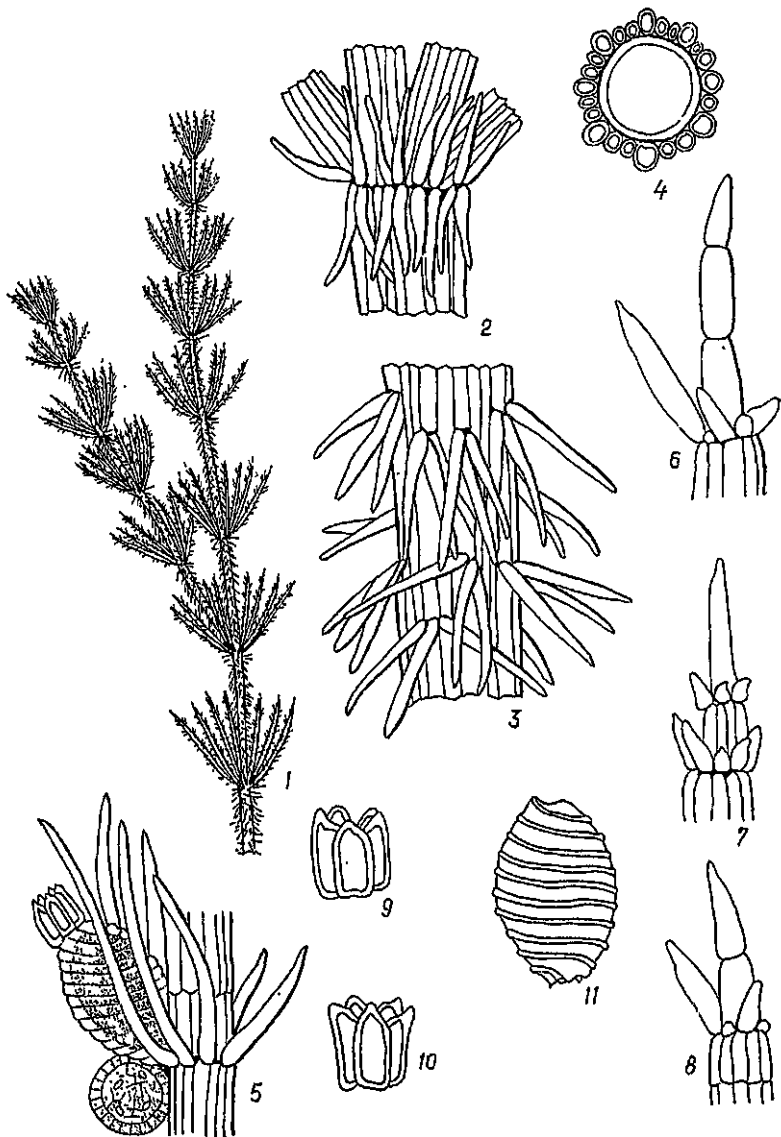


Рис. 20.2. *Chara strigosa* A. Br.:

1 — общий вид части растения; 2 — основные мутовки; 3 — часть стебля с коровыми шипами; 4 — стебель в поперечном разрезе; 5 — плодоносящий листовый узел; 6—8 — концы листьев; 9, 10 — коронки; 11 — оспор

двурядным. Чаще встречается третий случай, когда каждая начальная клетка делится дважды и развивается еще второй нижний ряд прилистников. Тогда венчик оказывается двукратно двурядным.

Междоузлия на стеблях многих харофитов не остаются голыми клетками, как у видов рода *Nitella* Ag., а обрастают слоем специальных клеток, получивших название *коры*. Стеблевая кора лучше всего развита у видов рода *Chara*. Она всегда построена из полос клеток, расположенных параллельными рядами вдоль междоузлия и слегка наискось. Эти полосы бывают первичными и вторичными. Количество *первичных коровых полос* соответствует количеству листьев в мутовке, что позволяет понять их происхождение. От основания каждого листа отходят 2 первичные коровые полосы: одна вниз по стеблю, другая — вверх. Их образуют 2 периферические клетки базального листового узла, расположенные посередине: одна под листом, другая над ним. Каждая из этих клеток выполняет функцию верхушечной ростовой клетки и развивается так же, как и при росте стебля. В итоге каждая первичная коровая полоса состоит из верхушечной клетки и чередующихся узлов и междоузлий. Узловые клетки небольшие, округлые, а клетки междоузлий крупные, вытянутые, более или менее цилиндрические. Когда встречные клетки смыкаются, рост первичных коровых полос заканчивается. Волнистая линия смыкания коровых полос бывает хорошо заметна посередине стеблевых междоузлий. Кора, составленная только из первичных коровых полос, называется *однополосной*. Она встречается у небольшой группы видов рода *Chara*.

Узловые клетки первичных коровых полос способны делиться в двух направлениях. Если они делятся параллельно поверхности стебля, то образуют *шипы*, одиночные или по 2—5 в пучках, направленных почти перпендикулярно к стеблю. Боковое направление делений узловой клетки приводит к появлению по обе стороны ее двух боковых клеток, которые в процессе разрастания вдоль стебля смыкаются и слагаются в полосы, названные *вторичными коровыми полосами*. Здесь возможны два случая. У одних видов рода *Chara* вторичные коровые клетки сравнительно короткие, составляющие около половины длины клеток коровых междоузлий. Они образуют лишь одну вторичную коровую полосу между двумя первичными. Такую кору называют *двухполосной*. Если же вторичные коровые клетки по длине равны клеткам междоузлий первичных коровых полос, то тогда происходит смыкание концов однозначных клеток, образованных от узлов одной и той же первичной коровой полосы, по обе ее стороны. В силу того что такие две вторичные коровые полосы (правую и левую) образует каждая первичная коровая полоса, по их боковым сторонам вдоль всего стеблевого междоузлия происходит смыкание двух параллельно идущих вторичных полос, происходящих от двух соседних первичных полос. Кору такого строения, когда между двумя первичными коровыми полосами находятся две вторичные (на одну первичную приходится две вторичные), называют *трехполосной*. Вторичные коровые полосы отличаются от первичных отсутствием округлых узловых клеток. На узловых клетках двух- и трехполосной коры, как и в первом случае, могут образовываться шипы (см. рис. 20.1, 2—5). Видов рода *Chara* с двух- и трехполосной корой значительно больше, чем с однополосной. Лишенных коры видов в роде *Chara* очень мало.

На листьях харовых кора образуется сходным образом, однако строение коровых полос очень упрощено. Листовая кора может быть только в том случае, если стебель покрыт корой. У разных видов рода *Chara* встречаются разные варианты развития коры.

Все клетки харовых водорослей в начальных стадиях дифференциации частей таллома одноядерны. При размножении этих клеток их ядро делится митотически. При последующей дифференциации, когда определенные клетки вытягиваются и становятся междоузлиями или другими

удлиненными частями таллома, в них происходят многократные amitotические деления ядра без образования клеточных перегородок, в результате чего клетки становятся *многоядерными*, а ядра — вытянутыми, неправильной формы. Вытянутые, сформировавшиеся клетки харофитов имеют характерное строение. Их оболочка плотная, толстая. Внутренний слой образован целлюлозой; наружный слой состоит из каллозы, в которой может отлагаться углекислая известь. Всю центральную часть клетки занимает *центральная вакуоль* с клеточным соком, а протоплазма распределена по периферии клетки. В более толстом внутреннем слое протоплазмы, граничащем с вакуолью, расположены многочисленные ядра, в тонком, примыкающем к оболочке, слое сосредоточены многочисленные *хлоропласты*. Они имеют форму мелких дисковидных телец, подобных хлорофилльным зернам высших растений. Хлоропласты распределяются равномерно, окрашивая всю клетку в ярко-зеленый цвет. Исключение составляет только узкая бесцветная полоса, идущая вдоль всей клетки чуть наискось — она лишена хлоропластов, но определяет их положение в остальных частях клетки: хлоропласты расположены ровными рядами параллельно этой бесцветной полосе. При достаточно большом увеличении в живых клетках видно стремительное движение протоплазмы по всей клетке, параллельно той же продольной линии. Движение протоплазмы у харовых водорослей отличается наибольшей скоростью среди всех растений: 1,5—2 мм/мин.

Набор пигментов сходен с таковыми у зеленых водорослей (хлорофиллы *a* и *b* и почти те же каротиноиды), а в качестве *продуктов ассимиляции* также вырабатывается крахмал.

Для харовых водорослей характерно половое и бесполое размножение. *Вегетативное размножение* происходит путем укоренения и последующего разрастания частей основных побегов или с помощью особых одноклеточных или многоклеточных клубеньков. Той же цели служат особые отростки, или вторичные побеги, вырастающие из старых листовых узлов и клубеньков. *Половое размножение* происходит с помощью половых органов: *антеридиев* и *оогониев*. Антеридии и оогонии образуются из особых клеток, отчленяемых некоторыми периферическими клетками листовых узлов. Они могут возникать или на одном талломе (*однодомные виды*), или на разных талломах (*двудомные виды*). Подробное описание органов размножения и его прохождения дано в разделе 2.2.

Харовые водоросли — очень древние растения. Их окаменевшие (фоссилизированные) оогонии и ооспоры, называемые «*гирогониты*», известны из силлурийских пластов мезозойской эры; обильны они в девоне. Однако вопрос о происхождении харовых водорослей не может быть разрешен на основании изучения ископаемых форм. Сравнительно-морфологический анализ также не вносит ясность в этот вопрос, так как строение вегетативных и генеративных органов харовых не имеет аналогий в других расчительных группах. Только сходство с зелеными водорослями в наборе основных пигментов и мутовчатое строение побегов позволяет предполагать, что харовые водоросли произошли от каких-то высокоорганизованных мутовчатых зеленых водорослей, сходных с современными хетофорными из рода *Draparnaldia* Borg и особенно *Draparnaldiopsis*.

Ископаемые харовые очень многообразны. Большинство альгологов принимают классификацию харовых, согласно которой в пределах отдела Charophyta выделено несколько классов ископаемых форм. Все современные формы входят в один из этих классов — Charophyceae, в пределах которого выделен только один порядок Charales [81].

Харовые водоросли заселяют преимущественно пресные водоемы разного типа, особенно часто пруды и озера, но встречаются и во временных небольших водоемах: ямах, канавах, реке в ручьях рзках. Есть виды, населяющие солоноватые водоемы. В типично морских условиях харовые не встречаются. Чаще они поселяются на мягких иловых грунтах, реже на

песке на глубине 1—5 м, иногда до 40 м. В большинстве случаев они образуют обширные заросли. Все харовые водоросли предпочитают чистую спокойную воду. Для многих из них необходимо повышенное содержание в воде извести. Пределы рН составляют 5,2—9,8. Наибольшее число харовых найдено в водоемах с умеренной температурой воды, хотя некоторые встречаются и в ледяной воде на севере Норвегии и в горячих источниках Исландии и Йеллоустонского парка (США). Преимущественно это равнинные растения, но нередко обильно населяют водоемы предгорий и гор. Предельная высота, где они были найдены — 4766 м над уровнем моря в Гималаях.

Харовые водоросли распространены по всему земному шару, в водоемах всех континентов, кроме Антарктиды и островов. Однако из 300 известных видов харовых только 6 найдены на всех континентах, большинство же видов имеют ограниченное распространение.

В пределах СССР наиболее богаты харовыми водоемы европейской части СССР и Средней Азии (свыше 50 видов), значительно меньше их было найдено на Кавказе, в Западной и Восточной Сибири, менее всего — на Дальнем Востоке и в арктических районах.

Роль в природе харовых водорослей сравнительно невелика, однако там, где они поселяются, проявляется их влияние на гидрологический режим и биологические особенности водоемов. Режим водоема становится более устойчивым и в нем формируется особый биоценоз. На талломах харовых развивается множество эпифитов — микроскопических водорослей и бактерий, служащих кормом для беспозвоночных, поедаемых рыбой. В густых зарослях этих водорослей находят приют и защиту молодь рыб и мелкие животные. Замечено, что в водоемах с обильным развитием харовых водорослей отсутствуют или слабо развиты личинки комаров. Предполагают, что это обусловлено действием антибиотиков, выделяемых харовыми водорослями.

Харовые служат источником пищи для водоплавающих птиц, особенно на путях их осенних перелетов. Птицы используют главным образом ооспоры, заполненные крахмалом и каплями жира.

Хозяйственное значение харовых определяется их использованием в качестве удобрения тяжелых почв (Швейцария) благодаря обилию в них извести. Иногда при больших естественных скоплениях и образовании отложений они образуют лечебные грязи. Их также используют для очистки тяжелых органических жидкостей (например, при сахароварении). Очень широкое применение харовые водоросли получили как удобный объект для физиологических и биофизических исследований. Огромные размеры клеток, составляющие междуузлия, позволяют изучать такие явления, как проницаемость цитоплазматических мембран, закономерности движения цитоплазмы, биоэлектрические потенциалы клетки и т. п.

20.1. Класс 1. Харовые — Charophyceae

Естественная монотипная группа, богато представленная не только в современной флоре, но и в ископаемом состоянии, начиная с юрского (род *Tolypella* (A. Br.) A. Br.) и третичного периодов (род *Chara*). В отличие от ископаемых харовых современные представители класса характеризуются оогониями одноклеточного строения с пятью обволакивающими клетками, спирально завитыми снизу вверх и справа налево. Это является тем основным признаком, который хорошо обозначил эту самостоятельную прогрессивную ветвь отдела Charophyta.

20.1.1. Порядок 1. Харовые — Charales

Единственный порядок класса Charophyceae имеет признаки, присущие всем современным представителям харовых. Известно около 300 видов современных харовых, объединенных в 6 родов. Вегетативное размножение может происходить путем распада таллома на участки со стеблевыми узлами. У некоторых видов есть специальные органы вегетативного размножения — клубеньки и особые отростки. Одноклеточные и многоклеточные клубеньки возникают на ризоидах или стеблях как видоизмененные стеблевые узлы, наполненные крахмалом. Отростки вырастают из старых стеблевых узлов и клубеньков и представляют собой вторичные предростки, сходные с теми, которые вырастают из ооспор, или вторичные побеги, отличающиеся (у видов рода Chara) от обычных боковых ветвей только отсутствием или слабым развитием коры на первом междоузлии. Органы полового размножения, женские и мужские, образуются на одном или разных растениях, при основании или на вершине листовых члеников. *Оогонии* более или менее эллипсоидные, крупные, до 0,5 мм длиной, с 1 яйцеклеткой и характерным наружным толстым покровом, состоящим из 5 спирально завитых клеток, завернутых, начиная снизу, справа налево. Верхние концы этих клеток совместно образуют более или менее ясно выраженную шейку, и каждый несет по 1 или 2 небольшие клетки, которые слагаются в коронку из 5 клеток в один ярус или из 10 клеток в два яруса по 5. *Антеридии* шаровидные, крупные, обычно около 0,5 мм в диаметре, в зрелости оранжевые, сложного внутреннего строения, слагающиеся снаружи на 4—8 клеток, имеющих форму зубчатых по краю щитков, плотно сомкнутых друг с другом. *Сперматозоиды* вытянутые, спирально извитые, сзади утолщенные, спереди суженные, с 2 длинными жгутиками.

Оболочка зрелой ооспоры плотная, коричневая до почти черной, ее поверхность покрыта спирально извитыми ребрами. Наружная окрашенная оболочка ооспоры имеет тонкую бугорчатую или ячеистую скульптуру, различимую только под микроскопом. Прорастание ооспор происходит после периода покоя с образованием первичного ризоида и нитевидного предростка, на котором развивается новое растение.

В пределах порядка выделено 3 семейства: Nitellaceae (2 рода), Nitellopsidaceae (1 род) и Characeae (3 рода). Семейства порядка Charales представляют собой самостоятельные ветви эволюции, рано отошедшие от общего ствола и в дальнейшем развивавшиеся параллельно друг другу. К семейству Nitellaceae относятся растения, обычно не инкрустированные известно, со стеблями, лишенными коры и листьями без прилистников, к семейству Nitellopsidaceae — инкрустированные известно растения без прилистников, к семейству Characeae обычно инкрустированные известно растения. На Украине к наиболее распространенным видам харовых относятся *Chara vulgaris* L. em. Wallr., *Ch. canescens* Desv., *Ch. tomentosa* L.

1. ВАЖНЕЙШИЕ ОТЕЧЕСТВЕННЫЕ И ЗАРУБЕЖНЫЕ КОЛЛЕКЦИИ КУЛЬТУР ВОДОРΟΣЛЕЙ

Изучение водорослей в чистых культурах позволяет решать многие теоретические и прикладные вопросы альгологии. Культуры водорослей с точно установленным систематическим положением издавна используют в систематике и флористике водорослей в качестве эталонов видов. В настоящее время чистые культуры водорослей используют для изучения фотосинтеза и дыхания растений, выяснения биоэнергетики и регуляторных механизмов деятельности клетки, установления биохимических особенностей клеток, в частности их изменчивости в зависимости от условий среды, для решения вопросов хемосистематики водорослей. Кроме того открывающиеся возможности практического использования некоторых водорослей как источника белково-витаминных кормов, продуцентов биологически активных веществ, агентов доочистки сточных промышленных вод и как фототрофного звена в замкнутых биологических системах, привели к размаху экспериментальных исследований, выполнение которых было бы невозможным без чистых культур водорослей.

В зависимости от информативности материала, находящегося в коллекциях, последние делят на *частные* и *справочные*. Особое значение для таксономических, физиологических, морфологических и коммерческих целей имеют справочные коллекции, к которым предъявляют следующие основные требования: а) они должны иметь полные и точные данные о штаммах, их происхождении; б) обладать способностью продуцировать ценные химические соединения; в) содержать сведения об исследованиях по тому или иному штамму и набор копий публикаций на эту тему.

Современное состояние коллекционных фондов как за рубежом, так и в нашей стране в своем большинстве не отвечает всем этим требованиям (в коллекциях содержатся штаммы неизвестного происхождения, в публикациях иногда нечетко выделены особенности штаммов). К тому же пока не найдены надежные способы хранения штаммов, обеспечивающие сохранение ими своих свойств.

В нашей стране пока нет единой государственной коллекции чистых культур водорослей как фонда хранения основного генетического материала альгофлоры СССР, нет также банка эталонных культур. Разрозненные коллекции культур водорослей, созданные в различных лабораториях научных учреждений с разными целями, не обеспечены единым методическим руководством.

Наиболее крупные коллекционные фонды живых чистых культур водорослей сосредоточены в Ленинграде, Москве, Киеве и Кирове. Из зарубежных коллекционных фондов альгологически чистых культур водорослей наиболее крупные находятся в Инсбруке (Австрия), Гёттингене (ФРГ), Кембридже (Англия), Праге и Тржебоне (Чехословакия), Блумингтоне (США) и Токио (Япония).

По данным «Мирового каталога водорослей» [703] в 15 странах мира числится 33 коллекции культур водорослей, в которых содержатся 9600 штаммов, относящихся к 3000 видам. В данном справочном пособии мы приводим сведения о 42 отечественных и зарубежных коллекциях чис-

тых культур водорослей. Коллекции приведены по алфавиту городов (в русской транскрипции), в которых они находятся. За названием города, в скобках, указан условный международный символ (акроним) коллекций, если он имеется. Затем идет название коллекции и адрес учреждения, которому она принадлежит.

Отечественные коллекции

Ашхабад. Коллекция культур азотфиксирующих синезеленых водорослей Института ботаники ТССР. 744 000, Ашхабад, проспект Свободы, 79 [137].

Борок (IBDW). Коллекция культур зеленых водорослей лаборатории водных растений Института биологии внутренних вод АН СССР. 152 742, Ярославская обл., Некоузский район, Борок — 742 [175].

Киев (IBASU). Коллекция культур водорослей Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР. 252 601, Киев, ГСП-1, ул. Репина, 2 [175].

Киев (HPDP). Коллекция синезеленых водорослей Института гидробиологии АН УССР. 252 210, Киев — 210, ул. Героев Сталинграда, 12 [175].

Киров (СМКАЛ). Коллекция культур микроскопических водорослей Кировского сельскохозяйственного института. 610 039, Киров — 39, Октябрьский проспект, 133 [175].

Ленинград (LAVIK). Коллекция культур водорослей лаборатории альгологии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. 197 022, Ленинград П — 22, ул. проф. Попова, 2 [175].

Ленинград (PGC). Петергофская генетическая коллекция штаммов зеленых водорослей лаборатории генетики микроорганизмов при кафедре генетики Ленинградского университета. 199 034, Ленинград В — 34, Университетская набережная, 7/9 [175].

Ленинград (CALU). Коллекция культур водорослей лаборатории микробиологии Биологического института Ленинградского университета. 198 904, Ленинград — 909, Старый Петергоф, Ораниенбаумское шоссе, 2 [175].

Москва (IPPAS). Коллекция культур одноклеточных водорослей Института физиологии растений АН СССР. 127 276, Москва — 276, ул. Ботаническая, 35 [175].

Москва (DMMSU). Коллекция культур водорослей кафедры микробиологии Московского университета. 117 234, Москва В — 234, Ленинские горы [175].

Москва (IMAS). Коллекция культур синезеленых водорослей Института микробиологии АН СССР. 117 312, Москва В — 312, ул. Профсоюзная, 7, корп. 2 [175].

Москва (PPMSU). Коллекция культур цианобактерий кафедры физиологии растений биологического факультета Московского университета. 117 234, Москва В — 234, Ленинские горы [175].

Зарубежные коллекции

Апрайл (SMBA). Dunstaffnage Marine Research Laboratory Scottish Marine Biological Association. Oban Argyll, PA34 4AD, Scotland [703].

Блумингтон. The Culture Collection of Algae at Indiana University. Department of Biology, Indiana University, Jordan Hall 138, Bloomington, IN 47401, USA [703].

Ванкувер (NEPCC). North East Pacific Culture Collection Department of Oceanography University of British Columbia. 6270 University Boulevard, Vancouver British Columbia V6T 1W 5, Canada [703].

Гамбург (SVCK). Sammlung von Conjugaten-Kulturen Institut für Allgemeine Botanik der Universität Hamburg. Ohnhorststrasse 18, D — 2000 Hamburg 52, Federal Republik of Germany [703].

- Гамильтон.** Freshwater algae culture collection. Department of Biological Sciences University of Waikate. Gamilton, New Zealand [421].
- Гёттинген (SAG).** Sammlung von Algenkulturen Pflanzenphysiologisches Institut der Universität Göttingen. Nikolausberger Weg 18, D — 3400 Göttingen, Federal Republik of Germany [620, 621].
- Дубьюк.** The freshwater diatom culture collection at Loras College, Dubuque. Iowa, USA [703].
- Загор.** Katalog szczepow glunow instytutu Zootechniki. Poland [343].
- Ибараки (NIES).** National Institute for Environmental Studies. Yatabe-cho, Tsukuba-Gun, Ibaraki 305, Japan [703].
- Инсбрук (ASIB).** Algensammlung am Institut für Botanik Universität Innsbruck Sternwartstrasse 15, A-6020 Innsbruck, Austria [703].
- Кембридж (CCAP).** Culture Centre of Algae and Protozoa (Cambridge, England). CCAP at FBA (Freshwater algal). Freshwater Biological Association the Ferry House Ambleside, Cumbria LA 22 0LP, United Kingdom [703].
- Квинсленд (UQM).** Department of Microbiology University of Queensland. St. Lucia, Queensland 4067, Australia [703].
- Коимбра.** The culture collection of algae of the Department of Botany University of Coimbra. Portugal [616].
- Лагуна (DBUP).** Department of Botany University of the Phillipines at Los-Banos. Laguna 3720, Phillipines [703].
- Лондон (UWO).** Culture Collection Department of Plant Sciences University of Western Ontario. London, Ontario N 6A 587, Canada [703].
- Окадзаки (NIBB).** National Institute for Basic Biology. 38 Nisigounaka Myoudaiji-cho. Okazaki, Aichi, 444, Japan [703].
- Осло (NIVA).** Norwegian Institute for Water Research (NIVA). Brekkeveien 19, P. O. Box 333-Blindern, 0314, Oslo 3, Norway [703].
- Остин (UTEX).** The Culture Collection of Algae Department of Botany University of Texas at Austin. Austin, Texas 78712, USA [703].
- Пловдив.** The Culture Collection of Algae. Universite de Plovdiv «Paissi Hilendarski», Laboratory of Phycology, 4000 Plovdiv, Bulgaria [55].
- Прага (CCADB).** Culture Collection of Algae Department of Cryptogamic Botany Charles University. Benatska 2, 12801, Prague 2, Czechoslovakia [703].
- Пирам (VMRIC).** Zbirka monokultur enocelichie alg VMRIC. Piram. Federal Peoples Republic of Yugoslavia [665].
- Пуна (NCIM).** National Collection of Industrial Microorganisms, Biochemistry division, National Chemical Laboratory, CSIR. Poona, Macharashtra 411008, India [703].
- Ричмонд.** Jamaican blue — green algae collection of S. C. Strickland. Richmond University. Richmond, USA [456].
- Роквилл (ATCC).** American Type Culture Collection. 12301 Parklawn Drive. Rockville, Maryland 20852, USA [703].
- София (RPLA).** Research and Production Laboratory of Algology Bulgarian Academy of Sciences. Acad. Bonchev Str. B1 23, Sofia, Bulgaria [703].
- Токио (IAM).** Institute of Applied Microbiology the University of Tokyo. 1-1-1 Yayoi, Bunkyo-ku, Tokyo 113, Japan [703].
- Тржебонь (CCALA).** Culture Collection of Autotrophic Organisms. Institute Botany Czechoslovak Academy of Sciences. Dukelska 145, CS — 379 82, Trebon, Czechoslovakia [703].
- Ухань (HBAS).** Institute of Hydrobiology Academia Sinica. Wuhan, Peoples Republic of China [703].
- Хельсинки (HAMB I).** Culture Collection of the Department of Microbiology University of Helsinki. Viikki, SF — 00710. Helsinki — 71, Finland [703].
- Хобарт (CSIRO).** Division of Fisheries Research Division of Oceanography, CSIRO (Commonwealth Scientific and Industrial Research Organisation) Marine Laboratories. Castray-Esplanade, Hobart Tas. 7000, Australia [703].

2. ОСНОВНЫЕ ЖУРНАЛЫ, ПУБЛИКУЮЩИЕ АЛЬГОЛОГИЧЕСКИЕ МАТЕРИАЛЫ

Полное название журнала	Сокращенное название, принятое в реферативном журнале	Страна	Язык
Биология внутренних вод. Информационный бюллетень	Биол. внутр. вод. Информ. биол.	СССР	русск.
Биология моря (Вл д : в э с - ток)	Биол. моря	»	»
Ботанический журнал СССР Бюллетень Главного бота- нического сада	Ботан. ж. Бюл. Гл. ботан. сада	»	»
Бюллетень Московского об- щества испытателей при- роды. Отдел биологиче- ский	Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол.	»	»
Вестник Ленинградского университета	Вестн. Ленингр. ун-та	»	»
Вестник Московского уни- верситета	Вестн. Моск. ун- та	»	»
Вопросы экологии	Вопр. экол.	»	»
Гидробиологический жур- нал	Гидробиол. ж.	»	»
Журнал общей биологии	Ж. общ. биол.	»	»
Известия Государственного научно-исследовательско- го института озерного и речного рыбного хозяйст- ва	Изв. НИИ оз. и речн. рыб. х-ва	»	»
Микробиология	—	»	»
Мікробіологічний журнал	Мікробіол. ж.	»	укр. русск.
Научные доклады высшей школы. Биологические науки	Научн. докл. высш. школы. Биол. науки	»	»
Новости систематики низ- ших растений	Новости системат. низш. раст.	»	»
Труды Всесоюзного гидро- биологического общества	Тр. Всес. гидро- биолог. о-ва	»	»
Труды Института биологии внутренних вод Академии наук СССР	Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР	»	»
Труды Института биологии южных морей Академии наук УССР	Тр. Ин-та биол. южн. морей АН УССР	»	»
Труды Института озерове- дения Академии наук СССР	Тр. Ин-та озеров. АН УССР	»	»
Труды Института океано- логии Академии наук СССР	Тр. Ин-та океа- нол. АН СССР	»	»
Труды лимнологического института. Сибирское от-	Тр. Лимнол. ин- та. Сиб. отд.	»	»

Полное название журнала	Сокращенное название, принятое в реферативном журнале	Страна	Язык
деление Академии наук СССР	АН СССР		
Труды Псковского отделения научно-исследовательского института озерного и речного рыбного хозяйства	Тр. Псков. отд. НИИ оз. и речн. рыб. х-ва	СССР	русск.
Труды Севанской гидробиологической станции	Тр. Севан. гидробиол. ст.	»	»
Узбекский биологический журнал	Узб. биол. ж.	»	»
Український ботанічний журнал	Укр. ботан. ж.	»	укр.
Экология	—	»	русск.
Экология моря	Экол. моря	»	»
Acta biologica. Szeged	Acta biol. Szeged	ВНР	многояз
Acta botanica. Academiae scientiarum hungaricae	Acta bot. Acad. sci. hung.	»	»
Acta ecologica	Acta ecol.	ЧССР	чеш.
Acta hydrobiologica	Acta hydrobiol.	ПНР	многояз.
Acta microbiologica polonica	Acta microbiol. pol.	»	»
Advances in Marine Biology	Adv. Marine Biol.	США	англ.
African Journal of Ecology	Afr. J. Ecol.	Великобрит.	»
African Journal of Tropical Hydrobiology and Fisheries	Afr. J. Trop. Hydrobiol. and Fish.	Кения	англ.
Algological Studies	Algol. Stud.	ЧССР	чешск.
Algological Studies (Archiv für Hydrobiologie, Supplement)	Algol. Stud.	ФРГ	нем., англ.
American Journal of Botany	Amer. J. Bot.	США	англ.
American Midland Naturalist	Amer. Midland Natur.	»	»
Annales Botanici Fennici	Ann. Bot. Fenn.	Финляндия	англ., фин.
Annales d'hydrobiologie	Ann. hydrobiol.	Франция	фран.
Annales de Limnologie	Ann. Limnol.	»	»
Annals of botany	Ann. bot.	Великобрит.	англ.
Annals of the natal museum pletermaritzburg	Ann. Natal. Mus. pletermar.	ЮАР	»
Année biologique	Année biol.	Франция	фран.
Aquaculture	—	Нидерланды	англ.
Aquaculture Hungarica	Aquacult. Hung.	ВНР	англ.
Aquatic botany	Aquat. bot.	Нидерланды	англ.
Aquatic Toxicology	Aquat. Toxicol.	»	»
Archiv für Hydrobiologie (Algological Studies)	Arch. Hydrobiol.	ФРГ	нем., англ., франц.

Полное название журнала	Сокращенное название, принятое в реферативном журнале	Страна	Язык
Archiv für Protistenkunde Archiv of microbiology	Arch. Protistenk. Arch. microbiol.	ГДР Зап. Бер- лин	нем. нем.
Archivio di Oceanografia e Limnologia	Arch. Oceanogr. e limnol.	Италия	итал.
Australian Journal of Bio- logical Sciences	Austral. J. Biol. Sci.	Австралия	англ.
Australian Journal of Bota- ny	Austr. J. Bot.	»	»
Australian journal of ecolo- gy	Austral. j. ecol.	»	»
Australian Journal of Mari- ne and Freshwater Rese- arch	Austral. J. Mar. and Freshwater Res.	»	»
Bacillaria (International journal for Diatom Rese- arch)	Bacillaria	Зап. Бер- лин	»
Bacteriological Reviews	Bacteriol. Revs	США	англ.
Beitrag Zeitschrift Physio- logie und Morphologie der Algen	Beitr. Z. Physiol. und Morphol. Algen	ФРГ	нем.
Biologia	—	Венгрия	венгер.
Biologia Oceanography Jour- nal	Biol. Oceanogr. J.	США	англ.
The Biological bulletin	Biol. bull.	»	»
Biologie et ecologie medi- terranee	Biol. et ecol. me- diter.	Франция	фран.
Biometrics	—	США	англ.
Boletin del Instituto de Bio- logia marina	Bol. Inst. Biol. mar.	Аргентина	испан.
Botanica marina	Bot. mar.	Зап. Бер- лин	многояз.
Botanical Gazette	Bot. Gaz.	США	англ.
Botanical Review	Bot. Rev.	»	»
Botanikai közlemények	Bot. közl.	ВНР	венг.
British Phycological Bulle- tin	Brit. Phycol. Bull.	Великобрит.	англ.
British Phycological Journal	Br. Phycol. J.	»	»
Bulletin de la Société Phy- cologique de France	Bull. Soc. Phycol. France	Франция	фран.
Bulletin of Marine Ecology	Bull. Mar. Ecol.	Великобрит.	англ.
Bulletin de la Station bio- logique d'Arcachon	Bull. Stat. biol. Arcachon	Франция	франц.
Bulletin South African Asso- ciation for Marine Biolo- gical Research	Bull. S. Afr. Assoc. Mar. Biol. Res.	ЮАР	англ.
Cahiers de Biologie Marine	Cah. Biol. Mar.	Франция	фран.
Cahier d'information Minis- tere de l'Agriculture des	Cah. inform. Min. Agr. Pecher. et	»	»

Полное название журнала	Сокращенное название, принятое в реферативном журнале	Страна	Язык
Pecheries et de l'Alimentation Direction de la recherche scientifique et technique	Alim. Dir. rech. sci. et techn.	Франция	франц.
Canadian journal of botany	Can. j. bot.	Канада	англ., фран.
Canadian journal of microbiology	Can. j. microbiol.	»	»
Cryptogamie (Algologie)	Cryptogamie (Algol.)	Франция	фран.
Current Microbiology	Curr. Microbiol.	Зап. Берлин	англ.
Current Science	Curr. Sci.	Индия	англ.
Developmental Biology	Develop. Biol.	США	англ.
Ecologia	—	ЧССР	многояз.
Ecologia polska	Ekol. polska	ПНР	польск.
Ecological Studies	Ecol. Stud.	Зап Берлин	многояз.
Ecologist	—	Великобрит.	англ.
Ecology	—	США	англ.
Evolution	—	»	»
Fragmenta floristica et geobotanica	Fragm. florist. et geobot.	ПНР	польск., англ.
Freshwater Biology	Freshwater Biol.	Великобрит.	англ.
Hidrobiologia	—	СРР	фран., нем.
Hydrobiologia	—	Нидерланды	англ.
Hydrobiological Science Bulletin	Hydrobiol. Sci. Bull.	Бельгия	англ.
Indian journal of ecology	Indian j. ecol.	Индия	англ.
Indian Journal of Marine Sciences	Indian J. Mar. Sci.	Индия	хинди, англ.
Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie	Int. Rev. ges. Hydrobiol.	Междунар.	англ.
International Journal of Systematic Bacteriology	Int. J. of Systematic Bacteriol.	США	англ.
Israel Journal of Botany	Isr. J. Bot.	Израиль	англ.
Japanese Journal of Botany	Jap. J. Bot.	Япония	англ.
Japanese Journal of Ecology	Japan. J. Ecol.	»	»
Japanese Journal of Phycology	Japan. J. Phycol.	»	»
Journal of Applied Bacteriology	J. Appl. Bacteriol.	США	англ.
Journal of Aquariculture und Aquatic Sciences	J. Aquaric.	»	»
Journal of Aquatic Plant Management	J. Aquat. Plant Manag.	»	»
Journal of bacteriology	J. bacteriol.	»	»

Полное название журнала	Сокращенное название, принятое в реферативном журнале	Страна	Язык
Journal of Cell Science	J. Cell Sci.	Великобрит.	англ.
Journal of Experimental Marine Biology and Ecology	J. Exp. Mar. Biol. and Ecol.	Нидерланды	нидерл.
Journal of General and Applied Microbiology	J. Gen. and Appl. Microbiol.	Япония	англ.
Journal of Great Lakes Research	J. Great Lakes Res.	Канада	англ.
Journal of the Indian Botanical Society	J. Indian Bot. Soc.	Индия	англ.
Journal of the Limnological Society of Southern Africa	J. Limnol. Soc. South. Afr.	ЮАР	англ.
Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom	J. Mar. Biol. Assoc. U. K.	Великобрит.	англ.
Journal of Marine Biological Association of India	J. Mar. Biol. Assoc. India	Индия	англ.
Journal of marine research	J. mar. res.	США	англ.
Journal of the Minnesota Academy of Science	J. Minn. Acad. Sci.	»	»
Journal of Phycology	J. Phycol.	»	нем., англ., фран., исп.
Journal of Plankton Research	J. Plankton Res.	Великобрит.	англ.
Journal of Protozoology	J. Protozool.	США	англ.
Journal of South African Botany	J. S. Afr. Bot.	ЮАР	англ.
Journal of Submicroscopic Cytology	J. Submicr. Cytol.	Швейцария	англ.
Journal of Theoretical Biology	J. Theor. Biol.	США	англ.
Journal of the Water Pollution Control Federation	J. Water Pollut. Contr. Fed.	США	англ.
Limnologica	—	ГДР	нем.
Limnology and Oceanography	Limnol. and Oceanog.	США	англ.
Marine Biology	Mar. Biol.	Зап. Берлин	нем.
Marine Ecology-Progress Series	Mar. Ecol.-Progr. Ser.	ФРГ	англ.
Marine Research in Indonesia	Mar. Res. Indones.	Индонезия	англ.
Microbiological Reviews	Microbiol. Revs	США	англ.
Nature	—	Великобрит.	англ.
Naturwissenschaftliche Rundschau	Naturwiss. Rdsch.	ФРГ	нем.
New Zealand Journal of Botany	N. Z. J. Bot.	Новая Зеландия	англ.

Полное название журнала	Сокращенное название, принятое в реферативном журнале	Страна	Язык
New Zealand Journal of Ecology	N. Z. J. Ecol.	Новая Зеландия	англ.
New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research	N. Z. J. Mar. and Freshwater Res.	» »	»
Notarisia (Nuova notarisia)	Notarisia	Италия	итал.
Nova Hedwigia	—	ФРГ	нем.
Oikos Acta Oecologica Scandinavica	Oikos	Дания	англ.
Phycologia	—	Великобрит.	многояз.
Phycologia Latino-Americana	Phycol. Latino-Americana	ФРГ	нем.
Phyton	—	Австрия	нем.
Phyton: International journal of experimental botany	—	Аргентина	многояз.
Phykos	—	Индия	англ.
Physiologia Plantarum	Physiol. Plant.	Дания	англ., нем., фран.
Phytomorphology	—	Индия	англ.
Plant Systematics and Evolution	Plant. Syst. and Evol.	Австрия	нем.
Polish Ecological Studies	Pol. Ecol. Stud.	Польша	многояз.
Polskie Archiwum Hydrobiologii	Pol. Arch. Hydrobiol.	ПНР	англ.
Preslia	—	ЧССР	чешск.
Proceedings of the Indian Academy of Science Plant Science	Proc. Indian. Acad. Sci. Plant. Sci.	Индия	англ.
Progress in Oceanography	Progr. Oceanogr.	Великобрит.	англ.
Progress of Phycological Research	Progr. Phycol. Res.	»	»
Protistologica	—	Франция	фран., англ.
Protoplasma	—	Австрия	англ.
Research on Population Ecology	Res. Pop. Ecol.	Япония	англ.
Revista de Biologia (Portugal)	Rev. Biol. (Port.)	Португалия	порт.
Revue algologique	Rev. algol.	Франция	фран.
Rivista di Idrobiologia	Riv. Idrobiol.	Италия	итал.
Science	—	США	англ.
Schweizerische Zeitschrift für Hydrologie, Hydrographie, Hydrobiologie, Fischerelwissenschaft, Abwasserreinigung	Schweiz. Z. Hydrolog.	Швейцария	англ., франц., нем.
South African Journal of Antarctic Research	S. Afr. J. Antarct. Res.	ЮАР	англ.

Полное название журнала	Сокращенное название, принятое в реферативном журнале	Страна	Язык
South African Journal of Botany	S. Afr. J. Bot.	ЮАР	англ.
South African Journal of Marine Science	S. Afr. J. Mar. Sci.	»	»
Stain Technology	Stain. Technol.	США	англ.
Taxon. Journal of the International Association for Plant Taxonomy	Taxon	Междунар.	многояз.
The Ecologist	Ecologist	Великобрит.	англ.
The Journal of Cell Biology	J. Cell. Biol.	США	англ.
The Journal of Ecology	J. Ecol.	Великобрит.	англ.
The Journal of General Microbiology	J. Gen. Microbiol.	Великобрит.	англ.
The Journal of Soil Science	J. Soil Sci.	Великобрит.	англ.
The New Phytologist	New Phytol.	Великобрит.	англ.
Transaction Reihe Society South Africa	Trans. R. Soc. S. Afr.	ЮАР	англ.
Verhandlungen. Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie	Verh. Intern. Ver. theor. und angew. Limnol.	ФРГ	многояз.
Water Research	Water Res.	Великобр.	англ.
Wiadomości botaniczne	Wiad. bot.	ПНР	польск.
Wiadomości ekologiczne	Wiad. ecol.	»	»
Zeitschrift für allgemeine Mikrobiologie	Z. allg. Mikrobiol.	ГДР	нем.
Zeitschrift für Naturforschung. (Teil C).	Z. Naturforsch. C.	ФРГ	нем.

3. СПИСОК ВОДОРΟΣЛЕЙ — ИНДИКАТОРОВ САПРОБНОСТИ¹

Условные обозначения:

<i>s</i> — показатель сапробности	<i>h</i> — гиперсапробность
<i>x</i> — ксеносапробность	<i>G</i> — индикаторный вес
<i>o</i> — олигосапробность	<i>S</i> — сапробный индекс
β — бета-мезосапробность	Fe — показатель высокого содержания железа
α — альфа-мезосапробность	Cl — показатель высокого содержания хлоридов
<i>p</i> — полисапробность	+ — незначительная сапробность
<i>E</i> — эусапробность	H ₂ S — показатель сероводорода
<i>i</i> — изосапробность	
<i>m</i> — метасапробность	

¹ Приведенный список является частью списка сапробных организмов, опубликованного в 1977 г. в «Унифицированных методах исследования качества вод» (Ч. 3. Методы биологического анализа вод. Приложение 1. Индикаторы сапробности).

Таксон	s	x	o	β	α	o	G	S	Примечание	
Суанопхита										
Anabaena affinis Lemm.	β		2	6	2		3	2,0		
A. constricta (Szaf.) Geitl.	ρ						10	5	4,5	E
A. flos-aquae (Lyngb.) Bréb.	β		1	8	1		4	2,0		
A. solitaria Klebahn	β—o		4	6			3	1,6		
A. spiroides Klebahn	o—β	1	5	4			2	1,35		
Aphanizomenon flos-aquae (L.) Ralfs	β		3	7			4	1,7		
Aphanothece clathrata W. et G. S. West	β		3	7			4	1,7		
A. stagnina (Spreng.) B.-Peters. et Geitl.	x—o	4	5	1			2	0,65		
Calothrix parietina (Näg.) Thur.	o		+					1,0		
Chamaesiphon fuscus (Rostaf.) Hansg.	x—o	+	+					0,5		
Ch. incrustans Grun.	o	3	5	2			2	0,85		
Ch. polonicus (Rostaf.) Hansg.	o		+					1,0		
Ch. polymorphus Geitl.	o		+					1,0		
Chroococcus limneticus Lemm.	o—β		6	4			3	1,4		
Coelosphaerium dubium Grun.	β			7	3		4	2,3		
C. kuetszingianum Næg.	β—o		4	6			3	1,6		
C. naegelianum Ung.	β		2	7	1		3	1,85		
Dichothrix gypsophila (Kütz.) Borh. et Flah.	x	+						0,1		
Gloeocapsa minuta (Kütz.) Hollerb.	o		8	2			4	1,2		
G. turgida (Kütz.) Hollerb.	o	1	8	1			4	1,0		
Gloeotrichia echinulata (J. Sm.) P. Rich.	o—β		+	+				1,5		
G. natans (Hedw.) Rabenh.	β			+				2,0		
G. pisum (Ag.) Thur.	β			+				2,0		
Gomphosphaeria lacustris Chod. f. compacta (Lemm.) Elenk.	β			+				2,0		
Hapalosiphon fontinalis (Ag.) Born. em. Elenk.	o		+					1,0		
Homoeothrix varians Geitl.	o		+					1,0		
Hydrococcus cesatii Rabenh.	o		+					1,0		
Merismopedia tenuissima Lemm.	β—α		1	4	5		2	2,45		

Таксон	s	x	o	β	α	p	G	S	Примечание
<i>Microcoleus subtorulosus</i> (Bréb.) Gom.	o		+					1,0	
<i>Microcystis aeruginosa</i> Kütz.	β		3	6	1		3	1,75	
<i>M. flos-aquae</i> (Wittr.) Kirchn.	β		1	8	1		4	2,0	
<i>M. incerta</i> Lemm.	β		2	7	1		3	1,85	
<i>M. pulverea</i> (Wood) Forti	o-β		4	6			3	1,6	
<i>Nostoc carneum</i> Ag.	β			10			5	2,0	
<i>N. linckia</i> (Roth) Born. et Flah.	β			10			5	2,0	
<i>Oscillatoria agardhii</i> Gom.	β			8	2		4	2,2	
<i>O. amphibia</i> Ag.	β		3	6	1		3	1,75	
<i>O. brevis</i> (Kütz.) Gom.	α				10		5	3,0	
<i>O. chalybea</i> (Mert.) Gom.	α				10		5	3,0	
<i>O. chlorina</i> (Kütz.) Gom.	p				2	8	4	3,8	
<i>O. curviceps</i> Ag.	x-α	2	3	3	2		1	1,55	
<i>O. formosa</i> Bory	α				9	1	5	3,1	
<i>O. lauterbornii</i> Schmidle	p					10	5	4,0	
<i>O. limnetica</i> Lemm.	o-β		6	4			3	1,4	
<i>O. limosa</i> Ag.	α-β		1	5	4		2	2,35	
<i>O. minima</i> Gicklh.	p				1	9	5	3,9	
<i>O. nigra</i> Vauch.	x	+						0,1	
<i>O. princeps</i> Vauch.	α				10		5	3,0	
<i>O. putrida</i> Schmidle	p				2	8	4	3,8	
<i>O. redekei</i> van Goor	β-o		4	6			3	1,6	
<i>O. rubescens</i> (D. C.) Gom.	β			10			5	2,0	
<i>O. simplicissima</i> Gom.	α	+						0,1	
<i>O. splendida</i> Grév.	α				10		5	3,0	
<i>O. subtilissima</i> Kütz.	α			3	7		4	2,7	
<i>O. tenuis</i> Ag.	α			2	7	1	3	2,85	
<i>O. terebriformis</i> (Ag.) Elenk.	α			1	9		5	2,9	
<i>Phormidium angustissimum</i> W. et G. S. West	o	3	5	2			2	0,85	
<i>Ph. autumnale</i> (Ag.) Gom.	β-α	1	2	4	3		1	1,95	
<i>Ph. favosum</i> (Bory) Gom.	β			8	2		4	2,8	
<i>Ph. fonticola</i> Kütz.	x-o	+	+					0,5	
<i>Ph. foveolarum</i> (Mont.) Gom.	α			1	8	1	4	3,0	
<i>Ph. incrustatum</i> (Näg.) Gom.	x	+						0,1	
<i>Ph. inundatum</i> Kütz.	o	1	6	2	1		1	1,25	
<i>Ph. molle</i> (Kütz.) Gom.	β-α	1	2	4	3		1	1,95	

Таксон	s	x	o	β	α	p	G	S	Примечание
<i>Ph. parygaceum</i> (Ag.) Gom.	o-β		+	+				1,5	
<i>Ph. retzii</i> (Ag.) Gom.	β		2	7	1		3	0,85	
<i>Ph. subfuscum</i> (Ag.) Kütz.	β			10			5	2,0	
<i>Ph. tenue</i> (Menegh.) Gom.	o-α		3	3	3	1	1	2,15	
<i>Ph. uncinatum</i> (Ag.) Gom.	α				10		5	3,0	
<i>Pseudanabaena catenata</i> Laut.	α-p				4	6	3	3,6	
<i>Rhabdoderma lineare</i> Schmidle et Laut.	β		2	7	1		3	1,85	
<i>Rivularia rufescens</i> (Näg.) Born. et Flah.	x	+						0,1	
<i>Romeria leopoliensis</i> (Racib.) Koczw.	o-β		5	5			3	1,5	
<i>Spirulina jenneri</i> (Hass.) Kütz.	p-α				4	6	3	3,6	
<i>S. platensis</i> (Nordst.) Geitl.	β			+				2,0	
<i>Symploca muralis</i> Kütz.	x	+						0,1	
Chrysophyta									
<i>Bitrichia ollula</i> (Fott) Hollande	o		+					1,0	
<i>Chromulina rosanoffii</i> (Woronin) Bütschli	o		+					1,0	
<i>Chrysococcus rufescens</i> Klebs	o-β		6	4			3	1,4	
<i>Ch. triporus</i> Matv.	o-β		6	4			3	1,4	
<i>Chrysophaerella longi-</i> <i>spina</i> Laut.	o-β		5	5			3	1,5	
<i>Dinobryon bavaricum</i> Imhof	o	1	7	2			3	1,15	
<i>D. divergens</i> Imhof	β		2	7	1		3	1,85	
<i>D. sertularia</i> Ehr.	o		7	3			4	1,3	
<i>D. stipitatum</i> Stein	o-β		+	+				1,5	
<i>D. uriculus</i> (Ehr.) Klebs	o		8	2			4	1,2	
<i>Hydrurus foetidus</i> (Vill.) Kirchn.	x-o	5	4	1			2	0,55	
<i>Hymenomonas roseola</i> Stein	β			+				2,0	
<i>Kephyrion</i> div. sp.	β			+				2,0	
<i>Kephyriopsis</i> div. sp.	β			+				2,0	
<i>Mallomonas acaroides</i> Perty	β		2	8			4	1,8	
<i>M. akrokomos</i> Ruttn.	o	1	6	3			3	1,25	
<i>M. coronifera</i> Matv.	o		6	3	1		2	1,45	
<i>M. fastigata</i> Zach.	o		8	2			4	1,2	

Таксон	s	x	o	β	α	ρ	G	S	Примечание
<i>M. tonsurata</i> Teil.	β		3	5	2		3	1,85	
<i>Phaeodermatium rivulare</i> Hansg.	x—o	6	4				3	0,4	
<i>Pseudokephyrium</i> div. sp.	β			+				2,0	
<i>P. ellipsoideum</i> (Pasch.) Schmid	o—β		4	6			3	1,6	
<i>P. obtusum</i> Schmid	β—o		6	4			3	1,4	
<i>Stenokalyx monilifera</i> Schmid	o		7	3			4	1,3	
<i>S. div. sp.</i>	o—β		+	+				1,5	
<i>Synochromonas pallida</i> Korsch.	α					10	5	3,0	
<i>Synura petersenii</i> Korsch.	β		1	6	3		3	2,25	
<i>S. spinosa</i> Korsch.	β—o		4	6			3	1,6	
<i>S. uvella</i> Ehr.	β		2	7	1		3	1,85	
<i>Uroglena volvox</i> Ehr.	β			+				2,0	
<i>Uroglenopsis americana</i> (Calk.) Lemm.	o		++					1,0	
<i>Volvochrysis xantha</i> Schill.	α			3	6	1	3	2,75	
Bacillariophyta									
<i>Achnanthes coarctata</i> (Bréb.) Grun.	x	+						0,1	
<i>A. flexella</i> (Kütz.) Brun	x	9	1				5	0,1	
<i>A. hungarica</i> Grun.	α			3	7		4	2,7	
<i>A. lanceolata</i> (Bréb.) Grun.	x—β	5	3	2			2	0,75	
<i>A. lapponica</i> Hust.	x—o	6	4				3	0,4	
<i>A. linearis</i> (W. Sm.) Grun.	x—o	6	4				3	0,4	
<i>A. minutissima</i> Kütz.	o—β	1	4	5	+		2	1,45	
<i>A. pyrenaica</i> Hust.	x—o	6	4				3	0,4	
<i>Amphora normanii</i> Rabenh.	x	9	1				5	0,1	
<i>A. ovalis</i> Kütz.	o—β	1	3	4	2		1	1,65	
<i>Anomooneis sphaerophora</i> (Kütz.) Pfitz.	β—α		+	4	6		3	1,6	
<i>A. seriata</i> (Bréb.) Cl. var. <i>brachysira</i> (Bréb.) Hust.	x	8	2				4	0,2	
<i>Asterionella formosa</i> Hass.	o—β		6	4			3	1,4	
<i>Attheya zachariasii</i> Brun	β—o		4	6			3	1,6	
<i>Bacillaria paradoxa</i> Gmel.	β		2	8			4	2,8	Cl

Таксон	s	x	o	β	α	p	G	S	Примечание
<i>Caloneis alpestris</i> (Grun.) Cl.	x	9	1				5	0,1	
<i>C. amphisbaena</i> (Bory) Cl.	$\beta-\alpha$		1	5	4		2	2,35	
<i>C. bacillum</i> (Grun.) Mereschk.	x-o	6	4	+			3	0,4	
<i>C. schumanniana</i> (Grun.) Cl.	o- β	+	6	4			3	1,4	
<i>C. silicula</i> (Ehr.) Cl.	o- β		5	5			3	1,5	
<i>Campylodiscus noricus</i> Ehr.	x	8	2				4	1,2	
<i>Ceratoneis arcus</i> (Ehr.) Kütz.	x-o	6	4	+			3	0,4	
<i>Cocconeis disculus</i> (Schum.) Cl. var. di- minuta (Pant.) She- shukova	x-o	5	5				3	0,5	
<i>C. pediculus</i> Ehr.	β		3	6	1		3	1,75	
<i>C. placentula</i> Ehr.	β	2	4	3	1		1	1,35	
<i>Cyclotella bodanica</i> Eulenst.	o		+					1,0	
<i>C. comensis</i> Grun.	o		+					1,0	
<i>C. comta</i> (Ehr.) Kütz.	o	1	7	2			3	1,15	
<i>C. glomerata</i> Bach- mann	o		+					1,0	
<i>C. kuetzingiana</i> Thw.	β			+				2,0	
<i>C. meneghiniana</i> Kütz.	$\alpha-\beta$			4	6		3	2,6	
<i>Cymatopleura elliptica</i> (Bréb.) Cl.	β			8	2		4	2,2	
<i>C. solea</i> (Bréb.) W. Sm.	$\beta-\alpha$		1	5	4		2	2,35	
<i>Cymbella affinis</i> Kütz.	o- β		4	6			3	1,6	
<i>C. aspera</i> (Ehr.) Cl.	β			8	2		4	2,2	
<i>C. cesatii</i> (Rabenh.) Grun.	x	9	1				5	0,1	
<i>C. cistula</i> (Hemp.) Grun.	β		2	8			4	1,8	
<i>C. ehrenbergii</i> Kütz.	o- β		+	+				1,5	
<i>C. gracilis</i> (Rabenh.) Cl.	x	8	2				4	0,2	
<i>C. helvetica</i> Kütz.	x-o	5	5				3	0,5	
<i>C. lanceolata</i> (Ehr.) V. H.	β		1	9			5	1,9	
<i>C. naviculiformis</i> Auersw.	β		1	8	1		4	2,0	
<i>C. prostrata</i> (Berk.) Cl.	β			+				2,0	
<i>C. ventricosa</i> Kütz.	β	2	4	3	1		1	1,35	
<i>Denticula tenuis</i> Kütz.	x-o	6	4				3	0,4	
<i>Diatoma anceps</i> (Ehr.) Kirchn.	o-x	4	6				3	0,6	
<i>D. elongatum</i> (Lyngb.) Ag.	$\beta-o$		5	5			3	1,5	

Таксон	ε	x	o	β	α	ρ	G	S	Примечание
Diatoma hiemale (Lyngb.) Heib. var. hiemale	x	10	+				5	0,1	
D. hiemale (Lyngb.) Heib. var. mesodon (Ehr.) Grun.	x	8	2				4	0,2	
D. vulgare Bory var. vulgare	β		3	5	2		2	1,85	
D. vulgare Bory var. ehrenbergii (Kütz.) Grun.	$x-o$	6	4				3	0,4	
Didymosphenia gemina- ta (Lyngb.) Schmidt	x	10					5	0,1	
Diploneis ovalis (Hilse) Cl.	β			+				2,0	
Epithemia sorex Kütz.	β			+				2,0	
E. turgida (Ehr.) Kütz.	β			+				2,0	
E. zebra (Ehr.) Kütz. var. saxonica (Kütz.) Grun.	$o-\beta$		+	+				1,5	
Eunotia lunaris (Ehr.) Grun.	o	5	4	1			2	0,55	
E. pectinalis (Kütz.) Rabenh. var. pectina- lis	x	8	2				4	0,2	
E. pectinalis (Kütz.) Rabenh. var. minor (Kütz.) Rabenh.	$o-x$	4	6				3	0,6	
E. polydentula Brun	$x-o$	5	5				3	0,5	
Fragilaria bicapitata A. Mayer	o	1	7	2			3	1,15	
F. capucina Desm.	$o-\beta$		4	6	+		3	1,6	
F. construens (Ehr.) Grun.	β			+				2,0	
F. crotonensis Kitt.	$o-\beta$		6	4			3	1,4	
F. vaucheriae (Kütz.) Boye Pet.	β	1	3	4	2		1	1,65	
F. virescens Ralfs	x	8	2				4	0,2	
Frustulia rhomboides (Ehr.) D. T.	$o-x$	4	6				3	0,6	
F. vulgaris Thw.	o		8	2			4	1,2	
Gomphonema acumina- tum Ehr. var. acumi- natum	β		3	7			4	1,7	
G. acuminatum Ehr. var. coronatum (Ehr.) W. Sm.	β			8	2		4	2,2	
G. angustatum (Kütz.) Rabenh. var. angus- tatum	o	1	7	2			3	1;15	

Таксон	s	x	o	β	α	ρ	G	S	Примечание
<i>G. angustatum</i> (Kütz.) Rabenh. var. <i>productum</i> Grun.	β—α			6	4			3 2,4	
<i>G. augur</i> Ehr. var. <i>augur</i> .	β			+				2,0	
<i>G. augur</i> Ehr. var. <i>gaudieri</i> V. H.	β		1	9			5	1,9	
<i>G. capitatum</i> Ehr.	β			+				2,0	
<i>G. clevei</i> Fricke	x	7	3				4	0,3	
<i>G. constrictum</i> Ehr.	β		+	8	2		4	2,2	
<i>G. intricatum</i> Kütz. var. <i>intricatum</i>	o	3	7				4	0,7	
<i>G. intricatum</i> Kütz. var. <i>pumilum</i> Grun.	o	1	7	2			3	1,15	
<i>G. longiceps</i> Ehr. var. <i>montanum</i> (Schum.) Cl.	x	7	3				4	0,3	
<i>G. olivaceum</i> (Lyngb.) Kütz. var. <i>olivaceum</i>	β	1	3	3	3		1	1,85	
<i>G. olivaceum</i> (Lyngb.) Kütz. var. <i>calcareum</i> Cl.	β			7	3		4	2,3	
<i>G. parvulum</i> (Kütz.) Grun.	β	1	2	4	3		1	1,95	
<i>G. tergestinum</i> (Grun.) Fricke	β—α			6	4		3	2,4	
<i>G. ventricosum</i> Greg.	x—o	6	4				3	0,4	
<i>Gyrosigma acuminatum</i> (Kütz.) Rabenh.	β			8	2		4	2,2	
<i>G. attenuatum</i> (Kütz.) Rabenh.	β		2	8			4	1,8	
<i>G. spenceri</i> (W. Sm.) Cl. var. <i>nodiferum</i> Grun.	β		3	7			4	1,7	
<i>Hantzschia amphioxys</i> (Ehr.) Grun.	α			1	9		5	2,9	
<i>Melosira ambigua</i> (Grun.) O. Müll.	β—o		5	5			3	1,5	
<i>M. arenaria</i> Moore	x	8	2				4	0,2	
<i>M. binderana</i> Kütz.	β			+				2,0	
<i>M. distans</i> (Ehr.) Kütz.	x—o	5	5				3	0,5	
<i>M. granulata</i> (Ehr.) Ralfs var. <i>granulata</i>	β		2	8			4	1,8	
<i>M. granulata</i> (Ehr.) Ralfs var. <i>angustissima</i> (O. Müll.) Hust.	β		2	8			4	1,8	
<i>M. islandica</i> O. Müll. var. <i>helvetica</i> (O. Müll.) Topach.	β			+				2,0	

Таксон	s	x	o	β	α	p	G	S	Примечание
<i>M. italica</i> (Ehr.) Kütz. var. <i>italica</i>	o-β		6	4			3	1,6	
<i>M. italica</i> (Ehr.) Kütz. var. <i>tenuissima</i> (Grun.) O. Müf.	β			9	1		5	2,1	
<i>M. roeseana</i> Rabenh.	x	10					5	0,1	
<i>M. varians</i> Ag.	β	+	3	5	2		2	1,85	
<i>Meridion circulare</i> (Grév.) Ag.	x-o	4	5	1			2	0,65	
<i>Navicula accomoda</i> Hust.	α			1	9	+	5	2,9	
<i>N. atomus</i> (Näg) Grun.	β			7	3		4	2,3	
<i>N. avenacea</i> Bréb.	β		3	4	3	+	2	2,0	
<i>N. cincta</i> (Ehr.) Kütz.	β-α			4	6		3	2,6	
<i>N. cryptocephala</i> Kütz. var. <i>cryptocephala</i>	α		+	3	7		4	2,7	
<i>N. cryptocephala</i> Kütz. var. <i>intermedia</i> Grun.	β		+	7	3		4	2,3	
<i>N. cryptocephala</i> Kütz. var. <i>veneta</i> (Kütz.) Grun.	α			3	7		4	2,7	
<i>N. cuspidata</i> Kütz. var. <i>cuspidata</i>	β-α			4	6		3	2,6	
<i>N. cuspidata</i> Kütz. var. <i>ambigua</i> (Ehr.) Cl.	β			9	1		5	2,1	
<i>N. dicephala</i> (Ehr.) W. Sm.	o-β		+	+				1,5	
<i>N. exigua</i> (Greg.) O. Mül.	β			7	3		4	2,3	
<i>N. gastrum</i> Ehr.	β			+				2,0	
<i>N. gracilis</i> Ehr.	β-o	+	4	5	1		2	1,65	
<i>N. gregaria</i> Donk.	β		1	6	3		3	2,25	
<i>N. hungarica</i> Grun. var. <i>hungarica</i>	β			+				2,0	
<i>N. hungarica</i> Grun. var. <i>capitata</i> (Ehr.) Cl.	β-α		+	6	4		3	2,4	
<i>N. menisculus</i> Schum.	β-α			4	6		3	2,6	
<i>N. oblonga</i> Kütz.	o-β		+	+				1,5	
<i>N. perpusilla</i> Grun.	x	8	2				4	0,2	
<i>N. pupula</i> Kütz.	β			8	2		4	2,2	
<i>N. pygmaea</i> Kütz.	α			3	7		4	2,7	
<i>N. radiosa</i> Kütz. var. <i>radiosa</i>	o-β		4	6	+		3	1,6	
<i>N. radiosa</i> (Kütz.) var. <i>tenella</i> (Bréb.) Grun.	x-o	6	4				3	0,4	
<i>N. rostellata</i> Kütz.	β		8	2			4	2,2	
<i>N. rotaeana</i> (Rabenh.) Grun.	x-o	6	4				3	0,4	
<i>N. rhynchocephala</i> Kütz. var. <i>rhynchocephala</i>	α		+	3	7		4	2,7	

Таксон	s	x	o	β	α	p	G	S	Примечание
<i>N. rhynchocephala</i> Kütz. var. <i>amphiceros</i> (Kütz.) V. H.	β		1	7	2		3	2,15	
<i>N. viridula</i> Kütz.	α			2	8		4	2,8	
<i>Neidium dubium</i> (Ehr.) Cl.	β—α			6	4		3	2,4	
<i>Nitzschia acicularis</i> W. Sm.	α			3	7		4	2,7	
<i>N. actinastroides</i> (Lemm.)	β		1	9			5	1,9	
<i>N. angustata</i> (W. Sm.) Grun.	α			1	9		5	2,9	
<i>N. apiculata</i> (Greg.) Grun.	α				10		5	3,0	
<i>N. communis</i> Rabenh.	β			+				2,0	
<i>N. dissipata</i> (Kütz.) Grun.	o—β		5	5			3	1,5	
<i>N. fonticola</i> Grun.	o—β		6	4	+		3	1,4	
<i>N. hantzschiana</i> Ra- benh.	o	2	5	3			2	1,15	
<i>N. heufleriana</i> Grun.	o—β		4	6			3	1,6	
<i>N. hungarica</i> Grun.	α			1	9		5	2,9	
<i>N. linearis</i> W. Sm.	o—β		5	5			3	1,5	
<i>N. microcephala</i> Grun.	β			7	3		4	2,3	
<i>N. palea</i> (Kütz.) W. Sm.	α			3	6	1	3	2,75	
<i>N. parvula</i> Lewis	β			+				2,0	
<i>N. recta</i> Hantzsch	β—α			5	5		3	2,5	
<i>N. sigmoidea</i> (Ehr.) W. Sm.	β		1	8	1		4	2,0	
<i>N. stagnorum</i> Rabenh.	β			8	2		4	2,2	
<i>N. tryblionella</i> Hantzsch	α			3	7		4	2,7	
<i>N. vermicularis</i> (Kütz.) Grun.	β			7	3		4	2,3	
<i>Pinnularia borealis</i> Ehr.	x—o	6	4				3	0,4	
<i>P. gibba</i> Ehr.	x	8	2				4	0,2	
<i>P. gracillima</i> Greg.	x	8	2				4	0,2	
<i>P. major</i> (Kütz.) Cl.	β			9	1		5	2,1	
<i>P. mesolepta</i> (Ehr.) W. Sm.	o	1	7	2			3	1,15	
<i>P. microstauron</i> (Ehr.) Cl. var. <i>microstaurum</i>	o	2	8	+			4	0,8	
<i>P. microstauron</i> (Ehr.) Cl. var. <i>brebissonii</i> (Kütz.) Hust.	β			8	2		4	2,2	
<i>P. nobilis</i> Ehr.	o		+					1,0	
<i>P. subcapitata</i> Greg. var. <i>subcapitata</i>	o		+					1,0	

Таксон	s	x	o	β	α	p	G	S	Примечание
<i>P. subcapitata</i> Greg. var. <i>hilseana</i> (Janisch.) O. Müll.	x—o	6	4					3 0,4	
<i>P. viridis</i> (Nitzsch) Ehr. var. <i>viridis</i>	β			9	1			5 2,1	
<i>P. viridis</i> (Nitzsch) Ehr. var. <i>sudetica</i> (Hilse) Hust.	x—o	6	4					3 0,4	
<i>Rhizosolenia longiseta</i> Zach.	o		8	2				4 1,2	
<i>Rhoicosphenia curvata</i> (Kütz.) Grun.	β		3	5	2			2 1,85	
<i>Rhopalodia gibba</i> (Ehr.) O. Müll.	o		+					1,0	
<i>Stauroneis acuta</i> W. Sm.	o		+					1,0	
<i>S. anceps</i> Ehr.	β			+				2,0	
<i>S. phoenicenteron</i> Ehr.	β		3	7	+			1,7	
<i>Stephanodiscus astraea</i> (Ehr.) Grun.	o—β		4	6				3 1,4	
<i>S. dubius</i> (Fricke) Hust.	β		2	7	1			3 1,9	
<i>S. hantzschii</i> Grun.	α			3	7			4 2,7	
<i>Surirella angustata</i> Kütz.	β		1	6	3			3 2,25	
<i>S. biseriata</i> Bréb.	β			+				2,0	
<i>S. capronii</i> Bréb.	β			+				2,0	
<i>S. linearis</i> W. Sm.	β			8	2			4 2,2	
<i>S. ovata</i> Kütz.	β		3	5	2			2 1,85	
<i>S. robusta</i> Ehr. var. <i>splendida</i> (Ehr.) V. H.	β		2	7	1			3 1,85	
<i>S. spiralis</i> Kütz.	o		+						
<i>S. tenera</i> Greg. var. <i>te- nera</i>	β			9	1			5 2,1	
<i>S. tenera</i> Greg. var. <i>nervosa</i> A. S.	o—x	4	5	1				2 0,65	
<i>S. turgida</i> W. Sm.	β			+				2,0	
<i>Synedra acus</i> Kütz. var. <i>acus</i>	β		2	7	1			3 1,85	
<i>S. acus</i> Kütz. var. <i>an- gustissima</i> Grun.	o		+					1,0	
<i>S. amphicephala</i> Kütz. var. <i>austriaca</i> Grun.	x	7	3					4 0,3	
<i>S. capitata</i> Ehr.	β		1	8	1			4 2,0	
<i>S. parasitica</i> (W. Sm.) Hust.	β—α			5	5			3 2,5	
<i>S. pulchella</i> (Ralfs) Kütz.	β			8	2			4 2,2	
<i>S. tabulata</i> (Ag.) Kütz.	α			3	7			4 2,7	
<i>S. ulna</i> (Nitzsch) Ehr. var. <i>ulna</i>	β	1	2	4	3	+	1	1,95	

Таксон	s	x	o	β	α	ρ	G	S	Примечание
<i>S. ulna</i> (Nitzsch) Ehr. var. <i>biceps</i> (Kütz.) Schönf.	β		1	9			5	1,9	
<i>Tabellaria fenestrata</i> (Lyngb.) Kütz.	$o-\beta$	+	6	4			3	1,4	
<i>T. flocculosa</i> (Roth) Kütz.	$o-x$	4	6	+			3	0,6	
<i>Tetracyclus rupestris</i> (A. Br.) Grun.	x	10					5	0,1	
Xanthophyta									
<i>Centrtractus belenophorus</i> Lemm.	$o-\beta$		+	+				1,5	
<i>C. brunneus</i> Fott	$o-\beta$		+	+				1,5	
<i>Lutherella adhaerens</i> Pasch.	$x-o$	+	+					0,5	
<i>Ophiocytium arbuscula</i> (A. Br.) Rabenh.	o		+					1,0	
<i>O. capitatum</i> Wolle	o		+					1,0	
<i>O. cochleare</i> A. Br.	$o-\beta$		+	+				1,5	
<i>Tribonema elegans</i> Pasch.	x	+						0,1	
<i>T. minus</i> Hazen	$x-\beta$	+	+	+				1,0	
<i>T. viride</i> Pasch.	$o-\alpha$		+	+	+			2,0	
<i>T. ulotrichoides</i> Pasch.	o		+					1,0	
<i>Vaucheria debaryana</i> Woronin	o		+					1,0	
<i>V. geminata</i> (Vauch.) D. C.	β			+				2,0	
<i>Vaucheria ornithocephala</i> Ag.	β			+				2,0	
<i>V. sessilis</i> (Vauch.) D. C.	$x-\beta$	2	4	4			2	1,25	
Pyrrophyta									
<i>Ceratium cornutum</i> (Ehr.) Clap.	o		10				5	1,0	
<i>C. hirundinella</i> (O. Müll.) Schränk	o	1	7	2			3	1,15	
<i>Chroomonas caudata</i> Geitl.	β			+				2,0	
<i>Ch. nordstedtii</i> Hansg.	$o-\beta$		4	6			3	1,6	
<i>Ch. pulex</i> Pasch.	β			+				2,0	
<i>Cryptochrysis minor</i> Nyg.	$\beta-o$		4	6	+		3	1,6	
<i>Cryptomonas curvata</i> Ehr.	β		2	6	2		3	2,0	
<i>C. erosa</i> Ehr.	α				9	1	5	3,1	

Таксон	s	x	o	β	α	p	G	S	Примечания	
<i>C. marssonii</i> Skuja	o—β		4	6			3	1,6		
<i>C. ovata</i> Ehr.	α			1	8	1	4	3,0		
<i>C. rostrata</i> Troitzk.	o—β		4	6			3	1,6		
<i>Gymnodinium aeruginosum</i> (Perty) Stein em. Defl.	β—o		4	6			3	1,6		
<i>Hemidinium nasutum</i> Stein	o	+						1,0		
Euglenophyta										
<i>Euglena acus</i> Ehr.	β		2	6	2		3	2,0		
<i>E. acutissima</i> Lemm.	β			10			5	2,0		
<i>E. adhaerens</i> Matv.	o—β		5	5			3	1,5		
<i>E. allorgei</i> Defl.	o—β		5	5			3	1,5		
<i>E. anabaena</i> Mainx	β		1	9			5	1,5		
<i>E. antefossa</i> L. P. Johnson	β			10			5	2,0		
<i>E. caudata</i> Hübner	p—α			2	5	3	2	3,15		
<i>E. chadefaudii</i> Bourr.	β			7	3		4	2,3		
<i>E. chaetophorina</i> Perman	β—o		4	6			3	1,6		
<i>E. charkowiensis</i> Swir.	β—α			5	5		3	2,5		
<i>E. chlamydomphora</i> Mainx	β		2	6	2		3	2,0		
<i>E. chlorodictyon</i> Perman	o—x	5	5				3	0,5		
<i>E. clara</i> Skuja	o		7	3			4	1,3		
<i>E. clavata</i> Skuja	β		2	8			4	1,8		
<i>E. convoluta</i> Korsch.	o	2	8				4	0,8		
<i>E. deses</i> Ehr.	p		1	1	2	7	3	4,65	E	
<i>E. dicentra</i> Skuja	o—β		6	4			3	1,4		
<i>E. ehrenbergii</i> Klebs	β		2	6	2		1	2,0		
<i>E. fusca</i> (Klebs) Lemm.	β	2	2	4	2		1	1,75		
<i>E. gasterosteus</i> Skuja	β		2	8			4	1,8		
<i>E. gaumel</i> All. et Lef.	β			10			5	2,0		
<i>E. geniculata</i> (Duj.) em. Schmitz	p—α					5	5	3	3,5	E
<i>E. gentilis</i> Skuja	o—β		6	4			3	1,4		
<i>E. globosa</i> Ettl	α—β			4	6		3	2,6		
<i>E. gracilis</i> Klebs	o	4	3	3			2	0,95		
<i>E. gracilis</i> Klebs (apochlor)	p—β			3	3	4	2	3,25		
<i>Euglena granulata</i> (Klebs) Schmitz	β—o		4	6			3	1,6		
<i>E. grisoli</i> Defl.	β		2	5	3		2	2,15		
<i>E. haematodes</i> (Ehr.) Lemm.	o—β		5	5			3	1,5		
<i>E. hemichromata</i> Skuja	β—o		4	6			3	1,6		
<i>E. hiemalis</i> Matv.	β		1	8	1		4	2,0		

Таксон	s	x	o	β	α	p	G	S	Примечания
<i>E. intermedia</i> (Klebs)									
Schmitz	β		3	4	3		2	2,05	
<i>E. jirovecii</i> Fott	$\alpha-\beta$		5	5			3	1,5	
<i>E. klebsii</i> (Lemm.)									
Mainx	α		7	3			4	1,3	
<i>E. laciniata</i> Pringsh.	α			3	7		4	2,7	
<i>E. limnophila</i> Lemm.	$\alpha-\beta$		5	5			3	1,5	
<i>E. mesnilli</i> Defl. et Dusi	α	2	8				4	0,8	
<i>E. minima</i> Francé	α		8	2			4	1,2	
<i>E. mucifera</i> Mainx	$\beta-\alpha$			5	5		3	2,5	
<i>E. mutabilis</i> Schmitz	α	2	8				4	0,8	
<i>E. oblonga</i> Schmitz	β		1	8	1		4	2,0	
<i>E. obtusa</i> Schmitz	$\beta-\alpha$			5	5		3	2,5	
<i>E. olivacea</i> Schmitz	β		1	8	1		4	2,0	
<i>E. oxyuris</i> Schmarda	$\beta-\alpha$			5	5		3	2,5	
<i>E. paludosa</i> Mainx	α		9	1			5	1,1	
<i>E. physeter</i> Fott	β		2	8			4	1,8	
<i>E. pisciformis</i> Klebs	$\beta-\alpha$			5	5		3	2,5	
<i>E. platydesma</i> Skuja	β			7	3		4	2,3	
<i>E. polymorpha</i> Dang.	α			2	6	2	3	3,0	
<i>E. proxima</i> Dang.	$p-\alpha$			2	3	5	2	3,45	
<i>E. purpurea</i> Mainx	α		9	1			5	1,1	
<i>E. pyriformis</i> Skuja	α			2	6	2	3	3,0	
<i>E. radians</i> Skuja	$\alpha-\beta$		5	5			3	1,5	
<i>E. rubida</i> Mainx	$\alpha-\beta$		5	5			3	1,5	
<i>E. rubra</i> Hardy	β			10			5	2,0	
<i>E. sanguinea</i> Ehr.	β		2	6	2		3	2,0	
<i>E. satelles</i> Brasl.— Spect.	$\beta-\alpha$			5	5		3	2,5	
<i>E. schmitzii</i> Conr. et Defl.	$\beta-\alpha$			5	5		3	2,5	
<i>E. sociabilis</i> (Schmitz) Dang.	β		2	7	1		3	1,95	
<i>E. spathirhyncha</i> Skuja	$p-\alpha$			1	3	6	3	3,55	E
<i>E. spirogyra</i> Ehr.	β		3	5	2		2	1,95	
<i>E. spiroides</i> Lemm.	α			1	8	1	4	3,0	
<i>E. splendens</i> Dang.	α			2	8		4	2,8	
<i>E. stellata</i> Mainx	$\beta-\alpha$			6	4		3	2,4	
<i>E. subehrenbergii</i> Skuja	β		2	8			4	1,8	
<i>E. tatica</i> Czozn.	α		10				5	1,0	
<i>E. terricola</i> (Dang.) Lemm.	α				10		5	3,0	
<i>E. texta</i> (Duj.) Hübner	β		2	4	4		2	2,25	
<i>E. tripteris</i> (Duj.) Klebs	β		2	6	2		3	2,0	
<i>E. variabilis</i> Klebs	β			7	3		4	2,3	
<i>E. velata</i> Klebs	$\alpha-\beta$			4	6		3	2,6	
<i>E. vesterbotnica</i> Skuja	$\alpha-\beta$		6	4			3	1,4	
<i>E. viridis</i> Ehr.	$p-\alpha$		+	1	4	5	2	4,5	E

Таксон	s.	x	o	β	α	p	G	S	Примечание
<i>Lepocinclis fusiformis</i> (Cart.) Lemm.	β			10				5 2,0	
<i>L. marssonii</i> Lemm.	β			8	2			4 2,2	
<i>L. ovum</i> (Ehr.) Lemm.	α-β			3	7			4 2,7	
<i>L. playfairiana</i> Defl.	β			10				5 2,0	
<i>L. steinii</i> Lemm.	β			10				5 2,0	
<i>L. texta</i> (Duj.) Lemm.	α-β		2	4	4			2 2,25	
<i>Monomorphina pyrum</i> (Ehr.) Mereschk.	β			+				2,0	
<i>Phacus aenigmaticus</i> Drézh.	β			+				2,0	
<i>Ph. caudatus</i> Hübner	β			8	2		4	2,2	
<i>Ph. longicauda</i> (Ehr.) Duj.	β-α			4	6		3	2,6	
<i>Ph. orbicularis</i> Hübner.	β			10			5	2,0	
<i>Ph. parvulus</i> Klebs	β			+				2,0	
<i>Ph. pleuronectes</i> (Ehr.) Duj.	β			10			5	2,0	
<i>Ph. striatus</i> Francé	β-α			5	5		3	2,5	
<i>Ph. suecica</i> Lemm.	β			10			5	2,0	
<i>Strombomonas acuminata</i> (Schmarda) Defl.	β			10			5	2,0	
<i>S. fluviatilis</i> (Lemm.) Defl.	β			10			5	2,0	
<i>S. verrucosa</i> Teod.	β			10			5	2,0	
<i>Trachelomonas armata</i> (Ehr.) Stein	β			10			5	2,0	
<i>T. caudata</i> (Ehr.) Stein	β			10			5	2,0	
<i>T. cylindrica</i> Ehr. sec. Playt.	β			10			5	2,0	
<i>T. hispida</i> (Perty) Stein em. Defl.	β		2	6	2		3	2,0	
<i>T. oblonga</i> Lemm.	β			10			5	2,0	
<i>T. planctonica</i> Swir.	β-o		4	5	1		2	1,65.	
<i>T. rugulosa</i> Stein	β		2	8			4	1,8	
<i>T. volvocina</i> Ehr.	β		3	4	3		2	2,0	

Chlorophyta

Volvocales

<i>Carteria caudata</i> Pasch.	p						10	5 4,0	
<i>C. multifiliis</i> (Gorosch.) Dill	p						10	5 4,0	
<i>C. peterhofiensis</i> I. Kiss.	β			10			5	2,0	
<i>Chlamydomonas debaryana</i> Gorosch.	α-β				4	6	3	3,6	
<i>Ch. depauperata</i> Pasch.	p					10	5	4,0	
<i>Ch. ehrenbergii</i> Gorosch.	α			1	7	3	3	3,15	
<i>Ch. gelatinosa</i> Korsch.	β-α		1	5	4		2	2,35	

Таксон	s	x	o	β	α	p	g	S	Примечание
Ch. incerta Pasch.	ρ					10	5	4,0	
Ch. monadina Stein	β			8	2		4	2,2	E
Ch. mundana Gerloff	$\rho-i$					10	5	4,5	
Ch. reinhardtii Dang.	α		+	2	5	3	2	3,15	
Ch. variabilis Dang.	$o-p$		2	2	3	3	1	2,95	
Chlorogonium elongatum Dang.	α			1	9	+	5	2,9	
Ch. euchlorum Ehr.	$\rho-\alpha$			+	4	6	3	3,6	
Coccomonas orbicularis Stein	β			+				2,0	
Eudorina elegans Ehr.	β		2	7	1		3	1,85	
Gonium pectorale O. Müll.	$\rho-\alpha$			2	4	4	2	3,25	
G. sociale (Duj.) Warm.	$\beta-\alpha$			4	6		3	2,6	
Haematococcus pluvialis Flotow	β			+				2,0	
Nephroselmis angulata (Korsch.) Skuja (= Heteromastix angulata Korsch.)	β			+				2,0	
Pandorina morum (O. Müll.) (Bory)	β		2	6	2		3	2,0	
Pedinomonas minor Korsch.	ρ					10	5	4,0	
Phacotus lenticularis (Ehr.) Stein	β			10			5	2,0	
Platymonas cordiformis (Cart.) Dill	β			8	2		4	2,2	
Pteromonas aculeata Lemm.	β			10			5	2,0	
P. angulosa (Cart.) Lemm.	β			10			5	2,0	
Pyramimonas tetrahynchus Schmarida	β			+				2,0	
Spermatozopsis exultans Korsch.	β			+				2,0	
Spondylomorum caudatum Schill.	α				10		5	3,0	
S. quaternarium Ehr.	α				10		5	3,0	
Uva casinoensis Playf. (= Pyrobotrys gracilis Korsch.)	α				10		5	3,0	
U. korshikoffii (Schkorb.) Fott (= Pyrobotrys korshikoffii)	β			+				2,0	
Volvox aureus Ehr.	$o-\beta$		5	5			3	1,5	
V. globator (L.) Ehr.	$o-\beta$		6	4			3	1,4	

Таксон	s	x	o	β	α	p	g	S	Примечание
Chlorococcales									
(incl. Tetrasporales)									
Actinastrum hantzschii Lagerh.	β		1	8	1		4	2,0	
Ankistrodesmus acicularis (A. Br.) Korsch.	β			10			5	2,0	
A. falcatus (Corda) Ralfs (= Raphidium polymorphum Fres.)	β-α		1	5	4		2	2,35	
Botryococcus braunii Kütz.	o-β		5	5			3	1,5	
Chlorella pyrenoidosa Chick.	p					+	10	5	4,0
Ch. vulgaris Beiyer.	p-α					4	6	3	3,6
Chodatella ciliata (Lagerh.) Lemm.	β		2	6	2		3	2,0	
Ch. quadriseta Lemm.	β			8	2		4	2,2	
Coelastrum microporum Näg.	β		1	8	1		4	2,0	
Coronastrum ellipsoideum Fott	o-β		4	6			3	1,6	
Crucigenia apiculata (Lemm.) Schmidle	β			8	2		4	2,2	
C. rectangularis (A. Br.) Gay	α-β		1	4	5		2	2,45	
C. tetrapedia (Kirchn.) W. et G. S. West	o-β		4	4	2		2	1,75	
Dicellula inermis Fott	β			10			5	2,0	
D. planctonica Swir.	β			10			5	2,0	
Dictyosphaerium ehrenbergianum Näg.	β			10			5	2,0	
D. pulchellum Wood	β		1	7	2		3	2,15	
Didymogenes palatina Schmidle	α			3	7		4	2,7	
Eiakatothrix gelatinosa Wille	o		7	3			4	1,3	
Gloeococcus schroeteri Lemm.	o		+					1,0	
Gloeocystis planctonica (W. et G. S. West) Lemm.	o		8	2			4	1,2	
Hydrodictyon reticulatum (L.) Lagerh.	β		3	6	1		3	1,85	
Kirchneriella lunaris (Kirchn.) Möb.	β			10			5	2,0	
Kirchneriella obesa (W. West) Schmidle	β			10			5	2,0	

Таксон	s	x	o	β	α	p	G	S	Примечание
<i>Lagerheimia geneviensis</i>									
Chod.	β			8	2		4	2,2	
<i>L. minor</i> Fott	β			10			5	2,0	
<i>L. wratislaviensis</i>									
Schröd.	β			10			5	2,0	
<i>Lambertia ancora</i>									
(Smith) Korsch.	β		2	8			4	1,8	
<i>Micractinium pusillum</i>									
Fres.	β		1	8	1		4	2,0	
<i>Oocystis lacustris</i> Chod.	β—o		4	6			3	1,6	
<i>Pediastrum boryanum</i>									
(Turp.) Menegh.	β		2	7	1		3	1,85	
<i>P. duplex</i> Meyen	β		3	7	+		3	1,7	
<i>P. káwraiskyi</i> Schmidle	o—β		+	+				1,5	
<i>P. tetras</i> (Ehr.) Ralfs	β		3	6	1		3	1,75	
<i>Planktosphaeria gelatinosa</i> G. Sm.	o—β		5	4	1		2	1,55	
<i>Polyedriopsis spinulosa</i>									
Schmidle	β		1	8	1		4	2,0	
<i>Richterella botryoides</i>									
Lemm. (= <i>Micractinium botryoides</i> Fres.)	β		1	8	1		4	2,0	
<i>Scenedesmus acuminatus</i>									
(Lagerh.) Chod.	β			8	2		4	2,2	
<i>S. arcuatus</i> Lemm.	β		2	8			4	1,8	
<i>S. bijugatus</i> (Turp.)									
Kütz.	β			10			5	2,0	
<i>S. brasiliensis</i> Bohl.	β			10			5	2,0	
<i>S. denticulatus</i> Lagerh.	β			10			5	2,0	
<i>S. obliquus</i> (Turp.)									
Kütz.	β			7	3		4	2,3	
<i>S. opoliensis</i> P. Richt.	β			10			5	2,0	
<i>S. quadricauda</i> (Turp.)									
Bréb.	β		2	6	2		3	2,0	
<i>Selenastrum bibraianum</i>									
Reinsch	β		1	6	3		3	2,25	
<i>S. gracile</i> Reinsch	β		1	7	2		3	2,15	
<i>Siderocelis ornata</i> Fott	β			10			5	2,0	
<i>Sphaerocystis schroeteri</i>									
Chod.	o		10				5	1,0	
<i>Tetraedron caudatum</i>									
(Corda) Hansg.	β			10			5	2,0	
<i>T. minimum</i> (A. Br.)									
Hansg.	β		1	7	2		3	2,15	
<i>Tetralanthos lagerheimii</i> Teil.	β			10			5	2,0	
<i>Tetraspora cylindrica</i>									
(Wahl.) Ag.	o—β		6	4			3	1,4	

Таксон	s	x	o	β	α	p	g	S	Примечание
<i>T. gelatinosa</i> (Vauch.) Desv.	o	1	7	2				3 1,15	
<i>Tetrastrum punctatum</i> (Schmidle) Ahlstr. et Tiffany	β			10				5 2,0	
<i>T. staurogeniaeforme</i> (Schröd.) Lemm.	β			8	2			4 2,2	
<i>Treubaria varia</i> Tiffany et Ahlstr.	β			10				5 2,0	
<i>Westella botryoides</i> (W. West) Wild.	β			10				5 2,0	
Ulotrichales									
<i>Bulbochaete mirabilis</i> (Wittr.) Hirn	o		+					1,0	
<i>Chaetophora elegans</i> (Roth) Ag.	β—o		4	6				3 1,6	
<i>Ch. incrassata</i> (Hudson) Hazen	o	1	7	2				3 1,15	
<i>Ch. scutata</i> Bréb.	o		+					1,0	
<i>Chlorhormidium rivula-</i> <i>re</i> Kütz. Starmach	o—β					+		3,0	
<i>Ch. subtile</i> (Kütz.) Starmach	o—β		4	5	1			2 1,65	
<i>Coleochaete soluta</i> Pringsh.	o—β		5	5				3 1,5	
<i>Draparnaldia glomerata</i> (Vauch.) Ag.	o—x	4	5	1				3 0,65	
<i>D. plumosa</i> (Vauch.) Ag.	x—o	5	5					3 0,5	
<i>Enteromorpha intestinalis</i> (L.) Link.	α—β			4	6			3 2,6	Cl
<i>Gloeotila contorta</i> Chod.	β			+				2,0	
<i>Microspora amoena</i> (Kütz.) Rabenh.	x—o	5	4	1				2 0,55	
<i>M. pachyderma</i> Lagerh.	o		+					1,0	
<i>M. quadrata</i> Hazen	o		+					1,0	
<i>Microthamnion kuetzingianum</i> Näg.	β—α			+	+			2,5	
<i>Oedogonium capillare</i> Kütz.	β			+				2,0	
<i>Prasiola fluviatilis</i> (Sommerf.) Aresch.	x	+						0,1	
<i>Stigeoclonium tenue</i> (Ag.) Kütz.	α			3	7	+	4	2,7	
<i>Ulothrix aequalis</i> Kütz.	o		+					1,0	
<i>U. subtilissima</i> Ra- benh.	o—α		+	+	+			2,0	
<i>U. tenerrima</i> Kütz.	o—α		+	+	+			2,0	
<i>U. tenuissima</i> Kütz.	o		+					1,0	

Таксон	s	x	o	β	α	p	σ	S	Примечание
<i>U. zonata</i> (Web. et Mohr) Kütz.									
clean water type	o		9	1				5 1,1	
pollution type	α			1	9			5 2,9	
Siphonocladiales									
<i>Cladophora crispata</i> (Roth) Kütz.	β			10				5 2,0	
<i>C. fracta</i> (Vahl.) Kütz.	β		+	8	2			4 2,2	
<i>C. glomerata</i> (L.) Kütz.	β	1	3	4	2			1 1,65	
<i>C. div. sp.</i>	β	1	3	4	2			1 1,65	
<i>Rhizoclonium hieroglyphicum</i> (Ag.) Kütz.	o—β		6	4				3 1,6	
Conjugales									
<i>Arthrodesmus incus</i> (Bréb.) Hass.	o		+					1,0	
<i>Closterium acerosum</i> (Schränk.) Ehr.	α			2	8			4 2,8	
<i>C. acutum</i> (Lyngb.) Breb.	β—α			5	5			3 2,5	
<i>C. diana</i> Ehr.	o		10					5 1,0	
<i>C. ehrenbergii</i> Menegh.	β		2	8				4 1,8	
<i>C. kuetszingii</i> Bréb.	o		+					1,0	
<i>C. leibleinii</i> Kütz.	α			3	7			4 2,7	pH 6—9
<i>C. lunula</i> (O. Müll.) Nitzsch	o		10					5 1,0	pH 5—6,5
<i>C. moniliferum</i> (Bory) Ehr.	β		1	7	2			3 2,15	pH 7—9
<i>C. parvulum</i> Näg.	β			8	2			4 2,2	pH 6—8,2
<i>C. rostratum</i> Ehr.	o		+					1,0	ацидоф.
<i>C. strigosum</i> Bréb.	α—β		2	4	4			2 2,25	pH 6—9
<i>C. venus</i> Kütz.	β			+				2,0	ацидоф.
<i>Cosmarium botrytis</i> Menegh.	α			2	8			4 2,8	pH 7—9
<i>C. formosulum</i> Hoff.	β			+				2,0	pH 7—10
<i>C. obtusatum</i> Schmidle	β			+				2,0	pH 7—10
<i>Desmidium swartzii</i> Ag.	o		+					1,0	
<i>Euastrum elegans</i> (Bréb.) Kütz.	o		+					1,0	pH 7—6
<i>E. oblongum</i> (Grév.) Ralfs	o		+					1,0	ацидоф.
<i>Hyalotheca dissiliens</i> (Smith) Bréb.	o		+					1,0	
<i>Micrasterias truncata</i> (Corda) Bréb.	o		+					1,0	ацидоф.
<i>Mougeotia div. sp.</i>	o		+					1,0	pH 3—6

Таксон	s	x	o	β	α	p	G	S	Примечание
Pleurotaenium trabecula (Ehr.) Näg.	o		+					1,0	
Spirogyra crassa Kütz.	β			+				2,0	
S. decimina (O. Mül.) Kütz.	β-α			+	+			2,5	
S. fluviatilis Hilse	o		+					1,0	
S. majuscula Kütz.	β			+				2,0	
S. neglecta (Hass.) Kütz.	β-α			+	+			2,5	
S. tenuissima (Hass.) Kütz.	x-o	5	5				3	0,5	
S. varians (Hass.) Kütz.	β-α			+	+			2,5	
Staurastrum gracile Ralfs	o-β		+	+				1,5	
S. punctulatum Bréb.	o		+					1,0	
Zygnema div. sp.	o		+					1,0	

Rhodophyta

Audouinella chalybea (Lyngb.) Kylin (=Chantransia chalybea Fries.)	o	3	5	2	+		2	0,85	
Bangia atropurpurea (Roth) C. Ag.	o		+					1,0	
Batrachospermum moniliforme Roth	x-β	3	5	2			2	0,85	
B. vagum (Roth) Ag.	x-o	7	3				4	0,3	
Hildenbrandtia rivularis (Liebm.) Ag.	x-o	6	4	+			3	0,4	
Lemanea annulata Kütz.	o-x	4	6				3	0,6	
L. fluviatilis C. Ag.	o	1	7	2			3	1,15	
L. nodosa Kütz.	o		+					1,0	
L. torulosa (Roth) Ag.	x	+						0,1	
Thorea ramosissima Bory	o		+					1,0	

Phaeophyta

Lithoderma fontanum Flah.	x	10					5	0,1	
---------------------------	---	----	--	--	--	--	---	-----	--

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. *Алексахина Т. И., Штина Э. А.* Почвенные водоросли лесных биогенезов.— М.: Наука, 1984.— 149 с.
2. *Алексеев В. В., Лямин М. Я.* Биотехнические аспекты фотосинтетического преобразования солнечной энергии // Научн. докл. высш. шк. Биол. науки.— 1985.— № 12.— С. 40—45.
3. *Аманов Ч. А., Байрамов Р., Альбицкая О. Н. и др.* Выращивание микроводорослей с использованием солнечной энергии // Изв. АН ТуркмССР. Сер. физ.-техн., хим. и геол. наук.— 1981.— № 2.— С. 42—45.
4. *Ананичев К. В.* Проблемы окружающей среды, энергии и природных ресурсов: Международный аспект.— М.: Прогресс, 1974.— 168 с.
5. *Андреева В. М.* О некоторых новых и пересмотренных родах порядков Chlorococcales и Chlorosarcinales (Chlorophyta): Обзор литературы // Ботан. журн.— 1976.— 61, № 9.— С. 1309—1328.
6. *Асаул З. І.* До вивчення евгленових водоростей Західноукраїнського Полісся // Питання фізіології, цитоембріології і флори України.— К.: Вид-во АН УРСР, 1963.— С. 180—210.
7. *Асаул З. І.* Евгленові водорості високогірних озер Українських Карпат // Укр. ботан. журн.— 1969.— 26, № 6.— С. 8—13.
8. *Асаул З. І.* Основні принципи класифікації евгленових водоростей // Укр. ботан. журн.— 1970.— 27, № 5.— С. 545—556.
9. *Асаул З. І.* Про поширення та екологічні особливості видів роду *Trachelomonas* Ehr. на Україні // Укр. ботан. журн.— 1972.— 29, № 1.— С. 60—68.
10. *Асаул З. І.* Про розподіл видів роду *Strombomonas* Defl. на Україні // Укр. ботан. журн.— 1972.— 29, № 2.— С. 207—213.
11. *Асаул З. І.* Про особливості поширення видів роду *Lepocinclis* Perty на Україні // Укр. ботан. журн.— 1972.— 29, № 4.— С. 452—458.
12. *Асаул З. И.* О проблеме происхождения эвгленовых водорослей // Тез. докл. IV Закавказ. совещ. по спорovým растениям.— Ереван: Изд-во Ереван. ун-та, 1972 г.— С. 10—11.
13. *Асаул З. І.* Про розподіл та екологічні особливості видів роду *Euglena* Ehr. // Укр. ботан. журн.— 1973.— 30, № 1.— С. 44—53.
14. *Асаул З. І.* Про еколого-систематичні особливості та географічне поширення видів роду *Phacus* Duj. на Україні // Укр. ботан. журн.— 1973.— 30, № 4.— С. 479—488.
15. *Асаул З. И.* Основные направления эволюции эвгленовых водорослей // Флора, систематика и филогения растений.— Киев: Наук. думка, 1975.— С. 84—91.
16. *Асаул З. І.* Визначення евгленових водоростей Української РСР.— К.: Наук. думка, 1975.— 407 с.
17. *Асаул-Ветрова З. І.* Про систематичне положення хлоромонадових водоростей // VI з'їзд Укр. ботан. т-ва; Тез. допов.— К.: Наук. думка, 1977.— С. 165.

18. Асаул-Ветрова З. И. Экологические особенности эвгленовых водорослей и закономерности их распределения на территории Украины // Проблемы гидробиологии и альгологии.— Киев : Наук. думка, 1978.— С. 49—67.
19. Барашков Г. К. Сравнительная биохимия водорослей.— М. : Пищ. пром-сть, 1972.— 335 с.
20. Баянова Ю. И., Трубочев И. Н. Сравнительная оценка витаминного состава некоторых одноклеточных водорослей и высших растений, выращенных в искусственных условиях // Прикл. биохимия и микробиол.— 1981.— 17, № 3.— С. 400—407.
21. Беклемишев К. В., Петрикова М. Н., Семина Г. И. О причине плавучести планктонных диатомовых // Тр. Ин-та океанологии АН СССР.— 1961.— 51.— С. 33—36.
22. Белянин В. Н. Светозависимый рост низших фототрофов.— Новосибирск : Наука, 1984.— 94 с.
23. Белянин В. Н., Сидько Ф. Я., Тренкеншу Р. П. Энергетика фотосинтезирующей культуры микроводорослей.— Новосибирск : Наука, 1980.— 136 с.
24. Биологические основы борьбы с обрастанием.— Киев : Наук. думка, 1973.— 204 с.
25. Біологічний словник.— 2-е вид.— К. : Гол. ред. УРЕ. 1986.— 680 с.
26. Биохимия синезеленых водорослей.— Киев : Наук. думка, 1978.— 263 с.
27. Бирюзова В. И., Боровягин В. А., Киселев Н. А. и др. Электронномикроскопические методы исследования биологических объектов.— М. : Изд-во АН СССР, 1963.— 199 с.
28. Болышев Н. Н. Водоросли и их роль в образовании почв.— М. : Изд-во Моск. ун-та, 1968.— 83 с.
29. Ботаника. Анатомия и морфология растений.— М. : Просвещение, 1978.— 480 с.
30. Брагинский Л. П., Береза В. Д., Величко И. М. и др. «Пятна цветения», нагонные массы, выбросы синезеленых водорослей и происходящие в них биологические процессы // «Цветение» воды.— Киев : Наук. думка, 1968.— С. 92—149.
31. Вазилос Н. И. Линнеевский вид как система // Тр. по прикл. ботан., генетике и селек.— 1931.— 26, вып. 3.
32. Вага А, Я. Филема органического мира // Ботан. журн.— 1952.— 37, № 5.— С. 639—647.
33. Варфоломеев С. Д. Биотехнология получения и трансформации топлив // Итоги науки и техники. Сер. биотехнол. / ВИНТИ.— 1983.— 1.— С. 6—62.
34. Вассер С. П. Принципы ботанической номенклатуры и ее применение в связи с новым Международным кодексом ботанической номенклатуры // Материалы годичной сессии НС АН УССР по проблеме 2.33.1.— Киев : Наук. думка, 1984.— С. 53—68.
35. Великанов Л. Л., Гарибова Л. В., Горбунова Н. П. и др. Курс низших растений.— М. : Высш. шк., 1981.— 408 с.
36. Величко И. М. Экологическая физиология зеленых нитчатых водорослей.— Киев : Наук. думка, 1982.— 196 с.
37. Веретенников А. В. Водоросли — пионеры лесных гарей // Природа.— 1963.— № 2.— С. 105.
38. Ветрова З. И. Об изменении флоры эвгленовых водорослей Крыма за последние 15 лет // Ботан. журн.— 1982.— 67, № 1.— С. 88—94.
39. Ветрова З. И. Флора водорослей континентальных водоемов Украинской ССР. Вып. 1. Ч. 1.— Эвгленофитовые водоросли.— Киев : Наук. думка, 1986.— 346 с.

40. *Ветрова З. І., Пугач В. І.* Евгленофітові водорості мілководь Київського водосховища // Укр. ботан. журн. — 1986. — 43, № 3. — С. 15—17.
41. *Ветрова З. І., Пугач В. І.* Еколого-систематична характеристика евгленофітових водоростей мілководних масивів Кременчугського водосховища // Укр. ботан. журн. — 1987. — 44, № 2. — С. 38—43.
42. *Визначник прісноводних водоростей УРСР.* Вип. 1—6, 8, 10—12. — К. : Наук. думка, 1938—1984.
43. *Викберг Г. Г., Остапеня П. В., Сивко Т. Н., Левина Р. И.* Биологические пруды в практике очистки сточных вод. — Минск : Беларусь, 1966. — 231 с.
44. *Виноградова К. Л.* Ульвовые водоросли (Chlorophyta) морей СССР. — Л. : Наука, 1974. — 165 с.
45. *Виноградова К. Л.* Циклы развития Chlorophyta и некоторые вопросы их эволюции // Ботан. журн. — 1976. — 61, № 8. — С. 1041—1048.
46. *Виноградова К. Л.* Класс улотриховые (Ulotrichophyceae). — М. : Просвещение, 1977. — С. 281—295. — (Жизнь растений; Т. 3).
47. *Виноградова К. Л.* Отдел красные водоросли (Rhodophyta). — М. : Просвещение, 1977. — С. 192—250. — (Жизнь растений; Т. 3).
48. *Виноградова К. Л.* Определитель водорослей дальневосточных морей СССР. Зеленые водоросли. — Л. : Наука, 1979. — 147 с.
49. *Виноградова К. Л.* Красные водоросли. — Л. : Наука, 1980. — С. 153—232. — (Определитель пресноводных водорослей СССР; Вып. 13).
50. *Виноградова К. Л.* Современные классификации зеленых водорослей (Chlorophyta) и опыт построения их филогенетической системы // Ботан. журн. — 1982. — 67, № 12. — С. 1600—1608.
51. *Виноградова К. Л.* К истории формирования морской флоры Chlorophyta. — Л. : Наука, 1984. — 66 с. — (Комаровские чтения; Вып. 35).
52. *Владимирова М. Г., Семененко В. Е.* Интенсивная культура одноклеточных водорослей. — М. : Изд-во АН СССР, 1962. — 61 с.
53. *Внутривидовая морфологическая изменчивость синезеленых водорослей* / Под ред. Н. В. Кондратьевой. — Киев : Наук. думка, 1980. — 284 с.
54. *Воденичаров Д.* Ботаника. Вторая част. Систематика на растенията. — София : Наука и изкуство, 1975. — 787 с.
55. *Воденичаров Д., Каринкова Й., Тончева Т., Китанова А.* Български колекции от живи водоросли // 2 Нац. конф. по ботан., 1969. — София : Изд-во Наука и изкуство, 1973. — С. 145—148.
56. *Возженникова Т. Ф.* Введение в изучение ископаемых перидиниевых водорослей. — М. : Наука, 1965. — 156 с.
57. *Возженникова Т. Ф.* Ископаемые перидинии юрских меловых и палеогеновых отложений СССР. — М. : Наука, 1967. — 347 с.
58. *Возженникова Т. Ф.* Диноцисты и их стратиграфическое значение // Тр. Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР. — 1979. — № 422. — 223 с.
59. *Володин А. Г.* Древнейшие водоросли СССР. — М. : Изд-во АН СССР, 1962. — 656 с.
60. *Воробьев Л. И.* Промышленная микробиология. — М. : Знание, 1985.
61. *Воронихин Н. Н.* Опыт классификации внутривидовых вариантов *Scepedestmus quadricauda* (Turp.) Gréb. в водоемах Валдайского и Демянского районов Ленинградской обл. // Ботан. журн. — 1946. — 31, № 5. — С. 13—23.
62. *Воронихин Н. Н.* Принципы флористических исследований в области альгологии водоемов континента // Проблемы ботаники. — 1950. — Вып. 1. — С. 184—208.
63. *Воронихин Н. Н.* О некоторых водорослях Боровского заповедника в связи с вопросом о виде у водорослей континентальных водоемов // Тр. Всесоюз. биол. о-ва. — 1951. — 3. — С. 217—220.

64. *Воронихин Н. Н.* Растительный мир континентальных водоемов.— М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1953.— 410 с.
65. *Воронихин Н. Н., Шляпина Е. В.* Водоросли.— М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1949.— С. 357—477.— (Жизнь пресных вод; Т. 2).
66. *Воронков М. Г., Кузнецов И. Г.* Земная кремниевая жизнь // Химия и жизнь.— 1982.— № 12.— С. 95—99.
67. *Воронцов Н. Н.* Теория эволюции: истоки, постулаты и проблемы.— М. : Знание, 1984.— 64 с.
68. *Гавриленко В. Ф., Гусев М. В., Никитина К. А., Хоффманн П.* Главы физиологии растений.— М. : Изд-во Моск. ун-та, 1986.— 440 с.
69. *Гецен М. В.* О гетерогенности альгофлоры Тундровых озер // Биологические основы использования природы Севера.— Сыктывкар : Коми кн. изд-во, 1970.— С. 258—262.
70. *Гидробиология* каналов СССР и биологические помехи в их эксплуатации.— Киев : Наук. думка, 1976.— 334 с.
71. *Глезер З. И.* Кремневые жгутиковые водоросли (силикофлагеллаты).— М. ; Л. : Наука, 1966.— 332 с.— (Флора споровых растений; Т. 7).
72. *Глезер З. И.* Историческая роль водорослей. Водоросли как геологический фактор.— М. : Просвещение, 1977.— С. 355—360.— (Жизнь растений; Т. 3).
73. *Глезер З. И.* К разработке новой классификации диатомовых водорослей // Эволюция, экология водорослей и их значение в практике геологических исследований.— Киев : Наук. думка, 1981.— С. 108—110.
74. *Глезер З. И.* Таксономическая значимость признаков у диатомовых водорослей в свете разработки новой классификации Bacillariophyta // Ботан. журн.— 1983.— № 8.— С. 993—1002.
75. *Глезер З. И., Караева Н. И., Макарова И. В. и др.* К построению новой классификации диатомовых водорослей // Актуальные проблемы современной альгологии. Тез. докл. I Всесоюз. конф. (Черкассы, 23—25 сент. 1987 г.) — Киев : Наук. думка, 1987.— С. 6—7.
76. *Голлербах М. М.* Водоросли, их строение, жизнь и значение.— М. : Изд-во Моск. о-ва испыт. природы, 1951.— 172 с.— (Среди природы; Вып. 34).
77. *Голлербах М. М.* Водоросли и их отличие от других растений.— М. : Просвещение, 1977.— С. 7—9.— (Жизнь растений; Т. 3).
78. *Голлербах М. М.* Основные типы морфологической структуры тела водорослей.— М. : Просвещение, 1977.— С. 32—38.— (Жизнь растений; Т. 3).
79. *Голлербах М. М.* Отдел харовые водоросли (Charophyta).— М. : Просвещение, 1977.— С. 338—350.— (Жизнь растений; Т. 3).
80. *Голлербах М. М.* Распространенность водорослей в современных водоемах, их биомасса и продукция.— М. : Просвещение, 1977.— С. 360—364.— (Жизнь растений; Т. 3).
81. *Голлербах М. М., Красавина Л. К.* Харовые водоросли.— Л. : Наука, 1983.— 190 с.— (Определитель пресноводных водорослей СССР; Вып. 14).
82. *Голлербах М. М., Кукк Э. Г.* Положение синезеленых водорослей в системе растительного мира и их филогенетические связи // Биология синезеленых водорослей / Под ред. В. Д. Федорова, М. М. Телитченко.— М. : Изд-во Моск. ун-та, 1964.— С. 11—24.
83. *Голлербах М. М., Полянский В. И.* Пресноводные водоросли и их изучение.— М. : Сов. наука, 1951.— 200 с.— (Определитель пресноводных водорослей; Вып. 1. Общая часть).
84. *Голлербах М. М., Сдобникова Н. В.* Зеленые водоросли : Сифонокладовые.— Л. : Наука, 1980.— С. 7—89.— (Определитель пресноводных водорослей СССР; Вып. 13).

85. *Голлербах М. М., Штина Э. А.* Почвенные водоросли.— Л. : Наука, 1969.— 228 с.
86. *Головенкина Н. И.* Диатомовые водоросли из термальных источников кальдеры вулкана Узон на Камчатке // Тр. Биол. НИИ Ленингр. ун-та.—1981.— № 30.— С. 132—148.
87. *Горонкова О. И., Спектрова Л. В., Носова Л. П., Альбицкая О. Н.* Способ получения биомассы золотистой водоросли монохризис — кормового объекта для марихозяйств // Культивирование морских организмов.— М. : Наука, 1985.— С. 160—170.
88. *Горюнова С. В., Демина Н. С.* Водоросли — продуценты токсических веществ.— М. : Наука, 1974.— 256 с.
89. *Горюнова С. В., Ржанова Г. Н., Орлеанский В. К.* Синезеленые водоросли (биохимия, физиология, роль в практике).— М. : Наука, 1969.— 230 с.
90. *Грант В.* Видообразование у растений.— М. : Мир, 1984.— 528 с.
91. *Громов Б. В.* Ультраструктура синезеленых водорослей.— Л. : Наука, 1976.— 94 с.
92. *Громов Ю. В.* Строение бактерий.— Л. : Изд. Ленингр. ун-та, 1985.— 191 с.
93. *Громов Б. В., Мамкаева К. А.* Ультраструктура протопласта диатомовых водорослей // Тр. Биол. НИИ Ленингр. ун-та.— 1981.— № 30.— С. 156—182.
94. *Гудвин Т., Мерсер Э.* Введение в биохимию растений.— М. : Мир.— 1986.— 392 с.
95. *Гусев М. В., Гохлернер Г. Б.* Свободный кислород и эволюция клетки: Теоретические исследования. — М. : Изд-во Моск. ун-та, 1980. — 219 с.
96. *Гусев М. В., Минеева Л. А.* Микробиология.— М. : Изд-во Моск. ун-та, 1978.— 384 с.
97. *Гусев М. В., Никитина К. А.* Цианобактерии (физиология и метаболизм).— М. : Наука, 1979.— 228 с.
98. *Давыдова Н. Н.* Диатомовые водоросли — индикаторы природных условий водоемов в голоцене.— Л. : Наука, 1985.— 243 с.
99. *Дедусенко-Щеголева Н. Т., Голлербах М. М.* Желтозеленые водоросли.— М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1962.— 272 с.— (Определитель пресноводных водорослей СССР; Вып. 5).
100. *Дедусенко-Щеголева Н. Т., Матвиенко А. М.* Зеленые водоросли. Класс вольвоксовые. Chlorophyta: Volvocineae.— М. ; Л. : Изд-во АН СССР.— 1959.— 231 с.— (Определитель пресноводных водорослей СССР; Вып. 8).
101. *Демина Н. С., Мальдов Д. Г.* Токсины некоторых морских водорослей (Ryngrophyta) // Изв. АН СССР. Сер. биол.— 1980.— № 2.— С. 254—260.
102. *Джеффри Ч.* Биологическая номенклатура.— М. : Мир, 1980.— 176 с.
103. *Джуманиязов И.* Биологические основы альгализации орошаемых почв Узбекистана в условиях интенсивного земледелия : Автореф. дис. ... д-ра биол. наук.— Киев, 1988.— 47 с.
104. *Джус В. Е.* Распределение и запасы промысловых водорослей Мурманского побережья Баренцева моря.— Апатиты : Мор. биол. ин-т, 1984.— 89 с.
105. *Диатомовые водоросли СССР.*— Т. 1, 2.— Л. : Наука, 1974, 1988.
106. *Диатомовый анализ / Под ред. А. Н. Криштофоровича:* В 3 кн.— М. : Госгеолиздат, 1949—1950.— Кн. 1—3.
107. *Дилов Х. В.* Микроводоросли : Масово культивиране и приложение.— София : Изд-во на Българската Академия на науките, 1985.— 194 с.

108. Динамика ценопопуляций растений / Отв. ред. Т. И. Серебрякова.— М. : Наука, 1985.— 208 с.
109. Добродеев О. П. Опыт количественной оценки глобальной геохимической деятельности живого вещества // Вестн. Моск. ун-та. Сер. географ.— 1974.— № 1.— С. 38—42.
110. Дудка И. А., Вассер С. П. Грибы. Справочник миколога и грибника.— Киев : Наук. думка, 1987.— 535 с.
111. Дудкин М. С., Шкантова Н. Г., Хант С. З., Скорнякова Н. С. Морские водоросли *Cystoseira* и *Cladophora* как сырье для получения простых сахаров и кормовых дрожжей // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки.— 1965.— № 3.— С. 125—129.
112. Еленкин А. А. Синезеленые водоросли СССР.— М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1936—1938—1949.— Вып. 1—2.
113. Жизнь растений. Т. 3. Водоросли, лишайники / Под ред. М. М. Голлербаха.— М. : Просвещение, 1977.— 488 с.
114. Жузе А. П. Палеогеография водоемов на основе диатомового анализа // Тр. Верхневолж. экспедиции.— 1939.— 4.— С. 35—42.
115. Жукинский В. Н., Оксюк О. П., Цецб Я. Я., Георгиевский В. Б. Проект унифицированной системы для характеристики континентальных водоемов и водотоков и ее применение для анализа качества вод // Гидробиол. журн.— 1976.— 12, № 6.— С. 103—112.
116. Завадский К. М. К вопросу о дифференциации вида у высших растений // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол.— 1957.— № 21, вып. 4.— С. 18—44.
117. Завадский К. М. Вид и видообразование.— Л. : Наука, 1968.— 404 с.
118. Заварзин Г. А. Бактерии и состав атмосферы.— М. : Наука, 1984.— 192 с.
119. Зайцев Г. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике.— М. : Наука, 1984.— 424 с.
120. Зеров Д. К. Очерк филогении бессосудистых растений.— Киев : Наук. думка, 1972.— 315 с.
121. Зинова А. Д. К вопросу о фитогеографическом (зональном) районировании прибрежной полосы Мирового океана / Комиссия по рыбохозяйств. исслед. зап. части Тихого океана : Тез. конф. по современным исслед. фауны и флоры.— Л. : Зоол. ин-т АН СССР, 1962.— С. 1—11.
122. Зинова А. Д. Определитель зеленых, бурых и красных водорослей южных морей СССР.— М. ; Л. : Наука, 1967.— 398 с.
123. Иванов А. И. Фитопланктон устьевых областей рек Северо-Западного Причерноморья.— Киев : Наук. думка, 1982.— 211 с.
124. Израэль Ю. А. Экология и контроль состояния природной среды.— М. : Гидрометеиздат, 1984.— 560 с.
125. Ищенко А. А. Основні напрямки вивчення викопних водоростей // Укр. ботан. журн.— 1985.— 42, № 6.— С. 71—77.
126. Калугина-Гутник А. А., Миронова Н. В. Культивирование *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Raperf. в Черном море // 2-я Всесоюз. конф. по биологии шельфа (Севастополь, 1978) : Тез. докл.— Киев : Наук. думка, 1978.— Ч. 1.— С. 47—48.
127. Каппучинелли П. Подвижность живых клеток.— М. : Мир, 1982.— 128 с.
128. Караева Н. И. О классификации рода *Navicula* Borg // Новости сист. низших растений.— 1971.— Вып. 8.— С. 25—32.
129. Караева Н. И., Макарова И. В., Симонсен Р. Систематика диатомовых водорослей: Мысли о филогении, 1979 // Ботан. журн.— 1981.— 66, № 4.— С. 601—609.
130. Караева Н. И., Шевченко А. Я. К методике исследования диатомовых водорослей в сканирующем электронном микроскопе // Ботан. журн.— 1974.— 59, № 7.— С. 988—991.

131. *Квітко К. В.* Получение культур от отдельных клеток хлореллы // Исследования по генетике.— Л. : Изд-во Ленингр. ун-та, 1961.— Вып 1.— С. 50—54.
132. *Киевское водохранилище: Гидрохимия, биология, продуктивность.*— Киев : Наук. думка, 1972.— 460 с.
133. *Кирпенко Ю. А., Сиренко Л. А., Орловский В. М., Лукина Л. Ф.* Токсины синезеленых водорослей и организм животного.— Киев : Наук. думка, 1977.— 252 с.
134. *Киселев И. А.* Пиррофитовые водоросли.— М. : Сов. наука, 1954.— 212 с.— (Определитель пресноводных водорослей СССР; Вып. 6.)
135. *Киселев И. А.* Вводные и общие вопросы планктологии.— Л. : Наука, 1969.— 658 с.— (Планктон морей и континентальных водоемов; Т. 1.)
136. *Киселев И. А.* Распределение, сезонная динамика, питание и значение.— Л. : Наука, 1980.— 440 с.— (Планктон морей и континентальных водоемов; Т. 2.)
137. *Коган Ш. И., Язмулиева В. Е.* Коллекция культур азотфиксирующих синезеленых водорослей Института ботаники АН Туркменской ССР // Ботан. журн.— 1972.— 57, № 6.— С. 654—656.
138. *Кондратьев К. Я., Пожняков Д. В.* Качество природных вод и определяющие его компоненты.— Л. : Наука, 1984.— 54 с.
139. *Кондратьева Е. Н.* Фотосинтезирующие бактерии.— М. : Изд-во АН СССР, 1963.— 315 с.
140. *Кондратьева Н. В.* Морфология и систематика гормогониевых водорослей, вызывающих «цветение» воды в Днепре.— Киев : Наук. думка, 1972.— 150 с.
141. *Кондратьева Н. В.* Морфогенез и основные пути эволюции гормогониевых водорослей.— Киев : Наук. думка, 1975.— 302 с.
142. *Кондратьева Н. В.* О недопустимости подчинения номенклатуры синезеленых водорослей (Cyanophyta) действию Международного кодекса номенклатуры бактерий // Ботан. журн.— 1981.— 66,— № 2.— С. 215—226.
143. *Кондратьева Н. В.* Значения систематики організмів для інших біологічних наук // Укр. ботан. журн.— 1981.— 38, № 6.— С. 9—13.
144. *Кондратьева Н. В.* Головні тенденції розвитку сучасної альгології // Укр. ботан. журн.— 1985.— 42, № 6.— С. 14—22.
145. *Кондратьева Н. В.* Морфологический подход к исследованию изменчивости популяций водорослей континентальных водоемов // Гидробиол. журн.— 1986.— 22, № 2.— С. 7—13.
146. *Кондратьева Н. В.* Мировоззренческая и методологическая функция систематики живых организмов // Методологические проблемы интеграции ботанических наук.— Киев : Наук. думка, 1987.— С. 69—80.
147. *Кондратьева Н. В.* Морфология популяций прокариотических водорослей.— Киев : Наук. думка, 1989.— 176 с.
148. *Кондратьева Н. В., Коваленко О. В.* Краткий определитель видов токсических синезеленых водорослей.— Киев : Наук. думка, 1975.— 64 с.
149. *Кондратьева Н. В., Терентьева Н. Г., Кислова О. А.* Популяційний підхід до вивчення морфології *Apabaena flos-aquae* Bréb. (Cyanophyta) // Укр. ботан. журн.— 1987.— 44, № 4.— С. 76—81.
150. *Кондратьева Н. В., Терентьева Н. Г., Кислова О. А., Котов В. М.* Застосування узагальноної відстані Махаланобіса для дискримінації планктонних видів роду *Apabaena* Borg // Укр. ботан. журн.— 1984.— 41, № 5.— С. 78—83.
151. *Кондратьева Н. В., Чопик В. І.* Методичні підходи до вивчення проблем систематики на сучасному етапі її розвитку // Укр. ботан. журн.— 1978.— 35, № 5.— С. 449—457.
152. *Кондратьева Н. В., Чопик В. І.* Теоретичні проблеми сучасної систе-

- матики живих організмів // Укр. ботан. журн.— 1979.— 36, № 4.— С. 289—296.
153. *Кондратьева Н. В., Шаптала В. П.* Про залежність результатів дискримінації сукупностей індивідів від використаних багатовимірних математичних критеріїв // Укр. ботан. журн.— 1984.— 41, № 1.— С. 95—100.
 154. *Кондратьева Н. В., Шаптала В. П., Кислова О. А.* Про дискримінацію сукупностей індивідів роду *Nostoc Adanson* (Cyanophyta) за допомогою методів багатовимірної статистики // Укр. ботан. журн.— 1982.— 39, № 1.— С. 56—64.
 155. *Кондрашова О. С.* П'ятий приморський семінар по марікультурі // Біологія моря.— 1981.— № 5.— С. 85—87.
 156. *Константинов А. С.* Общая гидробиология.— 4-е изд.— М. : Высш. шк., 1986.— 472 с.
 157. *Кордэ К. Б.* Водоросли кембрия.— М. : Наука, 1973.— 349 с.
 158. *Кордюм В. А.* Эволюция и биосфера.— Киев : Наук. думка, 1982.— 262 с.
 159. *Кордюм Є. Л.* Основні напрямки цитологічних досліджень водоростей // Укр. ботан. журн.— 1986.— 43, № 1.— С. 96—102.
 160. *Коршиков О. А.* Volvocineae.— Київ : Вид-во АН УРСР, 1938.— 184 с.— (Визначник прісноводних водоростей УРСР; Вип. 4.)
 161. *Коршиков О. А.* Підклас протококові (Protococcineae). Вакуольні (Vacuolales) та Протококові (Protococcales).— Київ : Вид-во АН УРСР, 1953.— 440 с.— (Визначник прісноводних водоростей УРСР; Вип. 5.)
 162. *Косинская Е. К.* Определитель морских синезеленых водорослей.— М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1948.— 278 с.
 163. *Косинская Е. К.* Конъюгаты, или сцеплянки. I. Мезотениевые и гонатогиновые водоросли.— М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1952.— 163 с.— (Флора споровых растений СССР; Т. 2.)
 164. *Косинская Е. К.* Конъюгаты, или сцеплянки. II. Десмидиевые водоросли.— Л. : Изд-во АН СССР, 1960.— 706 с.— (Флора споровых растений СССР; Т. 5.)
 165. *Круглов Ю. В., Михайлова Е. И.* Изменение альгофлоры дерново-подзолистых почв под влиянием систематического применения гербицидов // Развитие и значение водорослей в почвах Нечерноземной зоны : Материалы межвуз. конф.— Пермь : Б. И., 1977.— С. 74—75.
 166. *Крылов И.* Палеонтология тех времен, когда жизнь была еще большой проблемой // Знание — сила.— 1976.— № 10.— С. 17—18.
 167. *Крылов И. Н.* Строматолиты рифея и фанерозоя СССР.— М. : Наука, 1975.— 239 с.
 168. *Кузьменко М. I.* Вода міняє колір. Сер. Людина і природа.— К. : Наук. думка, 1977.— 224 с.
 169. *Кузьменко М. И.* Миксотрофизм синезеленых водорослей и его экологическое значение.— Киев : Наук. думка, 1981.— 211 с.
 170. *Кук Э. Г.* Альгофлора полярного Урала и окрестностей «Сивой Маски» // Биологические основы использования природы Севера.— Сыктывкар : Коми кн. изд-во, 1970.— С. 262—265.
 171. *Кульский Л. А., Сиренко Л. А., Шкавро З. Н.* Фитопланктон и вода / Отв. ред. К. А. Шевченко.— Киев : Наук. думка, 1986.— 136 с.
 172. *Культивирование и применение микроводорослей в народном хозяйстве.*— Ташкент : ФАН, 1977.— 135 с.
 173. *Культивирование и применение микроводорослей в народном хозяйстве.*— Ташкент : ФАН, 1980.— 152 с.
 174. *Культивирование и применение микроводорослей в народном хозяйстве.*— Ташкент : ФАН, 1984.— 158 с.

175. *Культивирование* коллекционных штаммов водорослей / Под ред. Б. В. Громова.— Л. : Изд-во Ленингр. ун-та, 1983.— 152 с.
176. *Курсанов Л. И.* Микология.— 1-е изд.— М. : Учпедгиз, 1933.— 435 с.
177. *Курсанов Л. И., Комарницкий Н. А.* Курс низших растений.— 3-е изд.— М. : Сов. наука, 1945.— 488 с.
178. *Кустенко Н. Г.* Ауксоспорообразование у некоторых видов центральных диатомовых водорослей // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки.— 1986.— № 2.— С. 65—69.
179. *Кучерова З. С.* Диатомовые водоросли и их роль в ценозе обрастания Черного моря : Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Севастополь, 1973.— 25 с.
180. *Лавітська З. Г.* Корисні нижчі рослини.— Київ : Вид-во Київ. ун-ту, 1968.— 228 с.
181. *Лакис Г. Ф.* Биометрия.— 2-е изд.— М. : Высш. школа, 1973.— 343 с.
182. *Ленова Л. И., Ступіна В. В.* Водорості і біологічне очищення стічних вод // Укр. ботан. журн.— 1985.— 42, № 6.— С. 86—92.
183. *Лосева Э. И.* Приготовление универсальных препаратов для изучения панцирей диатомей // Серия препринтов «Новые научные методики».— Сыктывкар : Изд-во Коми филиала АН СССР, 1986.— 11 с.
184. *Любищев А. А.* Проблемы систематики // Проблемы эволюции.— Новосибирск : Наука, 1968.— 1.— С. 7—29.
185. *Майр Э.* Принципы зоологической систематики.— М. : Мир, 1971.— 454 с.
186. *Макаров В. Н.* Результаты исследований по искусственному разведению *Laminaria saccharina* (L.) Lam. и обоснование организации опытно-промышленной плантации на шельфе Белого моря // 2-я Всесоюз. конф. по биологии шельфа (Севастополь) : Тез. докл.— Киев : Наук. думка, 1978.— Ч. 1.— С. 66—67.
187. *Макарова И. В.* О жизненных формах у морских диатомовых водорослей // Новости систематики низш. раст.— 1974.— Вып. 11.— С. 3—19.
188. *Макарова И. В.* Отдел диатомовые водоросли (Bacillariophyta).— М. : Просвещение, 1977.— С. 111—130.— (Жизнь растений; Т. 3.)
189. *Макарова И. В.* Классификация диатомовых водорослей на современном этапе и проблема построения их филогенетической системы // Ботан. журн.— 1986.— 71, № 6.— С. 713—722.
190. *Макрушин А. В.* Биологический анализ качества вод.— Л. : Зоол. ин-т АН СССР, 1974.— 59 с.
191. *Макрушин А. В.* Возможности и роль биологического анализа в оценке степени загрязнения водоемов // Гидробиол. журн.— 1974.— 10, № 2.— С. 98—105.
192. *Маргелис Л.* Роль симбиоза в эволюции клетки.— М. : Мир, 1983.— 351 с.
193. *Маслов В. П.* Строматолиты.— М. : Изд-во АН СССР, 1960.— 188 с.
194. *Маслов В. П.* Ископаемые багряные водоросли СССР и их связь с фациями.— М. : Изд-во АН СССР, 1962.— 221 с.
195. *Масюк Н. П.* Морфология, систематика, экология, географическое распространение рода *Dunaliella* Teod.— Киев : Наук. думка, 1973.— 244 с.
196. *Масюк Н. П.* Морфологический параллелизм и систематика водорослей // Проблемы эволюционной морфологии и биохимии в систематике и филогении растений.— Киев : Наук. думка, 1981.— С. 176—188.
197. *Масюк Н. П.* Некоторые проблемы систематики водорослей // Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира.— Киев : Наук. думка, 1984.— С. 68—74.
198. *Масюк Н. П.* О типах морфологической структуры тела водорослей

- и основных направлениях их эволюции // Ботан. журн.— 1985.— 70, № 8.— С. 1009—1018.
199. Масюк Н. П. Деякі методологічні аспекти систематики водоростей // Укр. ботан. журн.— 1986.— 43, № 6.— С. 1—8.
 200. Масюк Н. П., Гук Л. С. Новый рід і вид жовтозелених водоростей (*Pedinomonadopsis minor* gen. et sp. nov.) // Укр. ботан. журн.— 1983.— 40, № 4.— С. 82—84.
 201. Масюк Н. П., Гук Л. С., Кузьменко Е. А., Миронюк В. И. Влияние фитопланктона на качество воды в Каневском водохранилище.— Киев, 1984.— 42 с.— Деп. в УКРНИИНТИ 17.01.85, № 122.
 202. Масюк Н. П., Радченко М. И. О пигментах зеленых водорослей в связи с некоторыми вопросами таксономии Chlorophycophyta // Флора, систематика и филогения растений.— Киев: Наук. думка, 1975.— С. 92—101.
 203. Матвиенко А. М. Золотистые водоросли.— М.: Сов. наука, 1954.— 188 с.— (Определитель пресноводных водорослей СССР; Вып. 3.)
 204. Матвиенко О. М. Золотисті водорості — Chrysophyta.— К.: Наук. думка, 1965.— 367 с.— (Визначник прісноводних водоростей УРСР; Вып. 3; Ч. 1.)
 205. Матвиенко А. М. О систематике протококковых водорослей // Биологическая наука в университетах и педагогических ин-тах Украины за 50 лет.— Харьков: Изд-во Харьк. ун-та, 1968.— С. 16—17.
 206. Матвиенко А. М. Класс протококковые (Protococophyceae).— М.: Просвещение, 1977.— С. 273—281.— (Жизнь растений; Т. 3.)
 207. Матвиенко О. М., Догадина Т. В. Жовтозелені водорості — Xanthophyta.— К.: Наук. думка, 1978.— 512 с.— (Визначник прісноводних водоростей УРСР; Вып. 10).
 208. Матвиенко А. М., Догадина Т. В. О современных взглядах на систему желтозеленых водорослей // Тез. докл. VII делег. съезда Всесоюз. ботан. о-ва (Донецк 11—14 мая 1983 г.) — Л.: Наука, 1983.— С. 90.
 209. Матвиенко О. М., Литвиненко Р. М. Пірофітові водорості — Rhodophyta.— К.: Наук. думка, 1977.— 386 с.— (Визначник прісноводних водоростей УРСР; Вып. 3; Ч. 2).
 210. Международный кодекс ботанической номенклатуры, принятый Двенадцатым Международным ботаническим конгрессом (Ленинград, июль, 1975 г.) — Л.: Наука, 1980.— 264 с.
 211. Международный кодекс номенклатуры бактерий.— М.: Наука, 1978.— 207 с.
 212. Международный кодекс номенклатуры культурных растений, 1969: Сформулированный и принятый Международной комиссией по номенклатуре культурных растений Международного союза биологических наук (МСБН).— Л.: Наука, 1974.— 32 с.
 213. Мезжерин В. А. Популяция как объект теоретического освоения различными разделами биологии // Экология.— 1975.— № 4.— С. 5—15.
 214. Мезенцева Г. В. Возможные пути трансформации органического вещества азотфиксирующих цианобактерий в почве: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Л., 1987 — 17 с.
 215. Мейер С. В. Основы палеоботаники.— М.: Недра, 1987.— 404 с.
 216. Мейер К. И. О филогении зеленых водорослей (Chlorophycophyta) // Ботан. журн.— 1961.— 46, № 8.— С. 1073—1086.
 217. Мейер К. И., Скабичевский А. П. О систематическом положении видов рода *Draparnaldia* Voru из о. Байкал // Новости систем низших растений, 1969.— Л.: Наука, 1970.— Вып. 6.— С. 38—47.
 218. Мережковский К. С. Теория двух плазм как основа симбиогенезиса, нового учения о происхождении организмов.— Казань, 1909.— 102 с.

219. *Молекулярная биология клетки*. М. : Мир, 1986.— Т. 2.— 313 с.
220. *Молекулярная биология клетки*.— М. : Мир, 1987.— Т. 3.— 296 с.
221. *Мошкова Н. О.* Улотрихові водорості — Ulotrichales. Кладофорові водорості — Cladophorales.— К. : Наук. думка, 1979.— 394 с.— (Визначник прісноводних водоростей УРСР; Вип. 6.)
222. *Мошкова Н. А., Голлербах М. М.* Зеленые водоросли. Класс улотриховые (1). Порядок улотриховые.— Л. : Наука, 1986.— 360 с.— (Определитель пресноводных водорослей СССР; Вып. 10).
223. *Мошкова Н. О., Фролова І. О.* Червоні та бурі водорості (Rhodophyta, Phaeophyta).— К. : Наук. думка, 1983.— 208 с.— (Визначник прісноводних водоростей УРСР; Вип. 12.)
224. *Музафаров А. М., Таубаев Т. Т.* Хлорелла : Методы массового культивирования и применения.— Ташкент : ФАН, 1974.— 131 с.
225. *Нгуен Тхи Куй.* Морфологические и физиологические особенности синезеленой водоросли *Nanalosiphon fontinalis* и возможности ее использования в повышении урожайности некоторых сельскохозяйственных культур : Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Киев, 1987.— 22 с.
226. *Некрасова К. А.* Место водорослей в системе удобрения — почва — растение и их роль как индикаторов // Актуальные проблемы современной альгологии: Тез. докл. I Всесоюз. конф. (Черкассы, 23—25 сент. 1987 г.) — Киев : Наук. думка, 1987.— С. 171.
227. *Никитин Д. И.* Порядок эубактерии (Eubacteriales).— М. : Просвещение, 1974.— С. 205—209.— (Жизнь растений; Т. 1.)
228. *Николаев В. А.* К методике приготовления препаратов диатомовых водорослей для светового и сканирующего электронного микроскопов // Ботан. журн.— 1982.— 67, № 12.— С. 1677—1680.
229. *Николаев В. А.* К построению системы центрических диатомовых водорослей (Bacillariophyta) // Ботан. журн.— 1984.— 69, № 11.— С. 1468—1474.
230. *Николаев В. А.* О значении строения ареол для таксономии диатомовых водорослей (Bacillariophyta) // Ботан. журн.— 1984.— 69, № 8.— С. 1040—1047.
231. *Новичкова-Иванова Л. Н.* О роли почвенных водорослей в биогеоценозах // Развитие и значение водорослей в почвах Нечерноземной зоны : Материалы межвуз. конф. (Киров, май 1977 г.)— Пермь : Б. И., 1977.— С. 62—65.
232. *Новичкова-Иванова Л. Н.* Почвенные водоросли фитоценозов Сахаро-Гобийской пустынной области.— Л. : Наука, 1980.— 256 с.
233. *Обух П. А.* Хлорококковые водоросли Молдавии : Состав, таксономия, распространение и влияние на них некоторых антропогенных факторов.— Кишинев : Штиинца, 1978.— 98 с.
234. *Обух П. А.* Современная система класса Chlocoosporhuceae // Актуальные проблемы современной альгологии: Тез. докл. I Всесоюз. конф. (Черкассы, 23—25 сент. 1987 г.) — Киев : Наук. думка, 1987.— С. 34.
235. *Овчинников Ю. А.* Продовольственная программа и задачи биологии // Достижения биологии — продовольственной программе.— М. : Знание, 1984.— С. 3—15.
236. *Оксіюк О. П.* Планктонні діатомові водорості каналу Сіверський Донець — Донбас і їх вплив на якість води // Укр. ботан. журн.— 1965.— 22, № 2.— С. 84—89.
237. *Оксіюк О. П., Столбер В. Ф.* Управление качеством воды в каналах.— Киев : Наук. думка, 1986.— 173 с.
238. *Окснер А. Н.* Флора лишайников Украины.— Київ : Вид-во АН УРСР, 1956.— 1968.— Т. 1—2.

239. *Определитель пресноводных водорослей СССР.*— Л. : Наука, 1951—1986.— Вып. 1—8, 10, 11, 13, 14.
240. *Основные принципы прогнозирования качества воды в каналах и пути ограничения биологических помех / Отв. ред. А. В. Топачевский.*— Киев : Наук. думка, 1974.— 76 с.
241. *Основы палеонтологии.* Справочник для палеонтологов и геологов СССР: Водоросли, мохообразные, псилофитовые, плауновидные, членистостебельные, папоротники.— М. : Изд-во АН СССР, 1963.— 698 с.
242. *Паламарь-Мордвинцева Г. М.* Десмидиевые водоросли Украинской ССР.— Киев : Наук. думка, 1982.— 238 с.
243. *Паламарь-Мордвинцева Г. М.* Зеленые водоросли. Конъюгаты (2).— Л. : Наука, 1982.— 483 с.— (Определитель пресноводных водорослей СССР; Вып. 11.)
244. *Паламарь-Мордвинцева Г. М.* Конъюгаты. Ч. 1.— К. : Наук. думка, 1984.— 511 с.— (Визначник прісноводних водоростей УРСР; Вип. 7.).
245. *Паламарь-Мордвинцева Г. М.* Конъюгаты. Ч. 2. Десмидієві.— К. : Наук. думка, 1986.— 319 с.— (Визначник прісноводних водоростей УРСР; Вип. 8).
246. *Панкратова Е. М.* Участие азотфиксирующих водорослей в накоплении азота в почве // Изв. АН СССР. Сер. биол.— 1979.— № 2.— С. 188—197.
247. *Панкратова Е. М.* Роль азотфиксирующих синезеленых водорослей (цианобактерий) в накоплении азота и повышении плодородия почвы: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1981.— 39 с.
248. *Панкратова Е. М.* Участие синезеленых водорослей в азотном балансе почв // Минеральный и биологический азот в земледелии СССР.— М. : Наука, 1985.— С. 221—228.
249. *Панов Е. Н.* Поведение животных и этологическая структура популяций.— М. : Наука, 1983.— 424 с.
251. *Песенко Ю. А.* Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях.— М. : Наука, 1982.— 288 с.
252. *Петров Ю. Е.* Отдел бурые водоросли (Phaeophyta).— М. : Просвещение, 1977.— С. 114—192.— (Жизнь растений; Т. 3.)
253. *Петров Ю. Е.* Эволюция циклов развития у водорослей.— Л. : Наука, 1986.— 60 с.— (Комаровские чтения; 35.)
254. *Пехов А. П.* Биология и научно-технический прогресс.— М. : Знание, 1984.— 64 с.
255. *Пиневиц А. В., Чунаев А. С.* Проблемы таксономии и филогенеза прохлорофит — прокариотических организмов, имеющих хлорофилл *в* // Журн. общ. биол.— 1985.— 46, № 4.— С. 533—540.
256. *Плохинский Н. А.* Биометрия.— Новосибирск : Изд-во СО АН СССР, 1961.— 364 с.
257. *Попова Т. Г.* Эвгленовые водоросли.— М. : Сов. наука, 1955.— 282 с.— (Определитель пресноводных водорослей СССР; Вып. 7.)
258. *Попова Т. Г.* Эвгленовые водоросли.— М. ; Л. : Наука, 1966.— 410 с.— (Флора споровых растений СССР; Т. 8; Вып. 2.)
259. *Попова Т. Г., Сафонова Т. А.* Эвгленовые водоросли.— М. ; Л. : Наука, 1976.— 285 с.— (Флора споровых растений СССР; Т. 9; Вып. 2.)
260. *Порк М. И.* Об экологии диатомовых водорослей в озерах Эстонии // Tartu Ulikoolitoimetised (Уч. зап. Тартус. ун-та).— 1970.— Вып. 268.— С. 338—352.
261. *Практикум по микробиологии / Под ред. Н. С. Егорова.*— М. : Изд-во Моск. ун-та, 1976.— 308 с.
262. *Практическая растровая электронная микроскопия / Под ред. Д. Гоулдстейна, Х. Яковиче.*— М. : Мир, 1978.— 656 с.

263. *Предложения для стандартизации терминологии и диагнозов по диатомовым водорослям* // Ботан. журн.— 1977.— 62, № 2.— С. 192—198.
264. *Преснякова О. Е., Добромыслова И. Г., Корякова М. Д.* Металлы переменной валентности в водорослях Японского моря // Океанология.— 1974.— 14, № 4.— С. 655—659.
265. *Приймаченко А. Д.* Фитопланктон и первичная продукция Днепра и днепровских водохранилищ.— Киев : Наук. думка, 1981.— 280 с.
266. *Промысловые водоросли и их использование.*— М., 1981.— 112 с.
267. *Промышленное культивирование микроводорослей.*— М. : Наука, 1985.— 155 с.
268. *Прошкина-Лавренко А. И.* Диатомовые водоросли — показатели солености воды // Диатомовый сборник.— Л. : Изд-во Ленингр. ун-та, 1953.— С. 186—204.
269. *Работнов Т. А.* Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Пробл. ботаники.— М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1950.— Вып. 1.— С. 465—483.
270. *Риссер П.* Биомасса как источник энергии // Водоросли и водные макрофиты.— М., 1985.— С. 46—51.
271. *Рокицкий П. Ф.* Биологическая статистика.— Минск. : Высшейш. шк., 1973.— 319 с.
272. *Росс Р., Кокс А., Караева Н. И. и др.* Исправленная терминология кремнезёмовых компонентов клетки диатомовых водорослей // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки.— 1983.— № 5.— С. 63—76.
273. *Руководство для авторов «Флоры водорослей континентальных водоемов Украинской ССР»* / Сост. Кондратьева Н. В., Ветрова З. И., Масюк Н. П., Блюм О. Б.— Киев : Наук. думка, 1984.— 56 с.
274. *Руттен М.* Происхождение жизни (естественным путем).— М. : Мир, 1973.— 411 с.
275. *Рычков Р. С.* Микробиологическая промышленность в реализации продовольственной программы СССР // Достижения биологии — продовольственной программе.— М. : Знание, 1984.— С. 52—63.
276. *Сакевич А. И.* Экзометаболиты пресноводных водорослей.— Киев : Наук. думка, 1985.— 200 с.
- 276а. *Самоочищение и биоиндикация загрязненных вод.*— М.: Наука, 1980.— С. 7—11.
277. *Свіренко Д. О.* Eugleninae.— К. : Вид-во АН УРСР, 1938/1939.— 172 с.— (Визначник прісноводних водоростей УРСР; Вип. 2.)
278. *Седова Т. В.* Некоторые итоги и перспективы сравнительно-цитологического изучения одноклеточных зеленых водорослей // Ботан. журн.— 1970.— 55, № 7.— С. 947—953.
279. *Седова Т. В.* Основы цитологии водорослей.— Л. : Наука, 1977.
280. *Семаков В. В.* Перспективы использования микроскопических водорослей в практике защиты растений от вредных организмов // Тр. ВНИИ с.-х. микробиол.— 1981.— 51.— С. 165—172.
281. *Семененко В. Е., Абдуллаев А. А.* Параметрическое управление биосинтезом β-каротина в клетках *Dunaliella salina* в условиях интенсивной культуры // Физиол. раст.— 1980.— 27.— № 1.— С. 31—41.
282. *Серавин Л. Н.* Двигательные системы простейших, строение, механика и физиология.— Л. : Наука, 1967.— 332 с.
283. *Серавин Л. Н.* Вариации в строении аксономы жгутика и происхождение этой органеллы // Цитология.— 1985.— 27, № 9.— С. 971—985.
284. *Серавин Л. Н.* Происхождение эукариотной клетки. I. Исторические истоки и современное состояние концепций симбиотического и аутогенного происхождения клетки // Цитология.— 1986.— 28, № 6.
285. *Серавин Л. Н.* Происхождение эукариотной клетки. II. Критический анализ симбиотической (экзогенной) концепции // Цитология.— 1986.— 28, № 7.— С. 659—669.

286. *Сервин Л. Н.* Происхождение эукариотной клетки. III. Некоторые принципы морфофункциональной организации эукариотной клетки // *Цитология*.— 1986.— 28, № 8.— С. 779—789.
287. *Сервин Л. Н.* Происхождение эукариотной клетки. IV. Общая гипотеза аутогенного происхождения эукариот // *Цитология*.— 1986.— 28, № 9.— С. 899—910.
288. *Силько Ф. Я., Белянин В. Н.* Параметрическое управление биосинтезом микроводорослей.— Новосибирск : Наука, 1980.— 120 с.
289. *Сиренко Л. А.* Физиологические основы размножения синезеленых водорослей в водохранилищах.— Киев : Наук. думка, 1972.— 204 с.
290. *Сиренко Л. А., Гавриленко М. Я.* «Цветение» воды и евтрофирование : Методы его ограничения и использования сестона.— Киев : Наук. думка, 1978.— 231 с.
291. *Сиренко Л. А., Козицкая В. Н., Рыбак Н. В.* Вопросы коллекционного культивирования некоторых видов водорослей в гидробиологической практике, трудности и перспективы // *Культивирование коллекционных штаммов водорослей*.— Л. : Изд-во Ленингр. ун-та, 1983.— С. 114—128.
292. *Сиренко Л. А., Кульский Л. А., Шкавро З. Н. и др.* Технология сбора и концентрирования фитопланктона (сестона) евтрофных водоемов // *Гидробиол. журн.*— 1986.— 22, № 5.— С. 92—100.
293. *Сиренко Л. Я., Паришкова Т. В.* Використання водоростей у господарській практиці // *Укр. ботан. журн.*— 1985.— 42, № 6.— С. 77—86.
294. *Сиренко Л. А., Сакевич А. И., Осипов Л. Ф. и др.* Методы физиолого-биохимического исследования водорослей в гидробиологической практике.— Киев : Наук. думка, 1975.— 248 с.
295. *Скабичевский А. П.* Планктонные диатомовые водоросли пресных вод СССР : Систематика, экология и распространение.— М. : Изд-во Моск. ун-та, 1960.— 348 с.
296. *Скабичевский А. П.* Вселение диатомовых водорослей в пресные воды // *Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол.*— 1981.— 86.— № 1.— С. 115—125.
297. *Скурлатов Ю. И., Дука Г. Г., Эрнестова Л. С.* Процессы токсикации и механизмы самоочищения природной воды в условиях антропогенных воздействий // *Изв. АН МССР. Сер. биол. и хим. наук*.— 1983.— № 5.— С. 3—20.
298. *Спичак М. К., Чернышов В. И.* Достижения и перспективы развития аквакультуры в СССР.— М. : Знание, 1984.— 59 с.
299. *Стрельникова Н. И.* Палеогеновые диатомовые водоросли высоких широт северного и южного полушария : Автореф. дис. ... д-ра биол. наук.— Л., 1987.— 33 с.
300. *Сытник К. М., Кордюм В. А., Кордюм Е. Л. и др.* Микроорганизмы в космическом полете.— Киев : Наук. думка, 1983.— 156 с.
301. *Сытник К. М., Масюк Н. П., Кондратьева Н. В., Вассер С. П.* Альгология на пути в третье тысячелетие // *Актуальные проблемы современной альгологии : Тез. докл. I Всесоюз. конф. (Черкассы, сент. 1987 г.)*.— Киев : Наук. думка, 1987.— С. 278—322.
302. *Тахтаджян А. Л.* Четыре царства органического мира // *Природа*.— 1973.— № 2.— С. 22—32.
303. *Тахтаджян А. Л.* Растения в системе организмов.— М. : Просвещение, 1974.— С. 49—57.— (Жизнь растений; Т. 1).
304. *Телитченко М. М.* О возможности управления процессами самоочищения биологическими методами // *Теория и практика биологического самоочищения загрязненных вод*.— М. : Наука, 1972.— С. 20—24.
305. *Топачевский А. В.* Вопросы цитологии, морфологии, биологии и филогении водорослей.— Киев : Изд-во АН УССР, 1962.— 236 с.

306. *Топачевский А. В., Масюк Н. П.* Пресноводные водоросли Украинской ССР.— Киев : Вища шк., 1984.—333 с.
307. *Тренкеншу Р. П., Белянин В. Н., Сидько Ф. Я.* Модель светозависимого роста морских микроводорослей.— Красноярск, 1981.— 62 с.— (Препр. / НИФСО-18Б).
308. *Уикли Б.* Электронная микроскопия для начинающих.— М. : Мир, 1975.— 324 с.
309. *Унифицированные методы исследования качества вод.* Ч. 3. Методы биологического анализа вод.— М. : Изд-во СЭВ, 1976.— 185 с.
310. *Унифицированные методы исследования качества вод.* Ч. 3. Методы биологического анализа вод. Приложение 1. Индикаторы сапробности.— М. : Изд-во СЭВ, 1977.— С. 11—42.
311. *Унифицированные методы исследования качества вод.* Ч. 3. Методы биологического анализа вод. Приложение 2. Атлас сапробных организмов.— М. : Изд-во СЭВ, 1977.— 228 с.
312. *Фаминцин А. С.* О роли симбиоза в эволюции организмов // Зап. Акад. наук. Сер. VIII.— Физ.-мат. отд-ние.— 1907.— 20.— № 1.— С. 1—14.
313. *Федоров В. Д.* К стратегии биологического мониторинга // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки.— 1974.— 10 (130).— С. 7—18.
314. *Федоров В. Д.* Биологический мониторинг : обоснование и опыт организации // Гидробиол. журн.— 1975.— 11, № 5.— С. 5—12.
315. *Флора споровых растений СССР.*— М. ; Л. : Наука, 1952—1977.— Т. 1—10.
316. *Хахина Л. Н.* Проблема симбиогенеза. Историко-критический очерк исследований отечественных ботаников.— Л. : Наука, 1979.— 156 с.
317. *Холл Д.* Может ли биологическое преобразование солнечной энергии быть практическим источником энергии // Биохимия за рубежом.— М. : Знание, 1979.— С. 5—17.
318. *Царенко П. М.* Хлорококковые водоросли водоемов Украинского Полесья : Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Киев, 1984.— 24 с.
319. *«Цветение» воды.*— Киев : Наук. думка, 1968— 1969.— Вып. 1—2.
320. *Цоелин Л. Н., Евстратов А. В., Семеновко В. Е.* Применение микроводорослей для биосинтеза меченых C^{13} -соединений // Физиология растений.— 1979.— 26, № 1.— С. 215—218.
321. *Шопф Д. У.* Эволюция первых клеток // Эволюция.— М. : Мир, 1981.— С. 109—147.
322. *Шоякубов Р. Ш.* Харовые водоросли Узбекистана.— Ташкент : ФАН, 1979.— 156 с.
323. *Штина Э. А.* Влияние почвенных водорослей на рост и урожай сельскохозяйственных растений // Тр. Киров. с.-х. ин-та, 1956.— 11, вып. 23.— С. 33—40.
324. *Штина Э. А.* Сообщества водорослей основных почв СССР и их диагностическое значение // Ботан. журн.— 1959.— 44, № 8.— С. 1062—1074.
325. *Штина Э. А.* Почвенные водоросли.— М. : Просвещение, 1977.— С. 62—66.— (Жизнь растений; Т. 3).
326. *Штина Э. А., Байрамова Л. А., Перминова Г. Н., Третьякова А. Н.* Взаимодействие между почвенными водорослями и высшими растениями // Физика, химия, биология и минералогия почв СССР.— М. : Наука, 1964.— С. 284—292.
327. *Штина Э. А., Голлербах М. М.* Экология почвенных водорослей.— М. : Наука, 1976.— 144 с.
328. *Штина Э. А., Шилова И. И., Неганова Л. Б., Ельшина Т. А.* Влияние способов биологической рекультивации земель, загрязненных нефтью, на почвенную альгофлору в условиях таежной зоны // Экология.— 1986.— № 2.— С. 23—30.

329. Шушуга М. Г. Водоросли на отвалах угольных разработок в Кузбассе и их роль в почвообразовании // Развитие и значение водорослей в почвах Нечерноземной зоны: Материалы междуу. конф. (Киров, май 1977 г.).— Пермь: Б. И., 1977.— С. 52—54.
330. Эрашев А. Э. Протококковые водоросли Средней Азии: Морфология, классификация, филогения, экология, география, физиология и биохимия, методы исследования и их значение.— Ташкент: ФАН, 1977.— 356 с.
331. Эрхард Ж.-П., Сежен Ж. Планктон. Состав, экология, загрязнение.— Л.: Гидрометеониздат, 1984.— 257 с.
332. Юркова И. Н., Мишин Е. А. Перспективы использования водорослей в обогащении руд // Вопросы геологии и технол. минерал. сырья: Мат. 4-й конф. мол. ученых Ин-та минерал. ресурсов (Симферополь, 12—13 апр. 1984 г.).— Симферополь, 1985.— С. 83—87.
333. Яблоков А. В. Фенетика.— М.: Наука, 1980.— 136 с.
334. Яблоков А. В. Популяционная биология.— М.: Высш. шк., 1987.— 304 с.
335. Adey W. H., Vassar J. M. Colonization, succession and growth rates of tropical crustose coralline algae (Rhodophyta, Cryptonemiales) // Phycologia.— 1975.— 14, N 2.— P. 55—69.
336. Adler M. A. de. La guerre de algues // Sci. et avenir.— 1974.— N 324.— P. 131—135.
337. Advance of Phycology in Japan / Ed. by J. Tokida, H. Hirose.— Jena: Fischer, 1975.— 355 p.
338. Antia N. J. A critical appraisal of Lewin's Prochlorophyta // Brit. Phycol. J.— 1977.— 12.— P. 271—276.
339. Archibald P. A. The genus Nautococcus Korschikov (Chlorophyceae, Chlorococcales) // Phycologia.— 1972.— 11, N 12.— P. 207—212.
340. Asada Y., Tomomura K., Nakayama O. Hydrogen evolution by an isolated strain of Anabaena // Repl. Ferment. Res. Inst.— 1982.— N 57.— P. 5—14.
341. Bachofen R. The production of hydrocarbons by Botryococcus braunii // Experientia.— 1982.— 38, N 1.— P. 47—49.
342. Bary A. de. Über die Algengattungen Oedogonium und Bulbochaete // Abh. Senckenberg naturforsch. Ges.— 1954.— 1.— S. 281—328.
343. Bednarz T., Nowak M. Katalog szezepow glonow instytutu Zootechnika // Inst. Zootechn. Publs.— 1981.— N 259.— 46 S.
344. Benedetti P. A., Bianchini G., Checcucci A. et al. Spectroscopic properties and related functions of the stigma measured in living cells of Euglena gracilis // Arch. Microbiol.— 1976.— 111, N 2.— P. 73—76.
345. Benemann J. R., Weissman J. C., Oswald W. J. Algal biomass // Microb. Biomass.— London, 1979.— P. 177—203.
346. Bergey's Manual of determinative bacteriology / Eds by R. E. Buchan, N. E. Gibbons.— 8th ed.— Baltimore: Williams and Wilkins Co., 1974.— 1268 p.
347. Bigeard E. Les Pediastrum d'Europe. Étude biologique et systématique // Trav. Lab. bot. Univ. Cathol. Anger.— 1933.— 5.— P. 232—238.
348. Bisalputra T. Plastids // Algal Physiology and Biochemistry / Ed. by W. D. P. Stewart.— Oxford: Blackwell, 1974.— 988 p.
349. Blackman F. F., Tansley A. G. A revision of the classification of the green algae // New Phytol.— 1902.— 1, N 17.— P. 1—10.
350. Blunden G., Binns W. W., Perks F. Commercial collection and utilisation of maerl // Econ. Bot.— 1975.— 29, N 2.— P. 141—145.
351. Blunden G., Rogers D. J., Farnham W. F. Survey of British seaweeds for hemagglutinins // Lloydia.— 1975.— 38, N 2.— P. 162—168.
352. Böger P., Kiermayer O. Electron microscopy of plastids of Bumilleriopsis filliformis // Arch. Mikrobiol.— 1974.— 98, N 2.— P. 207—214.

353. *Bohlin K.* Utkast till de grona Algenas och Arkegoniaternas fylogeni.— Upsala, 1901.— 43 p.
354. *Bold H. C.* Taxonomy and systematics of the algae. Pt. 4. Some aspects of the taxonomy of soil algae // *Ann. New York Acad. sci.*—1970.— 175.— P. 601—616.
355. *Bold H. C., Wynne M. J.* Introduction to the algae. Structure and reproduction.— New Jersey : Prentice-Hall, 1978.— 706 p.
356. *Bold H. C., Wynne M. J.* Introduction to the Algae. Structure and reproduction. 2nd ed.— New York : Prentice-Hall, 1985.— 720.
357. *Bornet E., Flauhaul C.* Revision des Nostocacées heterocystées contenues dans les principaux herbiers de France // *Ann. sci. natur. Bot. Ser. 7.*— 1886—1888.— 3—5, 7.
358. *Bourrelly P.* La classification des Chrysophycées : ses problèmes // 10th Intern. bot. Congr. Abstr. of papers.— Edinburg, 1964.— P. 109.
359. *Bourrelly P.* Les algues d'eau douce. Initiation a la systematique // *Les Algues Vertes.*— Paris : Boubée et Cie, 1966.— T. 1.— 511 p.
360. *Bourrelly P.* Les algues d'eau douce // *Les Algues bleues et rouges.*— Paris : Boubée et Cie, 1970.— T. 3.— 496 p.
361. *Bourrelly P.* Les Eugléniens. Initiation a la systematique // *Les Algues d'eau douce.*— Paris : Boubée et Cie, 1970.— T. 3.— P. 115—184.
362. *Bourrelly P.* Les algues d'eau douce. Initiation a la systématique. I. Les algues vertes. Rev. ed.— Paris : N. Boubée, 1972.— 569 p.
363. *Braud I. B., Debrouse R., Perez R.* Nouvelles perspectives dans l'exploitation des laminaires // *Rev. trav. Inst. pêches mar.*— 1977.— 41, N 3.— P. 203—211.
364. *Brodellius P.* Industrial applications of immobilized biocatalysts // *Adv. Biochem. Eng.*— 1978.— 10.— P. 75—129.
365. *Buchner P.* Endosymbiosis of animals with plant microorganisms.— New York, 1965.— 764 p.
366. *Cain A. J.* Logic and memory in Linnaeus : system of taxonomy // *Proc. Linn. Soc. London.*— 1958.— 169.— P. 144—163.
367. *Calvin M.* Photosynthesis as a resource for energy and materials // *Photochem. et Photobiol.*— 1976.— 23, N 6.— P. 425—444.
368. *Cavalier-Smith T.* Eukaryote kingdoms : Seven or nine. // *BioSystems.*— 1981.— 14.— P. 461—481.
369. *Cavalier-Smith T.* The origin of plastids // *Biol. J. Linn. Soc.*— 1982.— 17.— P. 289—306.
370. *Chadefaud M.* Recherches sur l'anatomie comparée des Eugléniens // *Botaniste.*— 1937.— 28, N 1/2.— P. 85—185.
371. *Chadefaud M.* Les végétaux non vasculaires (Cryptogamie) // *Traité de Botanique Systematique.*— Paris : Masson, 1960.— T. 1.— 1018 p.
372. *Chadefaud M.* Esquisse d'un classement coordonné des classes d'algues et évolution de leurs zoides. I. Les enchainements // *Cryptogamie.*— *Algol.*— 1983.— 3, N 2.— P. 147—164.
373. *Chapman V. J., Chapman D. J.* The Algae. 2nd ed.— New York : Macmillan, 1973.— 497 p.
374. *Christensen T.* Alger // *Systematiks Botanik / Eds by T. W. Böcher, M. Lange, T. Sørensen — Kopenhagen : Munksgaard, 1962.— Vol. 2, N 2.— 178 p.*
375. *Christensen T.* The gross classification of algae // *Algae and Man.*— New York : Plenum Press, 1964.— P. 59—64.
376. *Christensen T.* Alger // *Systematiks Botanik / Eds by T. W. Böcher, M. Lange, T. Sørensen — Kopenhagen : Munksgaard, 1966.— Vol. 2, N 2.— P. 11—166.*
377. *Clarke A. E., Stone B. A.* Structure of the paramylon from *Euglena gracilis* // *Biochim. et biophys. acta.*— 1960.— 44, N 1.— P. 161—163.
378. *Cleary M., Percival E.* Carbohydrates of the fresh water alga *Tribonema*

- aequale. 1. Low molecular weight and polysaccharides // Brit. Phycol. J.— 1972.— 7.— P. 185—193.
379. *Cohn F.* Conspectus familiarum cryptogamarum secundum methodum naturalem dispositarum // Hedwigia.— 1872.— 11, N 2.— P. 17—20.
380. *Cohn F.* Untersuchungen über Bakterien. II // Beitr. Biol. Pflanz.— 1875.— Hf. 3.— S. 141—207.
381. *Cronquist A.* The divisions and classes of plants // Bot. Rev.— 1960.— 26.— P. 425—482.
382. *Croover R. D., Bold H. C.* Phycological studies. VIII. The taxonomy and comparative physiology of the Chlorosarcinales and certain other edaphic algae // Univ. Texas Publ.— 1969.— N 6907.— P. 1—165.
383. *Czarnecki David B.* The freshwater diatom culture collection at Loras College, Dubuque, Iowa // Notulae natur.— 1987.— N 465.— P. 1—16.
384. *Deason T. R.* The fine structure of sporogenesis in the Xanthophycean alga *Pseudobumilleriopsis pyrenoidosa* // J. Phycol.— 1971.— 7.— P. 101—107.
385. *Deason T. R.* Cell wall structure and composition as taxonomic characters in the coccoid Chlorophyceae // Ibid.— 1983.— 19.— P. 248—251.
386. *Deason T. R.* Discussin of the classis Chlamydomphyceae and Chlorophyceae and their subordinate taxa // Plant System. and Evol.— 1984.— 146, N 1—2.— P. 75—86.
387. *Deason T. R., Schnepf E.* Eine structure of *Nautococcus mammilatus mentose* cell walls // J. Phycol.— 1977.— 13, N 3.— P. 218—224.
388. *Desikachary T. V.* Cyanophyta.— New Delhi : Ind. council agric. res., 1959.— 686 p.
389. *Dillon L. S.* Ultrastructure, macromolecules and evolution.— New York: Plenum Press, 1981.— 708 p.
390. *Dobell C. C.* The structure and life-hystory of *Copromonas subtilis* nov. gen. et nov. spec. // Quart. J. Microsc. Sci.— 1908.— 52.— P. 75—120.
391. *Dodge J. D.* The fine structure of algae cells.— London ; New York : Acad. press, 1973.— 261 p.
392. *Dodge J. D.* Fine structure and phylogeny in the algae // Sci. Progr.— 1974.— 61, N 242.— P. 257—274.
393. *Domozych D. A., Stewart K. D., Mattox K. R.* The comparative aspects of cell wall chemistry in the green algae (Chlorophyta) // J. Mol. Evol.— 1980.— 15.— P. 1—12.
394. *Donat A.* Verbreitung einiger Desmidiaceum // Die pflanzenareale.— 1927/1931.— 1, N 5.— S. 58—62; 2, N 3.— S. 19—25.
395. *Dover C.* Artificial photosynthesis study for food and energy // Eng. Dig. (Can.).— 1978.— 24, N 10.— P. 38—39.
396. *Dublnsky Z., Berner T., Aaronson S.* Potential of largescale algal culture for biomass and lipid production in arid lands // Biotechnol. and Bioeng. Symp.— 1978.— N 8.— P. 51—68.
397. *Dynesius R. A., Walne P. L.* Ultrastructural and cytochemical comparisons of the euglenoid flagellates, *Phacus pleuronectes* and *Hyalophacus ocellatus* // J. Phycol.— 1974.— 10, N 1.— P. 16—17.
398. *Dynesius R. A., Walne P. L.* Ultrastructural aspects of *Phacus pleuronectes* // Ibid.— 1975.— 11, N 2.— P. 125—150.
399. *Engelmann Th. W.* Über Lichtund Farbenperzeption nieder — ster Organismen // Arch. Physiol.— 1882.— 29.— S. 387—400.
400. *Ettl H.* Zur Kenntnis der Klasse Volvophyceae // Algal. Stud.— Praga : CSAV, 1958.— S. 207—289.
401. *Ettl H.* Die Gattung *Chloromonas Gobi* emend Wille // Beih. Nova Hedw.— 1970.— 34.— 283 s.
402. *Ettl H.* Die Gattung *Chlamydomonas Ehrenberg* // Ibid.— 1976.— 49.— 1122 s.

403. *Ettl H.* Xantophyceae. 1. Teil // Süßwasserflora von Mitteleuropa.— Stuttgart; New York: Fischer, 1978.— Bd. 3.— 530 s.
404. *Ettl H.* Die Gattungen *Carteria* Diesing emend. France and Provasoliella // *Beih. Nova Hedw.*— 1979.— 60.— 226 s.
405. *Ettl H.* Grundriß der allgemeinen Algologie.— Jena: Fischer, 1980.— 549 s.
406. *Ettl H.* Die neue Klasse Chlamydoephyceae, eine natürliche Gruppe der Grünalgen (Chlorophyta) // *Plant Syst. and Evol.*— 1981.— 137, N 1—4.— S. 107—126.
407. *Ettl H.* Chlorophyta. 1. Phytomonadina // Süßwasserflora von Mitteleuropa.— Jena: Fischer, 1983.— Bd. 9.— 807 s.
408. *Ettl H.* List of strains from the Collections of autotrophic organisms of Czechoslovak Academy of Sciences at Trebon // *World Catalogue of Algae.*— 1987.— 146 p.
409. *Ettl H., Komarek J.* Was versteht man unter dem Begriff «coccales Grünalgen»? Systematische Bemerkungen zu den Grünalgen. II // *Arch. Hydrobiol. Suppl.*— 1982.— 60, N 4.— S. 345—375.
410. *Fitch R. S., Oliveira L.* Ultrastructure of aplanosporogenesis in the brackish-water alga *Vaucheria longicaudis* var *macounii* Blum (Tribophyceae) // *Bot. mar.*— 1986.— 29.— P. 105—115.
411. *Foged N.* Diatoms in human tissues. Greenland ab. 1960 A. D.— funen 1981-82 A. D. // *Nova Hedw. Z. Kryptogamenk.*— 1982 (1983).— 36, N 2—4.— P. 345—379.
412. *Fogg G. E., Stewart W. D. P., Fay P., Walsby A. E.* The blue-green algae.— London; New York: Acad. press, 1973.— 459 p.
413. *Fott B.* Sinice a řasy.— Praha: ČSAV, 1956.— 391 s.
414. *Fott B.* Algenkunde.— Jena: Fischer, 1959.— 482 s.
415. *Fott B.* Evolutionary tendencies among Algae and their position in the plant kingdom // *Preslia.*— 1965.— 37, N 1—4.— P. 117—126.
416. *Fott B.* Sinice a řasy.— Praha: ČSAV, 1967.— 518 s.
417. *Fott B.* Algenkunde. 2. Auflage.— Jena: Fischer, 1971.— 581 s.
418. *Fott B.* Chlorophyceae (Grünalgen). Ordnung: Tetrasporales // *Das Phytoplankton des Süßwassers. Systematik und Biologie.*— Stuttgart: Schweizerbart, 1972.— Teil. 6.— 210 s.
419. *Fott B., Truncova E.* List of species in the Culture Collection of Algae at the Department of Botany of Charles University // *Acta Univ. Carol. Biologica nov.*— 1964.— N 2.— P. 97—110.
420. *Frederick S. E., Gruber P. J., Tolbert N. E.* The occurrence of glycolate dehydrogenase and glycolate oxidase in green plants: an evolutionary survey // *Plant Physiol.*— 1973.— 52.— P. 318—323.
421. *Freshwater algal culture collection* // *N. Z. J. Bot.*— 1982.— 20, N 1.— P. 85—87.
422. *Friedmann E. I.* Prochlorophycota // *McGraw-Hill Synopsis and Classification of Living Organisms.*— McGraw-Hill Book Company, 1982.
423. *Fritsch F. E.* The structure and reproduction of the Algae.— Cambridge: Univ. press, 1935.— Vol. 1.— 791 p.
424. *Fritsch F. E.* Present-day classification of Algae // *Bot. Rev.*— 1944.— 10.— P. 233—277.
425. *Fritsch F. E.* Algae and Archegoniate Plants // *Ann. Bot. N. Z.*— 1945.— 9.— P. 1—29.
426. *Fritsch F. E.* The structure and reproduction of the Algae. Cambridge: Univ. press, 1945.— Vol. 2.— 939 p.
427. *Fuhs G. W.* The nuclear structures of procaryotic organisms (Bacteria and Cyanophyceae).— Wien; New York: Springer, 1969.— 186 p.— (*Protoplasmatologia Handbuch der Protoplasmaforschung; Bd 5*).
428. *Gauthier-Liévre L.* Oedogoniaceae Africanas // *Nova Hedw.*— 1964.— 7 (2/2, 3/4).— P. 153—481.

429. *Geitler L.* Cyanophyceae // Die Süßwasser-Flora Deutschlands Österreichs und der Schweiz. H. 12 / Ed. by A. Pascher.— Jena : Fischer, 1925.— 450 S.
430. *Geitler L.* Cyanophyceae.— Leipzig : Acad. Verl., (1931) 1932.— 1196 S. (L. Rabenhorst's Kryptogamen — Flora; Bd 14).
431. *Geitler L.* Schizophyta. Klasse Schizophyceae.— Berlin : Duncker Humboldt (1942) 1959.— 232 S.— (Die natürlichen Pflanzenfamilien / Eds A. Engler., K. Prantl Bd. I b).
432. *Geitler L.* Schizophyceen.— Berlin : Borntraeger, 1960.— 131 S.— (Handbuch d. Pflanzenanatomie : Bd 6; T. 1; Spec. Teil).
433. *Geitler L.* Über die angeblichen verwandtschaftlichen Beziehungen von Cyanophyceen und Rhodophyceen // Ber. Dtsch. bot. Ges.— 1965.— 78, N 3.— S. 101—105.
434. *George E. A.* The culture collection point of view // Symp. Exp. Use Algal Cult. Limnol. (Sandefjord, 1976).— Stuttgart, 1978.— P. 31—33.
435. *Gessner F., Kolbe R.* Ein Beitrag zur Kenntnis Algenflora des unteren Amazonas // Ber. Deutsch. bot. Ges.— 1934.— 52, N 2.— S. 48—56.
436. *Gessner F.* Hydrobotanica. Bd. 1.— Berlin : 1955.— 721 S.
437. *Gibbons N. E., Murray R. G.* Proposal concerning the higher taxa of bacteria // Int. J. Syst. Bacteriol.— 1978a.— 28, N 1.— P. 1—6.
438. *Gibbons N. E., Murray R. G.* Validation of Cyanobacteriales Stanier in Gibbons and Murray, 1978 as a new order of the kingdom Procaryotae Murray, 1968, and of the use of neuter plural endings for Photobacteria and Scotobacteria classes nov. Gibbons and Murray, 1978 (Request for an opinion) // Ibid.— 1978b.— 28, N 2.— P. 332—333.
439. *Gibbs S. P.* The fine structure of *Euglena gracilis* with special reference to the chloroplasts and pyrenoids // J. Ultrastruct. Res.— 1960.— 4, N 2.— P. 127—148.
440. *Gibbs S. P.* The chloroplasts of *Euglena* may have evolved from symbiotic green algae // Can. J. Bot.— 1978.— 56, N 22.— P. 2883—2889.
441. *Gillott M. A., Gibbs S. P.* The cryptomonad nucleomorph: its ultrastructure and evolutionary significance // J. Phycol.— 1980.— 16, N 4.— P. 558—568.
442. *Goldenberg S. H., Marechal L. R.* Biosynthesis of paramylon in *Euglena gracilis* // Biochim. et biophys. acta.— 1963.— 71, N 3.— P. 743—744.
443. *Goldman J. C.* Outdoor algal mass cultures. I. Applications / Water Res.— 1979.— 13, N 1.— P. 1—19.
444. *Goldman J. C.* Outdoor algal mass cultures. II. Photosynthetic yield limitations // Ibid.— N 2.— P. 119—136.
445. *Gomont M.* Monographie des Oscillariées (Nostocacées homocystées) // Ann. sci. nat. Bot. Ser. 7.— 1892.— 15.— P. 263—368; 1893.— 16.— P. 91—264.
446. *Gonzalves E.* Oedogoniales.— New Dehli, 1981.— 757 p.
447. «Green» factories may fuel the world // Des. News.— 1981.— 37, N 11.— P. 14.
448. Green power : biofuels are a growing concern // Sci. Amer.— 1983.— 249, N 6.— P. 513—514.
449. *Gudin C., Thepenier C., Thomas D., Chaumont D.* Solar and CO₂ biotechnology production of exocellular biomass by biophotoreaction of immobilized cells // Sol. World Forum Proc. Int. Sol. Energy Soc. Congr., Brighton, 23—28 Aug, 1981. Vol. 3.— Oxford e. a., 1982.— P. 2255—2259.
450. *Guillard R. R. L., Bold H. C., MacEntee F. J.* Four new unicellular chlorophycean algae from mixohaline habitats // Phycologia.— 1975.— 14, N 1.— P. 13—24.
451. *Guillard R. R. L., Lorenzen C. J.* Yellow-green algae with chlorophyllide c // J. Phycol.— 1972.— 8.— P. 10—14.

452. *Habig C., DeBusk T. A., Ryther J. H.* The effect of nitrogen content on methane production by the marine algae *Gracilaria tikvahiae* und *Ulva* sp. // *Biomass.*— 1984.— 4, N 4.— P. 239—251.
453. *Handbook of phycological methods. Culture methods and grows measurement* / Ed. by S. R. Stein.— Cambridge : Univ. Press, 1973.— 448 p.
454. *Hanisak M. D.* Recycling the residues from anaerobic digesters as a nutrient source for seaweed growth // *Bot. Mar.*— 1981.— 24, N 1.— P. 57—61.
455. *Hawksworth D. L.* *Mycologists handbook : an Introduction to the principles of taxonomy and Nomenclature in the fungi and lichenes.*— Surrey : Kew, 1974.— 231 p.
456. *Hayden W. J.* Jamaican blue-green algae collections of J. C. Strickland // *Rhodora.*— 1983.— 85, N 843.— P. 381—383.
457. *Heelis D. V., Karnick W., Phillips G. O., Davies K.* Separation and identification of the carotenoid pigments of stigmata isolated from light-grown cells of *Euglena gracilis* strain // *Arch. Microbiol.*— 1979.— 121, N 2.— P. 207—211.
458. *Heering W.* Chlorophyceae. III. Ulothrichales, Microsporales, Oedogoniales.— Jena : Fischer, 1914.— 250 S.— (Die Susswasser-Flora Deutschlands, Österreichs und der Schweiz / Ed. by A. Pascher; H. 6).
459. *Heering W.* Chlorophyceae. IV Siphonocladiales, Siphonales.— Jena : Fischer, 1921.— 103 S.— (Die Susswasser-Flora Deutschlands, Österreichs und der Schweiz / Ed. by A. Pascher; H. 7).
460. *Hegewald E.* Eine neue Unterteilung der Gattung *Scenedesmus* Meyen // *Nova Hedw.*— 1978.— 30, N 2.— S. 343—376.
461. *Hegewald E., Schnepf E.* Zur Structur und Taxonomie bestachelter Chlorellales (Micractiniaceae, Golenkiniaceae, Siderocystopsis) // *Ibid.*— 1984.— 39, N 2.— S. 297—383.
462. *Hegewald E., Schnepf E.* Zur Struktur und Taxonomie spindelförmiger Chlorellales (Chlorophyta) : *Schroederia*, *Pseudoschroederia* gen. nov. *Closteriopsis* // *Arch. Hydrobiol. Suppl.*— 1986.— 75, N 1.— S. 21—48.
463. *Herndon W.* Studies on Chlorosphaeracean algae from soil // *Amer. J. Bot.*— 1958.— 45.— P. 298—308.
464. *Heywood P.* The genus *Vacuolaria* (Raphidophyceae) // *Progress in Phycological Research.*— Amsterdam; New York : Oxford, 1983.— Vol. 2.— P. 53—86.
465. *Hibberd D. J.* Observations on the cytology and ultrastructure of *Chlorobotrys regularis* (West) Bohlin with special reference to its position in the Eustigmatophyceae // *Brit. Phycol. J.*— 1974.— 9.— P. 37—46.
466. *Hibberd D. J.* The ultrastructure and taxonomy of the Chrysophyceae and Prymnesiophyceae (Haptophyceae) : a survey with some new observations on the ultrastructure of the Chrysophyceae // *Bot. J. Linn. Soc.*— 1976.— 72.— P. 55—80.
467. *Hibberd D. J.* Possible phylogenetic value of the transitional helix in some chromophyte algal classes and some colourless protists // *Bio-Systems.*— 1978.— N 10.— P. 115—116.
468. *Hibberd D. J.* The structure and phylogenetic significance of the flagellar transition region in the chlorophyll c-containing algae // *Ibid.*— 1979.— N 11.— P. 243—261.
469. *Hibberd D. J.* Prymnesiophytes (=Haptophytes) // *Phytoflagellates* / Ed. by E. R. Cox.— New York : Elsevier / North-Holland, 1980.— P. 273—317.
470. *Hibberd D. J.* Eustigmatophytes // *Phytoflagellates.*— New York, 1980.— Vol. 2.— P. 319—334.
471. *Hibberd D. J.* Xanthophytes // *Phytoflagellates.*— New York, 1980.— Vol. 2.— P. 243—271.
472. *Hibberd D. J.* Notes on the taxonomy and nomenclature of the algal

- classes Eustigmatophyceae and Tribophyceae (synonym Xanthophyceae) // Bot. J. Linn. Soc.— 1981.— 82.— P. 93—119.
473. *Hibberd D. J.* Eustigmatophyceae: introduction and bibliography // Selected papers in phycology. II / Eds J. R. Rosovski, B. C. Parker.— U. S. A. Lawrence, Kansas: Book Division P. O. Box 368, 1982.— P. 574—583.
474. *Hibberd D. J., Leedale G. F.* Eustigmatophyceae — a new algal class with unique organization of the mobile cell // Nature (Lond.).— 1970.— 225.— P. 758—760.
475. *Hibberd D. J., Leedale G. F.* Cytology and ultrastructure of the Xanthophyceae. II. The zoospore and vegetative cell of coccoid forms with special reference to *Ophiocytium Majus Naegeli* // Brit. Phycol. J.— 1971.— 6.— P. 1—23.
476. *Hibberd D. J., Leedale G. F.* A new algal class — the Eustigmatophyceae // Taxon.— 1971.— 20.— P. 523—525.
477. *Hibberd D. J., Leedale G. F.* Observations on the cytology and ultrastructure of the new algal class, Eustigmatophyceae // Ann. Bot.— 1972.— 36.— P. 49—71.
478. *Hibberd D. J., Norris R. E.* Cytology and ultrastructure of Chlorarachnion reptons (Chlorarachniophyta divisio nova, Chlorarachniophyceae classis nova) // J. Phycol.— 1984.— 20, N 2.— P. 310—330.
479. *Hilenski L. L., Walne P. L., Synder F.* Aliphatic chains of esterified lipids in isolated eyespots of *Euglena gracilis* var. *bacillaris* // Plant Physiol.— 1976.— 57, N 1.— P. 645—646.
480. *Hill G., Machlis L.* An ultrastructural study of vegetative cell division in *Oedogonium borisianum* // J. Phycol.— 1968.— 4, N 4.— P. 261—271.
481. *Hindák F.* Studies on the chlorococcal algae (Chlorophyceae). III // Biol. pr.— 1984.— 30, N 1.— 308 p.
482. *Hindák F., Cyrus Z., Marvan P. et al.* Sladkovodné riasy.— Bratislava: SPN, 1978.— 725 p.
483. *Hindák F., Komárek J., Marvan P., Ružička J.* Kl'úč na určovanie výtrusných rastlín. I diel. Riasy.— Bratislava: SPN, 1975.— 399 p.
484. *Hindák F., Marvan P., Komárek J. et al.* Sladkovodné riasy.— Bratislava: SPN, 1978.— 725 p.
485. *Hirn K. E.* Monographie und Iconographie der Oedogoniaceen // Acta Soc. fauna et flora. fenn.— 1900.— 27, N 1.— 395 S.
486. *Hoek C., van den.* Algen, Einführung in die Phykologie.— Stuttgart: Georg Thieme, 1978.— 481 S.
487. *Hoek C., van den.* Chlorophyta: morphology and classification // The Biology of Seaweeds / Eds by C. S. Lobban, M. J. Wynne.— Oxford: Blackwell Scientific, 1981.— P. 86—132.
488. *Hoffman L. R.* Observations on the fine structure of *Oedogonium*. III. Microtubular elements of *Oedogonium cardiacum* // J. Phycol.— 1967.— 3.— P. 212—221.
489. *Hollande A.* Etude cytologique et biologique de quelques flagelles libres // Arch. zool. exp. et gén.— 1942.— 83, N 1.— P. 1—268.
490. *Hoope H. A.* Marine algae: their products and constituents // Mar. Algae Pharm. Sci.— 1982.— 2.— P. 3—48.
491. *Hopwood A. P.* Protein recovery // Effluent and Water Treat.— 1978.— 18, N 7.— P. 333—340.
492. *Huges E. O., Gorham P. R., Zehnder A.* Toxicity of unialgal culture of *Microcystis aeruginosa* // Can. J. Microbiol.— 1958.— 4.— P. 225—238.
493. *International code of botanical nomenclature: Adopted by Fourteenth Intern. botan. Congr. Berlin, July—Aug. 1987.*— Koenigstein: Koeltz sci. books, 1988.— 328 p.
494. XIth Int. Seaweed Symposium // Hydrobiologia.— 1984.— P. 116—117.

495. *Iyengar M. O. P.* Chlorophyta // *Manual of phycology* / Eds. by G. M. Smith.—Waltham (Mass.), 1951.—P. 1—35.
496. *Jeffrey C.* An introduction to plant taxonomy.—London : Churchill, 1968.—376 p.
497. *Jeffrey S. W.* The occurrence of chlorophyll c, and c₂ in algae // *J. Phycol.*—1976.—12.—P. 349—354.
498. *Jeffrey C.* Kingdoms, codes and classification // *Kew. Bull.*—1982.—37, N 3.—P. 403—416.
499. *Jeffrey S. W.* Species of Unicellular Algae Held in the CSIRO Culture Collection // *World Catalogue of Algae.*—1987.—146 p.
500. *Johnston H. W.* The green algae grade of the higher plants // *Tuatar.*—1979.—23, N 3.—P. 117—132.
501. *Kelly J. O., Floyd G. L.* The flagellar apparatus of *Entocladia viridis* motile cells, and the taxonomic position of the resurrected family Ulvellaceae (Ulvales, Chlorophyta) // *J. Phycol.*—1983.—19.—P. 153—164.
502. *Kessler E.* Physiological and biochemical contributions to the taxonomy of the genus *Chlorella* // *Arch. Microbiol.*—1978.—119.—P. 13—16.
503. *Kimura Y.* Système et phylogénie du règne végétal // *Rev. algol.*—1979.—14.—P. 285—296.
504. *Kiran E., Teksoy J., Güven K. C. et al.* Studies on seaweeds for paper production // *Bot. Mar.*—1980.—23, N 3.—P. 205—207.
505. *Kirchner O.* Schizophyceae / Eds by A. Engler, K. Prantl // *Die natürlichen Pflanzenfamilien.*—Leipzig : Engelmann, (1898) 1900. 1.—Abt. 1a.—S. 45—192.
506. *Kivic P. A., Vesik M.* Structure and function in the euglenoid eyespot apparatus : the fine structure and response to environmental changes // *Planta.*—1972.—105, N 1.—P. 1—14.
507. *Kivic P. A., Vesik M.* The structure of the eyespot apparatus in bleached strains of *Euglena gracilis* // *Cytobiologie.*—1974.—10, N 1.—P. 88—101.
508. *Klebs G.* Über flagellaten und algenähnliche Peridineen // *Verh. nat.-med. Ver. Heidelberg.*—1912.—11.—S. 369—451.
509. *Klein R. M., Cronquist A.* A consideration of the evolutionary and taxonomic significance of some biochemical, micromorphological and physiological characters in the Thallophtes // *Quart. Rev. Biol.*—1967.—42.—P. 105—296.
510. *Komarek J., Fott B.* Chlorophyceae (Grünalgen). Ordnung : Chlorococcales // *Die Binnengewässer. Das Phytoplankton des Süßwassers.*—Stuttgart : Schweizerbart Verl.-Buch.—1983.—Bd 16, Teil 7, H. 1.—1044 S.
511. *Kondratyeva N. V.* On difference of opinions of phycologists and bacteriologists concerning the nomenclature of Cyanophyta // *Arch. Protistenk.*—1982.—126, Hf. 3.—S. 247—259.
512. *Kornmann P.* Codioliophyceae, a new class of Chlorophyta // *Helgoländ. Wiss. Meeresuntersuch.*—1973.—25.—P. 1—13.
513. *Korschikov A. A.* Studies on the Chrysonionads. 1. // *Arch. Protistenk.*—1929.—67, N 2/3.—P. 253—299.
514. *Krammer K., Lange-Bertalot H.* Bacillariophyceae I Teil : Naviculaceae.—Stuttgart; New York : Gustav Fischer Verlag, 1986.—876 p.—(Subwasserflora von Mitteleuropa; Bd. 2).
515. *Kreger D. R., Meeuse B. J.* X-ray diagrams of *Euglena* — paramylon, of the acid-insoluble glucan of yeast cell walls and of laminarin // *Biochim. et biophys. acta.*—1952.—9, N 1.—P. 699.
516. *Kritchenbauer H.* Beitrag zur Kenntnis der Morphologie and Entwicklungsgeschichte der Gattungen *Euglena* und *Phacus* // *Arch. Protistenk.*—1937.—90, N 1.—S. 88—123.

517. *Kugrens P.* Octosporiella coloradoensis gen. et sp. nov., a new Tetrasporalean green alga from two Colorado Mountain lakes // *J. Phycol.*—1984.—20, N 1.—P. 88—94.
518. *Kylin H.* Über die Entwicklungsgeschichte der Florideen. // *Lunds univ. Årsskr. N. F., Avd. 2.*—1930.—26, N 6.—S. 1—104.
519. *Kylin H.* Über die Entwicklungsgeschichte der Phaeophyceen // *Ibid.*—1933.—29, N 7.—S. 1—102.
520. *Lee K. W.* Ultrastructure of *Characiochloris acuminata* Lee et Bold // *Brit. Phycol. J.*—1974.—9, N 4.—P. 393—397.
521. *Lee R. E.* Phycology.—Cambridge, 1980.—478 p.
522. *Leedale G. F.* Nuclear structure and mitosis in the Euglenineae // *Arch. Microbiol.*—1958.—32, N 1.—P. 32—64.
523. *Leedale G. F.* The evidence for a meiotic process in the Euglenineae // *Ibid.*—1962.—42, N 3.—P. 237—245.
524. *Leedale G. F.* The Euglenophyceae // *The chromosomes of the algae.*—London: Arnold, 1966.—P. 78—95.
525. *Leedale G. F.* Euglenoid flagellates.—London: Prentice—Hall, 1967.—242 p.
526. *Leedale G. F.* The nucleus in *Euglena* // *The biology of Euglena.*—New York; London: Acad. press, 1968.—P. 185—243.
527. *Lefèvre M.* Monographie des espèces d'eau douce du genre *Peridinium* // *Arch. Bot., II, Memoire.*—1928.—5.
528. *Lefort-Tran M.* The Triple Layered organization of the *Euglena* Chloroplast Envelope (Signification and Functions) // *Ber. Dtsch. bot. Ges.*—1981.—94, N 3.—P. 463—476.
529. *Lemmermann E.* Eugleninae // *Pascher's Süsw. Flora.*—Jena, 1913.—Bd. 2.—S. 115—174.
530. *Levinson H. Z.* Zur Evolution and Biosynthese der terpenoiden Pheromone und Hormone // *Naturwissenschaften.*—1972.—59, N 11.—S. 477—484.
531. *Lewin R. A.* A marine Synechocystis (Cyanophyta, Chroococcales) epizoid on ascidians // *Phycologia.*—1975.—14, N 3.—P. 153—160.
532. *Lewin R. A.* Prochlorophyta as a proposed new division of algae // *Nature.*—1976.—261, N 5562.—P. 697—698.
533. *Lewin R. A.* Prochloron, type genus of Prochlorophyta // *Phycologia.*—1977.—16, N 2.—P. 217—218.
534. *Lewin R. A.* Prochloron and the theory of symbiogenesis // *Ann. N. Y. Acad. Sci.*—1981.—361.—P. 325—329.
535. *Lewin R. A.* The Prochlorophytes // *The Procaryotes. A Handbook on habitats, isolation and identification of bacteria* / Ed. by P. Starr et al.—Berlin etc.: Springer, 1981.—P. 257—266.
536. *Lewin R. A.* The problems of Prochloron // *Ann. microbiol Ser. B.*—1983.—134, N 1.—P. 37—41.
537. *Lewin R. A.* Prochloron: A status report // *Phycologia.*—1984.—23, N 2.—P. 203—208.
538. *Lewin R. A., Withers N. W.* Extraordinary pigment composition of a prokaryotic alga // *Nature.*—1975.—256, N 5520.—P. 735—737.
539. *Lipkin Y.* Outdoor cultivation of sea vegetables // *Plant and Soil.*—1985.—89, N 1—3.—P. 159—183.
540. *Lokhorst G. M., Star W.* Pyrenoid ultrastructure in *Ulothrix* (Chlorophyceae) // *Acta Bot. Neerl.*—1980.—29.—P. 1—15.
541. *Margulis L.* Origin of eucaryotic cells.—New Haven, 1970.—349 p.
542. *Margulis L., Schwartz K. V.* Five kingdoms.—San-Francisco: Freeman, 1982.—338 p.
543. *Marvan P., Komarek J., Comas A.* Weighting and scaling of features in numerical evaluation of coccal green algae (genera of the Selenastraceae) // *Arch. Hydrobiol. Suppl.*—1985.—67, N 4.—P. 365—399.

544. *Mathew T., Chowdary Y. B. K.* Nitrogen nutrition and related enzymes of some Chlorococcalean Algae as a basis for taxonomy // Symposium on Physiology of Microorganisms / Ed. K. S. Bilgrammi.— New Delhi : Today and Tomorrow's Publishers, 1976.— P. 389—398.
545. *Mathieson A. C., Emerich P. C., Tveter-Gallagher E.* Phycocolloid ecology of underutilized economic red algae // *Hydrobiologia*.— 1984.— 116.— P. 542—546.
546. *Mattox K. R., Stewart K. D.* Cell division in the scaly green flagellate *Heteromastix angulata* and its bearing on the origin of the Chlorophyceae // *Amer. J. Bot.*— 1977.— 64.— P. 931—945.
547. *Mattox K. R., Stewart K. D.* Classification of the Green Algae: a concept based on comparative cytology // *Systematics of the Green Algae* / Eds D. E. G. Irvine, D. M. John.— London ; Tokyo : Acad. Press, 1984.— 27.— P. 29—72.
548. *Mereschkowsky C.* Über Natur und Ursprung der Chromatophoren im Pflanzenreiche // *Biol. Centralbl.*— 1905.— 25, N 18.— S. 593—604.
549. *McKerracher L., Gibbs S. P.* Cell and nucleomorph division in the alga *Cryptomonas* // *Canad. J. Bot.*— 1982.— 60, N 11.— P. 2440—2452.
550. *McLachlan J.* Macroalgae (seaweeds): industrial resources and their utilization // *Plant and Soil*.— 1985.— 89, N 1—3.— P. 137—157.
551. *Melchior H.* Abteilung Pyrrophyta // *Syllabus der Pflanzenfamilien*.— 12te.— Aufl.— Berlin, 1954.— S. 64—72.
552. *Melkonian M., Ichimaru T.* Chlorophyceae: introduced and bibliography // *Selected Papers in Phycology*. II.— 1982.— P. 747—753.
553. *Mignott J.-P.* Affinités des Euglénomonadines et des Chloromonadines Remarques sur la systématique des Euglénida // *Protistologica*.— 1967.— 3, N 1.— P. 25—60.
554. *Moestrup O.* On the fine structure of the spermatozoids of *Vaucheria sescuplicaria* and on the later stages in spermatogenesis // *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*— 1970.— 50.— P. 513—523.
555. *Moestrup O.* Algal phylogeny from the ultrastructural viewpoint // *Ist Int. Phycol. Congr. Sci. Progr. and Abstr.*— 1982.— S. 1, s. a.— P. 3.
556. *Mrozińska T.* Flora Polski. Zielenice (Chlorophyta): Edogoniowe (Oedogoniales).— Kraków : PWN, 1984.— 314 s.
557. *Mrozińska-Webb T.* Chlorophyta. IV. Oedogoniales, Edogoniowe // *Flora Slodkowodna Polski*.— Krakow : PWN, 1969.— T. 11.— 657 s.
558. *Murray G. E.* Microbial structure as an aid to microbial classification and taxonomy // *Spisy Fac. Sci. Univ. J. E. Purkyne (Brno), K.*— 1968.— 43.— P. 249—252.
559. *Norris E.* Prasinophytes // *Phytoplankton* / Ed. E. R. Cox.— New York etc. : Elsevier, 1980.— P. 85—145.
560. *Norris R. E.* Prasinophyceae : Introduction and bibliography // *Selected papers in phycology*. II.— 1982.— P. 740—746.
561. *Numerical Taxonomy* / Ed. by J. Felsensten.— Berlin etc. : Springer-Verlag, 1983.— 644 p. (NATO ASI, Ser. G.: Ecol. Sci., N 1).
562. *Oakley B. R., Santore U. J.* Cryptophyceae : Introduction and bibliography // *Selected papers in phycology*. II.— 1982.— P. 682—686.
563. *Ottmanns Fr.* Morphologie und Biologie der Algen.— 2 Aufl.— Jena : Fischer, 1922.— Bd. 2.— 459 s.
564. *Ortega M. M.* Study of the edible algae of the Valley of Mexico // *Bot. Mar.*— 1972.— 15, N 3.— P. 162—166.
565. *Oswald W. I.* Fundamental factors in stabilization pond design // *Int. J. Air Water Pollution*.— 1973.— 5.— P. 357—393.
566. *Oye P. van.* Desmidiées du district sub-Alpine de la Belgique // *Bull. Soc. roy. bot.*— 1935.— 68.— S. 59—67.
567. *Paerl H. W., Lewin R. A., Cheng L.* Variations in chlorophyll and ca-

- rotenoid pigmentation among Prochloron (Prochlorophyta) symbionts in diverse marine ascidians // *Bot. Mar.*—1984.—27, N 6.—P. 257—264.
568. *Pagni P. G. S., Walne P. L., Pagni R. M.* On the occurrence of L-carotene in isolated stigmata of *Euglena gracilis* var. *bacillaris* // *Phycologia*.—1981.—20, N 4.—P. 431—434.
569. *Pagni P. G. S., Walne P. L., Perdue S. W.* Microspectrophotometric analysis of the eyespots of *Euglena gracilis* var. *bacillaris* and *Euglena acus* (Euglenophyta) // *ASB Bull.*—1975.—22.—P. 71.
570. *Papenfuss G. F.* Proposed names for the phyla of Algae // *Bull. Torrey Bot. Club.*—1946.—73.—P. 217—218.
571. *Papenfuss G. F.* Extension of the brown algae oder Dictyosiphonales to include the Punctariales // *Ibid.*—1947.—74.—P. 398—402.
572. *Papenfuss G. F.* Phaeophyta // *Manual of Phycology* / Ed. by G. M. Smith.—Waltham, 1951.—P. 119—166.
573. *Parke M.* Electron microscope observations on scale-bearing Chrysophyceae // *Recent Advances in Botany.*—Toronto: Univ. Toronto Press.—1961.—Sect. 3.—P. 226—229.
574. *Parker B. C.* The structure and chemical composition of cell walls of three Chlorophycean algae // *Phycologia*.—1964.—4.—P. 63—74.
575. *Pascher A.* Über die Beziehungen der Cryptomonaden zu den Algen // *Ber. Deutsch. bot. Ges.*—1911.—29.—S. 193—203.
576. *Pascher A.* Über Flagellaten und Algen // *Ibid.*—1914.—32.—S. 136—160.
577. *Pascher A.* Heterocontae // *Süßwasserflora Deutschlands Österreichs und der Schweiz.*—Jena, 1925.—Bd. 11.—118 S.
578. *Pascher A.* Phaeophyta (Phaeophyceae) // *Die Süßwasser-Flora Deutschlands, Österreichs und der Schweiz.*—Jena, 1925.—Bd. 11.—S. 119—138.
579. *Pascher A.* Systematische Übersicht über die mit Flagellaten in Zusammenhangstehenden Algenreihen und Versuch einer Einreihung dieser Algenstämme in die Stämme des Pflanzenreiches // *Beih. bot. Centralbl.*—1931.—48, N 2.—S. 36—48.
580. *Pascher A.* Systematische Übersicht über die mit Flagellaten in Zusammenhangstehenden Algenreihen und Versuch einer Einreihung dieser Algenstämme in die Stämme des Pflanzenreiches // *Ibid.*—S. 317—332.
581. *Pascher A.* Heteroconten // *Kryptogamenflora von Deutschland Österreich und der Schweiz.* 2nd Ed., Bd. 1.—Leipzig: Verlagsges, 1939.—1092 S.
582. *Paul J. H., Cooksey K. E.* Asparagine metabolism and asparaginase activity in a euryhaline *Chlamydomonas* species // *Can. J. Microbiol.*—1979.—25, N 12.—P. 1443—1451.
583. *Payne J. K., Mason O. D., Stewart J. R.* Preliminary evidence of the chemical composition of thallus of *Characiosiphon rivularis* Iyengar (Chlorophyta, Characiosiphonaceae) // *J. Phycol.*—1979.—15, Suppl.—P. 24.
584. *Peciar V., Červenka M., Hindák F.* Zaklady systému a evolúcie výtrusných rastlín.—Bratislava: SPN, 1984.—588 s.
585. *Péterfi St., Ionescu Al.* Tratat de Algologie. III. Euglenophyta, Chlorophyta, Xanthophyta.—București: Acad. RSR, 1979.—376 p.
586. *Pflug H. D., Jaeschke-Boyer H.* Combined structural and chemical analysis of 3800 m. y.—old microfossils // *Nature*.—1979.—N 280.—P. 483—486.
587. *Phillipose M. T.* Chlorococcales.—New Delhi: J. C. A. R., 1967.—365 p.
588. *Pickett-Heaps J. D.* Green Algae.—Sunderland (Mass.): Sinauer Assoc., 1975.—606 p.

589. *Pickett-Heaps J. D.* Structural and phylogenetic aspects of microtubular systems in gametes and zoospores of certain green algae // *Biol. J. Linn. Soc.—Suppl.* 1, 7.—1975.—P. 37—44.
590. *Pickett-Heaps J. D.* Cell division and evolution in *Bulbochaete*. III. Sexual reproduction and evolution of the branched habit // *Cytobiologie*.—1976.—12.—P. 28—51.
591. *Pickett-Heaps J. D., Marchant H. J.* The phylogeny of the green algae: a new proposal // *Cytobios*.—1972.—6.—P. 255—264.
592. *Pirt S. J.* Extension of the limits of photosynthesis by novel solar reactors // *Rev. biol.*—1981.—74, N 1—2.—P. 27—47.
593. *Pitelka D. R.* Electron microscopic structure of Protozoa.—Oxford: Pergamon press, 1963.—P. 1—269.
594. *Prescott G. W.* Algae of the Western Great Lakes Area.—Cranbrook, 1951.—660 p.—(Cranbrook Inst. Sci. Bull., N 31).
595. *Prescott G. W.* History of Phycology // *Manual of Phycology* / Ed. G. M. Smith.—Waltham, 1951.—P. 1—11.
596. *Prescott G. W.* The Algae: A review.—Frome; London, 1969.—340 p.
597. *Pringsheim N.* Beiträge zur Morphologie und Systematik der Algen. 1. Morphologie der Oedogonien // *Jahrb. Wiss. Bot.*—1858.—1.—S. 1—81.
598. *Printz H.* Kurze allgemeine Übersicht // *Chlorophyceae (Nebst Conjugatae, Heterocontae und Charophyta)*.—Leipzig: Engelmann, 1927.—S. 1—26.—(Die naturlichen Pflanzenfamilien 2te Aufl./ A. Engler, K. Prantl; Bd. 3).
599. *Printz H.* Die Chaetophorales der Binnengewässer eine systematische Übersicht // *Hydrobiologia*.—1964.—24, N 1/3.—376 S.
600. *Progress in Phycological Research* / Ed. F. E. Round, D. J. Chapman.—Amsterdam etc.: Elsevier, 1982.—383 p.
601. *Rawitscher-Kunkel E., Machlis L.* The hormonal integration of sexual reproduction in *Oedogonium* // *Amer. J. Bot.*—1962.—49.—P. 177—183.
602. *Reed R. H., Warr S. R. C., Richardson D. L. et al.* Blue-green algae (Cyanobacteria): prospects and perspectives // *Plant and Soil*.—1985.—89, N 1—3.—P. 97—106.
603. *Richard J. T., Kern E. R., Glasgow L. A. et al.* Antiviral activity of extracts from marine algae // *Antimicrob. Agents and Chemother.*—1978.—14, N 1.—P. 24—30.
604. *Rieth A.* Xanthophyceae. 2. Teil // *Süßwasserflora Mitteleuropa*. Bd. 14.—Stuttgart; New York, 1980.—147 S.
605. *Ringo D. L.* Electron microscopy of *Astasia longa* // *J. Protozool.*—1963.—10, N 2.—P. 167—172.
606. *Rippka R., Deruelles J., Waterbury J. B. et al.* Genetic assignments strain histories and properties of pure cultures of cyanobacteria // *J. Gen. Microbiol.*—1979.—111, N 1.—P. 1—61.
607. *Roberts K. R., Slutman H. J., Stewart K. D., Mattox K. R.* Comparative cytology and taxonomy of the Ulvophyceae. II. Ulvacean characteristics of the stephanokont flagellar apparatus of *Dergesia tenuissima* // *Protoplasma*.—1980.—104.—P. 223—238.
608. *Rose A. H.* Microbial biodeterioration // *Economic microbiology*.—Vol. 6.—London etc.: Acad. Press, 1981.—P. 516.
609. *Roth L. E.* A filamentous component of Protozoan fibrillar systems // *J. Ultrastruct. Res.*—1958.—1, N 1.—P. 223—234.
610. *Round F. E.* The taxonomy of the Chlorophyta. II // *Brit. Phycol. J.*—1971.—6, N 2.—P. 235—264.
611. *Round F. E.* The Biology of the Algae.—London: Edward Arnold Publ. Ltd., 1977.—278 p.
612. *Round F. E.* The systematics of the Chlorophyta: an historical review

- leading to some modern concepts [Taxonomy of Chlorophyta III] // Systematics of the Green Algae / Eds D. E. G. Irving, D. M. John.— London etc. : Acad. Press, 1984.— P. 1—27.
613. *Sachs J.* Lehrbuch der Botanik.— 4te Aufl.— Leipzig : Engelmann, 1874.— 928 S.
614. *Sagan L.* On the origin of mitosing cells // *J. Theor. Biol.*— 1967.— 14, N 3.— P. 225—274.
615. *Santillan C.* Mass production of Spirulina // *Experientia.*— 1982.— 38, N 1.— P. 40—43.
616. *Santos M. Fátima, Mesquita J. E.* The culture collection of algae of the Department of Botany University of Coimbra // *Bol. Soc. boter.*— 1986.— 2A59.— P. 353—373.
617. *Sauze F.* Cultures d'algues et méthanisation. Place de ces techniques dans la bioconversion de l'énergie solaire // *Rev. Int. héliotechn.*— 1978.— P. 44—48.
618. *Schantz E. J., Ghararossian V. E., Schwoes N. K. et al.* The structure of the saxitoxin // *J. Amer. Chem. Soc.*— 1975.— 97.— P. 1238—1239.
619. *Scherfell A.* Kleiner Beitrag zur Phylogenie einiger Gruppen niederer Organismen // *Bot. Ztg.*— 1901.— 59, Abt. 1.— S. 143—158.
620. *Schlosser U. G.* Sammlung von Algenkulturen, Pflanzenphysiologisches Institut der Universität Göttingen (SAG). List of Strains // *Ber. Dtsch. bot. Ges.*— 1982.— 95.— S. 181—276.
621. *Schlosser U. G.* Sammlung von Algenkulturen, Pflanzenphysiologisches Institut der Universität Göttingen (SAG). List of Strains // *Ibid.*— S. 465—475.
622. *Schussnig B.* Betrachtungen über das System der niederen Pflanzen // *Verh. Zool.-bot. Ges. Wien.*— 1925.— 74 (75)— S. 196—298.
623. *Schussnig B.* Handbuch der Protophytenkunde.— Jena, 1960.— Bd. 2.— 1114 S.
624. *Schütt F.* Peridiniales // *Die natürlichen Pflanzenfamilien.*— Leipzig, 1896.— Bd. 1.— S. 1—30.
625. *Selected papers in phycology. II* / Ed. J. R. Rosowski, B. C. Parker.— Lawrence (Kan.) : Publ. Phycol. Soc. Amer., 1982.— 866 p.
626. *Senn G.* Euglenineae // *Die natürlichen Pflanzenfamilien.*— Leipzig, 1900.— Bd. II.— P. 173—185.
627. *Serieyssol K. K., Blanc P.* Preliminary attempts of transmission work using a scanning electron microscope. Applied to diatoms // *Rev. Micropalont.*— 1983.— 26, N 1.— P. 54—59.
628. *Shelef G., Moraine R., Berner T. et al.* Solar energy conversion via algal wastewater treatment and protein production // *Proc. 4th Int. Congr. Photosynth.*, 1977.— London, 1978.— P. 657—675.
629. *Shen-Miller J.* Harvesting the sun : a biological approach // *Perspect. Biol. and Med.*— 1977.— 21, N 1.— P. 77—88.
630. *Siemińska J.* Zielonice prokariotyczne (Prochlorophyta) — nowa grupa roślin // *Kosmos (PRL).*— 1984.— 33, N 1.— S. 37—41.
631. *Silva P. S.* Classification of Algae // *Physiology and biochemistry of Algae* / Ed. R. A. Lewin.— New York; London : Acad. press, 1962.— P. 1—26.
632. *Silva P. C.* Names of classes and families of living algae. // *Regnum veg.*— 1980.— 103.— P. 1—156.
633. *Silva P. C.* Thallobionta // *Synopsis and Classification of Living Organisms* / Ed. S. P. Parker.— New York : McGraw-Hill, 1982.— P. 59—164.
634. *Simon-Bichard-Bréaud J.* Formation de la crypte flagellaire et évolution de son contenu au cours de la gamétogenèse mâle chez *Bonnemaisonia hamifera* Hariot (Rhodophycée) // *C. r. Acad. Sci. Paris.*— 1972.— 274, N 12.— P. 1796—1799.

635. *Skuja H.* Versuch einer systematischen Einteilung der Bangioideen oder Protofloridae // *Acta hort. bot.*— 1939.— N 11/12.— S. 23—38.
636. *Skuja H.* Taxonomie des Phytoplanktons einiger Seen in Uppland, Schweden // *Symb. bot. upsal.*— 1948.— 9.— P. 183—238.
637. *Skuja H.* Taxonomische und biologische Studien über das Phytoplankton Schwedischen Binnengewasser // *Nova acta Regiae soc. sci.*— Upsal.— 1956.— 16, N 3.— S. 1—404.
638. *Skuja H.* Grundzüge der Algenflora und Algenvegetation der Fjeldgegenden um Abisko in Schwedisch—Lapland // *Ibid.*— 1964.— 18, N 3.— S. 1—465.
639. *Stadkovodně riasy* / F. Hindak, P. Marvan, J. Komárek et al., Ed. F. Hindak — Bratislava : Slovenské pedagogické nakladateľstvo, 1978.— 725 S.
640. *Sleigh M. A.* The biology of *Gilia* and *Flagella* // *Pure and Appl. Biol.*— 1962.— 12.— P. 1—242.
641. *Sluiman H. J.* A Cladistic Evaluation of the Lower and Higher Green Plants // *Plant Syst. and Evol.*— 1985.— 149.— P. 217—232.
642. *Sluiman H. J., Roberts K. R., Stewart K. D., Mattox K. R.* Comparative cytology and taxonomy of the Ulvophyceae. I. The zoospore of *Ulothrix zonata* (Chlorophyceae) // *J. Phycol.*— 1980.— 16.— P. 537—545.
643. *Smith G. M.* Fresh-water algae of the United States.— New York; London : McGraw-Hill, 1933.— 716 p.
644. *Smith G. M.* The fresh-water algae of the United States.— 2nd. ed.— New York : McGraw-Hill, 1950.— 719 p.
645. *Smith G. M.* Cryptogamic Botany — 2nd ed.— Vol. 1: Algae und Fungi.— New York : McGraw-Hill, 1955.— 1603 p.
646. *Sneath P. H. A., Sokal R. R.* Numerical taxonomy: The principles and practice of numerical classification.— San-Francisco : H. H. Freeman and Co., 1973.— 573 p.
647. *Sokal R. R., Sneath P. H. A.* Principles of Numerical Taxonomy.— San-Francisco : H. H. Freeman and Co., 1963.— 359 p.
648. *Stanier R. Y.* The position of Cyanobacteria in the world of phototrophs // *Carlsberg Res. Commun.*— 1977.— 42, N 2.— P. 77—98.
649. *Stanier R. Y., Siström W. R., Hansen I. A. et al.* Proposal to place nomenclature of the cyanobacteria (blue-green algae) under the rules of the International Code of Nomenclature of Bacteria // *Int. J. Syst. Bacteriol.*— 1978.— 28, N 2.— P. 335—336.
650. *Starmach K.* Metody badania planktonu.— Warszawa : PWN, 1955.— 135 s.
651. *Starmach K.* Róśliny słodkowodne, Wstęp ogólny i zarys metod badania.— Warszawa : PWN, 1963.— 271 s.— (Flora słodkowodna Polski; T. 1).
- 651a. *Starmach K.* Cyanophyta — sinice. Glaucophyta — glaucofity.— Warszawa : PWN, 1966.— 807. s.— (Flora słodkowodna Polski, t. 2).
652. *Starmach K.* Zur Taxonomie der Chroococcales // *Schweiz. Z. Hydrol.*— 1967.— 29, Fasc. 1.— S. 172—175.
653. *Starmach K.* Chrysophyta. III. Xanthophyceae — Różnowiciowe.— Warszawa : PWN, 1968.— 394 p.— (Flora słodkowodna Polski; T. 7).
654. *Starmach K.* Chlorophyta. III. Zielonice nitkowate: Ulotrichales, Ulvales, Prasiolales, Sphaeropleales, Cladophorales, Chaetophorales, Trentepohliales, Siphonales, Dichotomosiphonales.— Warszawa; Krakow : PWN, 1972.— 751 s.— (Flora słodkowodna Polski; t. 10).
655. *Starmach K.* Phaeophyta-brunantnice, Rhodophyta-krasnorosty.— Warszawa; Krakow : PWN, 1977.— 444 s.— (Flora słodkowodna Polski; t. 14).
656. *Starr R. C.* A comparative study of *Chlorococcum Meneghini* and other

- spherical zoosporeproducing genera of the Chlorococcales.— *Bloomington : Indiana Univ. Publ. Sci.*— 1955.— Vol. 20.— 111 p.
657. *Starr R. C.* Culture collection of algae // *Proc. 7th Int. Seaweed Symp.* (Sapporo, 1971).— Tokyo.— 1972.— P. 3—6.
658. *Starr R. C.* The Culture Collection of Algae at the University of Texas at Austin. Additions to the UTEX Collection SINCE 1978, New Cultures as of 03/11/85 // *J. Phycol.*— 1987.— 14 suppl.— P. 47—100.
659. *Stemann-Nielsen E.* The production of antibiotics by plankton algae and its effects upon bacterial activities in the sea // *Papers in Mar. Biol. et Oceanogr. Deep Sea Res.*, suppl.— 1955.— 3.— P. 281.
660. *Stewart K. D., Mattox K. R.* Comparative cytology evolution and classification of the green algae with some consideration of the origin of other organism with chlorophylls a and b // *Bot. Rev.*— 1975.— 41.— P. 130—135.
661. *Stewart K. D., Mattox K. R.* Structural evolution in the flagellated cells of green algae and land plants // *BioSystems.*— 1978.— 10.— P. 145—152.
662. *Stewart K. D., Mattox K. R., Floyd G. L.* Mitosis, cytokinesis, the distribution of plasmodesmata, and other characteristics in the Ulotrichales, Ulvales and Chaetophorales: phylogenetic and taxonomic considerations // *J. Phycol.*— 1973.— 9.— P. 128—141.
663. *Stewart J. K., Stewart J. R., Bold H. C.* The morphology and life history of *Characiosiphon rivularis* Iyengar (Chlorophyta: Characiosiphonaceae): A light and electron microscopic study // *Arch. Protistenk.*— 1978.— 120, N 3.— P. 312—340.
664. *Stransky H., Hager A.* Das Carotinoidmuster und die Verbreitung des lichtinduzierten Xanthophyllocyclus in verschiedenen Algenklassen. II. Xanthophyceae // *Arch. Mikrobiol.*— 1970.— 71.— S. 164—190.
665. *Stirn J.* Zbirka monokultur enocelichil alg VMRIC Piram. // *Biol. vestor.*— 1981.— 29, N 1.— P. 129—139.
666. *Strzelczyk A. B.* Paintings and Sculptures // *Economic Microbiology.*— London: etc. Acad. Press, 1981.— Vol. 8.— P. 203—234.
667. *Sulek J.* Nuclear division in *Scenedemus quadricauda* // *Arch. Hydrobiol. Suppl.*— 1975.— 46, N 3.— P. 224—258.
668. *Susswasserflora* von Mitteleuropa / A. Pascher, Herausg. H. Ettl., J. Gerloff, H. Heynig, D. Mollenhauer.— Jena: Fischer, 1978—1985.
669. *Symbiosis* / Eds. D. H. Jennings, D. L. Lee — London; New York; Melbourne, 1975.— 633 p.
670. *Systematics of the Green Algae* / Eds. D. E. G. Irvine, D. M. John.— London etc.: Acad. Press, 1984.— 449 p.
671. *Taylor F. J. R.* Autogenous theories for the origin of Eukaryotes // *Taxon.*— 1976.— 25, N 4.— P. 337—390.
672. *Terry K. L.* System design for the autotrophic production of microalgae // *Enzyme and Microb. Techn.*— 1985.— 7, N 10.— P. 474—484.
673. *The biology of blue-green algae* / Eds. N. G. Carr, B. A. Whitton.— Oxford etc.: Blackwell sci. publ., 1973.— 676 p.
674. *The biology of Cyanobacteria* / Eds. N. G. Carr, B. A. Whitton.— Oxford, London etc.: Blackwell sci. publ., 1982.— 688 p.
675. *The Genetics of Algae* / Ed. R. L. Lewin.— Oxford etc.: Blackwell publication, 1976.— 360 p.— (Bot Monographs, Vol. 12).
676. *The Water Environment. Algal Toxins and Health* / Ed. W. W. Carmichael.— New York; London: Plenum Press, 1981.— P. 491.
677. *Thepenier C., Gudin C., Thomas D.* Immobilization of *Porphyridium cruentum* in polyurethane foams for the production of polysaccharide // *Biomass.*— 1985.— 7, N 3.— P. 225—240.
678. *Thuret M. G.* Essai de classification des Nostochinées // *Ann. sci. natur. Bot. Sér. 6.*— 1875.— 1.— P. 372—382,

679. *Tiffany L. H.* North American Flora, Oedogoniales. III // Bot. Rev.—1957.—23, N 1.—P. 1—16.
680. *Tilden J. E.* Some hypotheses concerning the phylogeny of the algae // Amer. Natur.—1928.—62, N 679.—P. 137—155.
681. *Tilden J.* The algae and their life relations.—London: Minneapolis (Minn.): Univ. Minn. press, (1935) 1937.—550 p.
682. *Tratnor F. R.* Introductory Phycology.—New York: Wiley, 1978.—525.
683. *Thschermak-Woess E.* Zur Kenntnis von *Tetrasporopsis fuscescens* // Plant Syst. and Evol.—1980.—133, N 3—4.—P. 121—133.
684. *Thschermak-Woess E.* Über die Abgrenzung der Chlorosarcinales von den Chlorococcales // Ibid.—1982.—139, N 3—4.—P. 295—301.
685. *Urban Z., Kalina T.* Systém a evoluce nižších rostlin.—Praha: SPN, 1980.—416 S.
686. *Van Valen Leigh.* Phylogenies in molecular evolution: Prochloron // Nature.—1982.—298, N 5873.—P. 493—494.
687. *Vicente N.* L'aquaculture méditerranéenne // Rev. Fond. oceanogr. Ricard.—1981.—N 5.—P. 36—43.
688. *Walne P. L.* Comparative ultrastructure of eyespot in euglenoid flagellates // Contributions in phycology.—Kansas: Allen Press.—1971.—P. 107—120.
689. *Walne P. L.* Euglenoid flagellates // Phytoflagellates.—New York ets., 1980.—P. 202—212.
690. *Walne P. L., Lembi C. A.* Ultrastructural and time — lapse studies of *Trachelomonas*, *Lepocinclis* and *Euglena* with special reference to eyespots // ASB Bull.—1969.—16.—P. 71.
691. *West G. S., Fritsch F. E.* A treatise on the British Freshwater Algae.—Cambridge: Univ. Press, 1927.—534 p.
692. *West L. K., Walne P. L.* Light and electron microscope studies of the euglenoid flagellate *Trachelomonas* // ASB Bull.—1973.—20.—P. 70.
693. *Wettstein R.* Handbuch der systematischen Botanik.—Leipzig; Wien, 1901.—Bd. 1, 2.—S. 1903—1908.
694. *Whittle S. J.* The major chloroplast pigments of *Chlorobotrys regularis* (West) Bohlin (Eustigmatophyceae) and *Ophiocytium majus* Naegeli (Xanthophyceae) // Brit. Phycol. J.—1976.—11.—P. 111—114.
695. *Whittle S. J., Casselton P. J.* The chloroplast pigments of some green and yellow-green algae // Ibid.—1969.—4.—P. 55—64.
696. *Whittle S. J., Casselton P. J.* The chloroplast pigments of the algal classes Eustigmatophyceae and Xanthophyceae. I. Eustigmatophyceae // Ibid.—1975.—10.—P. 179—191.
697. *Whittle S. J., Casselton P. J.* The chloroplast pigments of the algal classes Eustigmatophyceae and Xanthophyceae. II. Xanthophyceae // Ibid.—P. 192—204.
698. *Wiel C. C. M. van de, Reymond O. L.* Ultrastructure and taxonomic position of the green alga *Dicranochaete reniformis* Hieronimus // Phycologia.—1983.—22, N 3.—P. 317—324.
699. *Wilcox H. A.* The ocean as a supplier of food and energy // Experientia.—1982.—38, N 1.—P. 31—35.
700. *Wille N.* Nachträge // Conjugate und Chlorophyceae.—Leipzig: Engelmann, 1909.—S. 1—28.—(Die natürlichen Pflanzenfamilien / A. Engler, K. Prantl; Bd. 1, Abf. 2).
701. *Wolken J. J.* *Euglena*. An experimental organism for biochemical and biophysical studies.—New Jersey, 1961.—173 p.
702. *Wolken J. J.* *Euglena*: the photoreceptor system for phototaxis // J. Protozool.—1977.—24, N 4.—P. 518—522.
703. *World Catalogue of Algae / World Data Center of Microorganisms (WDC).*—1987.—146 p.

704. *Wujek D. E.* Some observations on the fine structure of three genera in the Tetrasporaceae // *Ohio J. Sci.*— 1968.— **68**, N 3.— P. 187—191.
705. *Wujek D. E., Chambers J. E.* Microstructure of pseudocilia of *Tetraspora gelatinosa* (Vauch.) Desv. // *Trans. Kans. Acad. Sci.*— 1965.— **68**.— P. 563—565.
706. *Wujek D., Chelune P.* The taxonomic position of *Chaetopeltis* // *Brit. Phycol. J.*— 1975.— **10**, N 3.— P. 265—268.
707. *Wujek D. E., Greiz M. R.* An ultrastructural study of the pyrenoid of *Schizochlamys* (Chlorophyceae: Tetrasporales) // *Trans. Amer. Microsc. Soc.*— 1977.— **96**, N 3.— P. 398—402.
708. *Wylie Patricia A., Schlichting Harold E., Jr.* A floristic survey of corticolous subaerial algae in North Carolina // *J. E. Mitchel Sci. Soc.*— 1973.— **89**, N 3.— P. 179—183.
709. *Yamada N.* Current status and prospects for harvesting and resource management of the agarophyte in Japan // *J. Fish. Res. Board Can.*— 1976.— **33**, N 4.— P. 1024—1030.
710. *Yavornický P.* A new record of the neustonic alga *Nautococcus pyriformis* Koršikov // *Arch. Protistenk.*— 1963.— **106**.—P. 437—441.

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ ВОДОРΟΣЛЕЙ

- Acanthoica ornata* 269
Acanthosphaera 349, 440, 442
Acetabularia 478 *
 — *mediterranea* 61
Achnantheae 337 *
Achnanthes 123, 128, 161, 162, 315, 327, 328
 — *lanceolata* 337 *
 — *longipes* 164
Acontae 346
Acrochaetiaceae 380
Acrosiphonales 421
Acrosiphonia 94
Actinochloris 433
 — *sphaerica* 181 *, 435 *
Actinocyclus 327
 — *ehrenbergii* 320
Actinodesmium 439
Actinodiscales 333
Actinoptychaceae 333
Actinoptychus 327
Actinotaenium 490, 491
 — *clebei* 491
 — *rufescens* 500
 — *tesselatum* 491
Acytobionta 221
Ahnfeltia 154, 378
Agarum 114
Akanthochloris bacillifera 350 *, 351
Alaria 114
Alariaceae 403, 404
Aliscus 327
Algae 15
Amphichrysis 297
 — *compressa* 294 *, 297
Amphidinium 165, 277, 281
 — *carterae* 165
 — *klebsii* 165
 — *operculatum* 278
 — *rhynchocephalum* 165, 278, 280
Amphiprora 162
 — *paludosa* 339 *
- Amphirhiza* 296
 — *epizootica*
Amphora 321
 — *angustata* 164
 — *normanii* 329
Amscottia 133
Anabaena 148, 162, 169
 — *aequalis* 20, 21 *
 — *affinis* 162
 — *ambigua* 148
 — *azollae* 116, 233
 — *circinalis* 162
 — *flos-aquae* 162, 166, 231 *, 233, 256
 — *lemmermannii* 162, 163, 166
 — *oscillarioides* f. *turkestanica* 166
 — *scheremetievi* 162
Anabaena solicola 227 *, 256
 — *spiroides* 162
 — *variabilis* 148, 166
 — — f. *rotundospora* 20, 21 *
Anabaenaceae 256
Anabaenopsis 33
 — *arnoldii* 24 *
 — *elenkini* 30 *, 156
Anadyomenaceae 479
Anadyomene 74
 — *stellata* 75 *
Ancylonema 485, 487
 — *nordenskioldii* 113, 125
Angiospermophytina 221
Ankistrodesmoidea 443
Ankistrodesmus 145, 158, 413, 433, 439
Ankylonoton 344
Ankyra 440
 — *ancora* 444
Anomoeoneis sphaerophora 339 *
Anoxyphotobacteriae 224
Anthithamnion cruciatum 363 *
 — *plumosa* 366
Anthocerotophytina 221

* Звездочками отмечены страницы с рисунками

- Apatococcus 446
 Aphanizomenon 256
 — flos-aquae 162, 166, 232 *, 233, 256
 Aphanizomenonaceae 256
 Aphanocapsa 117
 Aphanochaetaceae 445, 458
 Aphanochaete 123, 419, 449
 — polychaete 458 *
 — vermiculoides 458 *
 Aphanothece 127, 145, 234
 — stagnina 239
 — — f. stagnina 238 *
 Apiococcus 436
 — consociatus 435 *
 Apiocystis 68, 123
 — brauniana 434 *
 Apistonema 302
 — commutatum 298
 Apodinum 282
 Apodochloris simplicissima 125
 Araphales 335
 Arndiella conchophila 464, 466 *
 Arthrocladiaceae 403
 Arthrothamniaceae 404
 Ascoglena 263, 272
 Ascophyllum 43, 116
 — nodosum 327
 Ascoseira 103
 Ascoseiraceae 405, 406
 Ascoseirales 406
 Ascoseirophycidae 103
 Asparagopsis armata 364 *
 Asperococcaceae 400
 Astasia 263, 272, 274
 — skadowskii 273 *
 Asterionella 315, 328
 — formosa 335 *
 Asterococcaceae 436
 Asterococcus 68, 125
 — superbus 409 *, 432 *
 Asterolampraceae 333
 Asteromonas 419
 — gracilis 110
 Atelodinium microsporum 274
 Atteya zachariasii 330 *, 335
 Audoinella 364 *
 Aulacodiscales 333
 Aulacodiscus kittonii var. africana 162
 Aulonorphales 337
 Aulosira fertilissima 148
 — planctonica 20, 21 *
 Axillospira vegetata 410, 411, 446 *
 Azolla 231
 Bacillaria paradoxa 313, 327, 337 *, 339
 Bacillariophyceae 326, 346
 Bacillariophycineae 326
 Bacillariophyta 16, 110, 127, 129, 159, 161 *, 183, 223, 327, 343
 Bacteria 13, 228
 Bacteriastrum 327
 Bacteriophyta 221
 Bacteriosira 162
 Balbiania 373
 — investiens 370 *
 Bambusina brebissonii 494, 498
 Bangia 34, 110, 122, 357, 369, 377
 — atropurpurea 358 *
 Bangiaceae 379
 Bangiales 379
 Bangiophyceae 86, 94, 355, 357, 362, 363, 364, 365, 369, 371, 376, 378
 Basidiadia 463
 Batrachospermaceae 380
 Batrachospermum 106, 361, 369, 370 *, 374 *, 375 *
 — moniliforme 378, 381 *
 — orhtostichum 372 *
 — vagum 378
 Beckia bella 237 *, 239
 Beckiaceae 238
 Beggiatoaceae 228
 Bennetella ceticola 327
 Berkeleya rutilans 311
 Bernardinium 281
 Bicuspidella 440
 Biddulfiaceae
 Biddulpia modiliensis 317, 322
 — rhombus 322
 Biddulphiales 333
 Binuclearia 448, 449
 Biocaea mediterranea 327
 Bitrichia 302
 Blastodinales 280, 282
 Blastodinium 123, 282
 Bidingia marginata 454 *
 Bodanella 386
 — lauterbornii 396, 397 *
 Boldiaceae 379
 Bonnemassonia hamifera 371
 Bonnemassoniaceae 380
 Boodlea 36, 74
 Boodlea sp. 434
 Boodleaceae 479
 Bornetia secundiflora 363 *
 Borodinella 445, 446
 Borodinelopsis 445
 — oleifera 446 *
 Bothrochloridaceae 348

- Botrydiaceae 353
 Botrydiales 110, 339, 353
 Botrydiophyta 339
 Botrydiopsidaceae 351
 Botrydiopsis 129, 342, 345
 — antarctica 345
 — arhiza 344, 347, 350 *, 351
 — eriensis 345, 347
 Botrydium 129, 339, 342, 343, 345,
 346, 347, 353
 — granulatum 340 *, 341
 Botryochloridaceae 351
 Botryococcales 439
 Botryococcus 411, 416, 439, 441
 — braunii 412, 424
 Brachytrichia balani 24 *
 Bracteococcus sp. 410, 411 *
 Brehmiella 67, 302
 — chrysohydra 296, 297
 Bryophyta 220, 423
 Bryophytina 221
 Bryopsidaceae 34, 98, 473
 Bryopsidales 408, 415, 419, 421,
 472, 473
 Bryopsidophyceae 423
 Bryopsis 51, 53, 74, 409 *, 415, 420,
 473
 — halimeniae 411
 — hyphoides 413
 Bulbochaete 467, 469, 471
 — rectangularis 467 *, 471
 Bumilleria 345
 — sicula 129, 352 *, 347
 Bumilleriopsis 343
 — brevis 350 *, 351

 Callithamnion 364
 — corymbosum 371 *
 Caloneis amphisaena 331 *, 337
 — obtusa 317
 Calothrix 29, 123, 128, 148
 — elenkini 20, 21 *, 258
 — Wembaerensis 33 *
 Campylodiscus 327, 337 *
 — noricus 337 *, 339
 Carteria 123, 413 *, 425
 — radiosa 409 *
 Caulerpa 37, 473, 475 *
 — prolifera 473
 Caulerpacae 34, 473
 Caulerpales 421, 473
 Celoniella 69, 300
 — palescens 298
 Centritractaceae 351
 Centritractus belonophorus 342 *,
 347
 — brunneus 341
 Centrophyceae 86, 119, 162, 304,
 307, 327, 329
 Cephaluros 424, 452
 Ceramiaceae 386
 Ceramiales 365, 368, 373, 384, 385
 Ceramium 364 *, 365
 Cerataulina bergonii 327
 Ceratium 66, 281
 — cornutum 278, 280
 — hirundinella 280
 — horridum 279
 Ceratoneis arcus 335 *
 Chadefaudiothrix minouchetii 348
 Chaetoceros 119, 162, 324, 325,
 327
 — abnormis 325
 — anastomosans 327
 — borealis 324, 328
 — compressus 325
 — concavicornis 328
 — curvisetus 323
 — danicus 323
 — decipiens 328
 — heterovalvatus 324
 — lorensianus 325, 327
 — mulleri 330 *, 335
 — paulsensii 325
 — seiranthus 325
 — subsecundus 325
 — rigidus 325
 Chaetochloris consociata 434 *
 Chaetochloridaceae 436
 Chaetomorpha 36, 461, 462, 464
 — aërea 464, 466
 — herbipolensis 464
 Chaetonema 449
 Chaetopedia 35, 339, 351
 Chaetopeltidaceae 436
 Chaetopeltis 69, 431, 433
 — orbicularis 435 *
 Chaetophoraceae 79, 452, 456
 Chaetophorales 62, 421, 447, 456
 Chaetophorineae 450, 452
 Chaetophoroideae 455, 456, 457
 Chaetosphaeridiaceae 455, 459
 Chaetisphaeridium pringsheimii 459
 Chamaesiphon 128
 — carpaticus 244 *, 248
 — curvatus 244 *, 248
 — gracilis 83
 Chamaesiphonaceae 242, 248
 Champiaceae 384
 Chantransia 122
 — chalybea 376
 — pygmaea 360 *, 370
 — sinensis 370, 381 *
 Chantransiaceae 380

- Chara 45, 408, 413 *, 417, 419, 504,
 506, 508, 509
 — canescens 509
 — strigosa 505
 — tomentosa 509
 — vulgaris 35, 110, 509
 Characeae 509
 Characiaceae 443, 444
 Characidiopcidaceae 349
 Characidiopsis ellipsoidea 349
 Characioclhoris 122, 433
 — characioides 434 *
 Characiopsidaceae 351
 Characiopsis 70
 — acuta 350 *, 351
 — anabaenae 348
 — diffugicola 348
 — microcisticola 348
 — rossica 348
 — saccata 348
 — subulata 350 *, 351
 Characiosiphonaceae 436
 Characiopsiphon 433
 — rivularis 431
 Characium 70, 123, 441, 442
 Charales 110, 220, 421
 Charophyceae 159, 161*, 184, 220,
 408, 412, 414 *, 415, 416, 419,
 420, 421, 422 *, 423, 447, 507, 509
 Charophyta 15, 16, 159, 219, 220,
 423, 503, 504, 507, 509
 Chilomonas 288
 — paramecium 287, 288
 — thiophila 287
 Chlamydomonadaceae 430
 Chlamydomonadales 77, 78, 85, 430
 Chlamydomonadineae 430, 431
 Chlamydomonadopsis lenorae 433
 Chlamydomonas 37, 43, 58, 120,
 123, 145, 158, 169, 408, 411,
 413 ', 415, 419, 420, 425, 426
 429, 430
 — aulata 77
 — braunii 85
 — chlamydogama 412
 — coccifera 85
 — gelatinosa 77
 — ignava 436
 — moewusii 419
 — nivalis 113, 125, 412, 427
 — noctigama 415
 — proboscigera 85, 95, 410, 411 *
 — reinhardtii 41, 44, 46 *, 61, 408,
 431
 Chlamydomyxa 68, 342
 — labyrinthuloides 123
 Chlamydomyxeae 423, 429
 Chlorallanthus oblongus 342*
 Chloramoeba heteromorpha 345
 Chloramoebaceae 88, 348
 Chloramoebales 333, 348
 Chlorangiella 122, 433
 — pygmaea 432 *
 Chlorangiellaceae 433, 436
 Chlorangiochaete epiphytica 123
 Chlorangiopsis 122, 433
 — epizootica 432 *
 — pyriformis 436
 Chlorarachnion 68
 — reptans 346, 347, 420
 Chlorarachniophyceae 347
 Chlorarachniophyta 202, 220, 347,
 420
 Chlorella 37, 123, 127, 143, 145,
 165, 408, 411, 415, 417, 419 *,
 439, 440, 441, 443, 444
 — neustonica 444
 — vulgaris 35 *, 50 *, 55
 Chlorellaceae 443
 Chlorellidiopsis 339
 Chlorellidium 339
 — tetrabotrys 340 *, 341
 Chlorhormidium 165
 — flaccidum 410, 411, 413, 416,
 417 ', 448, 449
 — mucosum 451
 — pseudostichococcus 451
 — subtile 451, 453 *
 Chloridella 346
 — glacialis 339, 347
 — ferruginea 341
 Chlorobionta 408
 Chlorobotrys 353
 Chlorocardion 339
 — salinarum 347
 Chlorocloster 342, 345
 — pachychlamys 345
 — solani 348
 Chlorococcales 37, 83, 133, 436
 Chlorococcaceae 442
 Chlorococcales 37, 83, 110, 124,
 133, 419, 421, 436, 442, 447
 Chlorococcum 123, 125, 127, 165*,
 411, 412, 441, 443, 444
 — humicola 129
 — infusionum 437
 — sp. 418 *, 419 ', 440
 Chlorocloster 341, 345
 — pachychlamis 345
 — solani 348
 Chlorogloeaceae 241
 Chlorogloea sarcinoides 240 *, 241
 Chlorogonium 429
 Chlorokybales 447

- Chloromeson agile 345 *
 Chloromonadineae 288
 Chloromonadophyceae 219, 288
 Chloromonadophyta 15, 219, 221
 Chloromonadophytina 288
 Chloromonas infirma 426 *, 431
 — reticulata 426 *, 431
 Chloropedia 339, 351
 Chloropediaceae 351
 Chlorophyceae 414 *, 421, 422 *, 423,
 424, 429, 436, 447, 450
 Chlorophycophyta 65, 408, 421
 Chlorophycophytina 421
 Chlorophysema 433
 — inertis 436 *
 Chlorophyta 15, 16, 34, 110, 127,
 161 *, 219, 220, 346, 408, 420,
 421, 423, 447, 463, 471, 482
 Chlorophytina 221
 Chlorosarcina 445
 — longispinosa 446 *
 Chlorosarcinaceae 445, 447
 Chlorosarcinales 421, 443, 445, 466 *,
 447
 Chlorosarcinineae 445, 447
 Chlorosarcinoideae 443, 445, 447
 Chlorosarcinopsis 445, 446
 — dissociata 447
 — minor 445
 Chloroschizophyceae 219
 Chlorosphaeraceae 445, 447
 Chlorosphaerales 445, 447
 Chlorosphaeropsis 446
 Chlorothecium gladius 342 *
 Chlorothyllum cataractarum 451
 — mammiforme 451
 Choanoflagellata 326
 Chondrus 144, 154, 359 *
 Chorda filum 399 *
 Chordariaceae 100
 Chordariales 72, 94, 99, 100, 386,
 396, 397, 398, 399, 404
 Choreocolaceae 383
 Chromophycophyta 170, 346, 393
 Chromophyta 219, 346
 Chromulina 120, 293, 300, 301
 — echinocystis 298
 — elegans 293
 — minima 123, 294 *, 300
 — pascheri 296
 — rosanoffii 123, 294 *, 300
 — urospora 297
 Chroococcales 106, 237
 Chroococcophyceae 230, 233
 Chroodactylon 354, 362
 — wolleanum 356 *
 Chroomonas 283, 288
 — caudata 288
 — nordstedtii 286 *
 Chrootheca 127, 357, 362
 — mobilis 356 *
 Chrysamoeba 296, 300, 302
 — radians
 — tenera 295 *, 297
 Chrysapion rhiophylos 298, 300
 Chrysapsis 301
 Chrysarachnion 68, 300
 — insidians 297
 Chrysidales 302
 Chrisidiastrum 68
 Chrysobionta 346
 Chrysocapsaceae 302
 Chrysocapsales 300, 302
 Chrysocapsineae 299
 Chrysochromulina 293, 296, 303
 — apheles 46 *, 51, 52 *
 Chrysococcus 293, 301
 — punctiformis 293
 — triporus 294 *
 Chrysocrinis 296, 298
 — hudra 293
 Chrysodendron 66
 Chrysoglena 301
 — verrucosa 297
 Chrysomeris 298
 Chrysomonadales 300, 301
 Chrysomonadaceae 299
 Chrysomonadineae 299
 Chrysomonadophyceae 77
 Chrysonesop 302
 Chrysophyceae 65, 219, 292, 326, 346
 Chrysophycineae 326
 Chrysophycophyta 292
 Chrysophyta 16, 113, 159, 221, 223,
 292, 299, 300, 326, 343, 344, 346,
 393, 394
 Chrysopodinophyceae 299
 Chrysopyxis 302
 — urna 295 *
 Chryso-sphaera 302
 Chryso-sphaerales 300, 302
 Chryso-sphaerella 66
 Chryso-sphaerineae 299
 Chryso-stephanosphaera 66, 67, 302
 — globulifera 298
 Chrysotrichales 300
 Chrysotrichineae 299
 Chytridiochloris viridis 350 *, 351
 Chytridiomycota 221
 Cladocephalus 37
 Cladomona 302
 Cladophora 34, 74, 83, 116, 122,
 125, 132, 157, 411, 412, 415, 419,
 460, 461, 462, 464

- egagropila 455
- crispata 464, 465 *
- glomerata 464, 465 *
- fracta 464, 465 *
- siwachensis 464, 465 *
- Cladophoraceae 79, 94, 464
- Cladophorales 406, 421, 455, 460 *, 461, 463—466
- Cladophorella 463
- Cladophoropsis fasciculatus 115
- Clastidium setigerum 242 *
- Closteriaceae 502
- Closterium 36, 61, 125, 411, 415, 482, 492, 496, 497, 501
- abruptum 498
- acerosum 110, 502
- cornutum 493
- costatum 500
- dianae 495, 498, 500
- ehrenbergii 500, 502
- leibleinii 110, 502
- litorale 415
- moniliferum 499
- navicula 498
- rostratum 493, 494
- venus 493
- Coccolithales 140, 141, 159, 161 *, 300, 301
- Coccolithophoreae 29⁹
- Coccolithophoridae 109
- Coccolithophoridophycidae 119
- Coccomonas 425
- Coccomyxaceae 447
- Cocconeis 123, 327, 328
- Cochlodinium 281
- Codiaceae 34, 98, 473
- Codiae 473
- Codiales 473
- Codium 74, 98, 420, 473, 476 *
- petrocelidus 115
- ritteri 115, 473, 476 *
- Codiolophyceae 423
- Codiolum 423
- Coelastrum 439, 145, 166, 439
- microporum 166
- Coelosphaeriaceae 239
- Coelosphaerium kuetzingianum 166 239¹
- Coenobiodiscus muriformis 315
- Coenochloris 439, 444
- — pyrenoidosa 437
- Coenococcus 439, 444
- polycoccus 440
- Coenocystis 439, 444
- Colacium 77, 268, 271, 272
- libellae 270
- Coleochaetaceae 449, 455, 459
- Coleochaetales 421
- Coleochaete 45, 61, 71, 415, 416, 419, 420, 424
- divergens 459 *
- nitellarum 451
- orbicularis 448, 459 *
- pulvinata 123, 451
- scutata 448
- Collodictyon triciliatum 426 *
- Compsopogon 357, 377
- chalybeus 360 *
- Compsopogonaceae 379
- Compsopogonales 379
- Confervales 339, 351
- Conjugatophyceae 84, 85, 95, 339, 419, 421, 423, 484, 487, 501
- Corallina 362, 382 *
- mediterranea 371 *
- Coralliaceae 83, 84, 141, 362, 371, 373, 388
- Coreton 119
- inerme 328
- Cormophyta 13
- Corynophleaceae 398
- Coscinodiscales 329
- Coscinodiscus 308
- jonesianus 323
- Cosmarium 125, 157, 412, 415, 492, 501, 502
- askenasyi 501
- bioculatum 494
- conspersum 502
- contractum var. ellipsoideum 498
- depressum 498
- margaritatum 502
- obsoletum 501
- ochtoides 501
- praegrande 495
- pseudoconnatum 499, 501
- pseudopyramidatum 501
- quadratum 498
- ruttneri 499
- tinctum var. intermedium 498
- turgidum 499
- Cosmoastrum 134
- Cosmocladium 497
- saxonicum 495
- Craspedophycineae 326
- Crucigeniella 444
- Cruoria pellita 370, 371 *
- Cruoriaceae 384
- Cryptaulax 288
- acroporus 284 *
- thiophila 287
- Cryptella 283, 288
- Cryptochrysidaceae 287, 288
- Cryptochrysis 282, 288

- commutata 284 *
- pochmannii 284
- polychrysis 286 *
- Cryptoglena 272
- Cryptomonadaceae 287, 288
- Cryptomonadales 287, 288
- Cryptomonas 283, 288
 - caudata 288
 - compressa 288
 - cryophila 39
 - curvata 288
 - cylindrica 287
 - erosa 286 *, 287
 - frigoris 287
 - obovata 287
 - ovata 283, 286 † 288
 - phaceolus 287
 - platyuris 287
 - reflexa 288
 - rufescens 288
 - salina 287
 - stigmatica 287
- Cryptonemiaceae 383
- Cryptonemiales 363, 382, 383
- Cryptophyceae 219, 279, 283, 287, 288
- Cryptophycineae 270
- Cryptophycophyta 283
- Cryptophyta 16, 219, 221, 283, 287, 303
- Cutleria 101
 - adpressa 101
 - mutifida 402 *
- Cutleriaceae 402
- Cutleriales 101, 400, 402
- Cyanidiaceae 378
- Cyanobacteriales 225
- Cyanobionta 224
- Cyanomonas 283, 288
- Cyanophanaceae 248
- Cyanophanon minus 248 †
- Cyanophora 283, 288
 - paradoxa 117, 123, 285
- Cyanophyceae 225
- Cyanophyta 15, 17, 18, 31, 32, 91, 110, 127, 161*, 219, 221, 224—226, 229, 230, 233
- Cyanoschizophyceae 219
- Cyathomonadaceae 287, 288
- Cyathomonas 65, 288
 - truncata 284 *
- Cyclidtopsis 262, 272
 - acus 38 *, 273 †
- Cyclonexis 66
- Cyclosporaceae 393
- Cyclosporophyceae 94, 95, 103, 392, 393, 405
- Cyclotella conita 328
 - meneginiana 323, 324, 331 †, 333 *
 - ocellata 333 *
- Cylindrocapsa 449
 - conferta 453 *
- Cylindrocapsaceae 449, 452, 453
- Cylindrocapsales 97
- Cylindrocapsopsis 97
- Cylindrocystis 487
 - brebissonii 487
- Cylindrospermum 148
 - majus 20, 21 *, 23 †, 256
 - michailovskoense 148
- Cylindrotheca gracilis 337
 - fusiformis 317
- Cymatopleura solea 331 †
- Cymbella 327, 328
 - aspera 317
 - caespitosa 317
 - cesatii 317
 - lacustris 327
 - prostrata 327, 333 *, 337
 - ventricosa 327
- Cystoclonium purpureum 364 *, 367 *
- Cystodinium 282
 - steinii 275 †
- Cystoseira barbata 137, 138, 407
- Cystoseiraceae 391, 406
- Dactiliosolen mediterraneus 327
- Dangeardinella 66, 427, 429
- Dangeardinellaceae 431
- Dasyceae 386
- Dasycladaceae 34, 412, 413, 479
- Dasycladales 421, 472, 473
- Dasycladus 473, 475
- Delesseria 114
 - sanguinea 359 *
- Delesseriaceae 357, 386
- Denticula elegans 333 *
- Derbesia 41, 98, 114, 414, 473
 - neglecta 474 *
- Derbesiaceae 34, 414, 473
- Derbesiales 473
- Derepyrixis 96, 408, 442
- Dermocarpa prasina 247 *, 248
- Dermocarpaceae 248
- Dermocarpales 248
- Desmatriactum 408, 442
- Desmarestiaceae 403, 502
- Desmarestiales 403
- Desmidiiales 85, 108, 110, 113, 132—135, 136, 183, 184, 408, 411, 419, 421, 482, 484, 490, 491, 493, 496—502
- Desmidium 498
 - cylindricum 499

- pseudostreptonema 498
 Desmocabulum aptogonum 494, 495
 Desmocapsa 281
 Desmocapsales 279, 281
 Desmococcus 165
 — vulgaris 457 *
 Desmocontae 279
 Desmomastigales 279, 280
 Desmomastix 280
 Desmophyceae 279, 280
 Detonula confervaceae 325
 Diatoma 122, 157, 315
 — elongatum 317
 — vulgare 313
 Diatomeae 326
 Diatomophyceae 219
 Diatomophyta 221
 Dicellula geminata 438
 Dichotomosiphonaceae 34, 473
 Dichotomosiphon 473
 — tuberosus 473, 477 *
 Dicranochaete 433
 — reniformis 434 *
 Dictyochaetales 65, 300, 301
 Dictyochlorelloideae 443
 Dictyochloris 441
 Dictyosiphonaceae 400
 Dictyosiphonales 100, 398
 Dictyosphaeria 74
 Dictyosphaerium 74, 416, 442
 — tetrachotomum 124 *, 437
 Dictyotaceae 401
 Didymochrisis 296
 — paradoxa 296
 Didymosphaeria geminata 337
 Dilseaceae 383
 Dinamoebidiales 280, 282
 Dinamoebidium varians 282
 Dinematomonas 274
 Dinobryon 58 *, 66, 293, 300, 301
 — borgei 298
 Dinococcales 282
 Dinococcus 282
 Dinoclonium 282
 Dinophyceae 119, 219, 274, 280, 281
 Dinophycineae 270
 Dinophysidiales 279, 281
 Dinophysis 119, 281
 — acuminata 281
 Dinophyta 15, 16, 53, 65, 159, 162, 183, 184, 219, 223, 274
 Dinotrichales 280, 282
 Dinotrix 282
 Dioxys biverruca 350 *, 351
 Diplochlois decussata 340 *, 341
 Diploneis elliptica 337
 Diplosphaera 165
 Diplostauron angulosa 426 *
 Dispora 125
 Disporoideae 443
 Distigma 263, 272
 Distigmopsis 272
 Diraphales 337
 Docidium 490
 — baculum 493
 Draparnaldia 61, 62, 79, 132, 412, 448, 507
 — glomerata 451, 456 *
 — plumosa 451
 Draparnaldiella 419, 424, 448
 Draparnaldiopsis 448, 507
 — intermedia 456 *
 Ducelliera chodatii 340 *, 341
 Dumontia 114
 — incrassata 72
 Dumontiaceae 383
 Dunaliella 133, 145, 153, 155, 413, 416, 419, 425, 429, 442
 — bioculata 42 *
 — carpatica 410, 411 *
 — pseudosalina 412
 — salina 84, 95, 110, 112, 162, 412, 427
 — viridis var. palmelloides 436
 Dunaliellaceae 430
 Durvilleaceae 406
 Durvilleales 104, 406
 Ecballocystoideae 437
 Echinospaeridium 439
 Eclonia stolonifera 82
 Ectocarpaceae 396, 398
 Ectocarpales 94, 92, 100, 386, 391, 396, 397
 Ectocarpus 91, 386, 389
 — draparnaldiopsis 99
 — fasciculoides 99
 Elachistaceae 398
 Elachistes fucicola 100
 Eleuteropyrix fulva 293
 — oblonga 300
 Ellipsoidium 347
 — perminimum var. cryophila 347
 — simplex 347
 Emergosphaera asuperficialis 444
 Endoclonium chroolepiforme 451
 Endonema moniliforme 248 *, 249
 Endonemataceae 249
 Endonematales 249
 Enteromorpha 97, 110, 122, 144, 420, 448, 450
 — intestinalis 451, 454 *
 — pilifera 409 *

- Entocladia gracilis 451
 — viridis 451, 457 *
 Entocladaceae 383
 Entonema 100
 Entophysalidaceae 241
 Entophysalidales 241
 Entophusalis samoensis 241 *
 Entosiphon 263, 274
 Epibolium dermaticola 448
 — polysporum 457 *
 Epichrysis nitellae 297
 — paludosa 295 *
 Epicystis peridinearum 300
 Epithemia 321
 Epithemiaceae 307, 337
 Eremosphaera 70, 125
 Erythrocladia 357
 Erythropeltidaceae 379
 Erythrotrichia 357, 369, 379
 — carnea 358 *
 Euastropsis 441
 Euastrum 134, 135, 492
 — ansatum 502
 — crassum f. scrobiculatum 495
 — oblongum 493
 — sinuosum var. aboense 492
 — validum 492
 Eucapsis 233
 — alpina 235 *, 239
 Eucaryota 13, 15, 50, 220, 221, 229
 Eucocconeis flexella 337 †
 Eucheuma 144
 Euchlorophyceae 219, 424
 Eudesme virescens 100
 Eudorina 429
 — unicocca 419
 Euglena 58 *, 65, 120, 263, 272
 — geniculata 273 *
 — haematoides 265
 — sanguinea 265
 — spirogyra 264 *, 266 *
 — — var. fusca 262 *
 Euglenaceae 272
 Euglenales 271, 272
 Euglenophyceae 65, 219, 271, 272, 279
 Euglenophyta 16, 113, 124, 159, 161 *, 219, 221, 261, 271, 420
 Euglenomorpha 274
 Euglenomorphales 271, 274
 Euglenopsis 272
 Eumycota 221
 Eunotia arcus 337 *
 Eusiphonales 473
 Eusphaerella 66
 Eustigmatales 353
 Eustigmatophyceae 219, 326, 342, 343 *, 344, 346, 347, 353
 Eustigmatophyta 220, 346, 353
 Eustigmatos 353
 Eutreptia 263, 272
 — lanovii 273 *
 Eutreptiaceae 272
 Eutreptiella 263, 272
 — pascheri 162
 Excentrochloris 342
 Exuviaella 281
 Falkenbergia hillebrandii 368 *
 Fischerellopsis harrisii 227
 Flintiella 357
 — sanguinaria 55, 60 *, 61
 Florideophyceae 82, 83, 86, 87, 95, 363—365, 367—369, 371, 376, 377, 379
 Follicularia 357
 Fragilaria 162, 315
 — capucina 335 *
 Fragulariaceae 335
 Fridea torrenticola 451
 Frittschiella 58, 415
 — tuberosa 71, 409 *
 Frustulia 128
 — rhomboides 337
 Fucaceae 387, 391, 406
 Fucales 103, 104, 114, 116, 131, 388, 406, 407
 Fucophycideae 103, 104
 Fucus 121, 344, 386
 — vermiculoides 393 *
 Fungi 13
 Furcellaria 114
 — fascigiata 362 *
 Furcellariaceae 362
 Gasteroclonium clavatum 367 *
 Gelidiaceae 380
 Gelidiales 380
 Gelidium 144, 154, 362, 372, 378
 Geminella 448
 Genicularia brebissonii 489
 — spirotaenia 489
 Geiosiphonaceae 383
 Geochrysis 302
 Gigartinaceae 384
 Gigartinales 105, 363, 382, 383
 Glaucocystis 36, 70, 116
 — nostochinearum 123, 412, 424
 Glaucophyceae 219
 Glenodiniopsis 281
 Glenodinium 40 * 58 *, 281
 — berolinense 280
 — pygmaeum 280
 — steinii 275 *

- Gloeobacter violaceus* 25
 Gloeobotrydaceae 341, 351
Gloeocapsa magna 234 *, 239
 Gloeocapsaceae 239
Gloeocapsithos 141
Gloeocapsomorpha 141
Gloeochaete 69
 — *wittrockiana* 412, 433, 434 *
 Gloeococcaceae 436
Gloeochloris planctonica 345, 347
Gloeococcus 68, 431, 433, 436
Gloeodendron 431
 — *ramosa* 432 *
 Gleodinales 280, 282
Gleodiniopsis 282
Gleodinium 282
Gleomonas 425
Gloeophyllum fimbriatum 432 *
 Gloeopodiaceae 351
Gloeoskene turfosa 342
Gleothece 128, 145, 234
 — *rupestris* 234 *, 239
Gloeotila 448, 449
 — *spiralis* 453 *
Gloeotiichia echinulata 166
 — *pisum* 166
Golenkinia 439, 440, 442, 444
 Golenkiniaceae 442
Golenkiniopsis 125, 442, 444
 — *solitaria* 438
Gomontia codioliifera 450
 — *holdenii* 450
 — *perforans* 450
Gomontiella 22
 — *marthae* 19 *
Gomphonema 123, 327, 328
 — *olivaceum* 333 *, 337
 — *tergestium* 331 *, 337
Gomphosphaeria aponina 239
 — — *cordiformis* 236 *
 Gomphosphaeriaceae 284, 239
Gonatozygales 85, 421, 482, 484, 488
Gonatozygon 488
 — *kinahanii* 489
 — *monotaenium* 489
Gongrosira depauperata 451
 — *incrustans* 451
 — *schmidle* 451, 457 *
Goniaulax 66
Goniochloris mutica 347
Goniosporium ovatum 91 *
 — *semen* 289, 290
 Goniotrichaceae 379, 384
Goniotrichum 357, 362
 — *elegans* 356*
Gonium 66, 427, 429
 — *pectorale* 428 *, 431
Gonyaulax 66, 119, 162, 165, 277
 — *acatenella* 165
 — *acatenella* 165
 — *monilata* 165
 — *tamarensis* 165
Gracilaria 144, 153, 154, 371 *, 378
 — *dura* 366 *
 — *verrucosa* 35 *
Granulocystopsis coronata 438
 — *pseudocoronata* 437
Gymnocystidium 282
 Gymnodinmaceae 281
 Gymnodinales 280, 281
Gymnodinium 40, 123, 162, 165, 281
 — *aeruginosum* 275 *
 — *brebe* 165
 — *helveticum* 280
 — *fuscum* 275 *
 — *macronucleum* 280
 — *veneficum* 165
 Gymnospermophytina 221
Gyrodinium 281
 — *pascheri* 280
Gyropaigne 272
 — *kosmos* 124 *
 — *intermedia* 273 *
Gyrosigma 122, 327, 328, 337

 Haematococcaceae 420, 430
Haematococcus 408, 411, 413, 414, 425, 429
 — *pluvialis* 162
Halimeda 37, 141, 473
 Halicistidaceae 473
Halicistis 98, 420, 473
 — *ovalis* 474 *
Hantzschia 127
 — *amphioxys* 328
Hapalosphion fontinalis 150, 251 *, 252 *, 253 *, 258
 — — *f. tenuissima* 166
Haplodinium 280
 Haptophyceae 51, 219, 299, 326
 Haptophyta 220
Hegnera 274
Heleochloris 125
 — *pallida* 124 *
Heleococcus mucicolum 123
Heliaktis conradiana 300
Heliopsis 68, 300,
Heterococcus 339
Heleochloris 440
Heleochrysis eradlans 293
 Helminthocladiaceae 280
Helminthogloea ramosa 340 *, 341
Hemidinium 277

- Heribaudiella fluviatilis* 396, 397 *
Heterocapsales 349
Heterocapsineae 349
Heterocapsophyceae 349
Heterocapsophycidae 349
Heterocontae 346
Heterococcales 349
Heterococcineae 349
Heterococcophyceae 349
Heterococcophycidae 349
Heterococcus 339, 340 *, 341, 345, 351
— *chodatii* 352
— *gemmatus* 344
Heterocontae 326, 339
Heteroconthophyta 346
Heterochloridales 348
Heterochloris 343 *
Heterochlorophyceae 348
Heterochlorophycidae 348
Heterochrysophyceae 299, 300, 301
Heterodendraceae 351
Heterodendron 351
— *squarrosum* 340 *, 341
Heterogenerate 393
Heterogloea endochloris 345
— *minor* 342, 349
Heterogloaeales 339, 349
Heterogloeeaceae 349
Heteronema 263, 274
Heterorhizidinae 349
Heteropedia 351
— *polychloris* 344, 352 *
Heteropediaceae 351
Heterosigma akashiwa 46 *
Heterosiphonales 353
Heterosiphonineae 353
Heterosiphonaceae 353
Heterosiphonophycidae 353
Heterosphaerineae 349
Heterotrichales 351
Heterotrichineae 351
Heterotrichophyceae 81, 351
Heterotrichophycidae 351
Heterothrix 351
— *exilis* 347
— *bristoliana* 347, 352 *
Hildenbrandtia 122
— *rivularis* 369, 377, 378
Hildenbrandtiaceae 371, 383
Himantaliaceae 406
Histoneis 281
Holopedia geminata 237 *, 238
Holopediaceae 238
Hormidiopsis
Hormidium montanum 152
Hormogoneae 249
Hormogoniophyceae 230, 249
Hormosiraceae 406
Homotila 411
Hyaliella 412
Hyalobrachion 412
Hyalobrion 293
— *ramosum* 293
Hyalocharacium 439
Hyalodiscus scoticus 164
Hyalogonium 412
Hyalocardium printzii 412
Hyaloraphidium 439
Hyalosene 290, 292
Hyalotheca dissiliens 499
— *mucosa* 498
Hydrodictyaceae 442
Hydrodictyon 158, 408, 415, 416, 439, 440—442
— *reticulatum* 440
— *utriculatum* 79
Hydruraceae 302
Hydrurus 69, 122, 123, 298, 300, 302
— *foetidus* 298
Hyella 226
— *caespitosa* 106, 243, 246
Hymenomonas 293, 297, 301
Hypnodinium 282
Hypnomonas 125
— *chlorococcoides* 435 *

Ichtyocerus 133
Ichtiodium 123
Isochrysidales 300, 302
Isochrysis 145, 302
Isochrysophyceae 299, 300, 302
Isocontae 346
Isogenerate 393
Isthmochloron lobulatum 350 *, 351
Jenningia 274
Johannesbaptistia pellucida 241 *

Kallimeniaceae 383
Katablepharidaceae 287, 288
Katablepharis 288
— *hyalurum* 284 *
— *ovalis* 287
Katodinium 277, 281
Kentrosphaera 444
Kephyrion 298, 301
— *ovum* 294 *
Khawkiea 272
Kirchneriella 145, 413, 415, 440, 441
— *lunaris* 52
Klebsormidiales 421
Klebsormidium 45, 62
Koinopodium 300
Koliella 313, 451

- helvetica 453 *
- Korschikoviella 122, 439, 440
- limnetica 442
- Kremastochloris 120 *, 431
- Kremastochloris — pundens 120 *
- Kylinia floridulum 364 *
- rhipidandra 364 *
- Kyliniella 354
- latvica 360 *

- Lagerheimia 145, 439, 444
- marssonii 438
- Lagyniaceae 302
- Lagynion 302
- ampullaceum 295 *
- scherffelii 300
- Laminaria 44, 102, 114, 115, 116, 121, 122, 144, 386, 388, 390, 391, 396
- clauunii 400 *
- digitata 404 *
- japonica 94
- saccharina 396, 404 *
- sinclarina 404 *
- Laminariaceae 387, 404
- Laminariales 102, 107, 388, 391, 395, 403, 404, 405
- Lauderia 327
- annulata 317
- Laurensia 362
- Lemanea 106, 122, 361 *, 369, 373
- annulata 378
- catenata 372 *
- grandis 372 *
- fluviatilis 378
- milosa 372 *
- nodosa 370, 381 *
- torulosa 378
- Lemaneaceae 380
- Lepidophytina 221
- Lepochromulina calyx 293, 300
- Lepocinclis 263, 272
- globula 273 *, 317
- Leptocylindrus 327
- danicus 317
- Leptosira mediana 457 *
- Leptosiroidea 435, 457
- Lessonia 114, 405
- Lessoniaceae 404
- Leucochrysis 67, 302
- Licmophora 315, 327
- ehrenbergii 164
- Lithodermataceae 396, 398
- Lithodesmium undulatum 321, 324
- Lithothamnion 98, 362, 382
- Lobococcus macronucleatus 44, 410, 411
- Lobomonas stellata 426 *

- Loxophyceae 421, 429, 430
- Lyngbya 122, 123
- aestuarii 20, 21 *, 256
- contorta 18 *, 256
- majuscula 33 *, 166, 256

- Macrocystis 114, 131, 144, 386, 396, 403, 405
- pyrifer 153, 396
- Malleodendraceae 349
- Malleodendron 341
- Mailomonas 293, 296, 297, 299, 300, 301
- acaroides 293, 294 *
- akrokomos 293
- allorgei 299
- cudata 296
- clavata 293, 299
- cylindraceae 293
- denticulata 297
- insignis 293
- mesolepis var. spinosa 297
- producta 294 *
- robusta 293
- Marcocochloris 125
- Marsupiogaster 274
- Mastogloia 303, 327
- smithii 337 *
- Mastigocladus laminosus 114, 251 *
- Mattoxet 45
- Melosira 157, 315
- islandica 328
- italica 317
- moniliformis 164, 320
- varians 317, 320, 321, 322, 333 *
- Menodiaceae 272
- Menodium 272
- tortuosum 124 *
- Meridion 315,
- circulare 335 *
- Merismogloea 341
- Merismopedia 233
- tenuissima 235 *, 239
- Merismopediaceae 239
- Mezotrichia 290, 292
- Mesocaryota 53
- bacillata 291 *
- Mesostigma 425
- Mesotaenium 128, 485, 487
- endlicherianum 113, 487
- macrococcum 487
- mirificum 487
- nivale 113
- Mesotaeniales 85, 421, 482, 484, 485, 487
- Metapolytoma bacteriferum 433
- Metazoa 221

- Micractiniaceae 442
 Micractinium 439, 442, 444
 — pusillum 124
 Micrasterias 36, 133, 134, 135, 492, 499
 — rotata 498, 502
 — thomasiana 411
 Microchaete tenera f. minor 20, 21 *
 Microcoleus 122, 129
 — tenerrimus 227 *, 256
 Microcystidaceae 239
 Microcystis 145, 233
 — aeruginosa 126, 162, 166, 233
 — f. aeruginosa 230 *, 239
 — farloviana 166
 — wesenbergii 28 *, 31 *, 162, 166, 238 *, 239
 Microdictyon sp. 484
 Microglena 293, 297, 299, 301
 — ovum 297
 — punctifera 293
 Micromonadophyceae 423, 429
 Micromonas 413 *, 425,
 — pusilla 408
 Microspora 62, 125, 408
 — willeana 418 *, 419
 Microsporales 62
 Microthamniaceae 455, 459
 Microthamnion 351, 448, 449
 — kuetzingianum 352 *, 451
 — strictissimum 458 *
 Mischoceceae 351
 Mischocecales 339, 349,
 Mischocecus 341, 343, 349
 — confervicola 340 *, 341, 347
 Monadodendron 66
 Monallantus 347
 Monera 13
 Monochrysis 145
 — aphanaster 297, 298
 Monodopsis 353
 Monodus 345—347
 — pyreniger 345
 — subglobosa 347
 Monomastigaceae 290, 292
 Monomastix 290, 292
 — minuta 290
 — opisthostigma 290
 Monoraphales 335
 Monoraphidium 439, 440
 — mirabile 413
 Monostroma 144, 420, 440, 448, 450
 — bullosum 458 *
 — grevillei 96
 — wittrockii 454 *
 Monostromataceae 96, 422, 454
 Mougeotia 122, 125, 412
 — angusta 490
 — calcarea 490
 — scalaris 490
 — sp. 4, 410, 411 *
 Mougeotiaceae 490
 Mougeotiopsis 66, 302, 342
 Mycetalia 13
 Mycochrysis 66
 Myrionemataceae 396, 398
 Myrmecia 444
 Myxochloridaceae 349
 Myxochloris 68, 345 *, 346
 — sphagnicola 123, 345, 348
 Myxochrysidaceae 302
 Myxochrysis 66, 302, 342
 — paradoxa 297, 298
 Myxomycota 221
 Myxophyceae 225

 Naegeliella 302
 Naegeliaceae 302
 Nannochloropsis 353
 Nautocapsa 431
 Nautococcaceae 433, 436
 Nautococopsis constrictus 435 *
 Nautococcus 120, 433, 436
 — mammilatus 435 *
 Navicula 122, 127, 148, 157, 165, 327, 328
 — atomus 328
 — binodis 337
 — cryptocephala 333 *
 — cuspidata 337
 — divergens 317
 endophytica 327
 — gracilis 310
 — halophila 321
 — pelliculosa 313
 — pennata var. pontica 164
 — radiosa 337
 Naviculaceae 307, 319, 339
 Neidium affine 337
 Nemaliaceae 380
 Nemaliales 72, 83, 87, 94, 357, 362, 363, 369, 373, 375, 380, 381, 382
 Nematium 44
 — multifidum 372 *, 382 *
 Nemastomataceae 384
 Nematochrysis 297, 302
 Nematodium 58 *
 Neochloridoidea 443
 Neochloris 441, 443
 Neonema 351
 — quadratum 345
 Neonemataceae 351, 339
 Neospongicoccum 441, 443
 — punctatum 410, 411 *

- Nephrochlamys subsolitaria* 439
Nephrochloris salina 347
 — *incerta* 343
 Nephroselmidae 430
Nephroselmis 414, 425,
 — *olivacea* 426 *, 430
Nereocystis 403
Netrium 487
 — *digitus* 487
Nitella 45, 87, 506
 Nitellaceae 90, 509
 Nitellopsidaceae 509
Nitophyllum 367
Nitschia 122, 165, 321, 328
 — *alba* 328
 — *angustata* 329, 331 *, 339
 — *apiculata* 333 *, 339
 — *closterium* 313
 — *dissipata* 327
 — *hungarica* 320
 — *leucostigma* 328
 — *palea* 329
 — *putrida* 328
 — *seriata* 313, 317, 327
 — *sp.* 311
 Nitschiaceae 307, 319, 321, 337 *
Noctiluca 65, 165, 274
 — *miliaris* 274
 — *sciutillan* 165
Nodularia spumigena 162, 166
Nostoc 91, 92 *, 93, 123, 127, 148
 — *commune* 26 *, 129, 256
 — — *f. commune* 26 *
 — — *f. sphaericum* 26, 27 *
 — *linckia* 48
 — — *f. muscorum* 91
 — — *f. spongiaeforme* 33 *
 — *punctiforme* 231
 — *rivulare* 166
 Nostocaceae 256
 Nostocales 227 *, 255, 256
 Nostochineae hormogoneae 249
Nostochopsis lobatus 24 *
 Nothelaceae 406
Notosolenus 263, 274

Ochromonas 296, 301
 — *charcoviensis* 296
 — *coronifera* 296
 — *echinulata* 298
 — *fragilis* 298
Ochrosphaera neopolitana 297, 298
Odontella regia 321
Oedocladium 467, 469, 470
 — *carolinianum* 467 *
 Oedogoniales 411, 419, 423, 467,
 468, 470
 Oedogoniophyceae 423
Oedogonium 37, 41, 80, 83, 97, 116,
 122, 123, 125, 408, 413 *, 414,
 419, 420, 467, 468, 470, 471
 — *borisianum* 470
 — *capillare* 467 *, 471
 — *capilliforme* 471
 — *cardiacum* 60 *, 412
 — *concatenatum* 418 *, 419
 — *crassum* 410 *, 411 *
 — *pringsheimii* 471
Oocardium 497
 — *striatum* 495
 Oocystaceae 443
Oocystis 36, 125, 411, 415, 440, 443
 — *gigas* var. *incrassata* 410 *, 411 *
Oodinium 282
Opephora martyi 335 *
 Ophiocytaceae 351
Ophiocytium arbuscula 347
 — *capitatum* 347
 — *mucronatum* 340 *, 341
Opuntia californica 455
Ornithocercus 281
Oscillatoria 122, 123, 165, 180, 255
 — *erythraea* 162, 166
 — *lacustris* 18 *, 20, 21 *, 256
 — *thiebautii* 166
 Oseillatoriaceae 256
Oscillatoria 227 *, 255
 Oxyphotobacteriae 224
Oxyrrhis 281
 — *marina* 278

Padina pavonia 402 *
Palatinella 298
Palmella 440, 444
Palmellopsis gelatinosa 432 *
Palmodityon 411
Pandorina 427, 429
 — *charcoviensis* 428 *
 — *morum* 95, 428 *, 431
Pascherina tetras 428 *
Paulschulzia 68
 — *pseudovolvox* 434 *
Pausenella 282
 — *chaetoceratis* 328
Pediastrum 125, 408, 411, 415,
 439—442, 444
 — *boryanum* 124 *, 437
 — *simplex* var. *echinulatum* 438
 Pedinellaceae 296
 Pedinomonadaceae 430
 Pedinomonadales 430
 Pedinomonadineae 430
Pedinomonadopsis minor 340 †, 341,
 343, 348

- Pedinomonas* 43, 413, 414, 416, 421, 425, 430
 — *minor* 61 *, 181 *
 — *tenuis* 430
Pedinoperopsis 425
 — *gracilis* 426 *
 Peniaceae 502
Penium 134, 497, 501
 — *cylindricum* 498, 502
 — *phymatosporum* 500
 — *rufescens* 493
 — *spirostriolatum* 493, 495, 500, 502
Pennatophyceae 304, 327, 335
Peranema 65, 263, 274
 — *deflexum* 273 *
Peranemataceae 278
Peranematales 271, 272
Percursaria percursa 454 *
 Peridineae 274
 Peridinales 161 *, 279, 280, 281
Peridinium 279, 281
 — *aciculiferum* 276 *, 280
 — *bipes* 280
 — *charkowiensis* 276 *
 — *cinctum* 280
 — *inconspicuum* 276 *
 — *polonicum* 166
 — *willei* 280
Perone 342
 — *dimorpha* 344, 348
Peroniella curviceps 348
 — *eudorinae* 347, 348
 — *hyalothecae* 348
 — *minuta* 350 *, 351
Petalomonadaceae 274
Petalomonas 213
 — *irregularis* 273 *
Peyssonnelia 372 *
 — *dubia* 371 *
Peyssonneliaceae 383
Phacomonas 339
 Phacotaceae 408, 430
Phacotus 425
Phacus 263, 268, 272
 — *curvicauda* 262
 — *longicauda* 273 *
 — *monilatus* 124 *, 273 *
 — *pyrum* 270
Phaeocystis 302
Phaeodactylum 302
Phaeodermatiaceae 302
Phaeodermatium 293, 300, 302
Phaeophyceae 219, 346
Phaeophyta 16, 110, 161*, 219, 221, 223, 386, 392, 394
Phaeoplaca 302
Phaeoplacaceae 302
Phaeothamniaceae 302
Phaeothamniales 300, 302
Phaeothamnion 123, 302
 — *borzianum* 298
 — *confervicola* 298
Phaeozoosoposphyceae 392, 393, 396
Phalacrozoma 281
Phormidium 122, 145, 165
 — *laminosum* 114
Photobacteriobionta 224, 228
Photoprocaryota 13, 224
Phragmonema 127, 362
Phragmonemataceae 379
Phragmophyceae 219, 422
Phycodris sinuosa 385 *
 Phyllariaceae 404
Phyllariochloris striata 426 *, 430
Phyllomitus 288
 — *amylophagus* 284 *
Phyllophora 81, 122, 154, 362
 — *brodiaei* 94, 382
 — *nervosa* 378
Phylloporaceae 195, 357, 384
Phyllosiphon 348
Phymatodocis 133
Phytodinedria 282
Phytodinium 282
Phytomonadina 425, 429
Phytomonadineae 425
Phytophysa 348
 Pinophyta 162
Pinnularia 304, 327, 328
 — *borealis* 328
 — *major* 337
 — *microstauron* var. *brebissonii* 331 *, 337
 — *viridis* 337
Pithophora 416, 461—463
 — *kewensis* 466 *
Planktoniella 119, 327
Planktosphaeria 441
Planophila 446
 Plantae 13
 — *cellulares* 13
 — *vasculares* 13
Platychrysis 296, 303
Plectonema 127
 — *battersii* 20, 21 *, 256
Plectonemataceae 256
Pleromonas 280
Pleurostrophyceae 423, 429
Pleurastrum 127
 — *terrestre* 457 *
Pleurocapsaceae 246
Pleurocapsales 246
Pleurocapsophyceae 246

- Pleurocladia 389
 — lacustris 390 †, 396, 397 *
 Pleurococcaceae 447
 Pleurococcus 128, 165
 — vulgaris 127
 Pleurochloridaceae 351
 Pleurochloridella vacuolata 344
 Pleurochloridellaceae 349
 Pleurochloris 347
 — magna 345
 — polyphem 345
 — vulgaris 409 *
 Pleurocladia 389
 — lacustris 390 *, 396, 397 *
 Pleurogaster lunaris 350 *, 351
 Pleurosigma elongatum 164, 337
 Pleurosira laevis 324
 Pleurotaenium 133, 408
 — coronatum 493
 — kayei 495
 — nodulosum 408
 Pleurothamnion trabecula 495
 Pociilophyceae 219
 Polaiella litoralis 100
 Polyblepharidaceae 430
 Polyblepharidales 95
 Polyedriella 347
 — helvetica 343
 Polyedriopsis 349, 344
 — spinulosa 124 *, 438
 Polyideaceae 383
 Polykyrtos 278
 Polyphagus 271
 Polysiphonia 105, 364, 372 *
 Polytoma 412, 427
 — uvella 426 *, 431
 Polytomella 412, 425, 427
 — agilis 426 *
 Porochloris 123, 431, 433
 Porochrysis 296
 Porosira gracilis 317
 Porphyra 34, 37, 72, 87, 105, 122,
 144, 357, 376, 377, 378
 — leucosticta 359 *
 — tenera 94
 Porphyridiaceae 378
 Porphyridiales 378
 Porphyridium 127, 145, 357
 — aerugineum 355
 — purpureum 356 *, 377
 Postelsia 405
 Prasinocladaceae 436
 Prasinophyceae 219, 408, 411, 412,
 414, 421, 429, 430
 Prasinophyta 220, 421, 423
 Prasinovolvocales 430
 Prasiola 120, 128, 376, 420, 450
 — crispa 459 *
 — stipitata 95, 450
 — tenera 94
 Prasiolaceae 455
 Prasiolineae 452, 455
 Pringsheimiella scutata 457 *
 Procaryota 13, 15, 53, 220, 221,
 224, 228
 Prochloron 258, 259
 — didemni 259
 Prochlorophyta 15, 18, 19, 26, 202,
 220, 223, 224, 258—260, 420
 Prochlorothrix hollandica 258
 Procentrales 280
 Procentrum 281
 Protococcales 436
 Protococcineae 436
 Protochrysis 288
 Protoctista 13
 Protoderma viride 409 *, 448
 Protosiphon 74, 129, 420, 473
 — botryoides 473, 477 *
 Protosiphonaceae 473
 Prototheca 439
 Protozoa 221, 348
 Prymnesiales 300, 302, 303
 Prymnesiophyta 220
 Prymnesium 296
 — parvum 162, 166
 Pseudocharaciopsis 353
 — texensis 343
 Pseudochromulina 301
 Pseudocephyrion spirale 300
 Pseudocobyrsa lacustris 240 *, 241
 Pseudocharacium 440, 442
 Pseudopolyedriopsis skujae 340*, 341,
 348
 Pseudosphaerita 271
 Pseudostaurastrum hastatum 350 *,
 351
 Pseudosyncrypta volvox 297
 Pseudotetracystis 445
 — terrestris 447
 Psilophytina 221
 Pterocladia 144
 Pteromonas 425
 — angulosa 426 *, 431
 Pterophytida 221
 Ptiloma plumosa 366 *
 Punctariaceae 94, 400
 Punctariales 99
 Pyramimonadaceae 430
 Pyramimonadales 430
 Pyramimonadineae 430
 Pyramimonas 412, 425, 426
 — cruciata 162
 — tetrahynchus 426 *, 430

- Pyrobotrys casinoensis* 428 *
 — *gracilis* 85, 95
Pyrocystis 282
Pyrrophytophyta 274
Pyrrophyta 15, 110, 221, 274, 279, 291, 393

Quadrichloris 408, 425

Raciborskiella 66, 416, 427, 429
 — *salina* 428 *
Raciborskiellaceae 431
Radiococcaceae 439, 443
Radiofilum 448
 — *paradoxum* 453 *
Radiosphaera dissecta 410, 411 †
Ralfsia 101
Ralfsiaceae 398
Raphidales 292
Raphidiastrum 134
 — *brasiliense* var. *lundellii* 494
Raphidonema 451
 — *brevirostre* 113, 453 †
 — *nivale* 125
Raphidophyceae 219, 279, 288, 292
Raphidophycineae 270
Raphidophyta 15 *, 16 *, 288, 292
Rhabdoderma lineare 232, 237 *
Rhabdomonas 263, 272
Rhabdonema 327
Rhipidodendron 302
Rhizaster 302
 — *crinoides* 293, 296
Rhizochloridaceae 349
Rhizochloridales 339, 349
Rhizochloridineae 349
Rhizochloris 76, 339, 344, 346
 — *congregata* 68
 — *mirabilis* 347
Rhizochlorophyceae 302, 349
Rhizochlorophycidae 349
Rhizochrysidales 298, 300, 302
Rhizochrysidineae 299
Rhisochrysidopsis 67
Rhizochrysis 76
Rhizoelonium 158, 462, 464
 — *fontanum* 464
 — *hieroglyphicum* 464, 466 *
Rhizolecane sessilis 347
Rhizosolenia 119, 327
 — *alata* 321
 — *fragilissima* 317
 — *hebelata* 328
 — *longiseta* 330 *
 — *semispina* 328
 — *setigera* 326
 — *shrubsoleii* 321

Rhodomonas 287, 288
 — *tenuis* 286 *
Rhodophyceae 219
Rhodophyllidaceae 384
Rhodophyta 16, 34, 110, 161 *, 219, 221, 371
Rhodospira 127, 357, 362
Rhodymenia 144, 378
Rhodymeniaceae 357, 384, 386
Rhodymeniales 384, 385
Rhoicosphenia 122
 — *curvata* 333 *, 337
Rhopalodia 321
 — *gibba* 337 *, 339
Rivularia 123
 — *haematites* 33 *, 250 *, 258
Rivulariaceae 258
Roya 487
 — *obtusa* 487
Ruttnera 302

Saccochrysis pyriformis 294 *
Saprolegniomycota 221
Sargassaceae 406
Sargassum 114, 386
 — *natans* 407 *
 — *peronii* 407 *
Sceletonema 327
 — *costatum* 160, 162, 320, 327, 333 *
Scenedesmus 125, 132, 145, 157, 158, 166, 416, 139—441, 444
 — *acutus* 437
 — *communis* 438
 — *gutvinskii* var. *heterophila* 124 *
 — *incrassatulus* 439
 — *intermedius* var. *balatonicus* 124 *
 — *microspina* 124 *
 — *obliquus* 166
 — *obtusus* f. *alternans* 417
 — *pseudogranulatus* var. *hysricoides* 438
 — *quadricauda* 166, 412
Scherffellia ovata 326 *
Schizochlamydaceae 436
Schizochlamys 68, 433
 — *gelatinosa* 434 *
Schizogonium 128
Schizomeridaceae 452, 453
Schizomeris 62
 — *leibleinii* 453 *
Schizophyceae 225
Schizophyta 224
Schizosporeae 224
Schizotrichaceae 256
Scinaia furcellata 72, 382 *
Scoliolepta peisonis 337

- Scotiella 443
 Scourfieldia cordiformis 426 *, 430
 Scytodinium sphaera 275 *
 Scytomonas 263, 268, 274
 — subtilis 268
 Scytonema 128, 165
 — myochrous 257 *
 — ocellatum 20, 21 *
 Scytonemataceae 254
 Scytosiphon lomentaria 399 *
 Scytosiphonaceae 400
 Scytosiphonales 101, 400
 Sciospora griffitschiana 83
 Selenastraceae 443, 444
 Selenastrum 145, 440
 Selenochloris quadriloba 426 *
 Sennia parvula 284 *
 Senniaceae 287, 288
 Siderocelis ornata 438
 — sphaerica 438
 Siderocystopsis 439
 — fusca 438
 Silicoflagellatae 299, 300
 Silicoflagellatophyceae 159, 161 *
 Silicophycineae 326
 Sinoicomonas 292
 Siphonocladaceae 479
 Siphonocladales 110, 415, 421, 463, 472, 479
 Siphonocladus 463, 479, 480
 — pusillus 409 *
 Siphonales 34, 51, 463, 473
 Siphoninea 463, 471
 Siphononema polonicum 245 *, 249
 Siphononemataceae 249
 Siphononematales 248
 Siphonophyceae 37, 80, 412, 423, 463, 471, 472, 474—477, 480, 481
 Sirocladium 485
 Sirodotia 361 *, 373
 Sklerochlamys fragilis 341
 Solanaceae 348
 Soleniales 333
 Solenicola 324
 Solieriaceae 384
 Sorastrum 125, 441
 — spinulosum 124 *
 Spermatochnaceae 398
 Spermatochnus paradoxum 399 *
 Sphacelaria 389, 390, 396
 — cirrosa 390 *, 402 *
 — fluviatilis 390 *, 396, 397
 Sphacelariaceae 396, 401
 Sphacelariales 94, 396, 397, 401, 402
 Sphaeridiothrichaceae 302
 Sphaeridiothrix 302
 Sphaerita 271
 Sphaerochrysellia 302
 Sphaerococcaceae 384
 Sphaerocystidaceae 439, 442, 443
 Sphaeroplea 411, 414
 Sphaeropleales 121, 421
 Sphaerozosma 497
 Sphaleromantis ochracea 294 *
 Sphenochloris urceolata 426 *
 Sphenomonas 277
 Sphenophytina 221
 Spermatozopsis exultans 426 *
 Spirogyra 36, 62, 122, 125, 157, 180, 411 *, 415, 419, 482, 485, 487, 489
 — communis 490
 — longata 490
 — sp. 128, 410 *, 411
 Spirotaenia 483
 — condensata 485, 487
 — fusiformis 487
 — obtusa 478
 — truncata 487
 Spirulina 144, 145
 — platensis 231, 233
 — tenuissima 256
 Splachniaceae 398, 401
 Spondylomoraceae 431
 Spondylomorom quaternarium 428 *
 Spondylosum 134,
 — nitens 498
 — pulchellum 429
 Spongiocloris 412, 414, 443
 Spongiococcoidea 443
 Spongomonas 302
 Spongomorpha 461, 462
 Sporochnales 101, 102, 108
 Squamariaceae 383 *
 Starria 22
 — zimbabwensis 19 *
 Staurastrum 492
 — gracile 502
 — jaculiferum 495
 — pseudopelagicum 495
 — sonthalianum 495
 — tohopekaliense var. trifuratum 495
 Staurodesmus 492
 — brevispinus 494
 — incus 494
 — pachyrhynchus 494
 Stauroneis phoenicentron 337
 Stenocalyx inconstans 298
 — parvula 293
 Stenopterobia intermedia 337 *, 339
 Stephanocontae 346
 Stephanodiscus 315
 — hantzchii 329, 330
 Stephanopyrix 322
 — turris 325

- Stephanoporus scherffellii 293
 Stephanopos 298, 302
 Stephanosphaera 85, 427
 — pluvialis 96, 428 *
 Stephanosphaeraceae 431
 Stichococcus 127, 165
 — bacillaris 453 *
 Stichogloeeae 302
 Stictiosiphonaceae 400
 Stigeoclonium 62, 122, 448
 — longipillum 456 †
 — tenue 451
 Stigonema minutum 254 *, 258
 — — f. minutum 254 *
 — — f. turfaceum 254 *
 — sp. 33 †
 Stigonemataceae 258
 Stigonematales 148, 227 *, 255, 258
 Stipitochrysis monorhiza 295 †
 Stipitococcaceae 349
 Stipitococcus 341
 — calyx 340*, 341
 — urceolatus 349
 — vas 344
 Stipitoporos 346
 Streblonema 133
 — longiseta 396, 397
 Streblonemataceae 396, 398
 Streptonema 133
 Streptothecha thamesis 317
 Striariaceae 400
 Strombomonas 261, 263, 272
 — treubii 273 *
 Struvea 481
 Stylocladus 282
 — sphaera 275 *
 Stylosphaeridium stipitatum 125
 Surirella 321, 327
 — ovalis 317, 331 †
 — sp. 312
 Surirellaceae 307, 337 *
 Synechococcaceae 237
 Synechococcus 127, 145,
 Synechocystis didemni 259
 — minuscula 233 *, 238
 Synedra 315, 328
 — cycloporum 327
 — hyalina 328
 — sp. 312
 — tabulata 164
 — ulna 321, 351 *
 Syndinium 123
 Synochromonas pallida 300
 Synura 80, 296, 300, 301
 — sphagnicola 293
 Syrogonium 485
 — stricticum 485
- Tabellaria 315
 — fenestrata 335 *
 — flocculosa 335 *
 Tabellariaceae 335
 Thalassionema nitzschioides 317
 Teilingia 497
 — filiforme 494, 499
 Temnogametum 485
 Tetmemorus brebissonii 493
 — granulatus 495
 — laevis 493
 Tetrablepharis 412
 Tetracystis 415, 445
 — compacta 446 *
 — sarcinalis 446 *
 Tetradinium 282, 440
 — javanicum 275 *
 Tetrablektron 345
 — tribulus 350 †, 351
 Tetraselmidaceae 430
 Tetraselmis 145, 413 *, 414, 415,
 425, 426, 430
 — cordiformis 426 *, 430
 Tetraspora 68, 123, 125, 433, 436
 Tetrasporaceae 436
 Tetrasporales 421, 431, 432 *, 433,
 434 †, 435 †, 436, 442
 Tetrasporidium 433
 Tetrasporineae 431
 Tetrasporopsis 302
 — fuscescens 431
 Tetraëdron 415, 440, 441
 — minimum 409 *, 418 †, 419*
 — — var. apiculato-scribiculatum
 f. elegans 438
 Tetraedriella spiniger 350 *, 351
 Tetrastrum 439
 Thalassiosira 119
 — excentrica 317 †, 320 *
 — lacustris 329, 330 †
 — polychorda 317
 — subtilis 317 †
 Thallophyta 13
 Thaumatomastigaceae 292
 Thaumatomastix 290, 292
 Thoracomonas irregularis 426 *
 Thorea 122, 362, 369
 — ramosissima 363 *, 370 *, 381 †
 Thoreaceae 380
 Tichocarpaceae 383
 Tilopteridaceae 398
 Tilopteridales 391, 398
 Tolypella 508
 Tolypothrix 128, 145, 148, 169, 226 *
 — camptylonemoides 148
 — distorta 20, 21 *, 257
 — tenuis 233

- Topaczevskiella* 70
 — *nautococcoides* 444
Trachelomonas 120, 261, 263, 268, 272
 — *armata* 273 *
 — *bernandinensis* f. *acaudata* 124 *
 — *conica* var. *ornata* 124 *
Tracheophyta 220, 423
Trachychloron chlorallanthoides 350 *, 351
Trailliniella intricata 366 *
Trebouxia 165
Trentepohlia 45, 127, 165, 412, 441—443, 444, 447, 449
 — *annulata* 418 *, 419
 — *jolithus* 112, 458 †
piceana 127
 — *uncinata* 458 †
 — *umbrina* 458 †
Trentepohliaceae 419, 452, 455, 458
Trentepohliales 421
Trentonia 292
Treubaria 442
 — *planctonica* 438
Treubariaceae 437
Tribonema 122, 125, 339, 341, 342 †, 345, 346, 351
 — *intermixtum* 344
 — *minus* 351, 352 *
 — sp. 342 *
 — *utriculosum* 342 *
 — *viride* 344, 351, 352 *
Tribonemataceae 81, 339, 351
Tribonematales 351, 352 *
Tribophyceae 339, 348,
Trichloridella 425
Trichloris 414
Trichomonas 123
Tripanochloris clausilie 341
Tripanochloridaceae 351
Triploceras gracilis 493, 495
Trochiscia 442, 443
Tropidoneis lepidoptera 337
Tropidoscyphus 274
Tubiellaceae 241
Tubiellales 241

Udoteaceae 34
Udotea 37, 473
Ulotrichaceae 452, 453
Ulotrichales 62, 81, 82, 95, 96, 109, 110, 113, 411, 421, 443, 447, 450—454, 456—459, 463, 479, 484
Ulotrichineae 447, 450, 452
Ulothrix 62, 123, 411, 412, 415, 419, 420, 448, 449
 — *mucosa* 60 *
 — sp. 418 †, 419
 — *zonata* 96, 410 *, 411 *, 418, 419, 451, 453 *
Ulotrichophyceae 450
Ulva 72, 97, 144, 153, 420, 450
 — *flacca* 69
 — *mutabilis* 61
 — *rigida* 454 *
Ulvaceae 94, 452, 454
Ulvales 96, 97, 131, 421
Ulvelloideae 455, 457
Ulvineae 450, 452
Ulvophyceae 414 †, 421, 422 *
Ulvophyta 220, 423
Undaria 144
Urceolus 263, 274
Uroglena 300, 301
 — *americana* 162, 293
 — *proxima* 293
 — *soliniaca* 298, 299
 — *volvox* 299
Uroglenopsis 300
Uronema 62
Urospora 420, 462
Utricaceae 348

Vacuolales 431, 436
Vacuolaria 290, 292
 — *penardii* 289 *
 — *virescens* 289 *, 290
 — *viridis* 289 *
Vacuolariaceae 292
Valonia 74
 — *macrophysa* 36
 — *utricularis* 480
 — *ventricosa* 37 †, 480
Valoniaceae 479
Vaucheria 41, 74, 83, 122, 125, 339, 341—347, 343 †, 353
 — *longicaulis* var. *macounii* 345
Vaucheriaceae 353
Vaucheriales 109
Vegetabilia 13
Volvocaceae 66, 431
Volvocales 37, 77, 83—85, 95, 96, 110, 133, 411, 420, 421, 425—429, 426 †, 428 †, 431, 436, 484
Volvocineae 425, 431
Volvophyceae 425
Volvox 66, 411, 415, 416, 419, 425, 427, 429, 431
 — *carteri* 427
 — *globator* 85
Volvulina steinii 417 *
Viridiplantae 220, 408, 423
Virobionta 221

- Vischeria 353
 Vitreoscillaceae 228

 Zygnema 122, 125, 478
 — decussatum 490
 — ralfsii 490
 — sp. 410 *, 411 *
 Zygnemales 421, 423
 Zygnematales 81, 85, 110, 482—
 485, 489
 Zygnematophyta 220
 Zygoephyceae 219
 Zygoephyta 279
 Zygogonium 485
 — ericetorum 485

 Xanthidium aculeatum 498
 — antilopaeum 494, 502
 — armatum 495

 Xanthocapsophyceae 349
 Xanthococcophyceae 349
 Xanthomonadophyceae 348
 Xanthophyta 16, 129, 159, 161 *,
 221, 223, 339, 346
 Xanthophycophyta 339
 Xanthophyceae 65, 219, 326, 339,
 342, 343, 346, 347, 348
 Xanthophycineae 326
 Xanthorhizophyceae 349
 Xanthosiphonophyceae 353
 Xanthotrichophyceae 351
 Xenococcus chroococcoides 246 *

 Woloszynskia 281
 — leopolinensis 278
 Woronichinia 234
 — naegeliana 125, 162, 166, 236 *,
 241
 Woronichiniaceae 239

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

- Автогамия 86
Автоспора 83, 298, 345, 350 *, 351, 417, 418 *, 419, 432 *, 433, 442
Агар 362
Агароид 362
Аденин 29
Азокармин уксусный 182
Азотистые основания 29
Азотфиксирующие синезеленые водоросли 147
Акинеты 23*, 30 *, 82, 92 *, 93, 226, 231 *, 232 * 251, 344, 352 *, 416, 417 *, 429, 435 *, 442, 462, 468, 472, 479, 483
— размножения 449
Акронема 44
Аксонема 42 *, 415
— дуплеты периферических трубочек 46 *
Аксоподии 66, 296
Акцепторы 111
Алкалифиллы 110
Аллофикоцианин 26
Альвеола 307
Альгализация почв 151
Альгин 389
Альгогруппировка 118
Альгология 16
— общая 16
— популяционная 199
— прикладная 16
Альготека 195
Альгулеза 389
Амебонды 298, 344
Амплексы 415
Амилоид 362
Амилопласты 412
Анальное отверстие 65
Анатоксин 166
Андроспора 95, 419
Андрозооспоры 469
Андроспорангий 95
Анизогамия 84, 433, 473
Антапекс 276
Антеридий 85, 346, 372*, 373, 419; 477 *, 507, 509
Антерозоид 85, 87, 344
Апекс 276
Апланогамета 501
Апланоспора 83, 345, 350 *, 351, 352 *, 414, 417 *, 418 *, 429, 442, 446 472, 483
Апопластия 412
Апохлороз 412
Аппарат генетический 26
— вакуолярный 290, 292, 297
— Гольджи 35, 51, 182, 265, 319, 415, 440
— жгутиковый 42*, 47, 414*, 440
— поровый типа Closterium 432
— — — Cosmarium 492
— рисовальный 185
— супрануклеарный 290
— ядерный 51
— фотосинтетический 25; 26
Ареола локулярная 305, 307 *
— породная 305, 307 *
Архей 159, 160
Ассимиляты 181 *, 182
Ауксоспора 86
— боковая 321 *
— интеркалярная 321 *
— свободная 321 *
Ацидофилы 110
Бальзам канадский 183
Батометр 171, 173 *
— Рутнера 171, 173 *
Белки 408

* Звездочками обозначены страницы с рисунками.

- Беоциты 242
 Бессосудистые 13
 Биогаз 152
 Биология популяционная 199
 Биоконсервация солнечной энергии 152
 Биомасса 187
 Биосистематика 197
 Биофилтры 167
 Биоспора 83
 Богхеды 141
 Болезнь гаффская, или юксовско-сартланская 166
 Борозда 38 *
 — поперечная 277

 Вакуоли 49 *, 52 *, 57, 181 *, 182
 — газовые 28 *, 30 *, 31 *
 — не пульсирующие 435 *
 — пульсирующие (сократительные) 49 *, 57, 66, 344, 415, 427, 432 *, 433, 434 *
 — с клеточным соком 344, 472
 Вакуоль сборная 268
 Вальвокопула 303
 Варион 198
 Ведро для ила 174 *
 Венд 160
 Велум 307 *
 Ветвление нитей акропетальное 460
 — — двойное 250, 257 *
 — — дихотомическое 251 *
 — — ложное 249, 257 *
 — — настоящее 249, 251 *, 252
 — — неправильное 460
 — — одинарное 250
 — — плектонемOIDное 249
 — — скизотриксOIDное 250
 — — У-образное 251 *
 Ветви боковые 71
 Ветвь базальная 86
 — карпогонная 86
 — несущая 86
 Вещества дубильные 483
 — макрофитные биогенные 111
 — пектиновые 362
 Вздутые жгутиковое 49 *
 Вид 200
 Виды алкоолифилы 110
 — ацидофилы 110
 — гелиофильные 112
 — гелиофобные 112
 — гинандроспоровые 469
 — гомойогидрические
 — гомоталлические 86, 419
 — двудомные 86, 419, 507
 — идиоандроспоровые 469
 — криофильные 113, 451
 — макрандриевые 419
 — мезотермные 114
 — наннандриевые 419
 — обоеполюе 86, 507
 — одноклеточные 419
 — пойкилогидрические 108
 — раздельнопольные 86
 — стеногалинные 110
 — стенотермные 113
 — стенотопные 158
 — тенелюбивые 377
 — термофильные 114
 — эвригалинные 110
 — эвритермные 113
 — эвритопные 158
 Включения 31, 32, 59
 — запасные 31
 — липидные 31
 Влагище 20, 21 *, 22—24, 226, 250, 448
 — индивидуальное 249
 — общее 227 *, 249
 Внутриклеточное окисление 53
 Вода конституционная 108
 — резервная 108
 Водоёмы гидрокарбонатные 109
 — мезогалинные 109
 — минерализованные 109
 — полигалинные 109
 — солоноватые 109
 — ультрагалинные 109
 — хлоридные 109
 — эвгалинные 109
 Водоросли 15, 228
 — вневодных местобитаний 126
 — водно-наземные 128
 — воздушные 126
 — индикаторы 151
 — как тест объекты 151
 — мезокариотические 229
 — наземные 128, 177
 — олигогалинные 109
 — первичные (прокариотические) зеленые 18, 32, 224, 258
 — почвенные 128, 147, 177
 — прокариотические 32, 224
 — реофильные 121
 — сверлящие 129, 122, 141, 451
 — токсические 165
 — туфообразующие 130, 451
 Волокно соединительное (в жгутаковом аппарате) 414 *
 Волосок 250 *, 307
 Волоски ложные 363

Волоски многоклеточные 448
 — настоящие одноклеточные 367 *
 — — многоклеточные 367, 368
 — — нитевидные 386
 — одноклеточные 448
 Волутии 23 *
 Воронка 289, 304
 Воротничок 263
 Вошериаксантии 342
 Вырост трубковидный двугубный
 311, 313 *, 314 *
 — — замкнутый 311
 — — с опорами 311, 315 *
 Выросты латеральные 43
 — ризоидальные 462
 Вытяжка почвенная 190
 Галобиионты 125
 Гаметы 449, 462, 473, 477*
 Гаметангий 84, 449, 462, 479
 Гаметангии многокамерные 419
 Гаметогамия 429
 Гаметоспорифит 94, 420, 429, 433
 Гаметофит 94, 420, 429
 Гаптонема 47 *, 48 *, 296
 Геликоиды 461 *, 462
 Гематоксинин 180
 — Гейденгайна 180
 — Делафильда 180
 Гематокром 297
 Гемнавтоспора 433, 435 *, 417, 345
 Гемнапланоспора 433
 Гемизооспора 83, 417, 441
 Геммы 468
 Генетика популяционная 199
 Геном 29, 32
 Геносистематика 197, 200
 Генотип 198
 Генцианвиолет 181
 Гетерогамия 85, 429, 442
 Гетероталлизм 429
 Гетероциста 24, 26, 27 *, 30 *, 231 *,
 250 *, 251
 — базальная 251
 — боковая (латеральная) 24 *, 251
 — двупоровая 251
 — интеркалярная 24 *, 251
 — терминальная 23 *, 24 *, 92 *,
 93, 251
 — трехпоровая 24 *
 Гипергенез 433
 Гипнозиготы 279, 419
 Гипноспоры 83, 279, 345, 417, 418 *,
 419, 477 *
 Гиповальва 274, 303
 Гиполимнион 114
 Гипонейстон 119

Гипотеза экзогенная (эндосимбиотическая) происхождения эукариотической клетки 223
 — эндогенная (автогенная) происхождения эукариотической клетки 223
 Гипотека 303, 304 *
 Гипоцингулом 303
 «Гирогониты» 507
 Гистоны 28
 Глазок 314 *, 315
 — ложный 313 *, 315
 Глеоцисты 345
 Гликоген 365
 Глицерин 412
 Глицерин-желатина 183
 Глобулы 36 *
 — пигментные 58 *
 Глотка 65, 268
 Головка 89
 Гологамия 84, 298, 419, 424, 429
 Голокарпия 472
 Гомоталлизм 429
 Гонидии 81, 427
 Гонимобласт 105
 Горлышко 263
 Гормогоний 92 *, 93, 253, 254 *
 — вторичный 92 *, 93, 253
 — первичный 92 *, 93, 253
 Гормоспора 81
 Грабельки 174 *
 Гранулы 31
 — волютиновые 31
 — гликогена 31
 — кальциевые 53
 — полифосфатов 23 *, 31
 — структурированные 23 *, 31
 — цианофициновые 31
 Гребень 38 *
 Группы экологические 118
 Гуанин 29, 32

Дальтон 29
 Движение амебозное 66
 Декальцинирование 184
 Деление 76
 — вегетативное 88
 — в неподвижном состоянии 77
 — множественное 79
 — повторное 78
 — сегрегативное 74, 472
 — клетки 31 *, 32, 33, 415, 416 *,
 446 *, 487, 500
 — — вегетативное 70
 — — множественное 226
 — — надвое 416, 429, 460
 — — неравное 33

- Деление клетки одновременное (симультанное) 416 *
 — — последовательное (сукцессивное) 416 *
 — — сегментационное (сегрегативное) 416 *
 — — с помощью кольцевой борозды 416 *
 — — с помощью клеточной пластинки 416 *
 — — ускоренное 32, 33 *
 — колоний 235
 Дендрограмма сходства различия 202
 Дермоид 461
 Десмосхизис 70, 445, 446 *
 Десмотрубка 37
 Диагноз 201
 Диатомиты 140, 329
 Диафрагма 303
 Дибонт 420, 424
 Диктиосомы 35 *, 49 *, 51, 52 *, 319, 415, 440
 Диморфизм половой 419
 Диск базальный 388
 Дискоблоцисты 41, 293
 Дифференциация частичная 77
 Докембрий 160
 Домик 263, 293, 340 *, 341, 425
 ДНК митохондриальная 53
 Жгутик 48 *
 — главный «плавательный» передний 44 *, 343
 — побочный 343
 — рулевой 343
 Жгутика корень 42 *
 — мембрана 46 *
 — поперечный срез 43 *
 — строение 46 *
 Жгутики 181 *, 343 *, 413 *, 425, 431
 — акронематические 414
 — плевронематические 414
 Жгутиковая ямка 415, 425, 430
 Жидкость Карнуа 179
 Жизненный цикл см. цикл жизненный
 Жиры 408
 Загиб створки 303, 304 *
 Зеленя Януса 182
 Зерно цианофициновое 23 *
 Зигоспора 490, 501
 Зигоспорофит 419, 429, 436
 Зигота 321, 417 *, 419, 477 *, 479
 Зона активного деления клеток см.— Меристемальная зона
 — мезосапробная 157
 — олигосапробная 157
 — эвфотическая 112
 Зональность географическая 114
 Зооксантеллы 116, 348
 Зооспора 82, 83, 84, 298, 344, 350 *, 350, 352 *, 389, 417 *, 418 *, 419, 429, 432 *, 433, 434 *, 435 *, 441, 446, 449, 462, 468, 472, 473, 474 *, 488
 Зооспорангий 298, 432 *, 462
 Зоохлореллы 116
 Идентификация 200
 Известняки плейчатые 139, 159
 Изгиб крчочковидный 38 *
 Изменение 198
 Изменчивость 198
 — внутривидовая 198, 228
 — генотипическая 198
 — негенотипическая 198
 — фенотипическая 198
 Изогамия 84, 298, 429, 433, 442
 Илосос Перфильева 174 *, 175
 Индекс видового разнообразия 158
 Индексы информационные 158
 — сапробности 157
 Индивид 91, 225, 249
 — гетеротрофный 22
 — гомоцитный 22
 — колониальный 17, 26 *, 27 *, 225, 249
 — «простой» 18 *, 225, 233, 249
 — трихомальный 22
 Индивида состояние (status) 20, 21 *
 Индикаторы биологические 378
 Интерфибула 307, 310 *, 311 *, 312 *
 Инулин 412
 Калиптра 20 *
 Кальций щавелевокислый 483
 Камера Горяева 186, 187 *
 — Фукса — Розенталя 186
 Канал глоточный 268
 — конъюгационный 84
 Капсула аксонемы 46 *
 — слизистая 37
 Капсула центральная 43 *
 Карбоксисомы 31
 Каротиноиды 26
 Карлогон 86, 105, 373, 374 *
 Карлоспора 374
 Карлоспорангий 364, 374
 Каррагенин 362
 Каталог генеральный 196
 — хронологический 196

- Категории таксономические 200
 Квасцы хромовые 177
 Киль 307
 Кинетосомы 44
 Кинетохоры 60 *
 Кислота дезоксирибонуклеиновая 26
 — рибонуклеиновая 29
 Кладизм 200
 Класс 200
 Классификация 197, 200, 326
 — фенотипического разнообразия 198, 228
 Классифицирование 197, 200
 Клетка бутылковидная внутренняя
 базальная 87
 — инициальная 86, 103
 — многоядерная 507
 — наружная базальная 87
 — поворотная 89
 — синезеленых водорослей, тонкое строение 23 *
 Клетки ауксиллярные 376
 — бурых водорослей 389
 — вегетативные 22, 23 *, 24 *, 30 *, 231 *, 251
 — верхушечные 33 *
 — голые 41
 — друзовые 365, 366 *
 — железистые 365, 366 *
 — конечные 20 *
 — красных водорослей 362
 — пузырчатые 365, 366 *
 Клеток гетерополярность 22
 — обертка 22, 24
 — оболочка 22, 23 *, 425, 431, 437, 441, 446
 — почкование 251 *
 — стенка 22, 23 *
 — строение прокариотическое 18
 — — эвкариотическое 18
 — типы 18, 22
 — форма 19 *
 — ширина 20
 Клеточные покровы 22, 34, 38
 Клубеньки 416
 — зимующие 82
 Клубочек 231 *
 Кокки 81
 Кокколиты 140, 159
 Колпачки 467
 Колпачок плавательный 68, 70, 435 *
 Колонии глеоцистондные 69
 Колонии дендроидного типа 69
 — простые 233
 Колодия 18, 26 *, 92 *, 93, 231 *, 232 *, 314, 437
 — веерообразная 317 *
 — делящаяся 92 *
 — звездчатая 317 *
 — зигзаговидная 317 *
 — индивидов 17, 225, 249
 — лентовидная 317 *
 — нитевидная 317 *
 — почкующаяся 92 *, 93
 — сложная 230 *, 233, 250 *
 — цепочковидная 317 *
 Кольца нарастания 293
 Компенсационная точка 114
 Комплекс везикулярный 319
 — индивидов 18
 — терминальный 36
 Конго красный 181
 Контроль токсикологический 158
 Константа (коэффициент) седиментации 30, 32
 Консументы 115, 136
 Концептакул 83, 103, 371, 391, 393 *
 Конъюгация 84, 419, 482, 488
 Копула 303
 Кора 506
 — двуполосная 506
 — однополосная 506
 — трехполосная 506
 Корни 415
 — жгутиковые 42 *, 44, 414 *, 422, 426
 — микротрубчатые 414 *, 415, 422 *
 — унилатеральные 414 *, 415
 — фибриллярные 44
 — фиброзные 414 *
 Короевое покрытие 71
 «Кошка» 174 *
 Крахмал 412, 449, 472
 — багрянковый 365, 366 *
 Криптосома 104, 387
 Криптостомы 406
 Крипты 371
 Кристалл 23 *
 Кристы 265
 — митохондриальные 53
 Крыло 307, 312 *
 Культура клоновая 189
 — смешанная 188
 — чистая 188
 Кутикула 35 *, 408
 Кутин 37
 Лактофенол 193
 Ламинарин 389
 Лейкопласты 427, 472
 Лингбиотоксин А 166
 Линейка измерительная 184, 185 *
 Листья 503

- Лобоподия 66, 339
 Ложка 176 *
 Локулусы 305
 Луковички поровые 495
 Лупа бинокулярная стереоскопическая 178

 Макрогамета 417 *, 449
 Макроспорангии 419
 Макрофоссилии 159
 Макроциста многоядерная 349
 Макроэлементы 159
 Маннит 389
 Масло 412, 483, 489
 — кедровое 183
 Мастогонемы 43 *, 44 *, 46 * 414, 425
 Матрикс 35, 41
 — цитоплазматический 23 *
 Междоузлье 71, 503
 Мезогалоб 328
 Мезосомы 25
 Мезофил 420
 Мейоз 420
 Мейоспоры 469
 Мембрана жгутика 46 *
 — плазматическая 43
 — цитоплазматическая 22, 23 *, 48
 — ядерная 18, 26
 Мембраны внутренние 49
 Меристема коры (меристодерма) 387 *, 388 *
 Меристемальная зона 33 *, 71, 80, 250 *, 252
 — — апикальная 257 *
 — — базальная 33 *
 — — верхушечная 33 *
 — — интеркалярная 33 *
 — — переходная 46 *
 Мерегамия 420, 424—429, 433
 Метаболия 261
 Метаформ 194
 Метод агаровых пластинок 189
 — ацетокарминовый 179
 — весовой 188
 — висючей капли 178, 179 *
 — Гимза 180
 — диатомового анализа 159
 — пипеточный 189
 — прокаливания 183
 — стереометрический 187
 — счетно-объемный 187
 — фазового контраста 178
 Методы геносистематики 200
 — определения (идентификации) 200
 — систематики 197

 — статистические 202
 — числовой (нумерической) таксономии 200
 Микробенетометр Владимировой 175 *
 — Травяно, Евдокимовой 175 *, 176
 Микрогамета 417 *
 Микроскоп световой 178
 Микроспорангии 419
 Микроспоры 323 *, 324
 Микротрубочка 42, 45 *, 47 *
 — периферическая 42
 — центральная 43 *
 Микротрубочек строение 43 *
 Микротрубочки 265
 Микрофибрилла 34, 36, 37*
 Микрофиламенты 318
 Микрофотонасадка 185
 Микроэлементы (микротрофные биогенные вещества) 111
 Минус — гаметы 86
 Митохондрии 44 *, 49 *, 53, 181 *, 182, 265, 319, 415, 440
 Митоз 59, 265, 320 *
 — закрытый 61
 — открытый 61
 — полузакрытый 61
 Многовариантность развития 93, 255
 Многомерная статистика 202
 Многоядерность 446
 Многорядность настоящая 33 *
 Модификация 198
 Мониторинг 170
 — диагностический 169
 — дистанционный 170
 — прогностический 170
 — экологический 169
 Моноспора 83, 369
 Моноспорангии 369, 370 *
 Мукоциста 40 *
 Муреин 24

 Надцарства 13
 Наннандрии 468
 Нанноциты 234
 Нейстон 118
 Нейтральный красный 182
 Нексин 43 *
 Нематедии 83, 370, 371 *
 Неоген 160
 Нигрозин 181
 Нити антеридиальные 89
 — гонимобласта 374, 375 *
 — (ветви) неограниченного роста 359
 — — ограниченного роста 359

- поровые 492
- ситовидные и трубчатые 388
- Нить 26 *, 27, 30 *, 225, 226 *, 227 *, 253 *, 254 *
- Ножка 68, 432 *
- «Ножки» слизистые 497
- Номенклатура 228, 229
- Номинализм 200
- Норма реакции 198
- Нуклеонид 28
- Нуклеотидный состав 29
- Нуклеотиды 29
- Нуклеоморф 285
- Обертка клеточная (cell envelope) 22
 - слизистая 24
- Обкладка амилогенная 56
- Область нуклеоплазматическая 23 *, 26, 31 *
- ядерная 26
- Ободок вставочный 303, 305 *
 - соединительный 303
- Оболочка (стенка) клеточная 22, 35, 342 *, 350 *, 351, 362, 363 *, 389, 408
 - перинуклеарная 415, 441
 - полисахаридная 34
 - ядерная 18, 60 *
- Объект-микрометр 184, 185 *
- Одноядерность 433, 446
- Окаменелость 159
- Окраска по Ляфлеру 181
- Окрашивание по Альтману 181
 - прижизненное 179
- Оксид осмия 182
- Окуляр-микрометр 184, 185 *
- Олигогалооб 328
- Онколиты 159, 160
- Онтогенез 90
- Онтоморфогенез 255
- Оогамия 85, 433, 442, 449, 468
- Оогонии 85, 346, 371, 419, 469, 477 *, 507, 509
- Ооспора 419, 469
- Органелла палочковидная 272
- Организм 17, 19
- Организмы апохлоротические 433
 - доклеточные 13, 14
 - мезокариотические 13, 18, 19
 - индикаторные 57
 - прокариотические 13
 - фотосинтезирующие 13, 224
 - эвкариотические 13
- Органы прикрепления 461 *
- Ордовик 160
- Особь 17, 90
- Ось симметрии 303, 306 *
 - — первальварная 303
 - — поперечная 304, 306 *
 - — продольная 304, 306 *
- Отдел 15, 16, 200
- Очистка биологическая 167
- Палеоген 160
- Палеозой 160
- Панцирь 274, 293, 303, 304 *, 305, 306 *, 425
 - кремниевый 37
- Папилла 65, 355, 425, 473
- Паразиты 122, 444
- Параллелизм (морфологический) 74, 75
- Парамилон 261
- Параспоры 82, 83, 102
- Парафизы 390 *, 391
- Парение 313
- Партеногенез 419
- Партеноспора 86, 483
- Пелтидогликан 24
- Пелликула 38 *, 263
- Перегородка клеточная 23 *
 - поперечная 22, 28 *, 31 *, 33 *
- Перетяжка 32
- Перешнуровка — см. Перетяжка
- Перидерм 26, 27 *, 426 *
- Период девонский (девон)
 - каменноугольный (карбон) 159, 160
 - кембрийский (кембрий) 159, 160
 - меловой (мел) 160
 - силурийский (силур) 159, 160
 - пермский (пермь) 160
- Перипласт 38, 274, 283, 341, 425
- Перифитон 122, 176
- Пероксисомы 59, 441
- Перфорации 305
- Петрификация 159
- Пигмент 318, 342, 420
 - фотосинтетический 420
- Пигменты 365
 - ассимиляционные 427
- Пикопланктон 20
- Пиреноид 54, 265, 278, 318, 343, 364, 389, 434 *, 435 *, 439, 449, 468, 472, 488, 489, 499
 - базальный 410 *, 411
 - свободный 181 *, 182, 364, 410 *, 411, 412, 432 *, 468, 472
 - стебельчатый 503
 - центральный 410 *, 411
- Пиреноидоноситель 297
- Питание избыточное 79

- Плазмалемма 22, 25, 35 *, 36 *,
 39 *, 40 *, 48
 Плазматическая мембрана — см.
 Плазмалемма
 Плазмиды 28
 Плазмодесмы 23, 389, 411
 Плазмодий 76, 342
 — агрегированный 68
 — сетчатый 68
 — слитный 68
 Планозигота 279, 419
 Платококки 81
 Пластинка 40 *
 Плоскость симметрии 306 *
 — — апикальная 304
 — — вальварная 304
 — — поперечная 304
 — — продольная 304
 — — створковая 304
 — — трансапикальная 304
 Плюс-гаметы 86
 Подошва 68, 70, 341
 Подзона 157
 — α -мезосапробная 157
 — β -мезосапробная 157
 Подход кладистический 200
 — организмоцентрический 200
 — популяционный 198, 199, 200
 — системный 197
 — типологический 200
 — фенетический 200
 — филогенетический 200
 — эволюционный 200
 Подушечки слизистые 68, 70
 Поколение 90
 Поле гиалиновое 311
 — боковое 311
 — осевое 304, 311
 — радиальное 311
 — среднее 311
 — центральное 311
 Поливариантность развития 93
 Полигалоб 328
 Полисомы 23 *
 Полиспора 83
 Полифруктозиды 412
 Полосы коровые вторичные — 506
 — — первичные 506
 Полупроницаемость 49
 Поля фильтрации 167
 Популяционная морфология 199
 — структура вида 201
 — экология 199
 Популяция 198
 — локальная (местная) 199, 200
 — менделевская 199
 Породы скорлуповатые 139, 160
 Пора центральная 307, 309 *, 310 *
 Поры 23 *, 37, 492
 — вторичные 37, 368 *, 369, 411
 — первичные 368 *, 411
 — субмикроскопические 22, 23
 Пороид 305
 Порубежники 261
 Поселения 233
 Почкование 360, 460
 — колоний 235
 — линейное 467
 Почки вегетативного размножения
 389, 390 *
 — выводковые 82, 344, 472
 Поясковый ободок 304 *
 Поясок 274
 — панциря 304 *
 Препараты постоянные 183, 184
 — сухие 184
 Признак 200, 201
 Признака состояние (значение) 201
 Признаки групповые 201
 — диагностические 201
 — таксономические 200, 201
 Приливы красные 162
 Прилистники 504
 Проба альгологическая 195
 Пробка 40 *
 Пробочки гетероцист 24
 Прогетероцисты 30 *
 Продукт ассимиляции 226, 285,
 297, 343, 365, 389, 412, 441, 449,
 460, 468, 472, 483, 507
 Продукция 137
 — первичная 137
 Продуценты 115, 136
 Прокариоты 13, 222, 223, 224
 Пролификация 355
 Проницаемость избирательная 49
 Проростки гормоногивев 92 *, 93
 Проспора 103
 Пространство цистеральное 51
 Пропагулы 472, 473
 Протонема 99, 472
 Протопласт 22, 45, 48
 Протофиламенты 42, 43 *
 Прохлорон 258
 Процесс парасексуальный 91, 226
 — половой 93, 487
 — — анизогамный 321, 322 *
 — — гетерогамный 85, 321, 392,
 419
 — — гологамный 419
 — — изогамный 321, 391, 419, 462
 — — оогамный 321, 322, 346,
 392, 419, 429
 Пруды биологические 167

- Псевдовакуоли 30
 Псевдопаренхима (ткани ложные) 69, 72
 Псевдододии 66, 296
 Псевдоцилии 68, 433, 434 *, 435 *
 Пузулы 57, 278, 297
 Пузыри воздушные 406
 Пузырьки газовые 30
 — Гольджи 51
 — трихоциста 40 *
 Пути индивидуального развития 93
 — эволюции 230, 255
 Пятна «цветения» 163
- Рабдосомы 40 *, 41
 Равножгутиковые 341
 Развитие 91, 93
 — индивидуальное 90, 93
 — массовое 231
 — партеногенетическое 86
 Развитие задержка 93
 Разножение бесполое 226, 242, 253, 369, 417 *, 449, 462, 472
 — — вегетативное 226, 242, 253, 297, 298, 344, 416, 433, 441, 449, 462, 468, 472, 490, 507
 — колоний 80
 — половое 369, 371, 433, 442, 449, 462, 468, 472, 483, 501, 507
 — собственно бесполое 226, 253, 472
 Разножгутиковые 346
 Разнообразие 93, 198
 — внутривидовое 93
 — возрастное 93
 — морфологическое 198
 — фенотипическое 198
 Район нуклеоплазматический — см. Область нуклеоплазматическая
 Раса элементарная 130
 Распад нитей на фрагменты 81
 Раствор Кинга 193, 194
 — Люголя 193
 — Пфайфера 194
 Растения бессосудистые 13, 14
 — высшие 12, 14
 — низшие 12, 14
 — семенные 14
 — слоевцовые 13
 — сосудистые 14
 — споровые 13, 14
 — тайнобрачные 13
 — цветковые 14
 Реакция Фельгена 180
 Ребра 304 *, 311, 312
- Редукция гаметическая 95
 — зиготическая 95, 449
 — соматическая 450
 — спорическая 75, 450; 469
 Редуценты 136
 Резервуар 268
 — жгутиковый 49 *
 Ретикулом митохондрический 53
 — периферический 54
 — эндоплазматический 25, 49, 51, 265, 415, 440
 Ретиноид 57, 58, 278
 Рецептакулы 103
 Рибосомы 23 *, 29
 Ризоид 71, 461, 479, 489
 — первичный 461 *
 Ризоиды 387, 461, 479
 — внешние (экстрацеллюлярные) 461 *
 — внутренние (интрацеллюлярные) 461 *
 — вторичные 461 *
 Ризоидальные выросты 462
 Ризопласт 181 *, 289, 344, 415, 426
 Ризоподии 66, 296, 339
 Ризоцисты 345
 Рифей 159, 160
 Розетка 36*
 Рост апикальный (верхушечный) 71, 80, 460
 — базальный 71, 80
 — диффузный 70
 — интеркалярный 71, 460
 Рост клеточный (цитостом) 65
 Рукоятка 89
 Рутин красный 181
 «Ручки» диненные 43 *, 46 *
- Сакситоксин 166
 Самоочищение водоемов 167
 Сапробность 157
 Сапропель 140
 Сачок со скребком 176 *
 Сегменты 471, 479, 480 *
 Сердцевина коры 387, 388*
 Септа 305 *, 309
 Сеть планктонная 171, 172*, 173 *
 Силикалемма 319
 Симбиогенез 260
 Симбиоз 231, 258, 444
 — лишайниковый 117
 Симбионты внутриклеточные 122
 Синапланоспоры 345
 Синзооспоры 344, 345
 Синтезогенез 223
 Синузия 118
 Синус 490

- Синцианоз 116
 Система 197
 — вакуолярная 482
 — мембранная 25, 48
 — филогенетическая 202
 Систематизация (систематизирование) 197
 Систематика 196, 197, 200
 — нумерическая 197
 — фенетическая 197
 — филогенетическая
 Систематические методы 197, 202
 — современное состояние 201
 Сифон 174
 Сифонии 472
 Сифоноксантин 472, 479
 Складки плазмалеммы 50 *
 Скопления своеобразные 233
 — случайные 233
 Сланцы горючие 141
 Слизь 341, 439
 Слизь колониальная 24, 26, 27 *
 — плотная 497
 Слоевые 63
 — одноосевые 72
 — многоосевые 72
 Слой (клеток) коровой 72
 — — промежуточный 72, 387, 388 *
 — — центральный осевой 72
 — пептидогликановый 24
 Смена поколений гетероморфная 450
 — — изоморфная 450
 — — уровней индивидуальности 255
 — — форм развития гетероморфная 94, 391, 424, 472
 — — — изоморфная 94, 391, 424, 450, 472
 Смесь спиртово-глицериновая 193, 194
 Смолы синтетические 183
 Соли 37
 Сообщества аэрофильные 126
 — литофильные 126
 — эдафофильные 126
 — эндолитические 141
 — эпилитические 141
 Сообщество 118
 Сорус 372 *, 373
 Состояние глеокапсоидное 258
 — индивидов (status) 20, 21 *, 91
 — пальмеллеидное 37, 66, 79, 345, 411, 429
 Сохранность дурипатрическая 159
 Сперматангии 86, 105, 364, 372 *, 373
 Сперматозоид 85, 469
 Спермации 86, 105, 371, 378
 Спермий (строение) 44 *
 Сплин микротрубоччатый (в жгутиковом аппарате) 414 *
 Спица радиальная 43 * 46 *
 Спора 82, 235, 251, 325 *, 416, 418 *, 419
 — покоящаяся 226, 251, 345
 — полуэндогенная 325 *
 — экзогенная 325 *
 — эндогенная 325 *
 Спорангий 82, 242, 243, 350 *, 351, 418 *, 419
 — бурых водорослей 390 *
 — одногнездный 389, 390 *
 — многогнездный 387 *
 Спорополонин 37, 408
 Спорофит 420, 429
 Среда минеральная 189
 Среды агаризованные 189
 — жидкие 189
 — питательные 189
 — твердые 189
 Статистика многомерная 202
 Створка гетеропольная 304
 — изопольная 304
 Створки концы 307 *
 Стебель 503
 Стебельки слизистые 68, 70
 Стекло предметное с лункой 179 *
 Стекла счетные 186, 187 *
 Стела 13
 Стенка клеточная 22
 Стигма 49, 57, 58 *, 181 *, 182, 268, 278, 285, 297, 343, 413, 427, 432 *, 433, 434, 440
 Столон 82
 Стопа 71
 Строение клетки 18
 Строма хлоропласта 54
 Строматолиты 139, 159, 231
 Структура многослойная 47 *, 414 *, 415 *
 — панциря 305
 — пластинчатая однослойная 448
 — популяции 201
 — популяционная (вида) 201
 — разноритчатая 448
 — спиралевидная 343
 — ценоцитная 439
 — цилиндрическая 40 *
 Структуры внутрицитоплазматические 22
 — эджективные (стрекательные) 66
 Субфибриллы 186, 187 *
 Судан 182
 Сферопласт 25
 Счетная камера Нажотта 186, 187 *

- — «Учинская» 186
- Таксономия 197
- нумерическая 197, 200
- числовая 200
- Таксоны разнообразия 198
- Таллом 63
- нитевидный 355, 447
- многоосевой 386
- — фонтанный 361, 362 *
- одноосевой 386
- пластинчатый 355
- пластинчатый двуслойный 448
- разнонитчатый 448
- ценоцитный 471
- цилиндрический 355
- Тека 39, 274, 425, 430
- Тела ирисовые 59
- полиэдральные (карбоксисомы) 31
- Тело базальное 42 *, 44, 47 *, 49 *, 181 *, 414 *, 415, 422 *
- линзовидное 57, 58 *, 278
- парабазальное 57, 58, 343
- парафлагеллярное 65, 268
- пластинчатое 57, 58 *
- центральное 28
- Тельца придирующие 366, 367 *
- слизистые 66, 497
- Теория классифицирования 200
- симбиогенеза (симбиогенетическая теория) 229, 260
- Тетраспорангий 83, 369, 371 *
- Тетраспоры 83, 364, 369
- Тилакоиды 23 *, 26, 28 *, 53, 318
- мембраны 25
- Тимин 29
- Тип морфологической структуры (тела водорослей) 63
- — — амебонидный 66, 67 *, 68, 340, 341
- — — гемимонадный 409
- — — пальмеллоидный 68, 69, 340 *, 341
- — — гетеротрихальный (разнонитчатый) 71 * 72, 340 *, 341, 357, 360 *, 409, 447
- — — кокконидный 69, 70, 303, 340 *, 341, 350 *, 351, 355, 356 *, 409 *
- — — монадный (жгутиковый) 409
- — — нитчатый (трихальный) 357, 358 *, 447
- — — пальмелоидный 355, 356 *, 357
- — — паренхиматозный 72, 73, 387, 409 *
- — — пластинчатый 357, 359 *
- — — псевдопаренхиматозный (ложнотканевой) 362, 363 *, 362, 363 *, 409
- — — сарциноидный 70, 340 * 341, 409, 445
- — — сифональный 74, 75 *, 471, 479, 409
- — — сифонокладальный 74, 75 *, 409
- онтоморфогенеза 255
- структуры 225
- Типы ветвления 460
- Типизация 197, 200
- Типология 200
- Ткани ложные — см. Псевдопаренхима
- Тосикоз моллюсковый 165
- Тонопласт 57, 415
- Трансформация 228
- Требование достаточности данных 202
- Триас 160
- Трихобласт 373
- Трихогина 373, 374 *, 86
- Трихомов форма концов 20 *
- Трихомы 19 *, 20 *, 225, 232 *
- гетероцитные 251
- головчатые на концах 20 *
- гомотичные 251
- неперетянутые (неперешнурованные) 19 *
- перетянутые (перешнурованные) 19 *
- четковидные (монилиформные) 19 *
- Трихоцисты 40, 263, 278, 283, 290
- Тубулин 43 *
- Туть 181
- Тяж дистальный фибриллярный 46 *
- Тяжи связывающие 44
- слизистые 70, 497
- Углеводы 408
- Узелок конечный 304 *, 309 *
- Уровень индивидуальности 17, 18, 91
- изучения (познания) 18
- организации доклеточный 17
- — популяционный 17
- — прокариотический 15, 17
- — эукариотический 15, 17
- Уровни индивидуальности, смена 91
- Узелок центральный 304 *, 307, 309, 310 *

- Узлы 71
Утрикулы 476 *
- Факторы абиотические 108
— биотические 108
— лимитирующие 108
Фенотип 198
Фибрилла внутренняя пластинчатая 39 *
- Фибулы 307, 310 *, 311 *, 312 *
Физоды 387, 389
Фиксация 177, 179
Фикобилисомы 26, 54
Фикобилипротеиды 26
Фикоколлоиды 362
Фикопласт 62, 416 *
Филаменты 47
— актиновые 59
— белковые 59
Филогенетические схемы 202
Фикоциан 26
Фикоцианин 365
Фикоэритрин 365
Фиксатор Кларка спиртово-уксусный 179
Фитобентос 174
Фитолеймы 159
Фитопланктер 118
Фитопланктон 118, 171
Форамен 307 *
Форма клеток 19 *
Формалин 194
Формальдегид 177
Формы аэрофитные 377
— одноклеточные 79
— паразитические 79
— свободноживущие 444
— строения тела 17, 225, 226
— — — параллельные 227 *
— — — трикомальные 226
— эвтрофные 79
Фотобактерии 224, 228
Фоторецептор 268
Фоторецепция двухмоментная 64
Фотосинтез анакисгенный 224
— оксигенный 25, 224
Фотосистема 224
Фрагментация 81, 446, 449, 472, 473, 479
Фрагментация колоний 235, 429, 433, 442
— таллома 416, 417*, 468, 472
Фрагмопласт 416 *
- Хазмолиты 141
Харасома 35 *
Харацинты 140, 159
- Хелатизация 149
Хемосисгемадика 197
Хлорал нода 182
Хлоропласт 35*, 44*, 47*, 49*, 52*, 55 *, 56 *, 58 *, 60 *, 181 *, 182, 229, 317, 342, 364 *, 365, 389, 410 *, 411, 427, 433, 434 *, 435 *, 439, 446, 449, 460, 468, 472, 482, 487, 488, 489, 497, 507
— веретенovidный 472
— дисковидный 410 *, 411
— губчатый 410 *, 411
— звездчатый 410 *, 411
— кольцевидный 410 *, 411
— лентовидный 364, 410 *, 411
— линзовидный 364, 472, 475
— осевой 410 *, 411
— пристенный 410 *, 411
— сетчатый 410 *, 411, 479
— чашевидный 410 *, 411
Хлорофилл *a* 26, 32
— *b* 26, 32
Хлор-цинк-нод 181
«Хоботок» 307, 310 *
Хроматиновые элементы 28, 29
Хроматоплазма 28
Хромосома 60 *
— бактериальная 28
- Царства 13, 224
«Цветение» воды 162
— — красное 162
— почвы 147
Цекостома 103
Целлюлоза 34, 418
Ценобий 66, 70, 416, 427, 429
— дочерний 429
Ценоз 118
Ценопопуляция 199
Центральное тело — см. Центроплазма
Центриоли 45 *, 440
Центрометры 468
Центроплазма 28
Центросома 319
Цианеллы 66, 116, 412, 433, 434 *
Цианоид 225, 227 *
— «простой» 230 *, 233
— сложный 230 *, 250 *
Цианом 116
Цианопопуляции 199
Цикл развития 326, 470, 472, 473
— — гаплоидный, гаплофазный 450
— — — дигенетический 473
— — — диплофазный 450, 473
— — — моногенетический 473
Цикломорфоз 93, 270, 419

- Циклы вегетационные 90
 — жизненные 90, 91
 — — большие 91
 — — малые 91
 — — переходные 93
 Циклы жизненные полные 91
 — — «простые» 91
 — — сложные 93
 — — смешанные (переходные) 93
 — клеточные 90
 — развития 91
 Циста 285, 298, 345 *, 442, 478*, 479
 Цистокарп 376
 Цисты внутриклеточные 433
 — многоядерные 345
 — эндогенные 345
 Цирроиды 461 *, 462
 Цитозин 29
 Цитозол 48
 Цитокинез 62
 Цитоплазма 25, 35 *, 52 *, 363, 472
 Цитопрокт — см. Анальное отверстие
 Цитотомия 70, 445

 Чередование поколений 93
 Чередование поколений гетероморфное 95
 — — изоморфное 95
 Чехлы слоистые 37
 Чехол — см. Влагалище
 Чешуйки 44, 414 *
 — на жгутике 413 *
 Численность фитопланктона 186
 — фитобентоса 186, 187
 — перифитона 186, 187

 Шкала Стармаха 185
 Шов 276, 304 *
 — каналовидный 310, 311 *, 312 *
 — щелевидный 309 *, 310 *
 Штемпель-пипетка 186, 187 *
 Штрихи гладкие 309 *
 — конвергентные 309 *
 Штрихи линеорированные 309*
 — параллельные 309 *
 — пунктирные 309 *
 — пучковые 307, 308 *
 — радиальные 307, 308 *
 — радиально — симметричные 309*
 — ребровидные 309 *
 — тангенциальные 307, 308 *

 Щель внутренняя 304 * 307, 309, 310 *
 — полярная 309 *
 Щиток 87

 Эвгалоб 328
 Эвгленомитоз 261
 Эвколонии 26 *, 249
 Эволюционизм 200
 Эвтрофирование водоемов 162
 Эджектосомы 38, 39*, 283, 411
 Эйдология 201
 Эквиваленты ядерные 26, 28
 Экзоспорообразование 83
 Экзоспоры 242, 244 *
 Экосистемы докембрийские 231
 Эндобионт 424
 Эндозонд 424
 Эндолитофиты 141, 451
 Эндолиты 122
 Эндосимбиозы 116
 Эндосимбионт 122
 Эндоспорообразование 83
 Эндоспоры 242, 243 *, 248 *
 Эндотоксин 166
 Эндофиты 116, 122, 348, 377, 424, 444, 451
 Эпibiонт 424
 Эпивальва 274, 303
 Эпизоит 116, 122, 348, 424, 444
 Эпиксилы 471
 Эпимлинион 114
 Эпилиты 122
 Эпинеястон 119
 Эппелиты 122
 Эпитека 393, 304 *
 Эпифиты 116, 122, 347, 377, 424, 451, 471
 Эпицингулюм 303
 Эсенциализм 200
 Этаформ 194
 Этикетирование проб 177
 Эра кайнозойская 160
 — мезозойская (мезозой) 159, 160
 — протерозойская (протерозой) 160
 Эукариоты 13, 222, 223

 Юра 160

 Ядро 44, 49 *, 52, 55 *, 60 *, 181 *, 317, 342, 363, 411, 427, 432 *, 434 *, 485 *, 460, 468, 472; 482
 Ядрышко 317, 49 *, 317, 49
 Яйцеклетка 85

Справочное издание

Вассер Соломон Павлович
Кондратьева Надежда Васильевна
Масюк Надежда Прохоровна и др.

СПРАВОЧНИК

ВОДОРОСЛИ

Оформление художника *Н. Ю. Слепцовой*
Художественный редактор *А. В. Косяк*
Технический редактор *И. А. Ратнер*
Корректоры *З. П. Школьник, Л. Н. Лембак,*
Е. С. Бузиашвили

ИБ № 9760

Сдано в набор 16.02.89. Подп. в печ. 28.09.89. БФ 08313. Формат 84×108/32. Бум. тип. № 1. Лит. гарн. Выс. печ. Усл. печ. л. 32,13. Усл. кр.-отг. 32,13. Физ. печ. л. 19,0+ +1 вкл. Уч.-изд. л. 49,76. Тираж 6000 экз. Заказ № 9-669. Цена 3 р. 60 к.

Издательство «Наукова думка». 252601 Киев 4, ул. Репина, 3.

Головное предприятие республиканского производственного объединения «Полиграф-книга». 252057 Киев, ул. Довженко, 3.

Царенко П. М. Краткий определитель хлорококковых водорослей Украинской ССР.— 1990.— 17 л.— Ил.— В пер.— 1 р. 60 к.

В определителе содержатся сведения о широко распространенных видах хлорококковых водорослей, имеющих существенное ценотическое значение в пресноводных водоемах республики, а также о новых для территории Украины видах данного порядка, обнаруженных за последние 30 лет. Приведены сведения о морфологии, биологии, экологии и систематике хлорококковых водорослей, раскрыто их значение в природе и народном хозяйстве, описаны методы сбора, хранения. Помещены таблицы для определения семейств, родов и видов. Описано 239 видов, представленных 286 внутривидовыми таксонами. Для каждого таксона указаны синонимы, диагнозы, экологические данные, распространение по УССР и общий ареал.

План 1990 г., № 562.