

Высшее профессиональное образование

МАЛЫЙ ПРАКТИКУМ ПО БОТАНИКЕ

ВОДОРΟΣЛИ И ГРИБЫ

Учебное пособие



Естественные
науки

МАЛЫЙ ПРАКТИКУМ ПО БОТАНИКЕ

ВОДОРΟΣЛИ И ГРИБЫ

*Рекомендовано
Учебно-методическим объединением
по классическому университетскому образованию
в качестве учебного пособия для студентов,
обучающихся по направлению 020200 «Биология»
и биологическим специальностям*

УДК 58(075.8)
ББК 28.5я73
М22

Рецензенты:

ведущий научный сотрудник факультета почвоведения
МГУ им. М. В. Ломоносова, доктор биологических наук *О. Е. Марфенина*;
доцент кафедры геоботаники биологического факультета
МГУ им. М. В. Ломоносова, кандидат биологических наук *С. А. Баландин*

Малый практикум по ботанике. Водоросли и грибы: Учеб.
М22 пособие для студ. высш. учеб. заведений / Т. Н. Барсукова,
Г. А. Белякова, В. П. Прохоров, К. Л. Тарасов — М.: Издатель-
ский центр «Академия», 2005. — 240 с.

ISBN 5-7695-2173-2

В учебном пособии даны методические указания по сбору, хранению и культивированию водорослей, грибов и лишайников, по приготовлению временных и постоянных препаратов. Приведены краткие характеристики объектов. Используются современные номенклатура и систематика рассматриваемых групп организмов.

Для студентов высших учебных заведений. Может быть полезно специалистам в области альгологии, микологии и ботаники.

УДК 58(075.8)
ББК 28.5я73

*Оригинал-макет данного издания является собственностью
Издательского центра «Академия», и его воспроизведение любым способом
без согласия правообладателя запрещено*

ISBN 5-7695-2173-2

© Коллектив авторов, 2005
© Издательский центр «Академия», 2005

ПРЕДИСЛОВИЕ

Предлагаемая вашему вниманию книга представляет собой пособие к практическим занятиям по курсу «Ботаника. Водоросли и грибы» (ранее — «Ботаника. Низшие растения»). Она написана на основе многолетнего опыта преподавания этого курса на биологическом факультете Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова, нашедшего отражение в пособии «Малый практикум по низшим растениям», которое выдержало два издания (1967 и 1976 гг.).

Книга содержит рекомендации по сбору материала в природе, его фиксации и хранению, культивированию живого материала, подготовке объектов к занятиям, знакомит с объектами и правилами их зарисовки и т. д.

Тематика книги распределена между авторами следующим образом: миксомицеты и оомицеты — Т. Н. Барсукова; водоросли (кроме красных и зеленых) — Г. А. Белякова; красные и зеленые водоросли — К. Л. Тарасов; грибы и лехинизированные грибы — В. П. Прохоров. Введение написано К. Л. Тарасовым.

Пособие предназначено для студентов биологических факультетов высших учебных заведений. Может быть полезно лаборантам, обслуживающим малый практикум, и преподавателям.

ВВЕДЕНИЕ

Объекты изучения настоящей книги — организмы, характеризующиеся в отличие от животных осмотрофным типом питания, а также способностью к фотосинтезу. Однако у этих объектов в отличие от высших растений вегетативное тело не расчленено на стебель, листья и корни, половые органы не многоклеточные, а одноклеточные. В курс «Ботаника. Водоросли и грибы» включены и слизевики (миксомицеты), которые по сути считаются животными, но имеют спороношения, чисто внешне напоминающие грибные. Их вегетативное тело представляет собой так называемый таллом, или слоевище. Все эти организмы раньше трактовались под общим названием «низшие растения», и так они до сих пор нередко фигурируют в различной научной и учебной литературе. Традиционно к данной группе относили и все прокариотные организмы. Большинство прокариотных организмов здесь не рассматриваются, за исключением синезеленых водорослей (цианобактерий).

Таллом изучаемых в этом пособии объектов может быть самых разных размеров: от долей микрометра до 60 м и, возможно, более. Чрезвычайно разнообразен и их облик: это одноклеточные (подвижные и неподвижные), колониальные, нитчатые и имеющие другие формы; у крупных форм таллом может иметь сложное анатомическое и морфологическое строение, но гомологий с дифференциацией высших растений здесь нет.

В систематическом отношении рассматриваемая группа представляет собой несколько обособленных отделов. Условно их можно подразделить на водоросли, грибы (и формально сближаемые с ними миксомицеты) и лишайники. Следует подчеркнуть, что ни одна из этих групп не является систематической (таксоном).

Материал, предлагаемый для практических занятий, должен быть тщательно изучен и зарисован.

Ознакомление с объектами. По характеру ознакомления объекты можно разделить на две группы — макроскопические и микроскопические. Макроскопические объекты хорошо видны невооруженным глазом. К ним относятся крупные талломы водорослей

(живые объекты, гербарный материал, влажные препараты), плодовые тела шляпочных грибов (для этого хорошо иметь в распоряжении муляжи) или трутовиков (высушенные), слоевища лишайников. Микроскопические объекты — водоросли-микрофиты (одноклеточные, колониальные, нитчатые и т.д.), грибы-микромиты (например, сапролегния или пеницилл), а также детали строения макроскопических объектов (например, половые органы хары или разрез пластинок шампиньона). Для ознакомления с такими объектами требуется микроскоп. В некоторых случаях желательна бинокулярная лупа (бинокуляр), особенно при ознакомлении с лишайниками и миксомицетами, однако можно обойтись без нее.

При работе с микроскопом обычно используют окуляр $10\times$ (можно $7\times$ или $15\times$) и 2 объектива: $8\times$ или $10\times$ (малое увеличение) и $40\times$ (большое увеличение). Прибегать к работе с объективом $90\times$ и соответственно с иммерсией нет необходимости.

Студентам, еще не имеющим опыта работы с микроскопом, следует объяснить основы микроскопирования. Если такой опыт у них уже есть, надо напомнить основные положения. В частности, необходимо:

1. При переносе микроскопа поддерживать его рукой снизу — иначе может быстро выйти из строя микровинт.

2. При приготовлении временного препарата на занятии накрывать каплю воды покровным стеклом, иначе при малом увеличении объект будет хуже виден, при большом увеличении вообще ничего не удастся увидеть, а при попытке перевести объектив на большое увеличение может сильно пострадать объектив.

3. По окончании ознакомления с объектом сначала перевести турель микроскопа на малое увеличение, а уже потом убрать препарат со столика микроскопа.

Материал для временных препаратов может быть живым и фиксированным. Для фиксации водорослей обычно используют формалин. Это вещество токсичное и поэтому при работе с фиксированным материалом следует соблюдать меры предосторожности: не допускать попадания формалина на кожу и особенно в нос и глаза, а также к живым объектам. Пипетки и иглы, используемые для фиксированного материала, ни в коем случае нельзя использовать для взятия материала живого!

Зарисовка. Изучаемый материал обязательно зарисовывают. Студенты должны иметь альбомы или папки с форматками, где изображаются все рассматриваемые объекты. Объекты следует зарисовывать в той последовательности, в какой они даются преподавателем при объяснении. Если возможности изобразить очередной объект в данный момент нет (иногда некоторые объекты имеются в единственном числе на всю группу), надо зарезервировать для него место на листе. Особенно недопустимо рисунки, относящиеся к одному объекту, делать в разных местах (например, внешний

вид плодового тела шампиньона в одном месте, а разрез через пластинки этого же гриба — в другом). На странице должно быть не более 4—5 рисунков. Размещать их надо так, чтобы они не мешали и, конечно, не наезжали друг на друга. Желательно рисовать только на одной стороне листа, так как при зарисовке с двух сторон рисунки могут пачкать друг друга.

Рисунки обязательно выполняются простым карандашом — лучше всего марки ТМ (НВ). Раскрашивать их не обязательно, но иногда желательно (вспомним, что названия ряда таксонов высокого ранга у водорослей связаны с окраской!). Однако при этом следует твердо придерживаться правила: цвет должен быть максимально точным! Особенно это касается зеленых и синезеленых водорослей: нередко приходится видеть хламидомонаду синезеленого цвета или анабелу «травяного» («хлорофитного») цвета. Обычно на соответствующее замечание бывает ответ: «У меня не было другого карандаша!» В этом случае необходимо выполнять рисунок в черно-белом варианте. Студенты могут использовать и акварельные краски, если они достаточно хорошо владеют соответствующей техникой. Если же рисунок получается плохо и отнимает много времени, пользоваться акварелью не стоит.

На рисунке подписывают отдельные детали объекта. Желательно писать их названия непосредственно возле рисунка, против черты, указывающей на них, а не применять цифровые обозначения с отдельной расшифровкой. Рисунки должны быть полностью выполнены во время занятий, никакие доработки дома не допускаются. В конце занятия преподаватель просматривает рисунки и при необходимости требует исправления или доработки.

ВОДОРΟΣЛИ

Водоросли представляют собой экологическую группу организмов, объединенную водным образом жизни, оксигенным фотосинтезом, недифференцированностью тела на многоклеточные органы и рядом других признаков. В систематическом отношении они делятся на многочисленные отделы, различающиеся по строению клетки и набору пигментов. В общей системе органического мира водоросли относят к разным царствам.

Морфологические типы дифференциации таллома. Большое разнообразие внешней формы водорослей сводят к нескольким типам морфологической дифференциации талломов, встречающихся в разных систематических группах.

Монадный тип дифференциации таллома характеризуется активной подвижностью одноклеточных и колониальных представителей с помощью жгутиков в вегетативном состоянии. Своеобразные органеллы, свойственные монадным клеткам, — сократительные вакуоли и глазок.

Амебодный (ризоподиальный) тип отличается отсутствием жесткой клеточной стенки и способностью к амебодному движению. Представители одиночные или колониальные.

Пальмеллоидный тип дифференциации характерен сочетанием неподвижного образа жизни с наличием клеточных органелл, свойственных монадным клеткам (сократительные вакуоли, стигма, жгутики или их производные). Представители одноклеточные или колониальные.

Коккоидный тип дифференциации встречается у одноклеточных и колониальных представителей, у которых отсутствуют жгутики и которые чаще всего неподвижны в вегетативном состоянии (исключение — десмидиевые и диатомовые).

Нитчатый (трихальный) тип дифференциации отличается расположением клеток в нить, образующейся в результате вегетативного деления преимущественно в одной плоскости. Нити могут быть простыми или ветвящимися.

Разнонитчатый (гетеротрихальный) тип дифференциации таллома характеризуется двумя системами нитей: стелющимися по субстрату и выполняющими функцию прикрепления, и отходящими вертикально, выполняющими ассимиляционную функцию.

Ложнотканевый (псевдопаренхиматозный) тип дифференциации бывает у водорослей, образующих крупные объемистые слоевища в результате срастания нитей.

Тканевый (паренхиматозный) тип дифференциации обусловлен тем, что клетки способны делиться в трех взаимно-перпендикулярных направлениях, в результате чего образуются объемные слоевища с тканями, выполняющими разные функции.

Сифональный тип дифференциации характерен отсутствием внутри слоевища клеточных перегородок при большом количестве клеточных органелл (ядер, хлоропластов, митохондрий и др.). Слоевище обычно достигает определенной степени дифференцировки и макроскопических размеров. Перегородки в таких слоевищах появляются при повреждении таллома, при формировании органов размножения.

Сифонокладальный тип дифференциации встречается у водорослей, способных к образованию из первичного сифонального таллома (в результате разобщенных процессов карио- и цитокинеза) сложно устроенных слоевищ, состоящих из первично-многоядерных сегментов.

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

У некоторых одноклеточных водорослей *вегетативное размножение* происходит путем деления клетки пополам (эвглена), у некоторых колониальных представителей — участками колоний (микроцистис), у нитчатых — фрагментами нитей (улотрикс, спирогира). У бурых водорослей из порядка Сфацеляриевых существуют специализированные выводковые веточки. У зеленых водорослей из порядка Харовые для вегетативного размножения служат клубеньки на ризоидах.

Бесполое размножение у водорослей осуществляется с помощью подвижных (зооспоры) и неподвижных (апланоспоры) спор. Клетки, в которых образуются споры бесполого размножения, называются спорангиями, а особь, на которой формируются спорангии, — спорофитом. В ряде случаев подвижные и неподвижные споры бесполого размножения носят особые названия.

При *половом размножении* у водорослей в результате попарного слияния гаплоидных клеток появляется диплоидная зигота. Половой процесс у водорослей может происходить с участием или без участия гамет. Типы полового процесса с участием гамет у водорослей следующие: *изогамия* — слияние одинаковых по размеру и форме подвижных гамет; *гетерогамия* — слияние подвижных гамет одинаковой формы, но разного размера; *оогамия* — слияние крупной неподвижной женской гаметы яйцеклетки с мелким подвижным сперматозоидом. Клетки, в которых формируются изо- и гетерогаметы, называются *гаметангиями*, а особь, на которой они образуются — *гаметофитом*. Клетку, в которой формируются спер-

матозоиды, называют *антеридием*, а клетку, содержащую яйцеклетку (одну или несколько), — *оогонием*. Типы полового процесса у водорослей без образования гамет следующие: *хологамия* — слияние двух подвижных одноклеточных особей; *конъюгация* — слияние протопластов двух гаплоидных вегетативных клеток с образованием диплоидной зиготы.

Сбор и культивирование материалов. Пресноводные водоросли собирают с ранней весны до поздней осени, а морские — в незамерзающих морях и наземные на местах, не покрытых снегом, — в течение всего года.

Планктонные водоросли собирают с помощью планктонной сети, представляющей собой конический мешок из мельничного шелкового или капронового сита с очень небольшим диаметром отверстий (5929 на 1 см³). Верхний широкий конец прикрепляется к латунному кольцу, нижний узкий конец крепится плотно к латунному стаканчику с узкой трубочкой на конце, закрытой с помощью крана. При сборе планктона планктонную сеть опускают в воду и тянут за веревку за лодкой или подтаскивают к берегу. Через сеть можно процеживать воду, набранную кружкой или ведром. Вода профильтровывается через стенки сетки и остается в стаканчике. Эту воду сливают, открыв кран, в приготовленную банку.

Для каждой пробы на этикетке или в записной книжке указывают место и время сбора, характер водоема, планктон, бентос или перифитон. Этикетку пишут простым карандашом и опускают в пробу.

Так как некоторые планктонные виды быстро отмирают, а колонии распадаются, часть материала следует фиксировать на месте сбора. Планктонные виды плохо поддаются культивированию в стоячей воде и очень быстро (через несколько дней) отмирают. Лишь немногих планктонных представителей удастся культивировать в лабораторных условиях. В то же время многие бентосные и перифитонные виды выращивают в лаборатории.

В качестве фиксаторов чаще всего используют формалин. Он хорошо сохраняет форму клетки, но плохо ее содержимое. Для фиксации используют 40%-й формалин в таких количествах, чтобы его конечная концентрация в пробе составляла 4—5%, т. е. на 9 объемов пробы добавляют 1 объем формалина. Для нейтрализации часто содержащейся в формалине муравьиной кислоты в банки добавляют по несколько капель раствора двууглекислой соды. В полевых условиях для фиксации можно использовать раствор йода в йодистом калии (10 г KI растворяют в 100 мл воды, добавляют 3 г кристаллического йода и еще 100 мл воды, встряхивают до полного растворения кристаллов и хранят в темной посуде). Этот раствор добавляют к пробе в соотношении 1 : 5. Такие пробы хранят в темном месте.

В лаборатории водоросли культивируют в стеклянных кристаллизаторах, закрывающихся стеклянными пластинками, в плоскодонных колбах, закрытых ватными пробками. Жидкость должна занимать не более половины сосуда и значительно превышать объем находящейся в ней водорослей. По мере испарения в сосуды можно доливать воду, лучше взятую из того же водоема. Крупные водоросли культивируют в аквариумах. Культуры держат на подоконниках, стеллажах перед окнами, выходящими на северную или восточную сторону, чтобы избежать прямых солнечных лучей. Желательно в помещениях, где стоят сосуды с водорослями, поддерживать невысокую температуру. Зимой и осенью полезно дополнительно облучать водоросли лампами дневного света. Это облучение может быть круглосуточным или в течение 8—10 ч, при этом не допускать чрезмерного нагревания сосудов с водорослями.

Морские водоросли трудно культивировать в лабораторных условиях, поэтому их фиксируют или гербаризируют на месте сбора.

ОТДЕЛ ЦИАНОБАКТЕРИИ (СЯНОВАСТЕРІА), или СИНЕЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРОСЛИ (СЯНОРНУТА)

Отдел включает одноклеточные, колониальные и многоклеточные организмы с прокариотическим строением клетки и оксигенным фотосинтезом. Клетка окружена стенкой, структурным компонентом которой является муреин. Оболочка часто ослизняется. В протопласте отсутствует оформленное ядро, хлоропласты, митохондрии, аппарат Гольджи, эндоплазматический ретикулум, вакуоль с клеточным соком и ряд других органелл. В нем различают периферическую окрашенную часть — хроматоплазму, и центральную неокрашенную часть — центроплазму. У многих представителей нельзя установить резкой границы между хроматоплазмой и центроплазмой. В хроматоплазме располагаются тилакоиды, в которых содержатся пигменты: хлорофиллы *a*, *b* (у прохлорофитовых), каротиноиды и фикобилипротеины (синие аллофикоцианин и фикоцианин и красный фикоэритрин). Различное соотношение пигментов обуславливает окраску синезеленых водорослей от сине-зеленой до желтой и даже красноватой.

В цитоплазме располагается ДНК, но в отличие от эукариот она не ограничена ядерной оболочкой. Запасные вещества представлены цианофициновым крахмалом, цианофициновыми гранулами, полиэдральными тельцами. Клетки многих синезеленых водорослей содержат псевдовакуоли — газовые вакуоли, мембрана которых состоит только из белка, они наполнены газом. В жизненном цикле отсутствуют жгутиковые стадии, половой процесс не найден. Размножение осуществляется делением клеток, распа-

дом колоний, фрагментами нитей, экзо- и эндоспорами. Распространены в пресных водах, морях, наземных местообитаниях.

Для занятий может быть использован как живой, так и фиксированный материал.

Порядок Хроококковые (Chroococcales)

К порядку относятся одноклеточные и колониальные представители, размножение которых, как правило, происходит путем деления клетки пополам, или фрагментами колоний.

Водоросли из этого порядка микроскопические, и для того чтобы приготовить препарат, материал следует брать пипеткой. Каплю воды, содержащую водоросли, наносят на предметное стекло, закрывают покровным и исследуют под микроскопом при малом, а затем при большом увеличении.

Род синехоцистис (*Synechocystis*) характеризуется шаровидными одиночными или после деления по две вместе клетками с тонкой стенкой (рис. 1). Изредка клетки могут располагаться небольшими группами, окруженными едва заметной слизью. Обитают в пресных, солоноватых, содовых водоемах, минеральных источниках, некоторые виды — в слизи других водорослей.

Род глеокапса (*Gloeocapsa*) обычно имеет шаровидные клетки, погруженные в слизь (рис. 2). При делении материнской клетки ее слизистая обертка не расплывается, а окружает обе дочерние клетки с их уже собственными слизистыми обертками. При дальнейших делениях сохраняются также слизистые оболочки всех поколений, что приводит к возникновению сложной системы вставленных друг в друга слизистых обертки. Представители этого рода распростра-

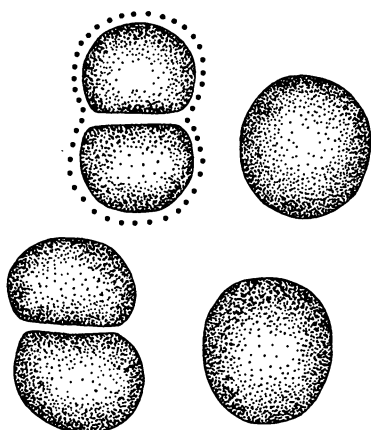


Рис. 1. *Synechocystis*. Внешний вид клеток

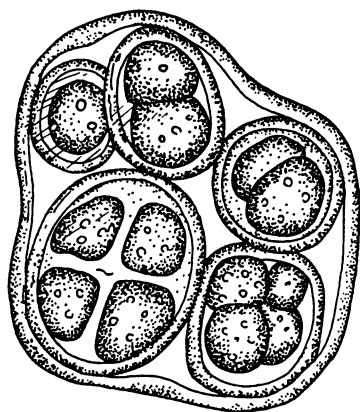


Рис. 2. *Gloeocapsa*. Общий вид колонии

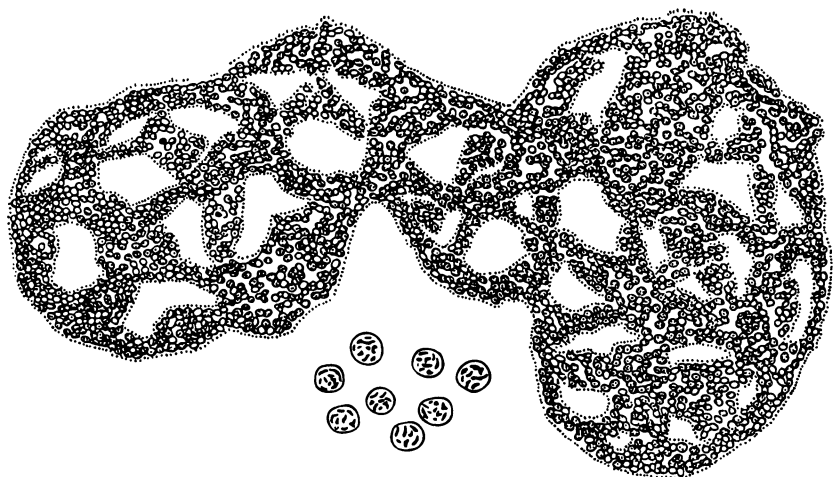


Рис. 3. *Microcystis*. Общий вид колонии и отдельные клетки

нены в воде (слизь не окрашена) и на суше — на влажных камнях, скалах, стенах (слизь окрашена в ярко-красный, желтый, синий и фиолетовый цвета).

Род микроцистис (*Microcystis*) формирует микроскопические, чаще бесформенные колонии, в которых шаровидные клетки погружены в общую слизь. Очертания колоний могут быть разнообразны, варьируя от шаровидной до нитевидной формы, причем в слизи иногда возникают отверстия, придавая колонии сетчатый или продырявленный вид (рис. 3).

У некоторых видов в клетках имеются газовые вакуоли, из-за которых клетки под микроскопом кажутся почти черными. Благодаря этим вакуолям колонии всплывают на поверхность воды, образуя на ней маслянистый грязно-зеленоватый налет. Встречается в водных и наземных местообитаниях, а также в слизи других водорослей.

Род мерисмопедия (*Merismopedia*) образует свободноплавающие колонии в форме квадратных или прямоугольных однослойных слизистых пластинок (рис. 4).

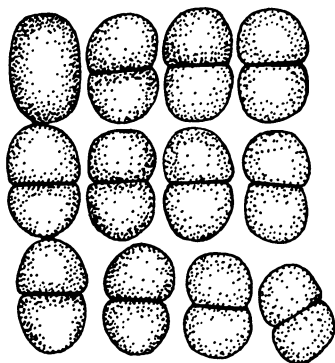


Рис. 4. *Merismopedia*. Общий вид колонии

Клетки шарообразные или слегка эллипсоидные, расположенные часто по четыре. Мерисмопедия обычно встречается в водоемах со стоячей водой, реже в ручьях и реках, в планктоне или между другими водорослями.

Порядок Осцилляториевые (*Oscillatoriales*)

К порядку относятся нитчатые водоросли с гомоцитными неветвящимися нитями.

Род осциллятория (*Oscillatoria*) часто образует сине-зеленые пленки, плавающие в виде лепешек на поверхности стоячих водоемов или покрывающие влажную землю, подводные предметы и растения, дно водоемов. Очень часто длительно сохраняются в смешанных культурах водорослей, поэтому осцилляторию всегда можно иметь в живом состоянии. Для приготовления препарата в капле на предметном стекле препаративными иглами разъединяют небольшой кусочек пленки на отдельные нити, закрывают покровным стеклом и рассматривают при малом увеличении микроскопа.

Осциллятория представляет собой нити чаще всего сине-зеленого цвета, прямые или слегка изогнутые (рис. 5). Конец нити поворачивается то в одну, то в другую сторону, нить как бы качается (осцилляторное движение). Это качание сопровождается вращением нити вокруг собственной оси и ее поступательным движением по субстрату. Движение нитей осциллятории можно заметить и без микроскопа при перемещении их из воды на стенки сосуда или по расползанию из комочка по всей капле на предметном стекле.

При большом увеличении микроскопа видно, что нити состоят из одинаковых цилиндрических клеток, редко бочонкообразных, коротких или удлинённых. Только верхушечные клетки могут по форме отличаться от остальных. Нить растет в результате поперечного деления клеток. У некоторых видов можно различить центроплазму и хроматоплазму, а также цианофициновые гранулы — зернистые включения, которые могут располагаться вдоль поперечных перегородок. Водоросль размножается путем распада нитей на отдельные подвижные участки — *гормогонии*, из которых вырастают новые нити.

Род спирулина (*Spirulina*) близок к роду осциллятория, но отличается от него нитями, обычно имеющими форму правильной, реже несколько неправильной спирали (рис. 6). У крупных форм более или менее хорошо заметны поперечные перегородки. Нити способны к вращательному и поступательному движению.

Спирулина широко распространена в стоячих и медленно текущих водах.



Рис. 5. *Oscillatoria*.
Участок нити

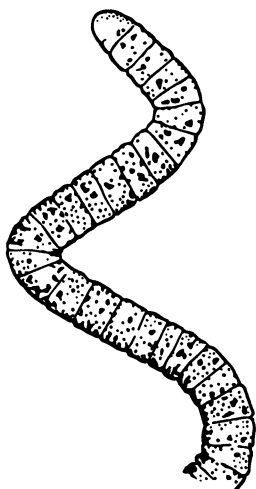


Рис. 6. *Spirulina*. Участок нити



Рис. 7. *Lyngbya*. Участок нити

Род лингбия (*Lyngbya*) также близок к роду осциллятория, но имеет плотное трубчатое влагалище или чехол, в который заключена нить (рис. 7). При размножении гормогонии выскальзывают из влагалища и после некоторого периода движения вырабатывают новые влагалища.

Широко распространены в водоемах различного типа, некоторые представители живут в слизи других водорослей.

Порядок Ностоковые (*Nostocales*)

К порядку относятся нитчатые водоросли с гетероцитными нитями, т. е. помимо вегетативных клеток образуются гетероцисты и споры.

Род анабена (*Anabaëna*) представлен одиночными или собранными в дерновинки нитями, прямыми или изогнутыми. В нитях наряду с вегетативными клетками, в которых много газовых вакуолей, можно увидеть клетки с прозрачным содержимым без газовых вакуолей, но с толстыми стенками — гетероцисты. На границе соединения с соседними вегетативными клетками в каждой гетероцисте имеется «пробка». В гетероцистах происходит фиксация азота. Отдельные вегетативные клетки, сильно разрастаясь, превращаются в споры (акинеты). Споры одеты толстой оболочкой, в них исчезают газовые вакуоли, но накапливаются цианофициновые зерна (рис. 8).

Многие планктонные виды нередко вызывают цветение воды в стоячих водоемах, и их можно легко собрать и зафиксировать формалином. Обычно в материале наряду с нитями, в которых еще

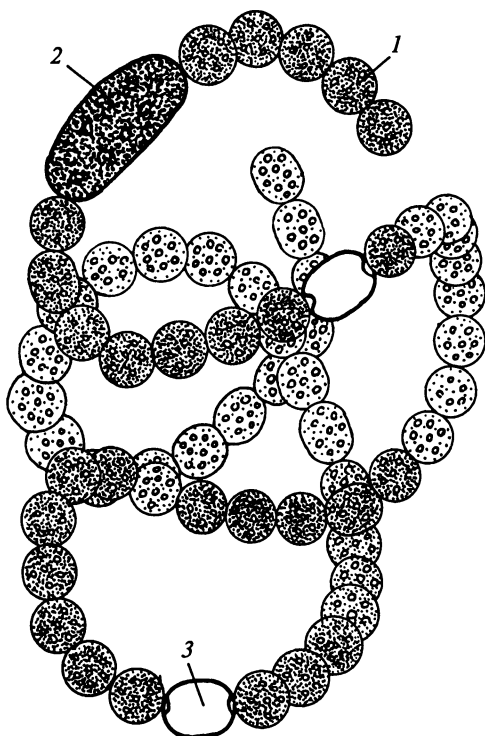


Рис. 8. *Anabaena*. Общий вид нити:

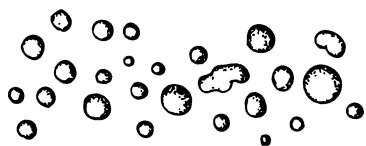
1 — вегетативная клетка; 2 — спора; 3 — гетероциста

отсутствуют споры, содержатся нити с клетками, находящимися на разных стадиях спорообразования.

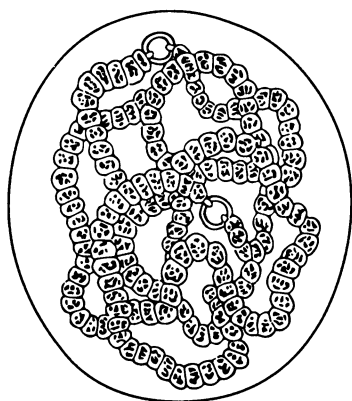
Род носток (*Nóstoc*) представлен слизистыми колониями шаровидной или неправильной формы, размеры которых от микроскопических до нескольких сантиметров. В слизи имеются нити, очень похожие на анабелю (рис. 9).

Носток можно легко выделить в культуру, а также долго сохранять в старых смешанных культурах. Для приготовления препарата берут целиком мелкие колонии или кусочек колонии, помещают в каплю воды на предметное стекло, накрывают покровным и исследуют под микроскопом.

Роды ривулария (*Rivulária*) и **глеотрихия** (*Gloeotríchia*) имеют шаровидные или полушаровидные колонии, состоящие из нитей, погруженных в слизь (рис. 10). Внутри колонии нити располагаются радиально и имеют расширенные концы с гетероцистами, которые обращены внутрь колонии, противоположные же концы часто вытянуты в бесцветный волосок. Роды отличаются друг от друга тем, что у глеотрихии в основании нити над гетероцистой



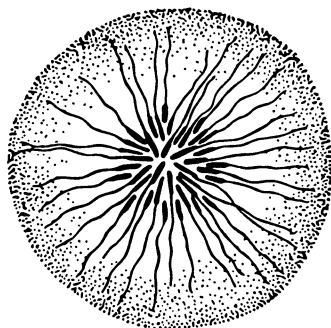
A



Б

Рис. 9. *Nostoc*:

A — общий вид колонии; Б — молодая колония



A



Б

Рис. 10. *Gloeotrichia*:

A — колония в разрезе; Б — нить из колонии со зрелой спорой

расположена крупная спора, окруженная влагалищем, а у ривуларии споры не формируются. Препараты для этих водорослей готовят как для ностока.

ОТДЕЛ ЭВГЛЕНОВЫЕ ВОДОРОСЛИ (EUGLENÓPHYTA)

К отделу относятся встречающиеся преимущественно в пресных водах, практически исключительно монадные одноклеточные представители. У них имеются два неравных жгутика (покрыты в один ряд тонкими волосками), своеобразный митоз, хлоропласт покрыт тремя мембранами, хлорофиллы *a* и *b* не маскируются каротиноидами, запасной продукт — *парамилон*, клеточный покров — *пелликула*, размножение вегетативное.

Род эвглена (*Eugléna*), развиваясь в массе, обуславливает зеленый цвет луж, богатых органическими веществами. Если поместить каплю такой воды на предметное стекло, закрыть покровным и рассматривать препарат при малом увеличении микроскопа, то можно увидеть веретеновидные удлиненные неуплощен-

ные зеленые клетки, активно перемещающиеся в воде (рис. 11). Такое поступательное движение обеспечивает жгутик, выходящий из глотки. Второй жгутик короткий, не выходящий за пределы глотки. Кроме этого движения эвглены могут совершать метаболитические движения, связанные с весьма сильными изменениями формы тела: в поперечном направлении клетка вздувается и расширяется, в продольном — сокращается. При большом увеличении микроскопа можно разглядеть оболочку клеток эвглен — пелликулу, на которой у некоторых видов наблюдаются штрихи, точки или отдельные гранулы, собранные в ряды. На переднем конце тела эвглен находится глотка, состоящая из воронки, глоточного канала и резервуара. В резервуар выбрасывает свое содержимое сократительная вакуоль. Рядом с глоткой расположен глазок красного цвета.

В клетке имеется одно ядро, один или несколько ярко-зеленых хлоропластов (которые у разных видов варьируют по форме и размерам) с пиреноидами или без. Запасной продукт — парамилон — откладывается в цитоплазме в виде зерен, палочек, колец. Размножаются эвглены продольным делением пополам.

У ряда видов в клетках находится большое число красных гранул, содержащих каротиноид астаксантин. Они маскируют зеленый хлорофилл, придавая клетке красную окраску. При массовом развитии эти виды на свету вызывают красное «цветение» воды. У одних видов клетки большую часть времени красные, у других окраска может меняться на зеленую в течение нескольких минут в зависимости от освещенности.

Для занятий лучше иметь живой материал, который собирают в прудах, лужах, озерах, болотах. Для этих целей можно использовать планктонную сеть. Пробы должны быть исследованы в течение нескольких дней. Некоторые виды поддерживают в культуре.

Род факус (*Phacus*). Виды рода имеют уплощенное плоско сжатое тело, которое на заднем конце часто заканчивается бесцветным прямым или согнутым отростком (рис. 12). Для рода характерно отсутствие метаболитического движения. Клетки более или менее скручены относительно продольной оси. На оболочке заметны штрихи. Видимый жгутик один, отходит от переднего конца клетки. Ядро одно, хлоропласты многочисленные в виде дисков без пиреноидов. Количество, форма и расположение парамилонных зерен используются для определения видов. Для занятий нужен живой материал, который можно собрать в пресных водо-

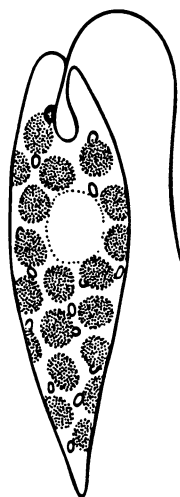


Рис. 11. *Euglena*.
Внешний вид клетки

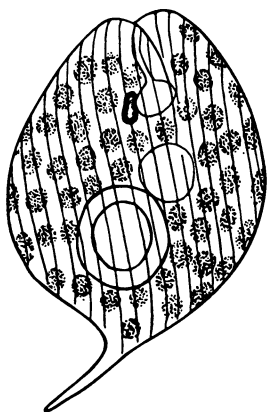


Рис. 12. *Phacus*. Внешний вид клетки

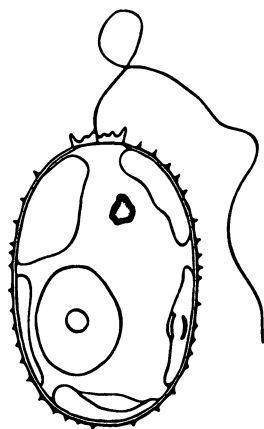


Рис. 13. *Trachelomonas*. Внешний вид клетки

емах, но многие представители сохраняются в фиксированном материале.

Род трахеломонас (*Trachelomonas*). Виды рода широко распространены в пресных водоемах, отличаются тем, что зеленые монады заключены внутри домиков (рис. 13). Домик может быть гладким или орнаментированным, имеет разную форму, окраску в бурых тонах и всегда на переднем конце есть отверстие, через которое выходит жгутик. Вокруг этого отверстия часто имеется горлышко или окаймление шипиками. При размножении, когда клетка делится пополам, через это отверстие выходит одна или обе дочерние особи. В воде они вырабатывают собственные домики.

Весной и осенью некоторые виды трахеломоноса могут развиваться в массе, вызывая «цветение» водоемов. Для занятий желательно иметь живой материал, но и при фиксации домики хорошо сохраняются.

ОТДЕЛ ДИНОФИТОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ (DINOPHYTA)

Динофитовые — уникальная группа водорослей, у которых по крайней мере во время одной части жизненного цикла хромосомы конденсированы на протяжении всего клеточного цикла и в них мало гистонов. Исходя из этих признаков ядро динофитовых водорослей называют мезокарионом или *динокарионом*. Подавляющее большинство относящихся сюда представителей имеют монадный тип дифференциации таллома. Подвижные представители динофитовых, а также зооспоры и гаметы дорзовентрально упло-

щены, имеют сферическую или яйцевидную форму с двумя гетероморфными жгутиками. Один жгутик лежит в поперечной бороздке, другой в продольной. Поперечный жгутик имеет спирально закрученную аксонему и исчерченный белковый параксиллярный тяж. На мембране этого жгутика расположен ряд простых волосков. Продольный жгутик имеет типичное строение, и на его мембране волоски расположены в два ряда. Биение этих жгутиков обеспечивает вращательное и поступательное движение. У некоторых представителей отсутствуют борозды, и гетероморфные жгутики отходят от переднего конца клетки. Окрашенные представители имеют хлоропласты, варьирующие в числе, форме, окраске и по расположению в клетке. Они могут быть от желто-коричневого, оливкового, красно-коричневого до темно-коричневого цвета, что зависит от соотношения хлорофиллов и каротиноидов (β -каротин, перидинин, диноксантин, диадиноксантин). Интенсивность окраски зависит также от интенсивности освещения и соотношения между автотрофным и гетеротрофным типом питания. Хлоропласты имеют оболочку, состоящую из трех мембран, двух-, трехтилакоидные ламеллы, опоясывающая ламелла отсутствует. У некоторых представителей есть пиреноид. Запасные продукты — крахмал, который откладывается в цитоплазме, и масла. У динофитовых имеются уникальные органеллы — *пузулы*, которые, возможно, выполняют функции сократительных вакуолей. Если глазок (стигма) присутствует, то он локализован в области продольной борозды, чаще всего вне хлоропластов. Клеточная оболочка — *амфиесма*, представляющая собой совокупность плазмалеммы и системы текальных везикул под ней. В текальных везикулах могут быть текальные пластинки, состоящие из целлюлозы. Эти пластинки различным образом орнаментированы. Размножаются динофитовые вегетативным, бесполом и половым путем. Большая часть — морские планктонные формы.

В пресноводном планктоне, особенно в стоячих водоемах, часто встречаются роды перидиниум и церациум, которые нередко вызывают «цветение» воды. Для занятий лучше иметь живой материал, который собирают планктонной сетью. Для замедления движения этих форм сбоку покровного стекла помещают каплю гипертонического раствора сахара, который проникает под стекло. Когда клетка, двигаясь, достигает разбавленного раствора, она останавливается. Остановить движение клеток можно также добавлением капли раствора йода в йодистом калии. Для лучшего изучения структуры панциря материал можно фиксировать формалином и просветлить содержимое клетки в растворе жавелевой воды или в едком калии с последующим подкрашиванием анилиновыми красителями.

Род перидиниум (*Peridinium*). Клетки представителей этого рода имеют ясно выраженное дорзовентральное строение, выпуклые

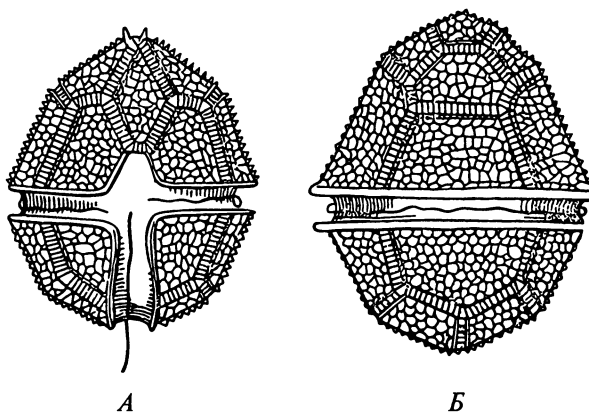


Рис. 14. *Peridinium*. Вид клетки с брюшной (А) и спинной (Б) сторон

со спинной стороны и вогнутые с брюшной (рис. 14). Клетки шарообразные или яйцевидные и одеты мощным панцирем, состоящим из щитков, на поверхности которого выражены поперечная и продольная бороздки. Щитки соединены между собой поперечно исчерченными швами, за счет расширения которых растет панцирь. Поперечная бороздка опоясывает спинную выпуклую сторону клетки, а концы ее смыкаются или не смыкаются на брюшной стороне.

Она делит клетку на две почти равные части: верхнюю, или апикальную, и нижнюю — антапикальную. Продольная бороздка, перпендикулярная к поперечной, проходит по брюшной стороне нижней половины клетки. От места пересечения бороздок отходят жгутики. Поперечный лентовидный уплощенный жгутик лежит в поперечной бороздке, а нитевидный продольный — в продольной бороздке, выступая за пределы нижнего конца клетки.

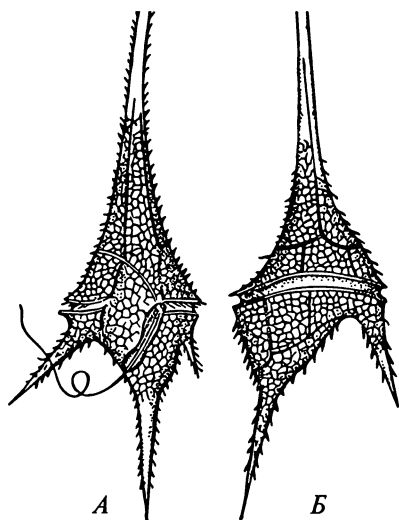


Рис. 15. *Ceratium*. Вид клетки с брюшной (А) и спинной (Б) сторон

В протопласте содержатся многочисленные хлоропласты бурого цвета, крупное ядро, иногда глазок. Запасные вещества — крахмал и масло. Размножение чаще всего происходит делением клетки на две. Редко у

некоторых представителей наблюдается половой процесс — изогамия.

Род почти исключительно пресноводный, но некоторые его представители встречаются в опресняемой прибрежной полосе морей и океанов

Род церациум (*Cerátium*). Клетки видов этого рода сильно вытянуты в длину (рис. 15). Поперечная бороздка у видов церациума окружает всю клетку в самом широком месте, продольная бороздка начинается от поперечной на брюшной стороне клетки и идет косо вниз. Верхняя — апикальная половина клетки продолжается в длинный отросток или апикальный рог, а нижняя — антапикальная имеет два или три роговидных придатка. Жгутиков два — поперечный и продольный. Клетка покрыта панцирем, состоящим из целлюлозы. Широкие швы не образуются, так как щитки панциря плотно соединяются.

Размножение происходит в подвижном состоянии путем деления всей клетки в косом направлении. Каждая из новых особей получает часть панциря материнской клетки. Недостающие части достраиваются заново и покрываются панцирем. В конце вегетационного периода образуются цисты, которые перезимовывают на дне водоема или в тине. Для некоторых видов известен гетерогамный половой процесс.

Большинство — морские представители, в пресных водах встречается 4 вида.

ОТДЕЛ ОХРОФИТОВЫЕ ВОДОРОСЛИ (ОСНРОФНУТА)

Отдел включает организмы с разнообразными типами дифференциации таллома (за исключением сифонокладального) — от одноклеточных монадных представителей до гигантских водорослей с тканевым типом дифференциации таллома. У монадных представителей и жгутиковых стадий два жгутика. Длинный жгутик покрыт двумя рядами трехчастных мастигонем, второй — гладкий. Хлоропласты покрыты четырьмя мембранами: две собственно мембраны хлоропластов и две хлоропластной эндоплазматической сети. Если хлоропласт расположен рядом с ядром, то наружная мембрана ядра переходит в наружную мембрану хлоропластной эндоплазматической сети. Ламеллы трехтилакоидные. Имеется опоясывающая ламелла. Помимо хлорофиллов *a*, *c*₁, *c*₂, *c*₃ имеются каротиноидные пигменты. Главный дополнительный пигмент — *фукоксантин* или *вошериаксантин* (у желтозеленых). Хлоропластная ДНК имеет форму кругообразного (кольцеобразного) нуклеоида. Пиреноиды могут быть, но могут и отсутствовать. Запасной

продукт — *хризламинарин*, который формируется вне хлоропласта, в вакуолях цитоплазмы. Глазок чаще расположен в хлоропласте. Он состоит из ряда липидных глобул с каротиноидными пигментами.

КЛАСС ЗОЛОТИСТЫЕ ВОДОРОСЛИ (CHRYSORHYZEAE)

Золотистые водоросли — одноклеточные или колониальные организмы с различными типами дифференциации таллома (амебонидный, монадный, пальмеллоидный, коккоидный, псевдопаренхиматозный), окрашены в золотисто-бурый цвет, обусловленный присутствием в хлоропластах наряду с хлорофиллами ряда добавочных каротиноидов (наиболее важные дополнительные пигменты — фукоксантин и виолаксантин). Жгутиковые стадии с типичными особенностями для охрофитовых водорослей, но на мастигонемах имеются латеральные волоски. Пластиды также характерны для охрофитовых. Стигма расположена в хлоропласте, состоит из одного ряда липидных глобул. Запасные продукты — хризламинарин и липиды — откладываются вне пластид. Клетки чаще всего окружены лишь плазмалеммой. У некоторых клетки

покрыты органическими или кремнеземными чешуйками, но не формируют панцирь, многие живут в домиках. Размножение преимущественно вегетативное и бесполое, половой процесс известен для немногих видов. Для золотистых водорослей характерно образование стоматоцист — специальных покоящихся стадий, стенка которых состоит из кремнезема. Встречаются преимущественно в пресных водах, достигая максимума развития в холодное время года.

Род динобрион (*Dinobryon*). К роду относятся одноклеточные и колониальные представители, как свободноплавающие, так и прикрепленные (рис. 16). Монады сидят в вазообразных домиках. Кустикообразная форма колоний связана со способом вегетативного деления клеток, когда одна из дочерних клеток покидает родительский домик и прикрепляется к его отверстию, формируя свой собственный домик. Родительский домик могут покинуть и обе дочерние клетки. Клетки содержат один или два хлоропласта золотисто-желтого цвета, на переднем конце клетки видны глазок, две сократитель-

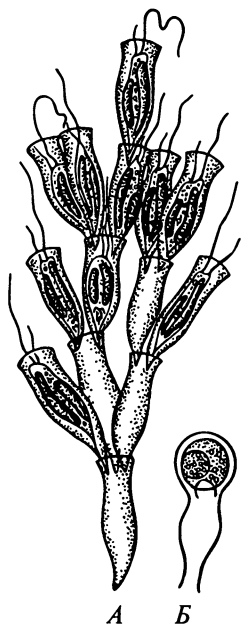


Рис. 16. *Dinobryon*:

А — общий вид колонии; Б — циста

ные вакуоли и два неравных по длине жгутика. Хризоламинарин расположен в вакуоле на заднем конце клетки. Размножение вегетативное продольным делением клетки пополам и половое. Зигота превращается в стоматоцисту. Представители этого рода обитают в пресных водах умеренных и бореальных широт, могут вызывать «цветение» воды, придавая ей неприятный запах и вкус. Миксотрофные представители питаются бактериями.

Для занятий лучше иметь живой материал, который можно подкрасить метиленовой синью.

Род гидрурус (*Hydrurus*). Таллом представляет собой крупные (до 30 см длиной) слизистые колонии, имеющие вид коричневых разветвленных шнуров (рис. 17). В колониях различают главный ствол и боковые разветвления. Клетки, погруженные в общую слизь, более рыхло расположены по периферии колонии и более плотно в середине. Рост таллома может осуществляться только за счет деления апикальных клеток. Клетки содержат по одному чашевидному бурому хлоропласту. При бесполом размножении только в

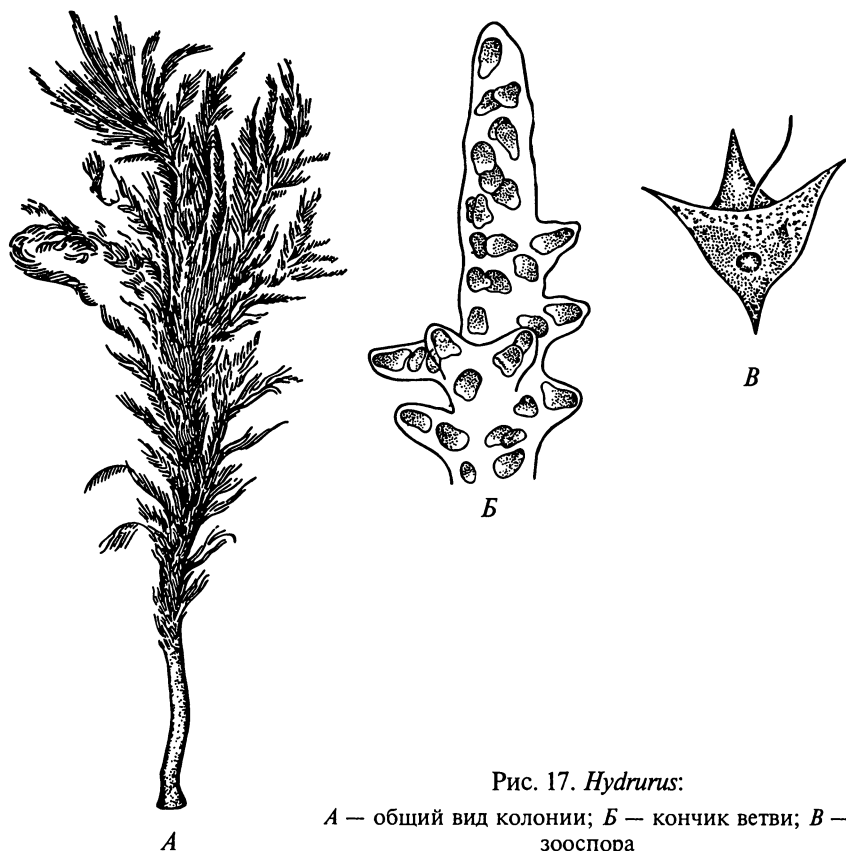


Рис. 17. *Hydrurus*:

А — общий вид колонии; Б — кончик ветви; В — зооспора

клетках боковых ветвей формируются зооспоры характерной тетраэдрической формы, которая поддерживается скелетом из микротрубочек. Иногда развиваются шаровидные цисты. Встречается гидрурус в горных ручьях и реках с холодной водой, где его колонии прикрепляются к камням и другим субстратам.

Для занятий можно использовать фиксированный материал, для этого фрагмент колонии помещают на предметное стекло и рассматривают при малом, а затем при большом увеличении микроскопа.

КЛАСС СИНУРОВЫЕ ВОДОРОСЛИ (SYNUROPHŪSEAE)

По признакам общей морфологии синуровые водоросли очень близки к золотистым, но отличаются по ряду особенностей: оба жгутика направлены вперед; редуцирован ряд микротрубочковых корешков; базальные вздутия могут быть на каждом жгутике; отсутствуют глазок, хлорофилл c_2 ; поверхность клеток обычно покрыта панцирем из кремнеземных чешуек; не известен ни один фаготрофный представитель.

Род синура (*Synúra*) представлен свободноплавающими сферическими колониями, у которых отсутствует общая слизистая обертка (рис. 18). Клетки в колонии соединяются оттянутыми задними концами. На переднем конце клеток расположены два неравных по длине жгутика. Каждая клетка колонии покрыта, как черепицей, окремневшими чешуйками. В клетках расположены хорошо заметные два хлоропласта, имеющие вид золотисто-желтых пластинок. Можно наблюдать пульсирующие вакуоли, блестящие капли хризоломинарина и жира. Глазок отсутствует. В колонии клетки размножаются продольным делением пополам, что приводит к росту колоний. Новые колонии возникают за счет распада на фрагменты старых. Часто во всех клетках колонии возникают цисты. Для некоторых представителей известен половой процесс. Обитает в пресных водах, может вызывать «цветение» воды, придавая ей неприятный запах.

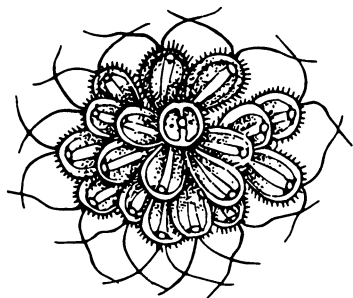


Рис. 18. *Synura*. Общий вид колонии

Для занятий пригоден только живой материал, методика приготовления препарата та же, что и для хламидомонады. Для обнаружения кремнеземных чешуек каплю препарата помещают на покровное стекло и дают ей полностью высохнуть. После этого покровное стекло прокалывают до побурения пятна. Прокаленное

стекло размещают над предметным стеклом прокаленной каплей вниз, закрепляя на углах парафином или пластилином. Далее препарат рассматривают с помощью иммерсионной системы.

КЛАСС ТРИБОФИЦИЕВЫЕ, ЖЕЛТОЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРОСЛИ (TRIBORHÝCEAE, XANTHORHÝCEAE)

К классу относятся водоросли с различными типами дифференциации таллома (монадная, амебоидная, пальмеллоидная, коккоидная, нитчатая, разноритчатая, псевдопаренхиматозная и сифоноидная). Их подвижные формы и стадии имеют два жгутика неравной длины и разного строения (более длинный с трехчастными мастигонемами, короткий — гладкий). Строение хлоропластов типично для охрофитовых водорослей: они покрыты четырьмя мембранами, наружная мембрана хлоропластной эндоплазматической сети переходит в наружную мембрану ядра, ламеллы трехтилакоидные, опоясывающая ламелла имеется, хлоропластная ДНК в виде единого кольца. Хлоропласты содержат хлорофиллы *a* и *c* и различные каротиноиды, из которых главное значение имеет вошериаксантин; фукоксантин отсутствует. Накапливают масло, хризоламинарин и волютин, крахмал не обнаружен. Размножаются вегетативным, бесполом и половым путем. Формируют эндогенные цисты с кремневой оболочкой, состоящей из двух неравных частей. Широко распространены в пресных водах и почвенных местообитаниях, имеются морские представители.

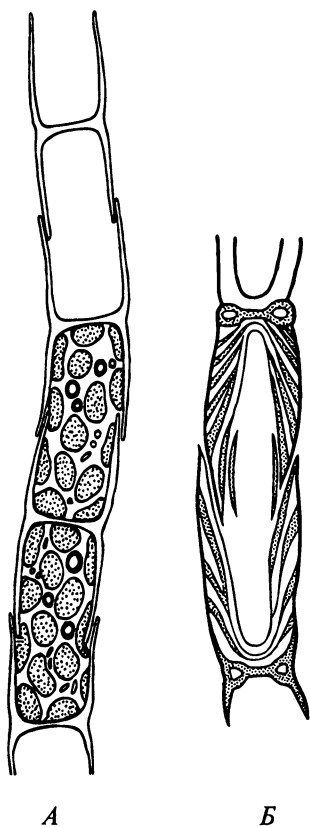
Наиболее широко распространены роды *Tribonema*, *Botrydium* и *Vaucheria*.

Порядок Трибонемовые (Tribonematáles)

К порядку относятся представители с нитчатым типом дифференциации таллома.

Род трибонема (*Tribonéma*, рис. 19). Таллом представлен неветвящимися нитями. Обитает в различных пресных водах, особенно обильны в холодное время года. Сначала нити прикрепляются к субстрату с помощью базальной клетки, после отмирания которой они всплывают на поверхность водоема и встречаются уже в виде свободноживущих отдельных нитей.

Материал собирают весной и осенью, когда эта водоросль в массе развивается в холодной воде. Она образует хорошо заметные невооруженным глазом клубки, пряди и хлопья зеленого цвета. Летом водоросли собираются в холодных, хорошо освещенных водах. Материал фиксируют лучше всего в той же посуде, в которой они собраны, добавив в качестве фиксатора 40%-й формалин из расчета $1/10$ часть объема по отношению к объему пробы. Затем



А

Б

Рис. 19. *Tribonema*:

А — участок нити; Б — строение стенки

содержимое баночки осторожно взбалтывают и плотно закупоривают. Но все же для занятий лучше иметь живой материал, так как при фиксации хлоропласты могут деформироваться и их окраска изменится. Трибонема легко развивается на твердых и жидких питательных средах.

Препарат готовят обычным способом, для чего материал в капле воды помещают на предметное стекло, равномерно распределяя препаровальными иглами, накрывают покровным стеклом и затем рассматривают сначала при малом, а затем и большом увеличении микроскопа.

Нити трибонемы не ветвятся и состоят из цилиндрических или бочонкообразных клеток. Их легко отличить по двузубой вилочке на концах нити. Клеточная стенка у трибонемы состоит из двух половинок, которые заходят краями друг на друга в середине клетки. При росте нитей H-образный фрагмент клеточной стенки двух соседних дочерних клеток встраивается между двумя половинками стенки материнской клетки. В результате этого каждая из дочерних клеток наполовину покрыта старой стенкой материнской клетки и наполовину новообразованной стенкой. Половинки стенок соседних клеток прочно соединены друг с другом и при распаде нити на отдельные клетки образуют характерные H-образные фрагменты.

Такое строение стенки можно хорошо рассмотреть при надавливании на препарат или при его обработке 5—10%-м раствором хромового ангидрида, растворяющего молодые участки стенок и вызывающего распад нити на отдельные клетки с H-образными стенками. Стенка у разных видов трибонемы может быть тонкая, и строение ее плохо различимо. У видов с толстой стенкой ее H-образное строение и слоистость хорошо выражены. Косые полосы в стенке можно рассмотреть, если обработать препарат 60%-м раствором КОН (подогретым) или окрасить конго красным (см. рис. 19, Б).

В клетках имеется несколько желтовато-зеленых пластид без пиреноидов (только у одного вида с пиреноидом). Их число у разных

видов варьирует от 1—2 корытообразных и лентообразных до многочисленных дисковидных. Запасные продукты — блестящие капли масла, которые могут сплошь заполнять клетку при неблагоприятных условиях. Клетки одноядерные, что наблюдается при специальной окраске.

Размножается трибонема вегетативно (фрагментами нитей), бесполом (зооспорами и апланоспорами) и половым (изогамный половой процесс) путем, причем апланоспоры образуются чаще, чем зооспоры. Иногда формируются покоящиеся споры (акинеты).

Порядок Ботридиевые (*Botrydiáles*)

К порядку относятся представители с сифональным типом дифференциации таллома, у которых отсутствует оогамный половой процесс.

Род ботридиум (*Botrydium*). Представители рода (рис. 20) встречаются в течение всего лета на почве по берегам различных водоемов, богатых питательными веществами, а также в других сильно увлажненных местах на почве, в колеях дорог, огородных грядках, полях орошения. Обычно они группируются и имеют вид зеленых пузырей, достигающих 2—3 мм.

Для занятий лучше иметь живой материал, так как при фиксации таллом деформируется и протопласт отстает от стенки. Собирать материал лучше вместе с землей, которую затем отделяют путем взбалтывания с водой, или, придерживая пинцетом кусочек почвы с ботридиумом, осторожно отпрепаровывают ризидальную часть от почвы препаративными иглами.

Крупные шарики ботридиума хорошо видны в лупу или под биноклем, для чего их лучше поместить на предметное стекло с лункой. Ботридиум имеет сифональный тип дифференциации таллома, представленного единственной разросшейся клеткой. Ее наземная часть имеет вид окрашенного зеленого пузыря шаровидной или обратногрушевидной формы, переходящего в бесцветные ризоиды, погруженные в почву. Ризоиды начинаются общим стволом, от которого отходят боковые ветви. Взрослые клетки покрыты многослойной стенкой, на которой может откладываться известь, часто образуя сплошную известковую корочку.

Большая часть пузыря заполнена вакуолю с клеточным соком. В постенном слое цитоплазмы располагаются многочисленные дисковидные хлоропласты и капли масла,

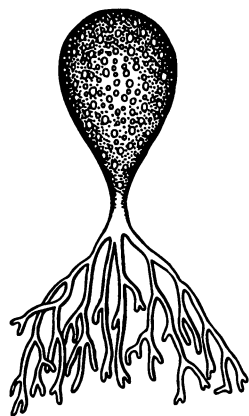


Рис. 20. *Botrydium*.
Внешний вид

ниже которых после специальных окрашиваний можно увидеть многочисленные ядра.

Размножается ботридиум бесполом путем с помощью двужгутиковых зооспор, когда все содержимое пузыря распадается на одноядерные фрагменты. Высвобождаются зооспоры через отверстие на вершине пузыря или через разрыв стенки. Проплавав некоторое время в воде, зооспоры на сырой земле развиваются в новые талломы ботридиума.

При недостатке влаги ботридиум размножается с помощью апланоспор или формирует толстостенные цисты, в одних случаях все содержимое пузыря идет на образование одной крупной цисты. В других — цисты формируются в ризоидах, куда вначале переходит содержимое пузыря. Цисты или прорастают непосредственно в новый таллом, или образуют зооспоры.

Половой процесс у ботридиума изогамный или гетерогамный. Специальные половые органы, как у вошерии, не образуются.

Порядок Вошериевые (*Vaucheriáles*)

К порядку относятся представители с сифональным типом дифференциации таллома с оогамным половым процессом и синзооспорами.

Род вошерия (*Vauchéria*). Виды рода (рис. 21) встречаются в водоемах различных типов (в пресной и морской воде), причем как на мелководье, так и на значительных глубинах. Некоторые виды образуют зеленые дерновинки на поверхности влажной почвы.

Собирать материал можно в течение всего лета, но следует помнить, что водоросль разрушается значительно легче многих других, что связано с особенностями строения вошерии. Иногда небольшое местное повреждение стенки может привести к вытеканию всего содержимого нити. Хорошие результаты дает перенесение водоросли в лабораторию вместе с той средой, в которой она была найдена в природе. Водные формы можно помещать в аквариумы, почвенные — вместе с почвой в чашки Петри, постоянно легко увлажняя. Большие возможности для изучения вошерии дает культивирование ее в лабораторных условиях на твердых и жидких питательных средах.

При малом увеличении микроскопа видно, что таллом вошерии имеет вид ветвящихся трубчатых зеленых нитей без перегородок, достигающих в длину нескольких сантиметров. Вошерия прикрепляется к субстрату с помощью бесцветного ризоида, который можно увидеть, если собирать прикрепленные, а не свободноплавающие нити (рис. 21, А). Клеточная стенка вошерии состоит из целлюлозы. На протяжении таллома можно обнаружить и перегородки, которые образуются при его повреждении и для отделения органов размножения.

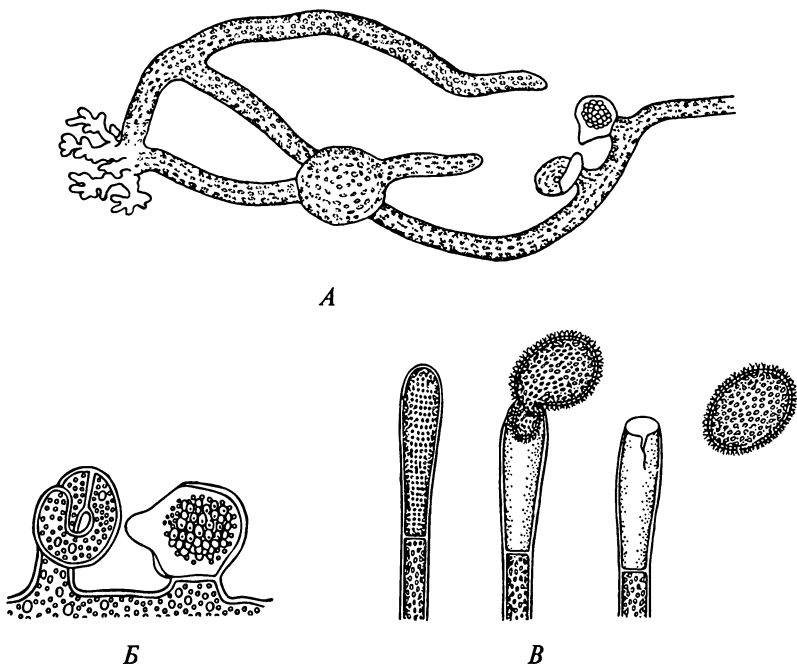


Рис. 21. *Vaucheria*:

A — нить с оогониями и антеридиями; *Б* — антеридий (слева) и оогоний (справа); *В* — зооспорангий с выходящей из него синзооспорой

Большая часть таллома занята вакуолью, а по периферии в цитоплазме расположены многочисленные ядра, заметные после специального окрашивания, и пластиды в виде зерен без пиреноидов. На протяжении нити можно встретить округлые прозрачные капли масла. На конце нити нередко попадаются вздутые участки с более темноокрашенным и густым содержимым. Это зооспорангий, который отделяется перегородкой и в котором формируется одна крупная зооспора (рис. 21, *В*). Зооспора овальной формы, без глазка, голая и несет многочисленные пары жгутиков. В цитоплазме под каждой парой жгутиков располагается ядро, в более глубоких слоях — хлоропласты, а внутри находится большая вакуоль с клеточным соком. После выхода зооспоры из зооспорангия она некоторое время (15—50 мин) движется, затем останавливается, втягивает жгутики, одевается стенкой и прорастает в новый таллом.

Половой процесс у вошерии оогамный. На занятиях можно использовать либо живой материал, либо постоянные препараты, которые готовят, заключая водоросль в глицерин-желатину.

Образование у вошерии оогониев, антеридиев и зооспорангиев можно простимулировать, если резко поменять условия культивирования: перенести водоросль из питательного раствора в ди-

стиллированную или водопроводную воду, и наоборот; перенести водоросль из текучей воды в стоячую; поместить водоросль, которая развивалась на почве, в воду; вынести на свет водоросль, которая развивалась в темноте, и наоборот.

Для знакомства со строением органов полового размножения лучше иметь виды, у которых они образуются рядом как боковые выросты нити. Антеридии имеют вид боковых цилиндрических выростов, часто загибающихся крючком (рис. 21, Б). В месте перегиба появляется перегородка, отделяющая антеридий, в котором формируются многочисленные бесцветные сперматозоиды. Они напоминают некоторые жгутиковые стадии бурых водорослей, но не типичны для большинства охрофитовых водорослей. У сперматозоида два неравных жгутика, прикрепленных сбоку: передний короткий несет мастигонемы, задний жгутик длинный и гладкий. Сперматозоиды выходят в воду через разрыв на вершине антеридия.

В оогонии, который имеет более или менее шаровидную форму, образуется единственная одноядерная яйцеклетка. У однодомных видов оогонии формируются по одному или по два рядом с антеридиями. Вначале они не отделены перегородкой и заполнены большим количеством хлоропластов и каплями масла. К моменту созревания оогония в нем развивается единственная одноядерная яйцеклетка, и он отделяется перегородкой. Обращенная к антеридию часть оогония вытянута в виде клювика. Перед оплодотворением стенка в этом месте разрывается и сперматозоид проникает в оогоний. Диплоидная зигота покрывается толстой многослойной стенкой и превращается в ооспору, которая после периода покоя прорастает в новый таллом. Место редукционного деления в жизненном цикле *Vaucheria*, как полагают, связано с образованием гамет. Таким образом, ее жизненный цикл — диплоидный. Правда, имеются и противоречивые данные о мейозе у вошерии при прорастании зиготы.

КЛАСС ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ (BACILLARIOPHYCEAE, DIATOMOPHYCEAE)

Диатомовые водоросли — микроскопические организмы, одноклеточные и колониальные, с коккоидным типом дифференциации таллома. Их характерная особенность — своеобразное строение оболочки, которая представлена кремнеземным панцирем, состоящим из двух половинок, надевающихся друг на друга, как крышка на коробку. Каждая половинка панциря состоит из створки и поясковидного ободка. Одной стороной поясковидный ободок соединяется с загибом створки, другой, свободной, охватывает поясковидный ободок второй половинки панциря. У ряда диатомей между загибом створки и поясковидным ободком возни-

кают вставочные ободки, на которых формируются неполные перегородки, или септы. Большая створка называется *эпитекой*, меньшая — *гипотекой*. У подвижных особей на створке имеется *шов* — щель или канал и узелки, в которых проходят вертикальные каналы.

При работе с диатомеями принято изучать их со створки и с пояска.

Под панцирем находится клетка, окруженная плазмалеммой. В клетке цитоплазма расположена в постенном слое и содержит разнообразной формы желто-бурые хлоропласты, окраска которых зависит от присутствия в них, кроме хлорофиллов *a* и *c*, бурого пигмента фукоксантина и еще ряда каротиноидов. Строение хлоропластов типично для охрофитовых водорослей. Запасные продукты — хризоламинин и масло. Ядро обычно расположено в центре клетки в цитоплазматическом мостике. Имеются вакуоли с клеточным соком.

Жгутиковая стадия в жизненном цикле представлена только сперматозоидом. Он имеет только один жгутик, который несет трехчастные мастигонемы, у него отсутствует центральная пара микротрубочек и редуцированы жгутиковые корешки.

Диатомовые водоросли размножаются вегетативным и половым путем. При вегетативном размножении каждая дочерняя особь получает половинку панциря материнской, которая для дочерней особи всегда становится эпитекой, гипотеку же дочерняя клетка достраивает заново. Половой процесс — изогамия (у гамет отсутствуют жгутики) и оогамия. Перед образованием гамет ядро редуционно делится, в результате чего развиваются гаплоидные гаметы. Зигота одета тонкой оболочкой и способна к росту. Такая растущая клетка диатомей называется *ауксоспорой*, затем она вырабатывает панцирь и превращается в вегетативную клетку. Жизненный цикл диатомей — диплоидный с гаметической редукцией.

Диатомовые водоросли широко распространены по всему земному шару. Они обитают в планктоне и бентосе морских и пресных водоемов, в обрастаниях различных субстратов.

Многие бентосные формы, обитающие в иле озер и прудов, могут сохраняться в пробах, помещенных в небольшие сосуды, в которые доливают воду из тех же водоемов. Их можно культивировать на жидких и твердых средах. При этом можно использовать среду Пратта, Кнопа и другие, в которые добавляют 1—2 капли жидкого стекла (Na_2SiO_3 или K_2SiO_3). Планктонные формы в живом состоянии долго сохранить не удастся. Для занятий лучше иметь живой и фиксированный материал (фиксация формалином), а также постоянные препараты.

Класс диатомей делят на две группы — пеннатные, через створку которых можно провести две или меньше оси симметрии, и центрические, через створку которых можно провести три и больше осей симметрии.

Ниже приведены порядки, традиционно относимые к пеннатым диатомеям.

Порядок Навикуловые (*Naviculales*)

Представители порядка одиночные, створки изопольные с хорошо развитым шелевидным швом.

Род пиннулария (*Pinnularia*). Одноклеточная подвижная диатомея. Встречается на дне и в обрастаниях у берегов различных водоемов, предпочитая воды, бедные известью. Для приготовления препарата каплю буроватого налета берут пипеткой со дна сосуда и помещают на предметное стекло. Закрыв препарат покровным стеклом, сначала находят пиннуларию на малом увеличении микроскопа и наблюдают за ее движением (если материал живой), а затем рассматривают при большом увеличении.

Со створки пиннулария имеет вид вытянутого эллипса (рис. 22, А, Г). На концах створки и в ее середине видны небольшие светлые кружки. Это узелки. Между ними вдоль клетки по ее середине

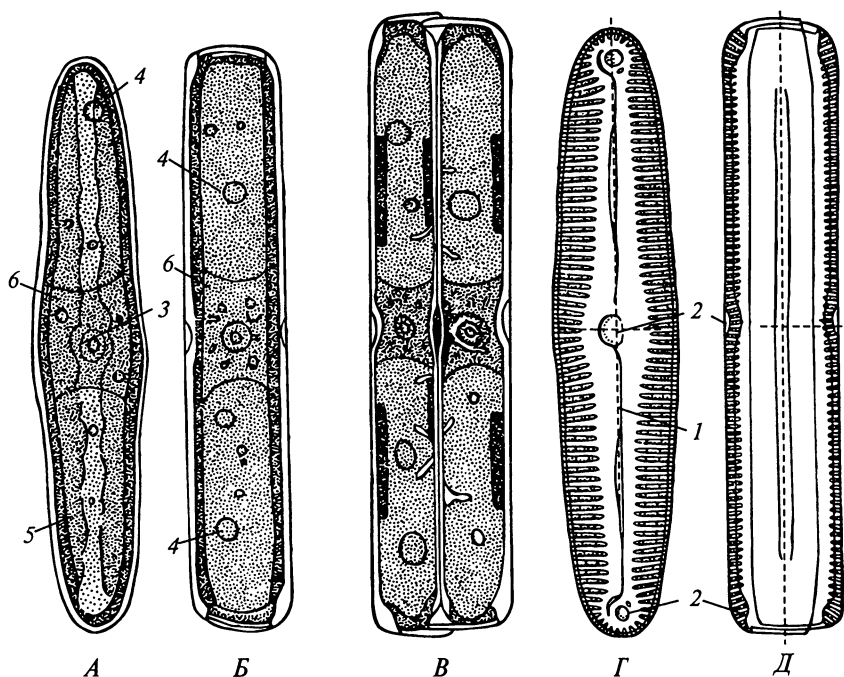


Рис. 22. *Pinnularia*:

А, Б — вид клетки со створки и с пояса; В — деление пиннуларии: две дочерние клетки с пояса; Г, Д — вид панциря со створки и с пояса; 1 — шов; 2 — узелок; 3 — ядро; 4 — капли масла; 5 — хлоропласт; 6 — цитоплазматический мостик

не проходит тонкая, часто слегка изогнутая линия — щелевидный шов. В толще створки по ее краю расположены поперечные камеры. Перегородки между этими камерами видны как параллельные ребрышки, не достигающие до линии шва. Пластинчатые хлоропласты (видны в профиль) располагаются по краям створки в виде двух узких полосок желто-коричневого цвета. Если материал фиксированный, то хлоропласты имеют зеленую окраску. В центре клетки хорошо виден цитоплазматический мостик, в котором располагается ядро. По обе стороны от мостика находятся вакуоли с клеточным соком. В цитоплазме клетки видны округлые капли масла (см. рис. 22, А, Б).

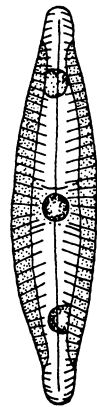


Рис. 23. *Navicula*.
Вид со створки

При рассмотрении с пояска пиннулария имеет форму прямоугольника и видно, как пояско-видные ободки находят друг на друга (рис. 22, Б, Д). По краям пояска сверху, снизу и посередине видны в профиль узелки. Параллельные ребрышки заметны только на загибе створки (рис. 22, Д). Клетка с пояска имеет желто-бурую окраску, так как хлоропласты располагаются со стороны пояска. Видны также цитоплазматический мостик, ядро и капли масла (рис. 22, Б).

На живых препаратах часто можно наблюдать делящиеся пиннуларии в виде двух клеток с пояска, лежащие вплотную друг к другу. Это молодые клетки, получившиеся в результате вегетативного деления и еще не разошедшиеся (рис. 22, В). Следует отметить, что строение лучше видно на пустых клетках (рис. 22, Г, Д). Для этого хорошо иметь постоянные препараты.

Род навикула (*Navicula*). Клетки чаще всего одиночные, подвижные. Створки линейные, ланцетовидные, эллиптические, симметричные по продольной и поперечной осям. Щелевидный шов проходит по середине створки (рис. 23). Хлоропластов два, редко один, прилегают к поясковой стороне панциря. Многие виды сходны с видами пиннуларии, но отличаются отсутствием камер на створках. Встречаются на дне, в обрастаниях, реже в планктоне как пресноводных, так и солоноватоводных и морских водоемов. В настоящее время объем рода пересматривается, из него выделяют новые роды.

Порядок Цимбелловые (*Cymbellales*)

Представители порядка одиночные или собраны в колонии. Створки клеток изо- или гетеропольные, могут быть полулунные. Щелевидный шов на обеих створках хорошо развит или на одной из них зачаточный.

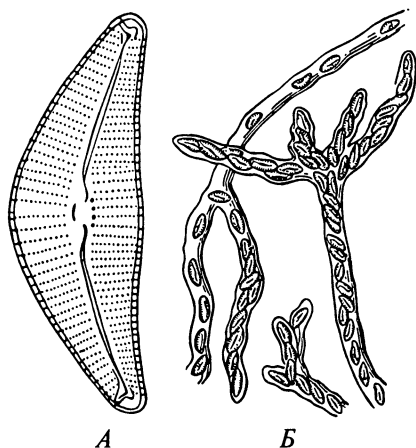


Рис. 24. *Symbella*. Панцирь (А) — вид со створки. *Encyonema*. Колонии в слизистых трубках (Б)

Род цимбелла (*Symbella*). Клетки одиночные, чаще свободноживущие (рис. 24, А), иногда прикрепляются к субстрату с помощью слизистой ножки или заключены в студенистые трубки (последние относят сейчас к роду энционема — *Encyonema*, рис. 24, Б). Створки имеют полулунную форму с прямым или вогнутым брюшным краем и выпуклым спинным, симметричны по поперечной оси. Шов обычно более или менее приближен к брюшному краю. Единственный хлоропласт в виде пластинки, расположен с поясковой стороны. Встречается на дне или в обрастаниях, преимущественно в пресных водах. В настоящее время объем

рода пересматривается, из него выделяют новые роды.

Род гомфонема (*Gomphonema*). Клетки одиночные, прикреплены к субстрату с помощью слизистой ножки, могут формировать колонии (рис. 25, В). Панцирь несимметричный по поперечной оси (один конец уже другого), с пояска имеет вид клинышка, со створки — булавовидный, ланцетовидный, часто перешнурованный (рис. 25, А, Б). Шов проходит по середине створки.

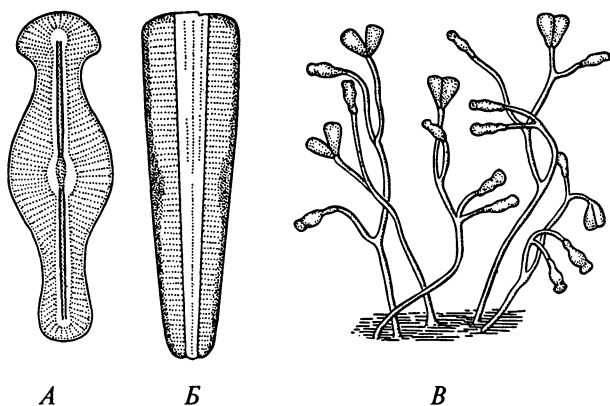


Рис. 25. *Gomphonema*:

А — вид со створки; Б — вид с пояска; В — колония

Хлоропластов два, они имеют форму пластинок и прилегают к поясковым сторонам. Встречается на дне и в обрастаниях пресных водоемов.

Порядок Ахнантовые (*Achnanthales*)

Представители порядка одноклеточные и колониальные со щелевидным швом только на одной створке.

Род кокконеис (*Cocconeis*). Клетки одиночные, прикрепляются к субстрату нижней створкой, на которой расположен шов. Верхняя створка не имеет шва. Створки эллиптические (рис. 26, А, Б). Хлоропласт в виде пластинки с лопастными краями, прилегает к верхней створке. Встречается в обрастаниях водорослей и высших растений в пресных и морских водах.

Порядок Бациллариевые (*Bacillariales*)

Представители порядка одиночные, реже колониальные. Створки клеток изопольные, с каналовидным швом, расположенным в киле.

Род ницшия (*Nitzschia*). Клетки большей частью одиночные, реже соединены в колонии (рис. 27). Створки линейные, реже эллиптические, иногда S-образно изогнутые. По краю каждой створки проходит узкий выступ — киль, в котором находится каналовидный шов (киль со швом видны как линия, проходящая по краю створки). Хлоропласт обычно прилегает к пояску. Встречается чаще всего в бентосе.

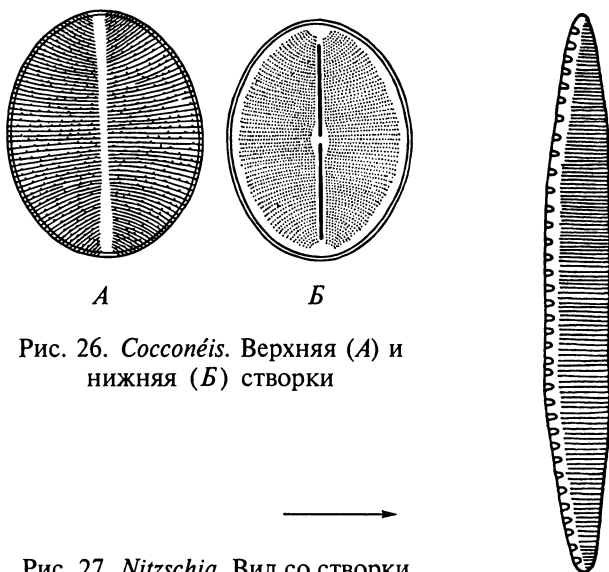


Рис. 26. *Cocconeis*. Верхняя (А) и нижняя (Б) створки

Рис. 27. *Nitzschia*. Вид со створки

Порядок Табеллариевые (Tabellariáles)

Представители порядка, видимые с пояска, — прямоугольные, со створки — эллиптические до удлинленно-линейных. Имеются вставочные ободки с септами. Римопортулы расположены в центре клетки. Шов отсутствует. Большинство представителей — пресноводные эпифиты.

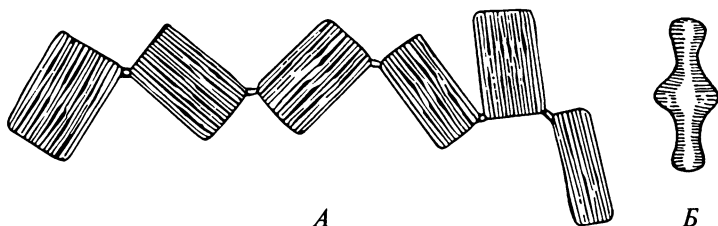


Рис. 28. *Tabellaria*:

A — общий вид колонии (клетки видны с пояска); *B* — вид панциря со створки

Род табеллария (*Tabellaria*). Клетки соединены своими концами в зигзагообразные цепочки или сомкнутые ленты, редко в звездчатые колонии. Каждая клетка имеет вид таблички (с пояска). При рассматривании клеток с пояска видны вставочные ободки и септы (рис. 28, *A*). Створки от линейных до удлинненно-эллиптических с расширенными концами и серединой (рис. 28, *B*). Хлоропласты имеют вид многочисленных мелких зерен. Обитают в обрастаниях и планктоне пресных вод.

Порядок Фрагиляриевые (*Fragilariáles*)

Представители порядка одиночные или собраны в колонии, клетки удлиненные, эллиптические. Римопортулы располагаются на концах створки. Септы и шов отсутствуют. Встречаются в пресных и морских водоемах.

Род диатома (*Diatóma*). Колонии напоминают предыдущие, но с пояска панцирь удлинненно-прямоугольный, с округленными углами, септы отсутствуют, не всегда имеются вставочные ободки (рис. 29, *A*). Створки линейные до эллиптических, концы широкоокруглые (рис. 29, *B*). Хлоропласты в виде мелких зерен. Широко распространены в обрастаниях в пресных водах.

Род астерионелла (*Asterionélla*, рис. 30, *A, B*). Клетки соединены в звездчатые колонии. Каждая клетка имеет вид тонкой палочки со слегка расширенными концами. Хлоропласты пластинчатые, мелкие. Встречаются в планктоне пресных и морских вод.

Порядки, традиционно относимые к центрическим диатомеям, приведены ниже.

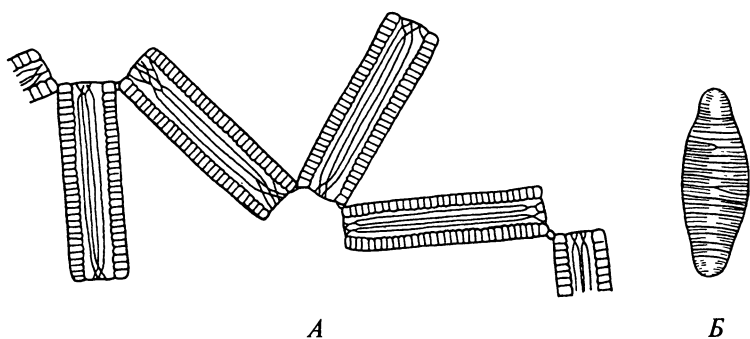


Рис. 29. *Diatoma*:

A — общий вид колонии (клетки видны с пояска); *B* — вид панциря со створки

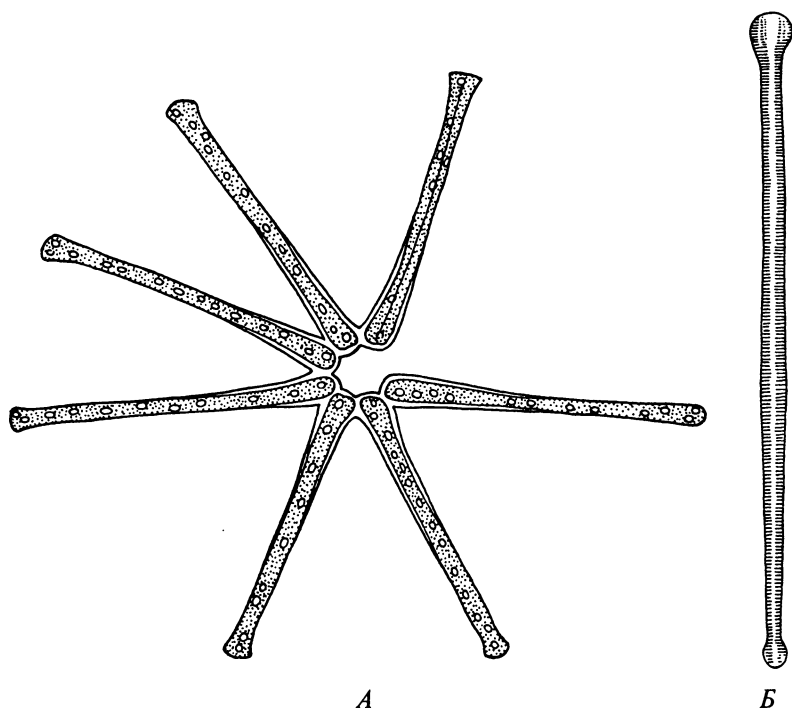


Рис. 30. *Asterionella*:

A — общий вид колонии (клетки видны с пояска); *B* — вид панциря со створки

Порядок Талассиозировые (Thalassiosirales)

К порядку относятся одноклеточные и колониальные представители с круглыми, реже эллиптическими створками. Двугубые выросты обычно немногочисленные, по-разному расположены на лицевой стороне створки. Выросты с опорами, обычно многочис-

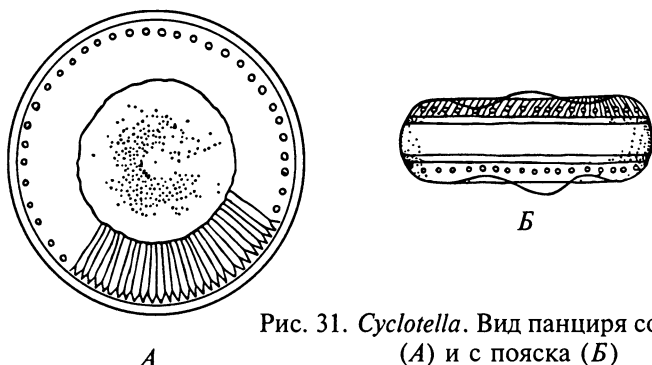


Рис. 31. *Cyclorella*. Вид панциря со створки (А) и с пояска (Б)

ленные, расположены в прикраевой и/или центральной части створки.

Род циклотелла (*Cyclorella*). Клетки напоминают круглую коробочку, обычно одиночные, реже соединены в колонии в виде цепочек. По краю створки по радиусам расположены штрихи или ребрышки. Центральная часть бесструктурная или с тонкими точками, штрихами, часто более выпуклая (рис. 31, А, Б). Хлоропласты многочисленные, имеют вид мелких пластинок. Водоросль обитает большей частью в планктоне пресных, реже солоноватых и морских вод.

Порядок Мелозировые (*Melosirales*)

Представители порядка колониальные, реже одиночные. Панцирь шаровидный или цилиндрический. Створки круглые, плоские или выпуклые. Двугубые выросты расположены по всей поверхности створки. Подавляющее большинство видов морские.

Род мелозира (*Melosira*). Колониальная водоросль. Клетки цилиндрические, соединяются круглыми створками в нити или цепочки (рис. 32, А). На створках имеются точки, располагающиеся в радиальных рядах.

Хлоропласты имеют вид дисков или лопастных пластинок. Иногда в пробах попадаются аукоспоры. Для занятий лучше иметь готовый препарат нитей мелозир с аукоспорами (рис. 32, Б). Препараты готовят в глицерин-желатине. Аукоспоры имеют вид раз-

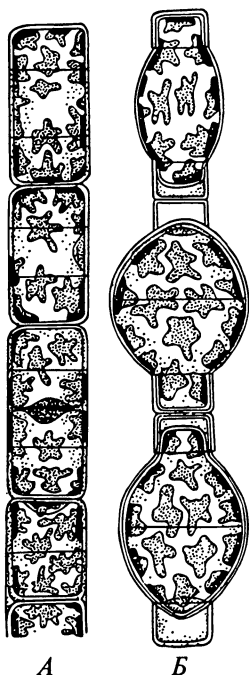


Рис. 32. *Melosira*:

А — общий вид колонии (клетки видны с пояска); Б — колония с ауксоспорами

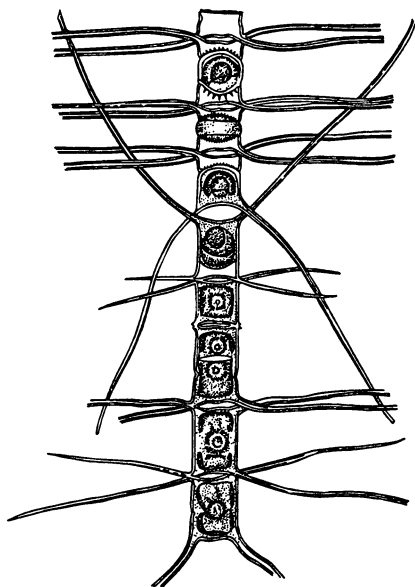


Рис. 33. *Chaetoceros*. Колония (клетки видны с пояска)

дутых клеток, которые по ширине значительно превышают вегетативные клетки, концы ауккоспор слегка оттянуты.

Порядок Хетоцеровые (*Chaetocerotales*)

Клетки соединены в колонии, реже одиночные. Панцирь цилиндрический. Створки эллиптические или почти круглые с длинными полярными выростами, с помощью которых клетки соединены в колонии. Римопортулы расположены в центральной части створки, реже отсутствуют. Виды морские, реже пресноводные.

Род хетоцерос (*Chaetoceros*, рис. 33). Клетки имеют вид коротких цилиндриков. Створки эллиптические и на каждом полюсе несут по длинной полой щетинке, посредством которых клетки соединены в цепочки. При этом щетинки соседних клеток в основании перекрещиваются. Хлоропласты в виде одной-двух крупных пластинок или многочисленных мелких зерен. Встречаются исключительно в морском фитопланктоне.

КЛАСС БУРЫЕ ВОДОРОСЛИ (PHAEOPHYCEAE, FUCOPHYCEAE)

К бурым водорослям относятся только многоклеточные представители с разнонитчатым псевдопаренхиматозным и паренхиматозным талломом, обычно макроскопические. У простейших представителей талломы представлены небольшими (несколько сантиметров) ветвящимися нитями. У более сложно устроенных бурых водорослей талломы дифференцированы на ткани. Талломы крупных водорослей (например, из порядка Ламинариевые), могут достигать длины 60 м и более. Таллом нарастает или за счет апикальной клетки, или вставочного (интеркалярного) роста.

Жгутиковые стадии (зооспоры и гаметы) бурых водорослей имеют два жгутика, неравных по длине и прикрепленных сбоку (латерально) клетки. Передний длинный жгутик несет два ряда трехчастных мастигоном, задний — короткий гладкий с базальным вздутием. Оба жгутика заканчиваются акронемой. В переходной зоне отсутствует переходная спираль. Хлоропласты типичны для охрофитовых водорослей, они окрашены в бурый цвет благодаря тому, что хлорофиллы *a* и *c* маскируются дополнительными каротиноидами, из которых преобладает фукоксантин. Глазок у жгутиковых стадий (отсутствует у ламинариевых) расположен в хлоропласте и ориентирован на базальное вздутие жгутика. Запасные продукты — ламинарин, откладывающийся вне хлоропласта, шестиатомный спирт маннит и липиды. Клеточная стенка состоит из сети целлюлозных микрофибрил, укрепленных альгинатом кальция, формирующих структурную фракцию клеточной стенки, и аморфного матрикса, состоящего из фукоиданов и растворимых альгинатов.

Бурые водоросли размножаются вегетативно, бесполом и половым путем. Гаметы формируются в многогнездных гаметангиях, зооспоры — в одногнездных спорангиях. Жизненный цикл диплоидный с гаметической редукцией или гаплоидно-диплоидный со спорической редукцией. Подавляющее большинство представителей — морские обитатели.

Порядок Эктокарповые (Ectocarpales)

Эктокарповые, в традиционном понимании, включают представителей с гетеротрихальным типом дифференциации таллома, имеющего вид ветвящихся или неветвящихся нитей, которые часто отходят от базальных нитей или корочек. Талломы прикрепляются к субстрату, в том числе к крупным макрофитам, есть эндофитные виды. Хлоропласт один или их много. Рост обычно диффузный, у большинства представителей отсутствует хорошо выраженная меристема. Половое размножение изо- или гетерогамия,

жизненный цикл с изоморфной (или слегка гетероморфной) сменной генераций.

Род эктокарпус (*Ectocarpus*). Виды рода широко распространены во всех морях, где ведут прикрепленный образ жизни на камнях или других крупных водорослях. Таллом имеет вид нежных ветвящихся кустиков бурого цвета, достигающих длины в несколько сантиметров. Нити состоят из одного ряда клеток. Стелющиеся по субстрату нити обладают апикальным ростом, рост вертикальных нитей — диффузный. Только у некоторых видов у вертикальных нитей выражена интеркалярная меристема, еще реже встречается апикальный рост.

Кустики эктокарпуса собирают в склянки с морской водой и фиксируют формалином с окончательной концентрацией 4%. Сбирать материал следует в разные сроки, так как в местах произрастания, например в северных морях, экзemplяры с зооспорангиями развиваются в первой половине июля, а с гаметангиями — во второй половине июля и начале августа.

Клетки нитей эктокарпуса содержат несколько удлинённых хлоропластов, каждый с несколькими пиреноидами. Ядер без специальной окраски не видно. На ветвях эктокарпуса в виде боковых выростов образуются органы размножения — зооспорангии и гаметангии.

На диплоидных спорофитах в одногнездных спорангиях (рис. 34, А, В) развиваются зооспоры. Зооспорангии имеют вид округлых или овальных крупных клеток, сидящих на короткой ножке или без нее. Образованию зооспор предшествует редукционное деление, голые зооспоры выходят через небольшой разрыв стенки на вершине зооспорангия. Обычно 32 зооспоры выходят в желатиновом матриксе. Зооспоры редко сохраняют подвижность более 30 мин. Гаплоидные зооспоры прорастают в гаплоидные гаметофиты, которые по внешнему виду похожи на спорофиты. На гаметофитах в многогнездных гаметангиях образуются гаметы. Многогнездные гаметангии (рис. 34, В) — измененные боковые ветви, имеют вид кукурузных початков и могут состоять из 660 кубических клеток, в каждой из которых формируется по одной гамете. После созревания гаметы выходят наружу через верхушку гаметангия. Хотя морфологически гаметы одинаковы, физиологически их поведение различается. Женская гамета быстро теряет подвижность, останавливается и выделяет феромон, привлекающий мужские гаметы, которые прикрепляются к ее мембране с помощью акрономы переднего жгутика. Затем одна из мужских гамет сливается с женской, а остальные уплывают. Сливаются гаметы своими задними концами. Зигота без периода покоя прорастает в диплоидный спорофит.

Для приготовления препарата берут небольшое количество тины, расправляют ее на предметном стекле и закрывают покров-

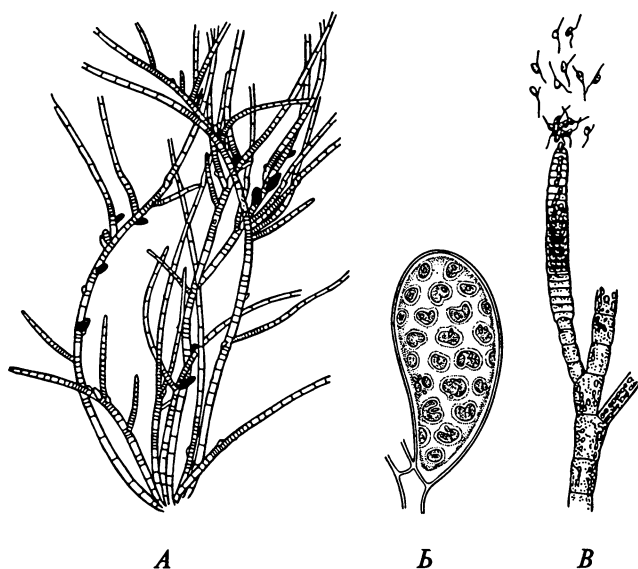


Рис. 34. *Ectocarpus*:

A — внешний вид спорофита; *Б* — одногнездный зооспорангий; *В* — многогнездный гаметангий

ным. Рассматривают строение эктокарпуса при малом увеличении микроскопа. Зооспорангии и гаметангии зарисовывают при большом увеличении.

Порядок Сфацелариевые (*Sphacelariáles*)

Бурые водоросли, относящиеся к порядку, имеют ветвящийся многоосевой таллом, рост которого происходит за счет апикальной клетки. Эта клетка делится поперечной перегородкой и отчленяет первичную клетку-сегмент, которая в свою очередь делится на два вторичных сегмента. В каждом из них образуются продольные перегородки как радиальные, так и тангентальные. В результате такого деления таллом приобретает parenхиматозное строение. Клетки имеют многочисленные хлоропласты без видимых пиреноидов. Жизненный цикл с изоморфной сменой поколений с изо-, гетеро- и oogамным половым процессом. Водоросли образуют небольшие пучки на камнях, на других водорослях, есть эндофитные представители.

Род сфацелария (*Sphacelária*). Водоросли имеют вид кустиков высотой 0,5—3 см. Каждое разветвление нити на вершине имеет крупную клетку с густым содержимым, которая делится только в поперечном направлении. Вегетативно сфацелария размножается

Рис. 35. *Sphacelaria*. Участок таллома с выводковыми веточками →

с помощью специализированных часто трехлучевых выводковых веточек (рис. 35). Жизненный цикл с изоморфной сменой поколений и изогамным половым процессом. Представители этого рода широко распространены в литорали и sublиторали морей как полярных, так и тропических широт.

Методика сбора и лабораторной работы такие же, как для эктокарпуса.

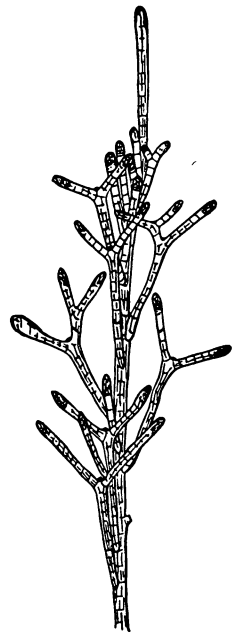
Порядок Диктиотовые (*Dictyotales*)

У представителей порядка изоморфная смена генераций, апикальный рост, образуются ткани, клетки с многочисленными дисковидными хлоропластами без пиреноидов. Бесполое размножение осуществляется с помощью неподвижных спор, сперматозоид имеет только один жгутик. Этот жгутик перистый и направлен вперед. Большинство представителей встречается в морях тропических и субтропических широт, реже в умеренных.

Род диктиота (*Dictyota*). Слоевище вертикально стоящее, дихотомически разветвленное с плоскими ветвями до 20 см высотой, прикрепленное к субстрату с помощью подошвы (рис. 36, А), в России встречается в Черном и Японском морях.

Материал для занятий следует заготавливать, снимая водоросли с камней и фиксируя их в морской воде, как было упомянуто выше. Поскольку водоросль имеет изоморфную смену форм развития, то материал, как и у эктокарповых, следует собирать в разные сроки. Талломы с органами бесполого размножения в Черном море надо заготавливать в первой половине августа, а с органами полового размножения — во второй половине августа — начале сентября.

Дихотомическое ветвление диктиоты происходит за счет деятельности апикальной клетки, делящейся вертикальной перегородкой на две дочерние, каждая из которых путем поперечных делений дает начало выступам, развивающимся в ветви (рис. 36, Б). Отрезав скальпелем верхние участки таллома, следует поместить их на час в крепкий раствор спирта для обезвоживания и уплотнения препарата. Затем эти участки таллома помещают в каплю 10%-го раствора КОН и при малом увеличении микроскопа рассматривают строение крупной темноокрашенной полусферической апикальной клетки.



Таллом диктиоты состоит из трех слоев клеток: средний слой из крупных, часто бесцветных клеток квадратной формы сверху и снизу окружен слоем мелких клеток с многочисленными хлоропластами. Эти три слоя образуются за счет деления одной крупной апикальной клетки, которая делится поперечными перегородками, отчленяя клетки-сегменты. Клетки-сегменты делятся двумя продольными перегородками, образуя внутреннюю первичную сердцевину и по одной вертикальной клетке с каждой стороны. Эти три клетки делятся продольными перегородками, перпендикуляр-

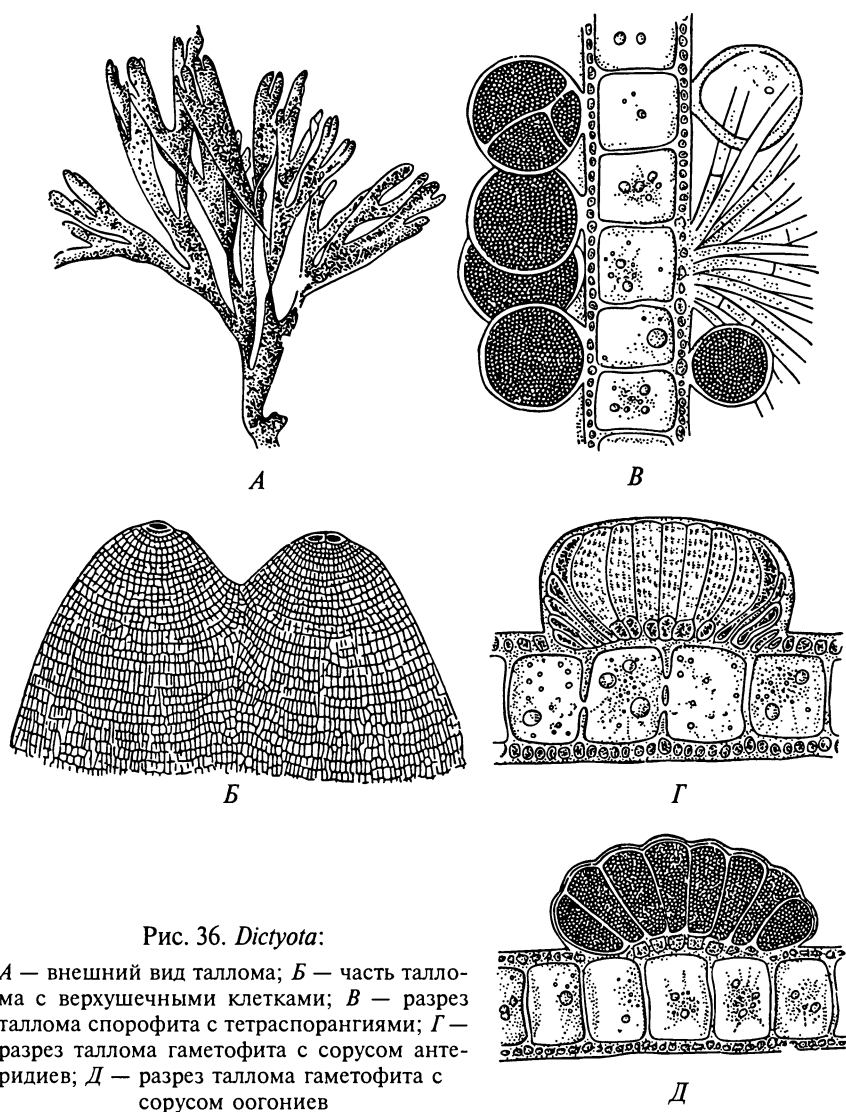


Рис. 36. *Dictyota*:

А — внешний вид таллома; Б — часть таллома с верхушечными клетками; В — разрез таллома спорофита с тетраспорангиями; Г — разрез таллома гаметофита с сорусом антеридиев; Д — разрез таллома гаметофита с сорусом оогониев

ными к поверхности таллома, образуя три многоклеточных слоя. Трехслойное строение таллома можно наблюдать на поперечных срезах таллома (рис. 36, В, Г, Д), которые делают бритвой, зажав часть таллома между двумя половинками бузины или пенопласта. С полученными срезами работают, как описано выше. На срезах спорофитов на поверхности таллома можно увидеть одиночные или собранные в группы округлые тетраспорангии, в каждом из которых образуются 4 неподвижные тетраспоры, расположенные в углах тетраэдра. Тетраспорангии часто развиваются между нитевидными волосками, образующимися из клеток коры (рис. 36 В).

Диктиота — двудомная водоросль. На мужских гаметофитах формируются антеридии в виде многогнездных спорангиев (рис. 36, Г), собранных в сорусы и продуцирующих одножгутиковые сперматозоиды. На женских гаметофитах группами (сорусами) развиваются оогонии (рис. 36, Д), в каждом из которых развивается по одной яйцеклетке. Яйцеклетки выпадают из оогония в виде неподвижных голых клеток и оплодотворяются сперматозоидами. Сорусы антеридиев и оогониев покрыты общей пленкой, возникают на обеих сторонах таллома и видны невооруженным глазом в виде темных точек.

Род падина (*Padina*) имеет плоский веерообразный таллом, достигающий высоты 10—12 см и более (рис. 37, А). Водоросль широко распространена в тропических и субтропических морях, в России в Черном море встречается *P. pavonia* (L.) Lamour. Пластинка падины сидит на тонком, часто ветвящемся черешке, который подошвой прикрепляется к субстрату. Ее таллом окрашен в светло-бурый цвет, он может сильно и легко инкрустироваться карбонатом кальция, и тогда кажется беловатым. Таллом падины трехслойный. Наружные его слои представляют собой многоклеточную кору, средний же слой состоит из крупных, лишенных хлоропластов клеток (рис. 37, Б).

Для изучения анатомического строения и органов размножения следует приготовить срезы, как указано для диктиоты. На этих срезах видно, что по поверхности таллома расположены многоклеточные волоски, рядом с которыми формируются тет-

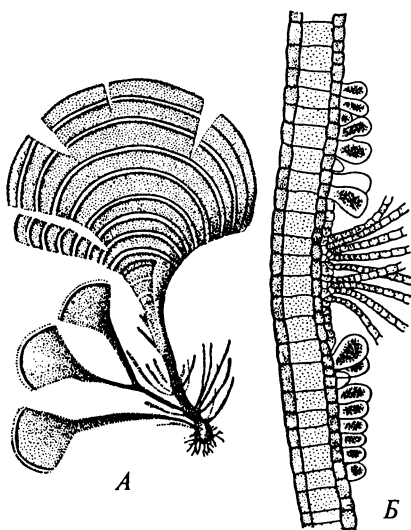


Рис. 37. *Padina*:

А — общий вид таллома; Б — разрез пластины с сорусом спорангиев

распорангии (если это спорофит), или оогонии, если это гаметофит. Падина — однодомная водоросль. Антеридии возникают на тех же талломах, что и оогонии, и радиальными рядами пересекают концентрические ряды оогониев.

Порядок Ламинариевые (*Laminariales*)

Представители порядка имеют паренхиматозный тип дифференциации таллома у спорофита. Рост спорофита осуществляется за счет вставочной меристемы, расположенной между стволом и пластинкой. Жизненный цикл с гетероморфной сменой форм развития, с крупным (у некоторых представителей до 60 м и более) спорофитом и микроскопическим гаметофитом. Половой процесс оогамный, в каждом оогонии образуется по одной яйцеклетке, в каждой антеридии — по одному сперматозоиду. За немногим исключением у подвижных стадий ламинариевых отсутствуют глазок и базальное вздутие на жгутике.

Ламинариевые обычны для холодных вод Северного и Южного полушарий. Они встречаются от поверхности моря до глубины 200 м.

Род ламинария, морская капуста (*Laminaria*) имеет слоевище в виде пластинки, ровной или морщинистой, цельной или рассеченной, без отверстий, длиной от нескольких десятков сантиметров до 20 м. Пластинка сидит на неразветвленном стволике, который прикрепляется к субстрату ризоидами или дисковидной подошвой. Ламинарии в основном распространены в Северном полушарии. В наших северных морях встречаются *L. saccharina* (L.) Lamour. и *L. digitata* (Huds.) Lamour. У первого вида листовидная пластинка цельная с более толстой средней частью и тонким гофрированным краем, у второго вида пластинка пальчаторассеченная, более плотная и одинаковая по толщине во всех своих частях (рис. 38, А, Б).

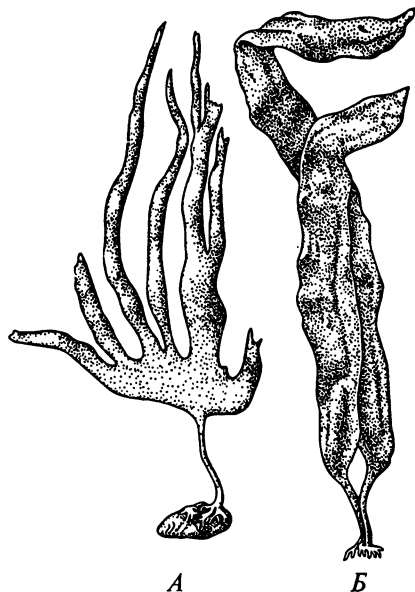


Рис. 38. *L. digitata* (А), *L. saccharina* (Б). Общий вид таллома

Рост спорофита ламинарий осуществляется за счет вставочной меристемы, которая расположена на границе между стволиком и пластинкой. При делении клеток этой меристемы на-

растают в длину как пластинка, так и ствол. У многолетних представителей ствол и органы прикрепления многолетние, а пластинка ежегодно отмирает и вырастает новая.

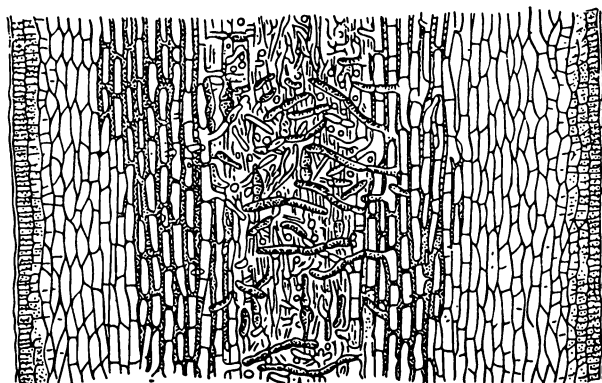
Размножаются ламинарии бесполом и половым путем. Зооспорангии формируются по обеим сторонам пластинки в больших группах — сорусах. Зооспорангии хорошо видны на поверхности таллома в виде темных расплывчатых пятен. Зооспоры выходят в воду и прорастают в женские и мужские гаметофиты. После выхода зооспор спороносная часть пластинки разрушается, в ней появляются дыры. Гаметофиты ламинариевых представлены микроскопическими ветвящимися одноосевыми нитями с апикальным ростом. Часто эти нити редуцированы до нескольких клеток. На мужских гаметофитах в виде мелких клеток образуются антеридии, в каждом из которых формируется единственный сперматозоид, на женских развиваются оогонии с единственной яйцеклеткой. Яйцеклетка выходит из оогония, но остается прикрепленной к его краям, где и оплодотворяется сперматозоидом. После оплодотворения она покрывается оболочкой и сразу прорастает в новый диплоидный спорофит.

Анатомическое строение стволика и пластинки вместе с органами бесполого размножения изучают на поперечных срезах. Материал собирают заранее и фиксируют. Участки черешков фиксируют 96°-м спиртом. Участки спороносной части пластинки фиксируют хромово-уксусной смесью и после промывки хранят в 80°-м спирте.

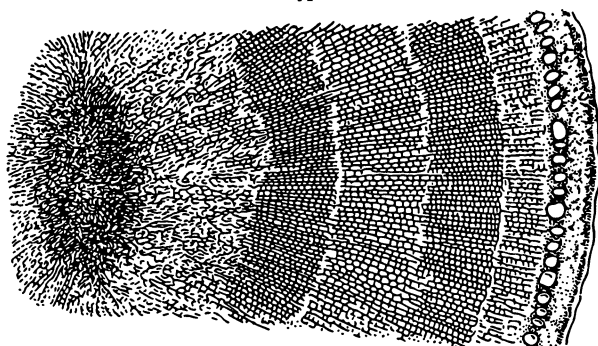
Ламинариевые имеют сложное анатомическое строение, у них можно различить меристодерму и кору, которые состоят из окрашенных клеток, промежуточный слой из крупных бесцветных клеток и сердцевину. В сердцевине могут располагаться трубчатые нити, длинные тонкие клетки которых воронкообразно расширяются у поперечных перегородок. В этих перегородках находятся поры, поэтому их называют ситовидными пластинками. Сердцевина с хорошо развитыми проводящими элементами позволяет обеспечивать транспортировку органических веществ от верхней части пластины, где идет интенсивный фотосинтез, к ее основанию. В коре многих ламинариевых расположены слизистые каналы.

На продольном разрезе черешка видно, что снаружи он покрыт корой, состоящей из нескольких слоев клеток, в которых имеются многочисленные хлоропласты. За корой идет слой из нескольких рядов вытянутых бесцветных клеток и, наконец, внутренний слой — сердцевина — представлен сплетением тонких нитей (рис. 39, А). В толщину черешок растет за счет деления клеток коры и на поперечном разрезе хорошо заметны концентрические слои, напоминающие годичные кольца у высших растений (рис. 39, Б).

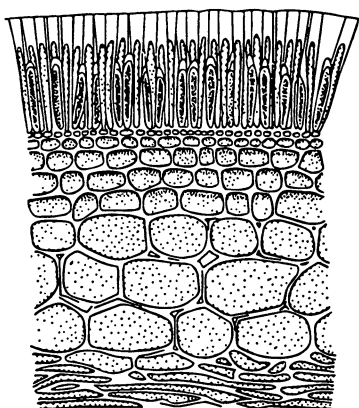
Для изучения участка таллома со спороносным слоем лучше иметь готовые препараты. При малом увеличении хорошо видно



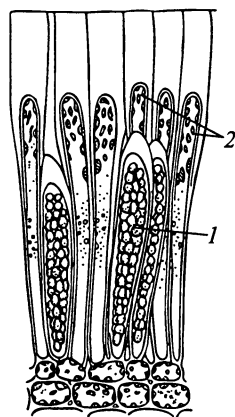
A



Б



B



Г

Рис. 39. *Laminaria*:

A — продольный разрез черешка; Б — поперечный разрез черешка; B — разрез пластинки с сорусом зооспорангиев; Г — участок соруса при большом увеличении: 1 — спорангий; 2 — парафизы

анатомическое строение пластинки, которая с обеих сторон покрыта корой. Середина пластинки состоит из крупных лишенных хлоропластов клеток. Спороносный слой виден как кайма на поверхности листа (рис. 39, В). Далее препарат следует рассмотреть при большом увеличении микроскопа. Тогда можно увидеть, что зооспорангии — вытянутые мешковидные клетки. Над ними возвышаются стерильные клетки — парафизы, в верхней расширенной части которых содержатся хлоропласты. Оболочки на верхушках парафиз сильно ослизнены (рис. 39, Г).

Род хорда, или морская струна (*Chórda*). На сублиторали Белого и Баренцева моря вместе с ламинариями можно собрать для занятий два вида хорды — *Ch. filum* (L.) Lamour. и *Ch. tomentósa* Lyngb., отличающиеся по присутствию или отсутствию волосков на поверхности таллома. Таллом имеет вид длинного неветвящегося шнура длиной до 2 м (рис. 40, А), прикрепленного к субстрату с помощью подошвы. Анатомическое строение таллома близко к строению пластинки у ламинарии (рис. 40, Б). Зооспорангии формируются на поверхности таллома, ближе к его основанию. Материал для занятий лучше собирать во второй половине июля и в августе. Зооспоры прорастают в микроскопические гаметофиты. Таким образом, у хорды жизненный цикл также гаплоидно-диплоидный со спорической редукцией и гетероморфной сменой форм развития.

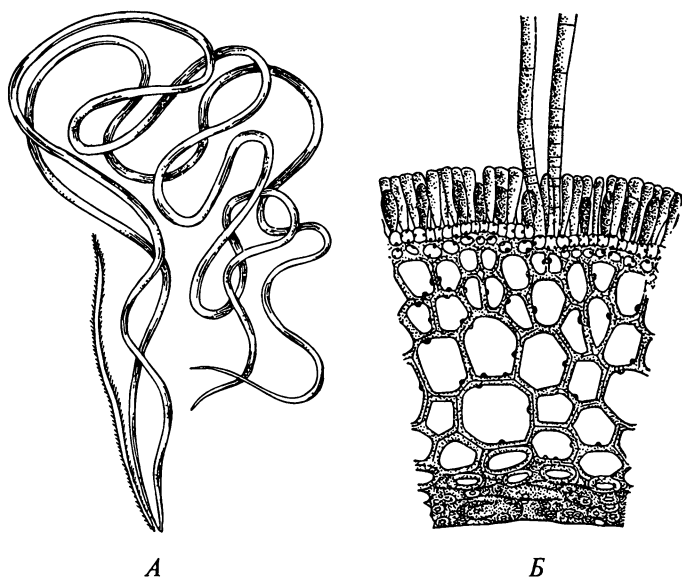


Рис. 40. *Chorda*:

А — внешний вид таллома; Б — разрез таллома с сорусами зооспорангиев

Порядок Фукусовые (Fucáles)

К порядку относятся водоросли с апикальным ростом, тканевым талломом, их жизненный цикл диплоидный, с гаметической редукцией.

Род фукус (*Fucus*) имеет многолетнее кустистое слоевище длиной до 2 м, которое прикрепляется к субстрату с помощью подошвы (рис. 41, А). В наших северных морях (в том числе Белом и Баренцевом) на прибрежных камнях в литоральной зоне образует заросли *F. vesiculósus* L. Для фукуса характерны плоские ветви с выступающим продольным ребром и дихотомическим ветвлением. Рост ветвей апикальный. На талломе расположены воздушные пузыри, заполненные газом, близким по составу к воздуху. Эти пузыри способствуют тому, что во время прилива талломы принимают вертикальное положение.

Таллом фукуса имеет довольно сложное анатомическое строение. Снаружи он одет многослойной мелкоклеточной корой, средняя часть (сердцевина) состоит из вытянутых клеток и особых вторично развивающихся многоклеточных нитей, придающих прочность таллому. Гаметы формируются внутри гаметангиев, которые располагаются во вздутых кончиках ветвей — *рецептакулах*. Внутри рецептакулов расположены камеры — *концептакулы* (*скафидии*), открывающиеся на поверхность с помощью поры. На поперечных срезах с этих частей таллома видно, что концептакул представляет собой полость, сообщающуюся с внешней средой с помощью выводного отверстия. От стенок концептакула внутрь его отходят многоклеточные волоски (*парафизы*), которые иногда высовываются из отверстия в виде хохолка. У некоторых видов мужские и женские скафидии могут располагаться на одном талломе, у других, как у *F. vesiculósus* L., — на разных. Половой процесс оогамный. Первое же деление ядра в гаметангии — мейотическое.

В мужских концептакулах (рис. 41, Б) антеридии обычно формируются на ветвящихся парафизах, которые отходят от стенок концептакула. Они представляют собой овальные клетки, развивающиеся на плодущих веточках и заполненные зернистым содержимым (рис. 41, Г). Первое деление ядра в них редукционное, затем проходят митозы, в результате чего в антеридии образуются 64 сперматозоида. Стенка зрелой антеридии состоит из двух слоев. При освобождении сперматозоидов сначала вскрывается наружный слой оболочки антеридии, освобождая содержимое антеридии, покрытое внутренним слоем оболочки, а также слоем слизи. Этот пакет выходит из концептакула в море, где внутренний слой оболочки желируется на одном или обоих концах, освобождая сперматозоиды. Сперматозоиды имеют глазок, расположенный внутри редуцированного хлоропласта.

В женских концептакулах между парафизами сидят оогонии (рис. 41, В, Д) на клетке-ножке, образующейся на стенке концептакула. Оогонии имеют вид крупных овальных клеток с темным содержанием.

Клетка оогония претерпевает три деления ядра, первое из которых редукционное, в результате чего в оогонии образуются 8 яйцеклеток. Стенка оогония трехслойная: тонкий наружный слой, или *экзохитон*, толстый средний, или *мезохитон*, и тонкий внутренний слой, или *эндохитон*. При созревании экзохитон разрушается, освобождая пакет с яйцеклетками, окруженный двумя слоями. В море мезохитон разрушается с переднего конца, освобож-

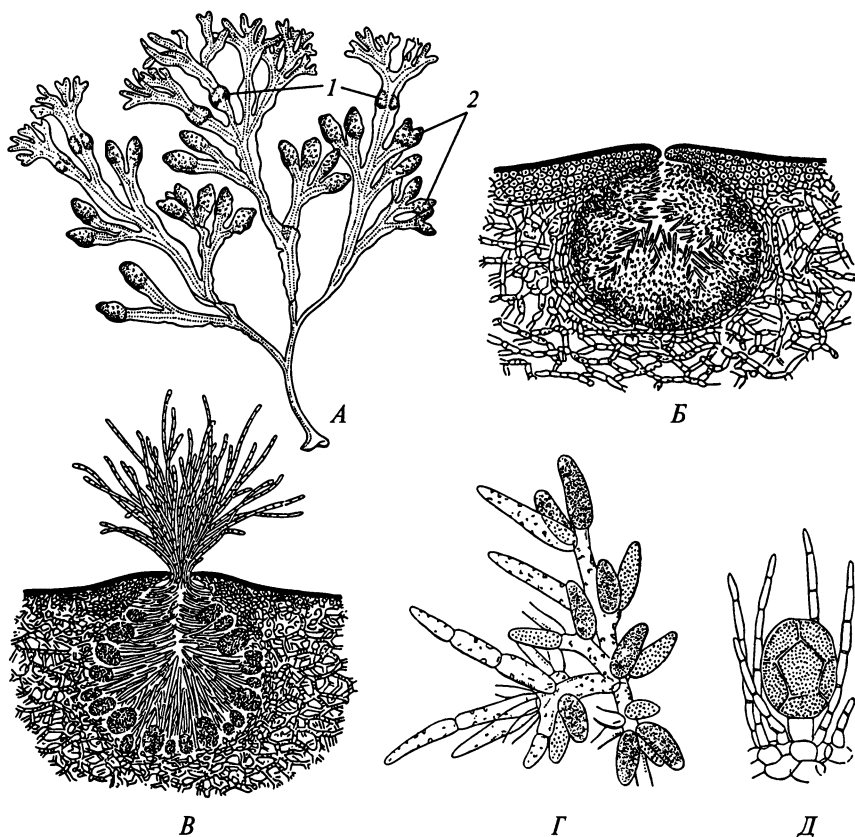


Рис. 41. *Fucus*:

А — внешний вид таллома; Б — разрез мужского скафидия; В — разрез женского скафидия; Г — веточка с антеридиями; Д — оогоний; 1 — воздушные пузыри; 2 — рецептакулы

дая яйцеклетки, окруженные эндохитоном. Затем растворяется эндохитон, освобождая яйцеклетки.

Слизь с оогониями и антеридиями выходит на поверхность таллома обычно во время отлива, и ее капельки хорошо видны невооруженным глазом. Причем слизь со сперматозоидами окрашена в желтовато-оранжевый цвет, и по этому признаку можно отличить мужские экземпляры. Для практических занятий собирают и фиксируют в формалине лишь верхние участки талломов, несущие рецептакулы. Для того чтобы иметь представление о размере и внешнем виде фукуса, гербаризируют таллом вместе с подошвой, который отделяют от субстрата. Перед приготовлением срезов материал переносят из формалина в крепкий спирт. Затем материал помещают между кусочками бузины или пенопласта и готовят серию срезов, так как далеко не все концептакулы будут разрезаны через центр. При микроскопировании значительно реже удастся обнаружить рецептакулы, у которых хорошо видно выводное отверстие и высовывающийся в женских концептакулах через него



Рис. 42. *Ascophyllum*. Часть таллома с рецептакулами

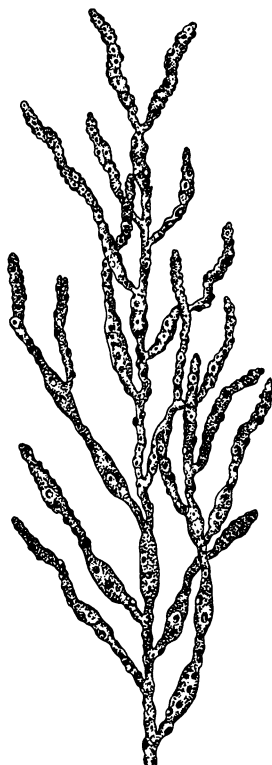


Рис. 43. *Cystoseira*. Часть таллома с рецептакулами

хололок парафиз. Остальные концептакулы будут иметь вид замкнутых полостей.

Род аскофиллум (*Ascophýllum*). Водоросли растут в тех же условиях, что и фукусы, но наиболее обильны на камнях нижней литорали по границе с сублиторальной зоной. Их слоевище прикреплено к субстрату подошвой, многолетнее, оливкового цвета, в виде неправильно или дихотомически ветвящихся кустов, длиной до 1,5 м. Воздушные пузыри расположены поодиночке. Рецептакулы развиваются как короткие боковые веточки (рис. 42), при созревании гамет они раздуваются на вершине. Слоевища раздельнополюе. Строение концептакулов сходно по строению с концептакулами фукусов, только в оогониях формируются по 4 яйцеклетки.

Сбор материала и методика работы на практикуме те же, что и для фукусов.

Род цистозира (*Cystoseira*) в России встречается в Черном, Охотском и Японском морях. Она имеет вид обильно и неправильно ветвящихся кустов (рис. 43), растущих в прибрежной зоне на камнях. Ее талломы достигают 2 м высоты, прикрепляются к субстрату с помощью диска. Рост ветвей апикальный. Ветви цилиндрические, неровные, извилистые. На талломе располагаются веретеновидные рецептакулы и однокамерные воздушные пузыри, которые могут быть одиночными или собранными в цепочки. Рецептакулы обоеполые, в оогонии формируется по одной яйцеклетке.

Цистозиру собирают, фиксируют и обрабатывают так же, как и фукус.

ОТДЕЛ КРАСНЫЕ ВОДОРОСЛИ (RHODOPHYTA)

Красные водоросли — хорошо выраженная группа эукариот, у которых обнаружено определенное (хотя и достаточно отдаленное) родство с зелеными водорослями.

У немногих, самых примитивных красных водорослей таллом микроскопический: одноклеточный, колониальный или нитчатый. У большинства же представителей он макроскопический: в виде разветвленных нитей (чаще всего имеющих строго верхушечный рост), кустиков, цельных или рассеченных пластин. Некоторые красные водоросли имеют сложно дифференцированные ложнотканевые талломы, иногда внешне сильно напоминающие высшие растения. Почти всегда таллом сложен не настоящими тканями, а нитями, т.е. формируются ложные ткани. Размер таллома может быть самым разным, но обычно не превышает 0,5 м и изредка достигает примерно 2 м.

Клетки красных водорослей окружены стенкой, имеющей целлюлозную основу и содержащей значительные количества пекти-

новых веществ. Набухая в воде, пектиновые стенки нередко сливаются в общую массу слизи мягкой или хрящеватой консистенции. У многих форм стенки сильно инкрустированы известью. У большинства представителей между клетками имеются поры. Клетки обычно одноядерные, но у некоторых с возрастом могут становиться многоядерными. Цитоплазма занимает постенное положение из-за центральной вакуоли с клеточным соком. У низших представителей хлоропласт в клетке один, звездчатый, иногда с пиреноидом. У более высокоорганизованных форм хлоропласты в виде мелких пластинок, часто располагающихся правильными рядами. В хлоропластах помимо хлорофилла *a* и каротиноидов присутствуют еще растворимые в воде пигменты — фикобилины: фикозеритрин красного цвета, фикоцианин и аллофикоцианин синего цвета. От количественного соотношения этих пигментов зависит окраска, которая варьирует у красных водорослей от темно-малиновой до розовой, оливковой, сине-зеленой или почти «травяной» зеленой.

Жгутиковые стадии полностью отсутствуют.

При бесполом размножении образуются неподвижные споры — обычно по одной (у более примитивных) или по 4 (у более высокоорганизованных). Соответственно их называют моно- и тетра-спорами, а спорангии, где они образуются, — моно- и тетраспорангиями. Встречаются также биспоры (образуются по 2 в спорангии) и полиспоры (образуются в спорангии в большом количестве).

Половой процесс — своеобразная оогамия. Мужские гаметангии — *сперматангии* (антеридии) — мелкие клетки, собранные гроздьями на концах ветвей таллома. В каждой сперматангии образуется по одной мужской гамете — спермацию. Оогоний, называемый *карпогоном*, представляет собой крупную клетку, у большинства состоящую из двух частей: расширенной нижней — брюшка, где находится ядро, и вытянутой верхней — трихогины. Спермаций переносится токами воды на трихогину (при ее отсутствии — непосредственно на карпогон), его ядро проникает внутрь карпогона, мигрирует по трихогине, достигает ядра и сливается с ним. Дальнейшее развитие — от кариогамии до формирования карпоспор — может происходить по-разному. Основные варианты следующие.

1. В самом простейшем случае содержимое карпогона непосредственно делится на несколько карпоспор.

2. Из карпогона образуются выросты в виде нитей — *гонимобласты*, на концах которых формируются карпоспоры в одноклеточных вместилищах — карпоспорангиях.

3. На талломе, на некотором расстоянии от карпогона, закладываются специальные вспомогательные клетки — *ауксиллярные* клетки. Из карпогона, как и в предыдущем случае, образуются

нитевидные выросты. Однако это уже не гонимобласты, а *ообласты* (ообластемные нити), которые достигают ауксилярной клетки и сливаются с ней. В ауксилярную клетку попадает диплоидное ядро, возникающее в результате последовательных митотических делений ядер, происходящих от диплоидного ядра оплодотворенного карпогона. С собственным ядром ауксилярной клетки оно не сливается. Гонимобласты и карпоспорангии имеются и в этом случае, но развиваются они уже от ауксилярной клетки.

4. Все события примерно те же, только ауксилярные клетки располагаются в непосредственной близости от карпогона, составляя с ним *прокарпий* (прокарп).

5. Наиболее совершенный вариант: ауксилярные клетки не только располагаются в непосредственной близости от карпогона, но и к тому же дифференцируются лишь после того, как произошло оплодотворение карпогона.

В целом для красных водорослей характерна смена поколений: гетероморфная с преобладанием гаплоидного гаметофита или изоморфная. При этом, если карпоспоры образуются не в результате деления карпогона, говорят о трех поколениях: диплоидном свободноживущем спорофите (такие растения чаще образуют тетраспоры, и тогда их называют тетраспорофиты), гаплоидных гаметофитах и диплоидном *карпоспорофите* — подчиненном, несамостоятельном поколении, представляющем собой совокупность гонимобластов и (если они имеются) ообластов.

Обитают красные водоросли преимущественно в морях. Число пресноводных видов сравнительно невелико.

В настоящее время красные водоросли обычно делят на 2 класса: Цианидиевые (*Cyanidiophyceae*) — наиболее примитивные формы (они здесь не рассматриваются) и Собственно красные водоросли (*Rhodophyceae*), к которым относится подавляющее большинство представителей отдела и на которые в значительной степени распространяется общая его характеристика.

КЛАСС СОБСТВЕННО КРАСНЫЕ ВОДОРΟΣЛИ (RHODOPHYCEAE)

Порядок Бангиевые (*Bangiales*)

К порядку относятся довольно примитивные красные водоросли. Талломы могут быть нитчатыми (одно- и многорядными), гетеротрихальными или пластинчатыми (из одного или двух слоев клеток). Рост интеркалярный. Вегетативное размножение осуществляется дополнительными проростками, бесполое размножение происходит голыми моноспорами и полиспорами. В органы полового размножения могут превращаться любые вегетативные клет-

ки. При образовании сперматонгиев происходят повторные деления такой клетки, а карпогоны, не имеющие трихогины, образуются без ее деления. После оплодотворения содержимое карпогона непосредственно делится с образованием 4—64 карпоспор. Для многих видов характерна гетероморфная смена поколений с преобладанием гаплофазы. Большинство представителей обитает в морях, но есть и пресноводные формы.

Род порфира (*Porphyra*). Представители рода обитают в морях. Их таллом — пластинка розовато-пурпурного цвета с гладкими или волнистыми краями. Размер ее — примерно до 50 см (у одного вида — до 2 м). Пластинка сложена из одного или двух слоев клеток и при помощи короткого черешка и подошвы прикрепляется к подводным предметам (рис. 44, А). В клетках находится по одному звездчатому хлоропласту.

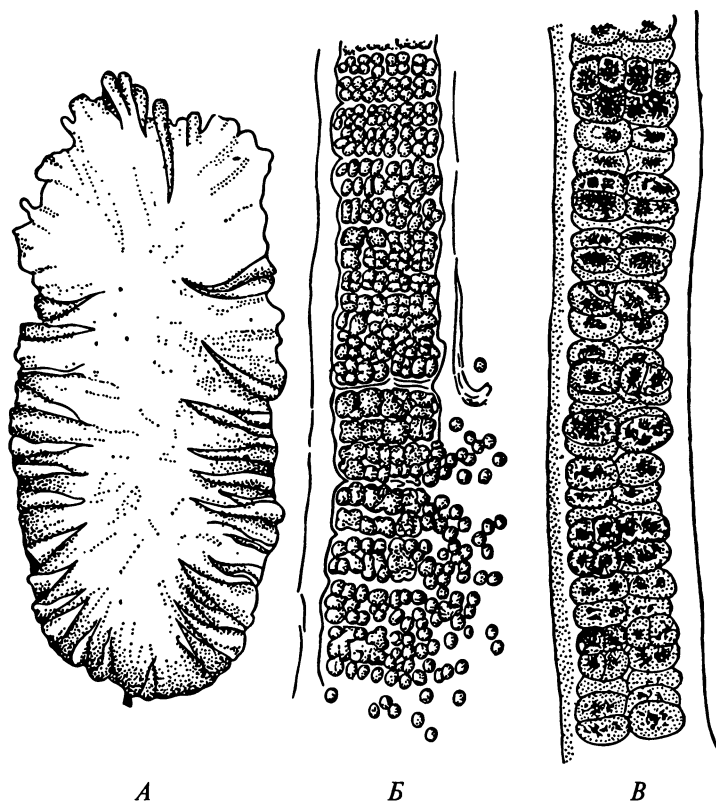


Рис. 44. *Porphyra*:

А — внешний вид таллома; Б — поперечный разрез таллома с антеридиями; В — поперечный разрез таллома с карпогонами, содержимое которых после оплодотворения делится с образованием карпоспор

При бесполом размножении в обычных вегетативных клетках образуются моноспоры — по одной в каждой клетке. Они голыми выходят наружу через разрыв в стенке и немедленно прорастают. Карпогоны и антеридии образуются на одном и том же растении из вегетативных клеток, отличающихся от остальных более густым содержимым. У некоторых видов карпогоны имеют короткий вырост в виде сосочка — зачаточную трихогину. При образовании антеридиев исходная материнская клетка претерпевает ряд делений во взаимно перпендикулярных направлениях, в результате чего образуются 64 мелкие клеточки, в каждой из которых формируется один спермаций (рис. 44, Б). После оплодотворения карпогон непосредственно делится на 2—32 карпоспоры (чаще всего на 8) (рис. 44, В). Обычно карпогоны и антеридии располагаются на талломе группами и хорошо заметны невооруженным глазом в виде пятен по краям пластины или по всей ее поверхности. Карпоспоры прорастают в небольшие, слабоветвящиеся нитчатые талломы, образующие на раковинах моллюсков красные пятна. Эти диплоидные талломы раньше рассматривались как самостоятельные водоросли и их относили к роду *Conchócelis*. Ныне их называют *Conchócelis*-стадия. Они могут давать моноспоры двоякого рода: диплоидные (митоспоры), прорастающие в новые нити *Conchócelis*-стадии, и гаплоидные (мейоспоры), прорастающие в листовидные талломы порфиры.

После формирования репродуктивных структур на гаплоидном талломе, ведущего к разрушению значительных его участков, таллом обычно погибает. Это надо иметь в виду при заготовке порфиры. В Черном море порфира вегетирует с ноября по май, в северных же морях ее можно собирать не позднее середины июля.

Для практических занятий рекомендуется иметь водоросль в виде гербарных образцов для ознакомления с ее общим видом и постоянные препараты разрезов участков таллома с органами размножения.

Порядок Батрахоспермовые (Batrachospermáles)

Основу талломов батрахоспермовых составляют нити всегда со строго верхушечным ростом. Часто отдельные элементы таллома сильно различаются по размерам, строению и функциям составляющих их клеток. Иногда нити образуют ложнотканевые структуры. Талломы можно трактовать как гетеротрихальные по своей сути, однако имеется одна существенная деталь: стелющаяся часть таллома (протонема) диплоидная, а вертикальная — гаплоидная.

Бесполое размножение происходит моноспорами.

Карпогон с трихогиной. Ауксиллярных клеток у них нет, гониобласты развиваются непосредственно из брюшка оплодотворенного карпогона. Талломы оливково-зеленого или синевато-зеле-

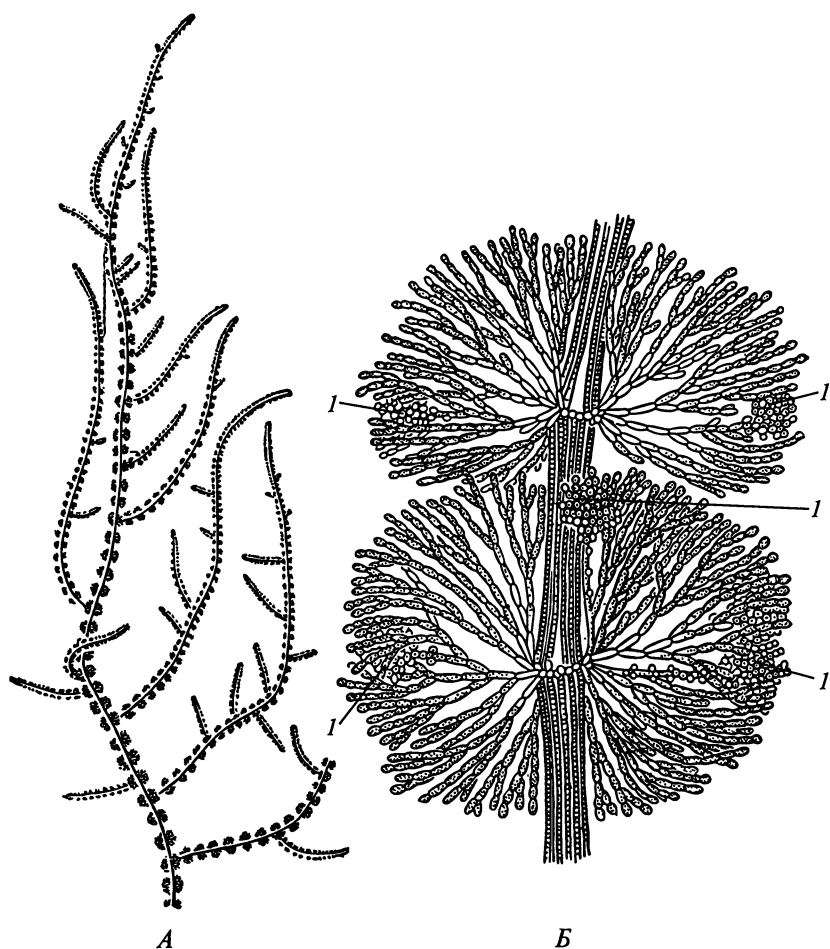


Рис. 45. *Batrachospermum*:

A — внешний вид таллома; *B* — часть таллома с гонимокарпами (1)

ного, иногда почти до чисто «травяного» зеленого цвета. Характерная особенность жизненного цикла — соматическая редукция: на диплоидном растении в отдельных местах происходит мейоз, после чего непосредственно от соответствующих клеток развивается гаплоидное растение — гаметофит. Обитают батрахоспермные в пресных водах.

Род батрахоспермум (*Batrachospermum*). Талломы представителей рода имеют вид нежных небольших (от 3 до 8 см) кустиков синевато-зеленого (до почти «травяного») цвета. Невооруженным глазом видно, что кустики состоят из ветвящихся нитей с как бы нанизанными на них бусами (рис. 45, *A*). Под микроскопом таллом

выглядит сложенным из клеток, резко различающихся размером. Основные оси, неограниченно нарастающие, состоят из очень крупных бесцветных клеток, расположенных в один ряд. От границы двух соседних таких клеток, непосредственно под поперечной перегородкой, берут начало мутовки ассимиляторов — боковых ветвей ограниченного роста, обильно ветвящихся и состоящих из очень мелких клеток с многочисленными хлоропластами. Эти мутовки и выглядят как бусы. Крупные клетки основных осей в более старых частях таллома покрыты многочисленными тонкими нитями, расположенными друг относительно друга неплотно и составляющими своеобразную кору; они берут начало от оснований ассимиляторов.

Бесполое размножение происходит моноспорами. При половом размножении карпогоны и сперматангии образуются на ассимиляторах. После оплодотворения из карпогона формируется гонимокарп — совокупность многих гонимобластов с карпоспорангиями на концах. Карпоспорангии, содержащие каждый по одной карпоспоре, располагаются таким образом, что гонимокарп напоминает соплодие («ягоду») малины (см. рис. 45, Б). Из карпоспор развивается стелющаяся по субстрату диплоидная *Chantránsia*-стадия (раньше, как и *Conchócelis*-стадия у порфиры, трактовавшаяся как самостоятельная водоросль). Она служит как бы протономой для развивающегося прямо от нее вертикального гаплоидного таллома.

Виды рода *Batrachospérmum* обитают в торфяных болотах или в заводях рек, где они поселяются на разных предметах. Следует иметь в виду, что батрахоспермум встречается достаточно редко и найти талломы, тем более с гонимокарпами, трудно. Поэтому при их обнаружении желательно фиксировать побольше материала про запас. Однако там, где батрахоспермум обитает, он встречается достаточно стабильно, так что стоит регулярно посещать эти места для сбора свежего материала.

Для изучения строения таллома и гонимокарпов водоросль можно использовать как в свежем, так и в фиксированном виде. Следует зарисовать строение таллома при малом увеличении микроскопа и небольшой фрагмент таллома с ассимиляторами и гонимокарпом при большом увеличении.

Порядок Анфельциевые (*Ahnfeltiales*)

Представители порядка (всего несколько видов) имеют ярко выраженный гетероморфный жизненный цикл: гаметофиты — обильно ветвящиеся кустики высотой до 15 см, состоящие из примерно одинаковых во всех частях таллома округлых хрящеватых осей, а тетраспорофит имеет вид корки (ранее он описывался как самостоятельный род *Porphyrodiscus*). Однако гонимоблас-

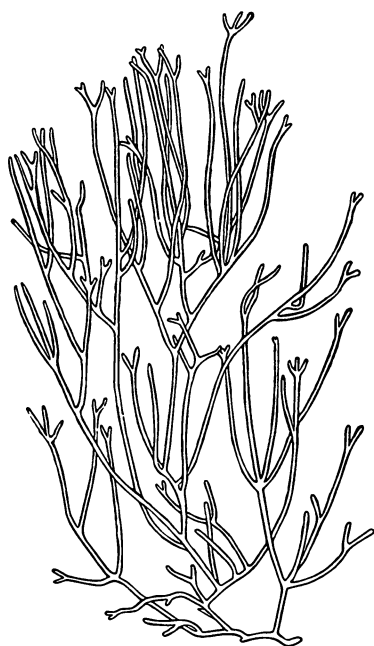


Рис. 46. *Ahnfeltia*. Внешний вид таллома

ты формируются уже от ауксиллярных клеток, причем расположенных вблизи карпогона; закладываются они до оплодотворения. Карпоспорофиты развиваются полностью на поверхности материнского таллома.

Представители порядка обитают в морях. Для них характерно образование агара (агар-агара) — водородослевого коллоида, широко используемого в современной экспериментальной биологии.

Род анфельция (*Ahnfeltia*)¹. Вид *A. plicata* (Huds.) Fr. раньше широко встречался в Белом, Баренцевом, а также в дальневосточных морях. К настоящему времени из-за массовой добычи этой водоросли ради агара численность ее во многих местах сильно сократилась. Обитает она в сублиторальной зоне на камнях и скалах; может отрываться от них и некоторое время сохранять жизнеспособность, находясь

в свободнолежащем состоянии. Талломы ее — грубые на ощупь хрящеватые кустики высотой 10—15 см, обильно, в основном дихотомически, ветвящиеся, причем нередко одна ветвь вырастает явно больше другой; встречаются также три- и тетрахономия (рис. 46). Окраска талломов фиолетовая, почти черная.

Талломы анфельции легко высушиваются без специальной гербаризации и в таком виде могут неопределенно долго сохраняться, не теряя окраски. Положенные в воду, они через 10—15 мин снова приобретают естественный вид и консистенцию (и даже запах моря). В таком виде их можно использовать на занятиях, а затем снова сушить прямо на воздухе.

Гербаризируется анфельция также легко, и на занятиях для ознакомления можно использовать гербарный материал.

Порядок Церамиевые (*Ceramiales*)

Церамиевые — самый высокоорганизованный и самый обширный порядок красных водорослей. Он характеризуется тем, что

¹ До недавнего времени этот род относили к порядку Гигартиновые (*Gigartinales*).

ауксилярные клетки дифференцируются только после того, как произошло оплодотворение карпогона, в непосредственной близости от него. Таллом самого разного строения — от разветвленных нитей, представляющих собой один ряд клеток, до очень сложных форм, внешне напоминающих высшие растения, однако построенных из нитей. Смена поколений изоморфная.

Род каллитамнион (*Callithamnion*). Таллом состоит из обильно ветвящихся однорядных нитей, сложенных из крупных клеток. От основания к вершине размер клеток уменьшается, и ветви нередко заканчиваются бесцветным волоском. Нити одеты общим слизистым чехлом. В поперечных перегородках отчетливо видны поры, через которые проходят цитоплазматические тяжи, соединяющие содержимое соседних клеток. Особенно хорошо поры заметны между крупными клетками нижних частей таллома (рис. 47, *A*).

Тетраспорангии образуются (иногда очень обильно) на верхних более молодых веточках, располагаясь на одноклеточной короткой ножке. Тетраспоры находятся в них по углам тетраэдра (рис. 47, *B*). Возле каждого карпогона формируются по две ауксиляр-

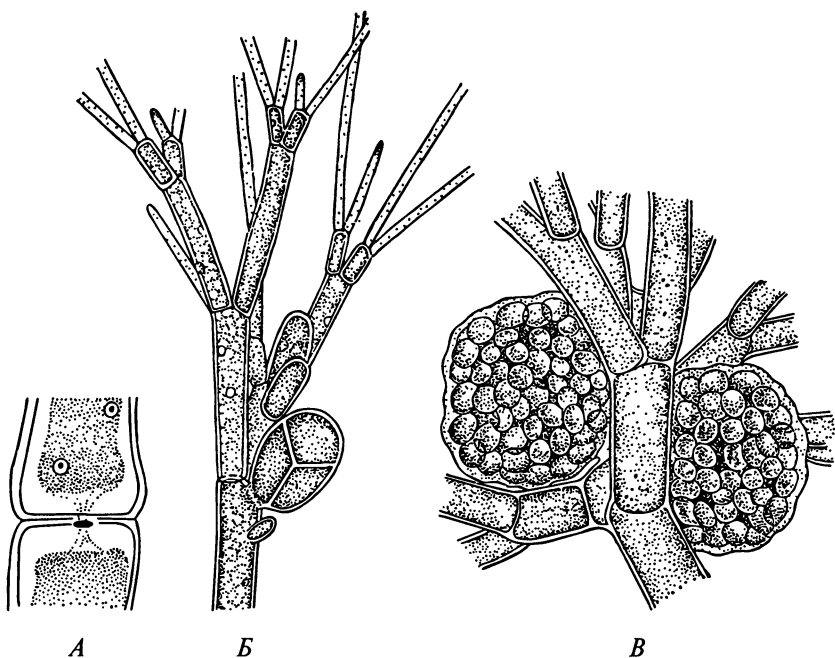


Рис. 47. *Callithamnion*:

A — участок таллома с порой в поперечной стенке; *B* — веточка с тетраспорангиями; *C* — гонимокарпы

ные клетки. От них супротивно, по бокам нити таллома, развиваются гонимокарпы. Кучки карпоспор часто покрыты общей слизистой оберткой (рис. 47, В).

Виды рода широко распространены по берегам Черного моря и представлены нежными кустиками светло-пурпурного цвета, прикрепляющимися к камням, раковинам и другим предметам на линии уровня воды в зоне прибоя, очень часто на пристанях. Водоросли эти развиваются обычно с мая по октябрь, причем в первой половине лета собираемый материал изобилует тетраспорангиями, а во второй — гонимокарпами.

На занятии зарисовывают внешний вид таллома с фиксированного материала, а также рассматриваемые под микроскопом фрагменты веточек с тетраспорами и веточек с гонимокарпами (эти фрагменты желательно заготовить заранее, отобрав и отделив их от вегетативного таллома).

Более сложное строение вегетативных и репродуктивных структур можно наблюдать у более высокоорганизованных представителей того же порядка.

Род полисифония (*Polysiphonia*). Талломы представителей рода, широко распространенных как в северных, так и в южных морях, имеют вид обильно ветвящихся кустиков темно-пурпурного (до почти черного) цвета, высотой от 5 до 20 см. Ветви эти заканчиваются верхушечной клеткой, отчленяющей сегменты — новые клетки, располагающиеся в один ряд. На некотором расстоянии от верхушечной клетки сегменты претерпевают последовательные деления продольными перегородками, в результате чего от центральной клетки (так называемого «центрального сифона») отчленяется один или несколько рядов клеток (так называемых «периферических, или перицентральных сифонов»). В простейшем случае центральный сифон окружен всего 4 периферическими сифонами. Рассматривая веточки при малом увеличении микроскопа, можно увидеть сквозь клетки перицентральных сифонов просвечивающий центральный сифон (рис. 48, А). У большинства видов в более старых частях таллома клетки перицентральных сифонов путем продольных делений отчленяют узкие специальные клетки коры (рис. 48, Б). При этом верхние и нижние границы клеток «сифонов» и коры находятся на одном уровне, что придает таллому «членистый» вид.

Тетраспорангии образуются на молодых веточках в клетках коры или в наружных перицентральных сифонах, если коры нет. Они выглядят как овальные крупные клетки, возникающие по одной в каждом членике ветви, находятся обычно в нескольких члениках подряд, составляя своего рода цепочки (рис. 48, В). При этом членик как бы раздувается с боков. Тетраспоры располагаются по углам тетраэдра. Они дают начало мужским и женским гаметофитам, представляющим гаплоидное поколение.

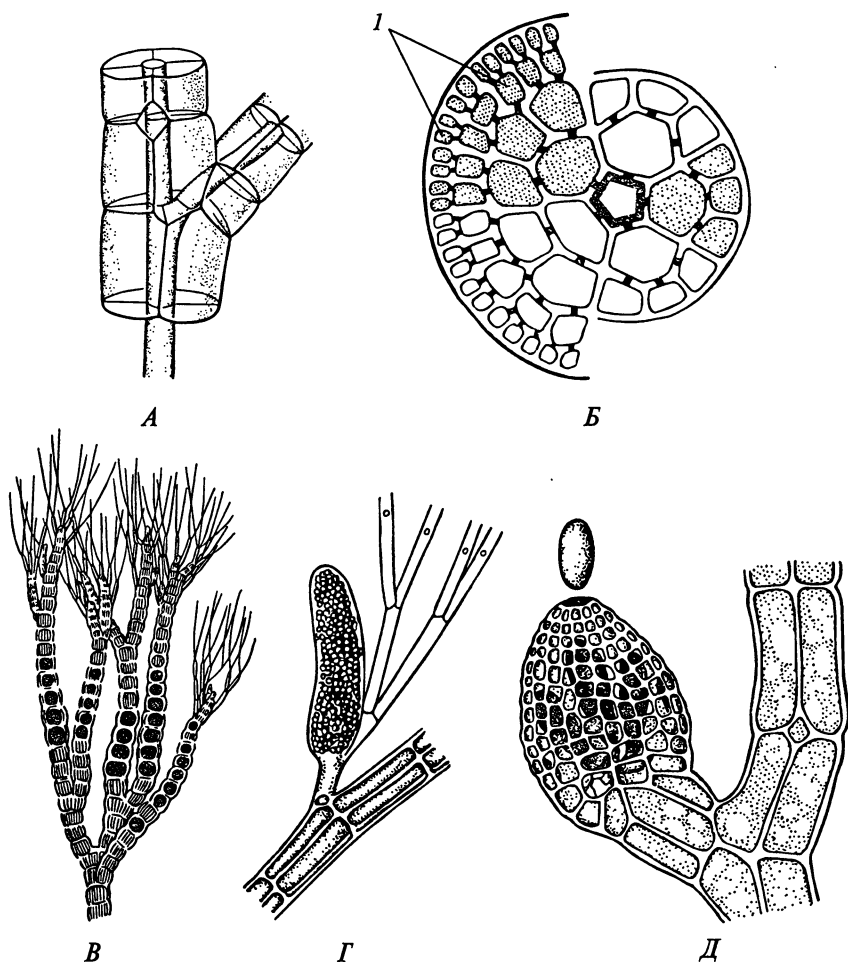


Рис. 48. *Polysiphonia*:

А — строение таллома, центральный и перичентральный сифоны; *Б* — поперечный разрез ветви с многослойной корой (*1*); *В* — тетраспорангии; *Г* — антеридии; *Д* — цистокарпий

Антеридии в изобилии формируются на вершине мужских талломов, развиваясь на поверхности молодых укороченных веточек, отчего те принимают вид как бы «колосков» или «початков» (рис. 48, *Г*). В каждом антеридии образуется по одному спермацию. На женских талломах формируются прокарпии. В состав их входит только одна ауксиллярная клетка, так что после оплодотворения на месте прокарпия развивается лишь один карпоспорофит. Вокруг него от материнского растения развивается специальное вмести-

лице, состоящее из ложной ткани — цистокарпий — с выводным отверстием на вершине (рис. 48, Д). По мере созревания удлинено-булавовидные темно-малиновые карпоспоры через отверстие выдвигаются наружу.

Различные виды полисифонии широко распространены в северных морях (в частности, в Белом и Баренцевом), а также в Черном море. В северных морях они обитают в сублиторальной зоне, часто на границе с нижней литоралью, на скалах, камнях или как эпифиты на талломах бурых водорослей.

Собирать материал для фиксации следует в июле и августе. В июле преобладают экземпляры с тетраспорангиями (спорофиты), в августе — сперва мужские растения, потом женские. Попутно следует загербаризировать целые талломы полисифонии.

Перед занятиями желательно отобрать веточки с тетраспорангиями, с антеридиями и с цистокарпиями и отделить их от остальной вегетативной массы талломов. Эти структуры видны как точки и бугорки невооруженным глазом. Неплохо также иметь в запасе соответствующие готовые препараты. При малом увеличении хорошо видно членистое строение ветвей, а также общий облик тетраспорангиев и цистокарпиев. При большом увеличении можно рассмотреть строение антеридиальных ветвей и зрелый тетраспорангий с тетраэдрическим расположением спор в нем. Кроме того, рассматривается и зарисовывается с гербария внешний вид таллома.

Род церамиум (*Cerámium*). Талломы внешне выглядят как ветвящиеся кустики. Уже невооруженным глазом видно, что оси на конце вильчато разветвлены, причем короткие конечные веточки слегка загнуты навстречу друг другу (рис. 49, А). Оси состоят из центральной оси — одного ряда крупных бесцветных клеток — и мелких клеток коры (рис. 49, Б). У некоторых видов кора сплошным слоем покрывает все слоевище. У других же она находится только возле границ между соседними клетками центральной оси, так что слоевище имеет хорошо выраженный членистый вид; в этом случае ветви состоят как бы из узлов и междоузлий.

Сперматангии развиваются из поверхностных коровых клеток и, когда их много, как муфтой одевают «узлы». Прокарпии развиваются на вершинах длинных ветвей таллома. Зрелые гонимобласты окружены короткими вегетативными веточками, расположенными розеткой; их можно рассматривать как аналог цистокарпия полисифонии. Тетраспорангии, в которых тетраспоры образуются по углам тетраэдра, развиваются из коровых клеток поодиночке или кольцеобразно на «узлах», выступая из коры или обрастая ею. У видов со сплошной корой тетраспорангии разбросаны по всему слоевищу.

Виды рода *Cerámium* распространены от тропиков до арктических морей. Они часто встречаются в верхней сублиторали (вблизи

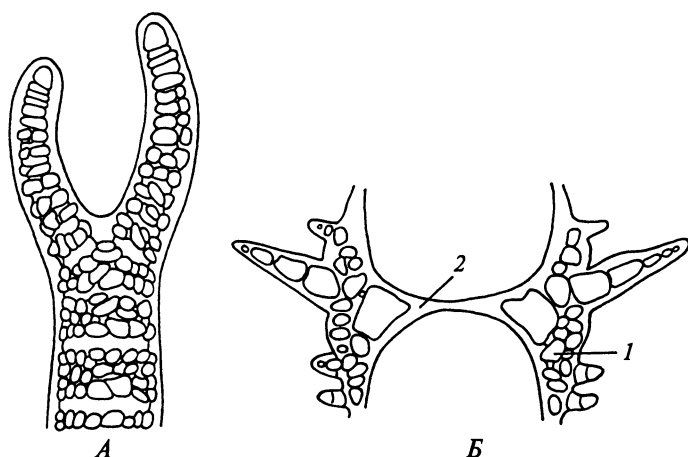


Рис. 49. *Ceramium*:

А — вершина таллома; *Б* — участок продольного среза ветви: видно образование частичной коры (*1*) у мест сочленения (*2*) осевых клеток (коры вокруг средней части осевых клеток нет)

уровня воды во время отлива) или даже заходят в самую нижнюю литораль.

Методика ознакомления такая же, как и в случае двух предыдущих родов.

Род делессерия (*Delesséria*). Виды рода имеют внешне наиболее сложно дифференцированные талломы среди красных водорослей, явно напоминая высшие растения.

Таллом делессерии окрашен в ярко-пурпурный или розовато-красный цвет (в зависимости от глубины обитания) и имеет размер до 30 см. Он состоит из короткого цилиндрического «стволика» и отходящих от него крупных (до 10 см) листовидных пластин с перистым жилкованием (рис. 50). Пластины имеют гладкие или волнистые края и обычно составлены одним рядом клеток. Главная и боковая жилки всегда многослойны: несколько рядов крупных бесцветных клеток покрыты слоем коры из мелких клеток, содержащих хлоропласты. Органы размножения образуются чаще всего на особых плодущих листочках — споро-



Рис. 50. *Delesseria*. Внешний вид таллома

филлах, возникающих на средней жилке или черешке к концу периода вегетации водоросли, когда однослойные части пластин разрываются и разрушаются.

Виды этого рода широко представлены в северных морях (в частности, в Белом и Баренцевом), где растут в сублиторальной зоне на глубине до 30 м (это представители самой глубоководной морской флоры в этих районах), прикрепляясь к камням и другим водорослям. На занятиях рекомендуется использовать гербарные образцы для ознакомления с общим строением таллома. В гербарии делессерия столь же эффектна, как и в живом состоянии, так как даже при длительном хранении не теряет присущей ей окраски.

ОТДЕЛ ЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРОСЛИ (CHLOROPHYTA)

Отдел включает водоросли, стоящие на самых разных ступенях морфологической дифференциации таллома: монадной, пальмеллоидной, коккоидной, нитчатой, разнонитчатой (гетеротрихальной), паренхиматозной, псевдопаренхиматозной, сифоновой, сифонокладальной. Клетка обычно имеет жесткую стенку. У большинства она целлюлозная, но у многих имеет другой состав, например пептидоглиуконовый. Хлоропласты встречаются в разном числе (от одного до очень многих на клетку) и имеют самую разную форму. Они чисто зеленого («травяного») цвета. Эта окраска обусловлена хлорофиллами *a* и *b*, которые преобладают над каротиноидами: α - и β -каротином, лютеином, неоксантином, виолаксантином, зеаксантином, антераксантином. Пиреноид погружен в строуму хлоропласта и пронизан тилакоидами. Запасной продукт — чаще всего крахмал. Он откладывается внутри хлоропласта — вокруг пиреноида и в строуме. У большинства видов значительная часть клетки занята крупной вакуолью с клеточным соком. У подвижных клеток жгутиков чаще всего 2, реже 1, 4 или много (до 120, такие подвижные клетки называют стефаноконтными). Во всех случаях они одинакового размера и строения. Трехчастные мастигонемы у жгутиков не встречаются. Жгутики могут быть ориентированы друг относительно друга по часовой стрелке ($1/7$), против часовой стрелки ($11/5$), находиться на одной линии ($12/6$) или оба направлены в одну сторону. Вегетативное размножение обычно происходит делением отдельных клеток, путем фрагментации колоний или за счет разрыва нитей. Бесполое (споровое) размножение обычно подвижными зооспорами, у некоторых представителей неподвижными апланоспорами. Половой процесс — изогамия, гетерогамия, оогамия (чаще всего), конъюгация. У примитивных форм может быть хологамия — слияние целых вегетативных особей в качестве гамет. Большинство предста-

вителей отдела гаплонты, но есть также диплонты и виды с изо- и гетероморфной сменой генераций.

Представители отдела встречаются преимущественно в пресной воде, но есть также морские, почвенные виды, обитатели коры деревьев, камней и других субстратов вне воды, а также различные симбионты, особенно водорослевые компоненты (фотобионты) лишайников.

КЛАСС СОБСТВЕННО ЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРОСЛИ (CHLOROPHYCEAE)

Класс представлен монадными, пальмеллоидными, коккоидными, нитчатыми и гетеротрихальными формами. Клетка делится с участием фикопласта — пластинки из микротрубочек, располагающихся в плоскости деления. Телофазное веретено не сохраняется; нити веретена в анафазе всегда укорачиваются. У более примитивных представителей клеточное деление бороздой, у более высокоорганизованных имеется клеточная пластинка, возникающая из пузырьков гладкой эндоплазматической сети или из пузырьков, образующихся от аппарата Гольджи. У подвижных стадий (зоидов) ориентация жгутиков $1/7$ или $12/6$; у представителей одного порядка зоиды стефаноконтные. Обычно в клетке имеется ризопласт — структура, связывающая базальные тельца жгутиков с ядерной оболочкой. Соединение базальных телец между собой поперечно-полосатое.

Жизненные циклы (где известны) гаплоидные, с зиготической редукцией.

Почти исключительно пресноводные формы. Есть водоросли вневодных местообитаний.

Порядок Вольвоксовые (Volvocales)

Порядок объединяет одноклеточные, колониальные и ценобиальные монадные формы. Они подвижны в течение всей своей жизни и только при наступлении неблагоприятных условий (например, подсыхании) могут переходить в пальмеллоидное состояние. Некоторые представители порядка (иногда выделяемые в отдельный порядок *Tetrasporales*) постоянно существуют в пальмеллоидном состоянии. Зоиды имеют жесткую клеточную стенку.

Ценобии могут быть плоскими или объемными. При развитии объемных ценобиев сначала образуется пластинка из 4, затем из 8 клеток. После этого пластинка искривляется до тех пор, пока не образуется полая сфера с маленьким незамыкающимся отверстием. При этом передние концы клеток, где должны возникнуть

жгутики, обращены внутрь сферы. Затем сфера полностью выворачивается наизнанку. Клетки образуют жгутики.

Род хламидомонада (*Chlamydomonas*). Многочисленные виды рода обитают в лужах на глинистых почвах, в канавах и других мелких пресных водоемах, а также на снегу (рис. 51). При их массовом развитии может наблюдаться «цветение» воды, т. е. вода принимает зеленую окраску. Клетка имеет форму от почти округлой до грушевидной, эллипсоидальной или почти цилиндрической. Размер ее невелик — обычно не больше 25 мкм в длину. Она окружена стенкой, плотно прилегающей к протопласту или (у более старых особей) несколько отстающей от него в задней части. От переднего конца отходят два жгутика, за счет биения которых хламидомонада может довольно быстро перемещаться.

Бесполое размножение происходит зооспорами, образуясь обычно по 4 или по 8 внутри стенки материнской клетки (рис. 52). При выходе они уже представляют собой маленькие хламидомонады, которые потом только увеличиваются в размере. Половой процесс у большинства видов изогамный, но есть виды, у которых он гетерогамный или оогамный.

Поскольку при фиксации хламидомонады теряют подвижность (а это отличительный признак монадных форм), данную водоросль для занятий необходимо иметь в живом состоянии. В материале из природы вместе с хламидомонадами оказываются и другие водоросли, часто более конкурентоспособные, так что сохранять хла-

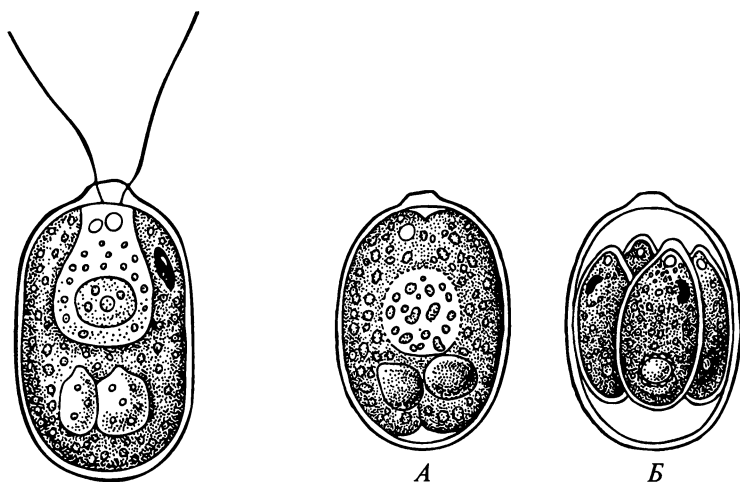


Рис. 52. *Chlamydomonas*:

Рис. 51. *Chlamydomonas*.
Вегетативная особь

А — начальная стадия образования зооспор; Б — молодые особи внутри стенки материнской клетки

мидомонаду в смешанной культуре обычно не удается. Поэтому необходимо иметь чистые культуры хламидомонад. Многие виды этого рода можно сравнительно легко выделить в культуру, а затем поддерживать и хранить на агаризованной среде Прата. При этом водоросль находится в пальмеллоидной стадии. Оказавшись в жидкой среде, хламидомонады переходят в монадное состояние.

Для ознакомления с хламидомонадами лучше всего найти в поле зрения микроскопа остановившуюся клетку и рассмотреть ее при большом увеличении. Если такие клетки не попадаются, можно заставить хламидомонады остановиться, добавив под покровное стекло капельку йода в йодистом калии (I + KI). Клетки останавливаются и, кроме того, жгутики, обычно плохо различимые в подвижной клетке, становятся хорошо заметными. Можно рассмотреть и зарисовать стенку, хлоропласт, глазок, пиреноид, пульсирующие вакуоли. На препарате, обработанном I + KI, крахмал окрасится в сине-фиолетовый цвет. Иногда и в живых, ничем не обработанных клетках удается разглядеть жгутики. Если в материале окажутся клетки, находящиеся на той или иной стадии формирования зооспор или гамет, их также надо зарисовать.

Род дуналиелла (*Dunaliella*). Виды этого рода, как и хламидомонады, — одиночные формы (рис. 53). Внешний облик и внутреннее строение клетки у них также сходны, только дуналиеллы обычно имеют более округлую форму, чем хламидомонады. Главное отличие рода — отсутствие у дуналиелл обособленной клеточной стенки. Размножение — путем продольного деления клетки на две, причем обычно при этом продолжается движение. Известен половой процесс — хологамия, т. е. две вегетативные клетки выступают в роли гамет.

Встречаются дуналиеллы в разных местообитаниях, причем некоторые виды — в водоемах с очень высокой концентрацией солей.

Методика ознакомления с дуналиеллой на практикуме такая же, как и с хламидомонадой.

Род гониум (*Gonium*). Ценобии расположены в одной плоскости, образуя подвижную пластинку (рис. 54). Она состоит из 4 и более клеток, окруженных слоем бесцветной слизи. У наиболее распространенного вида *G. pectorale* ценобии 16-клеточные. При бесполом размножении образуются дочерние ценобии: содержимое каждой материнской клетки последовательно делится, так что образуется столько клеток, сколько их в ценобии у данного вида. Каждая дочерняя клетка приобретает все структуры, присущие взрослой клетке, и новый ценобий освобождается

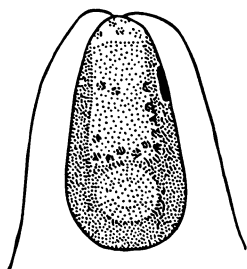


Рис. 53. *Dunaliella*.
Вегетативная особь

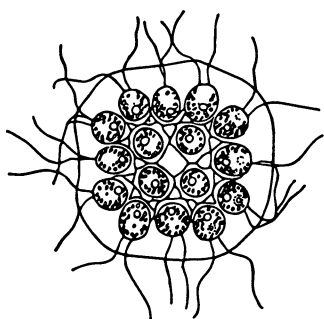


Рис. 54. *Gonium pectorale*.
Ценобий

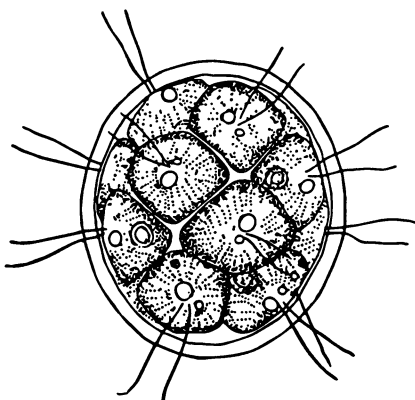


Рис. 55. *Pandorina morum*. Ценобий

после того, как расплывается стенка материнской клетки. Половой процесс изогамный.

Методика ознакомления такая же, как и в случае с хламидомонадой.

Род пандорина (*Pandorina*). Ценобии объемные, шаровидной или овальной формы (рис. 55). Они состоят из клеток, тесно прижатых друг к другу (из-за чего клетки, не считая обращенной вовне поверхности, имеют граненую форму) и одеты общей оберткой — так называемым инволюкрумом (*invólúcrum*). При бесполом размножении, как и у других ценобиальных монадных зеленых водорослей, образуются дочерние ценобии. Половой процесс изогамный.

Наиболее распространен и повсеместно встречается вид *P. morum* (O. Müll.) Vogу, ценобии которого состоят из 16 клеток.

Определенную трудность представляет необходимость отображения объемности ценобия пандорины, однако дать какие-либо универсальные рекомендации в этом плане сложно.

Если в материале попадают те или иные стадии образования дочерних ценобиев, их следует изобразить.

Род эвдорина (*Eudorina*). В ценобиях представителей рода отдельные клетки расположены довольно рыхло по периферии эллипсоида, середина которого заполнена сравнительно жидкой слизью, а вокруг клеток, как и у пандорины, имеется общий инволюкрум — слой более плотной слизи (рис. 56).

При бесполом размножении ценобий останавливается, и каждая клетка в результате последовательных делений дает начало стольким клеткам, сколько их во взрослом ценобии. Половой процесс — резко выраженная гетерогамия.

Наиболее распространенный вид — *E. elegans* Ehr., ценобии которого состоят из 32 клеток. Ознакомление по той же схеме, что и в случае с пандориной.

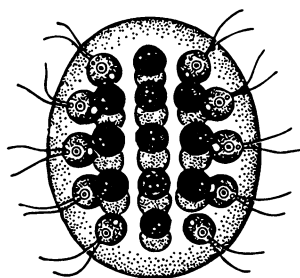


Рис. 56. *Eudorina elegans*.
Ценобий

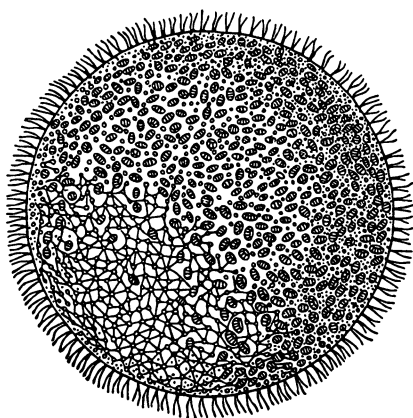


Рис. 57. *Volvox*. Ценобий

Род вольвокс (*Volvox*). Ценобий — крупный (диаметром до 3 мм) слизистый шар с тонким инволюкрумом, под которым в один слой располагаются клетки (рис. 57). Число их у разных видов от 500 до 60 000. Обширная внутренняя полость шара занята жидкой слизью. Строение клеток типично для монадных зеленых водорослей, только внутренние слои стенки очень сильно ослизняются. Более плотные наружные слои у соседних клеток соприкасаются и образуют полигональный узор, иногда хорошо видимый (для большей наглядности этого узора ценобии можно подкрасить, поместив в раствор метиленовой сини). Между соседними протопластами образуются плазмодесмы, хорошо заметные у некоторых видов во внутренних ослизненных слоях стенки, а у некоторых видов практически неразличимые. Ценобий движется таким образом, что одна его часть всегда впереди, а другая сзади. Клетки у вольвокса в отличие от рассмотренных выше родов четко дифференцированы на вегетативные (соматические, не способные к размножению) и репродуктивные (генеративные). Последних немного; они располагаются в задней части ценобия.

Для бесполого размножения предназначено 8—10 клеток, называемых гонидиями. Они увеличиваются в объеме, вдаются во внутреннюю часть ценобия, и содержимое их начинает делиться по описанной выше схеме. У вольвокса довольно

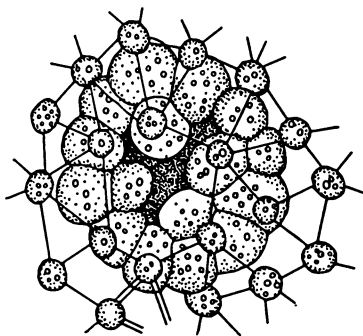


Рис. 58. *Volvox aureus*.
Молодая дочерняя сфера
с незамкнутым отверстием

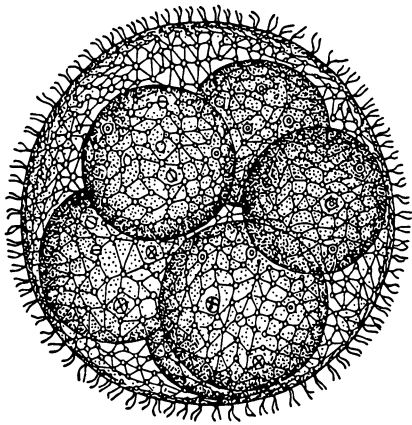


Рис. 59. *Volvox aureus*. Дочерние шары внутри материнского

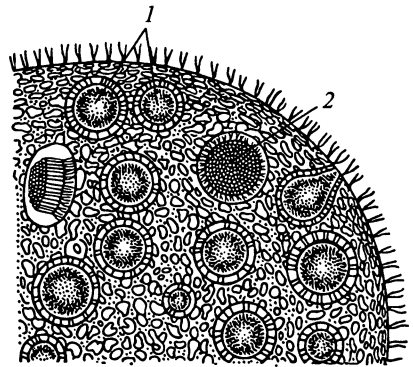


Рис. 60. *Volvox globator*. Часть ценобия с оогониями (1) и антеридиями (2)

часто можно наблюдать стадии незамкнутой полой сферы, в которой при определенной фокусировке можно отчетливо видеть отверстие (рис. 58). Дочерние колонии после ослизнения производящих их клеток (гонидий) проваливаются в центральную полость материнского ценобия. Таким образом, внутри материнского шара можно видеть 8—10 дочерних шаров (рис. 59).

Половой процесс оогамный. Одни сравнительно немногочисленные (5—15 на ценобий) клетки превращаются в антеридии, другие (около 30) — в оогонии (рис. 60).

На практикуме при малом увеличении зарисовывают внешний вид ценобия, а при большом — более детально его фрагмент. Если внутри шара будут дочерние шары, их надо изобразить.

Порядок Хлорококковые (*Chlorococcales*)

Порядок объединяет коккоидные формы, т.е. одноклеточные, колониальные и ценобиальные формы, не имеющие жгутиков в вегетативном состоянии. Бесполое размножение происходит двужутиковыми зооспорами, не имеющими жесткой клеточной стенки, и автоспорами, т.е. неподвижными спорами, представляющими собой в миниатюре взрослую особь. Половой процесс изогамный, гетерогамный и оогамный.

Род гидродиктион, или водяная сеточка (*Hydrodictyon*). Ценобии макроскопические, сложенные из большого числа клеток (до 20 тыс.). У старых экземпляров длина отдельных клеток 1,5 см, а сам ценобий может быть размером до 1,5 м. Клетки, слагающие ценобий, имеют удлиненную форму. Стенка клеток целлюлоз-

ная, кутинизированная во внешних слоях. Цитоплазма занимает постенное положение, так как центральная часть клетки занята громадной вакуолью с клеточным соком. У совсем молодых ценобиев клетки одноядерные, с хлоропластом в виде пластинки и одним пиреноидом. С возрастом количество ядер и пиреноидов быстро увеличивается, а хлоропласт становится постенным, неправильно-сетчатым. Клетки срастаются своими концами, чаще всего по 3, реже по 2—4. Таким путем формируется сеть, состоящая из отдельных ячеек, в основном шестиугольных (рис. 61). Сетка может быть незамкнутой или, как у широко распространенного в европейской части России вида *H. reticulatum* (L.) Lagerh., замкнутой.

Размножение может осуществляться как бесполом, так и половым путем. В бесполом размножении может участвовать любая клетка ценобия. Ее содержимое распадается на двужгутиковые зооспоры. Не выходя наружу, они через некоторое время теряют подвижность, удлиняются и складываются в новую сеточку, которая покидает материнскую клетку после разрыва ее стенки и увеличивается до размеров взрослого ценобия.

Половое размножение считается изогамным. Гаметы внешне сходны с зооспорами, но вместо того чтобы складывать новую сеточку, они покидают материнскую клетку. В световом микроскопе все гаметы выглядят одинаковыми, однако с помощью электронного микроскопа удастся установить некоторую разницу в строении сливающихся гамет. Зигота окружается стенкой, в ней накапливается жир, окрашенный каротиноидами в кирпично-красный цвет. Постепенно зигота увеличивается в размерах и переходит в состояние покоя, а затем прорастает. Ядро ее претерпевает мейоз, в результате чего образуются четыре крупные двужгутиковые зооспоры (естественно, гаплоидные). Зооспоры, поплавав некоторое время, оседают, и каждая развивается в мно-

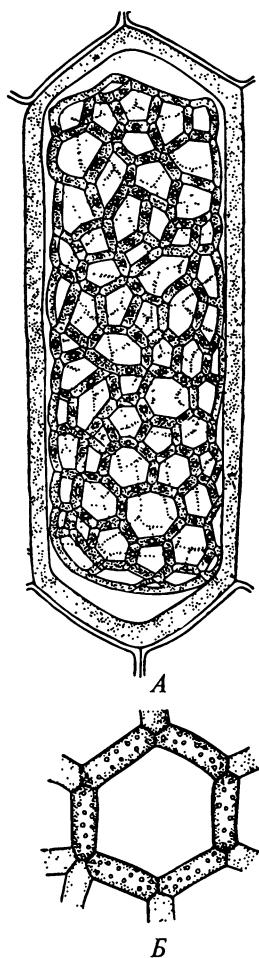


Рис. 61. *Hydrodictyon*:

А — молодая сеточка внутри материнской клетки;
Б — часть молодой сеточки

гоугольную клетку — полиэдр. Полиэдр разрастается, становится многоядерным, и содержимое его распадается на двужгутиковые зооспоры, которые слагаются в молодую сеточку (как в вегетативной клетке при бесполом размножении), освобождаящуюся через разрыв стенки полиэдра. Полиэдр может служить и для перенесения неблагоприятных условий, например, при подсыхании водоемов.

Род широко распространен в пресных стоячих или текущих водах (озера, водохранилища, заводи, каналы) с постоянным подтоком азотистых веществ. При благоприятных условиях в некоторые годы ценобии могут развиваться в массовом количестве. Однако в тех же местах в другие годы водяная сеточка может полностью отсутствовать. Поэтому хотя для занятий желательно иметь живой материал в виде очень молодых сеточек, необходимо запастись материалом, фиксированным формалином.

На занятии рекомендуется также продемонстрировать взрослый большой экземпляр сеточки. Живой материал можно показывать прямо в сосуде с водой. Кроме того, желательно иметь гербарный материал (лучше на темной бумаге), который зарисовывать необязательно.

При большом увеличении микроскопа изображают фрагмент ценобия — одну-две ячейки полностью и частично отходящие от них клетки (см. рис. 61, Б).

Род педиаструм (*Pediastrum*). Ценобии плоские, в виде более или менее округлых табличек («ковриков»). Клетки могут плотно примыкать друг к другу, и тогда ценобий будет сплошной. Если между клетками остаются промежутки, ценобий получается «продырявленный». Каждая краевая клетка ценобия несет 1 или 2 (редко 4) отростка (рис. 62). Хлоропласт чашевидный с одним пиреноидом. Единственное ядро маскируется хлоропластом и без покраски не видно. Бесполое размножение происходит зооспорами, выходящими из клеток (а в зооспорангиях, как и у водяной сеточки, может превращаться любая клетка) в слизистом пузыре и, еще находясь в нем, складывающимися в новый ценобий. Половой процесс и дальнейшие события, связанные с ним (образование зооспор, превращение их в полиэдр и т.д.), сходны с половым процессом водяной сеточки.

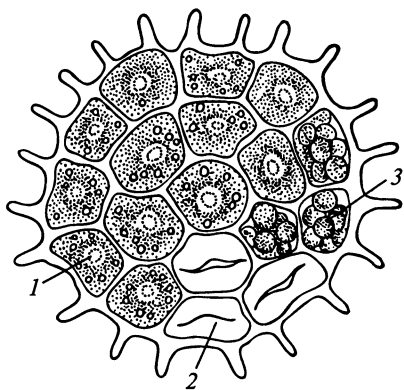


Рис. 62. Ценобий *Pediastrum*:

1 — вегетативные клетки; 2 — клетки с зооспорами; 3 — пустые клетки после выхода зооспор

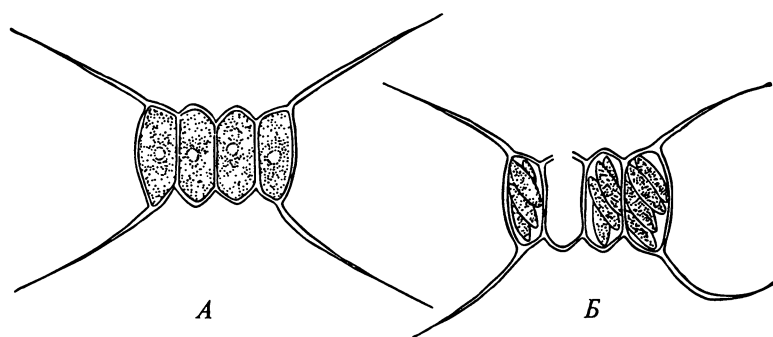


Рис. 63. *Scenedesmus*:

А — ценобий; Б — образование новых ценобиев

Виды этого рода широко распространены в планктоне пресных вод.

При ознакомлении на практикуме зарисовывают ценобий (можно наиболее детально отобразить только 2—3 клетки). В материале обычно попадаются ценобии, у которых клетки пустые. Это клетки, из которых вышли зооспоры. На них особенно хорошо видна структура стенки. Можно пользоваться как живым, так и (при отсутствии в распоряжении живого) фиксированным материалом, который желательно иметь в запасе.

Род сценедесмус (*Scenedesmus*). Ценобии — плоские, иногда загнутые пластинки — «плотики» (рис. 63). Они могут состоять из 4—8 (реже 2—16 или даже 32) клеток, срастающихся своими боками параллельно друг другу и располагающихся при этом в один или два ряда, но никогда не становящихся объемными. Стенка клеток целлюлозная, гладкая или различным образом орнаментированная. У некоторых видов на краевых или на всех клетках имеются длинные тонкие выросты — «рога». Хлоропласт постенный, с одним пиреноидом, ядро без покраски невидимо. Размножение происходит автоспорами, которые могут образовываться в любой из клеток ценобия в числе, характерном для ценобиев данного вида. Прямо внутри материнской клетки они формируют новый маленький ценобий, который выходит наружу. Есть данные о наличии у некоторых представителей полового процесса.

Виды рода *Scenedesmus* широко распространены в пресноводном планктоне. Часто они встречаются в прибрежной зоне среди нитчаток, мхов и т. п. Могут массово развиваться в старых культурах разных водорослей, а также в сосудах для полива комнатных растений и т. п. Хорошо растут на агаризованной и жидкой среде Прата. Поэтому необходимо иметь живую культуру какого-либо вида, например *S. quadricauda* (Turp.) Bréb.

Некоторые виды этого рода широко используются как объекты различных экспериментальных исследований.

На занятиях зарисовывают внешний вид ценобия при большом увеличении. Если попадется ценобий, где формируются автоспоры, его тоже следует изобразить. Выросты часто видны довольно плохо. Тем не менее, используя диафрагму и микровинт, их все же желательно выявить и отобразить на рисунке.

Порядок Эдогониевые (*Oedogoniales*)

Эдогониевые представляют нитчатый тип организации таллома в классе *Chloophyceae*. Нити чаще неветвящиеся, реже ветвящиеся. Они прикрепляются к субстрату ризоидами, но могут отрываться и тогда ведут неприкрепленный образ жизни. Клетки более или менее вытянутые, с одним крупным ядром, которое обычно можно видеть даже без специальной покраски. Хлоропласт сетчатый, тонкий.

Эдогониевые — обширный порядок (свыше 600 видов). Все его представители обитают исключительно в пресных водах, где являются одними из самых обычных нитчаток. Они предпочитают хорошо прогреваемые водоемы со слабым течением, больше всего тяготеют к местам с отмирающими и отмершими высшими растениями. Подавляющее большинство их относится к роду эдогониум (*Oedogonium*) (рис. 64).

Отличительные особенности эдогониевых — «колпачки» и стефаноконтные зоиды (последние встречаются еще у некоторых сифоновых зеленых водорослей).

«Колпачки» — результат своеобразного деления клеток. Во время деления ядра вблизи одного из концов клетки откладывается материал клеточной стенки, образуя кольцевой «валик» (рис. 64, *A, I*). После завершения ядерного деления между двумя дочерними ядрами формируется перегородка (септа), которая перемещается в сторону «валика» (рис. 64, *B, B*). Затем клеточная стенка разрывается возле «валика», а материал «валика» растягивается, принимая цилиндрическую форму и становясь клеточной стенкой соответствующей дочерней клетки (рис. 64, *Г*). Края старой клеточной стенки, находившиеся против валика, остаются заметными в виде «воротничка» или «колечка». Это и есть «колпачок».

Из двух клеток, образовавшихся после деления, в дальнейшем будет делиться только верхняя, образуя новый «колпачок». Таким образом, число «колпачков» будет увеличиваться обычно до 7—8 (иногда даже примерно до 40). По числу «колпачков», видимых как штрихи, можно определить, сколько раз делилась клетка.

Бесполое размножение осуществляется посредством зооспор, образующихся по одной из всего содержимого клетки, поэтому они достаточно крупные. Половой процесс оогамный: некоторые

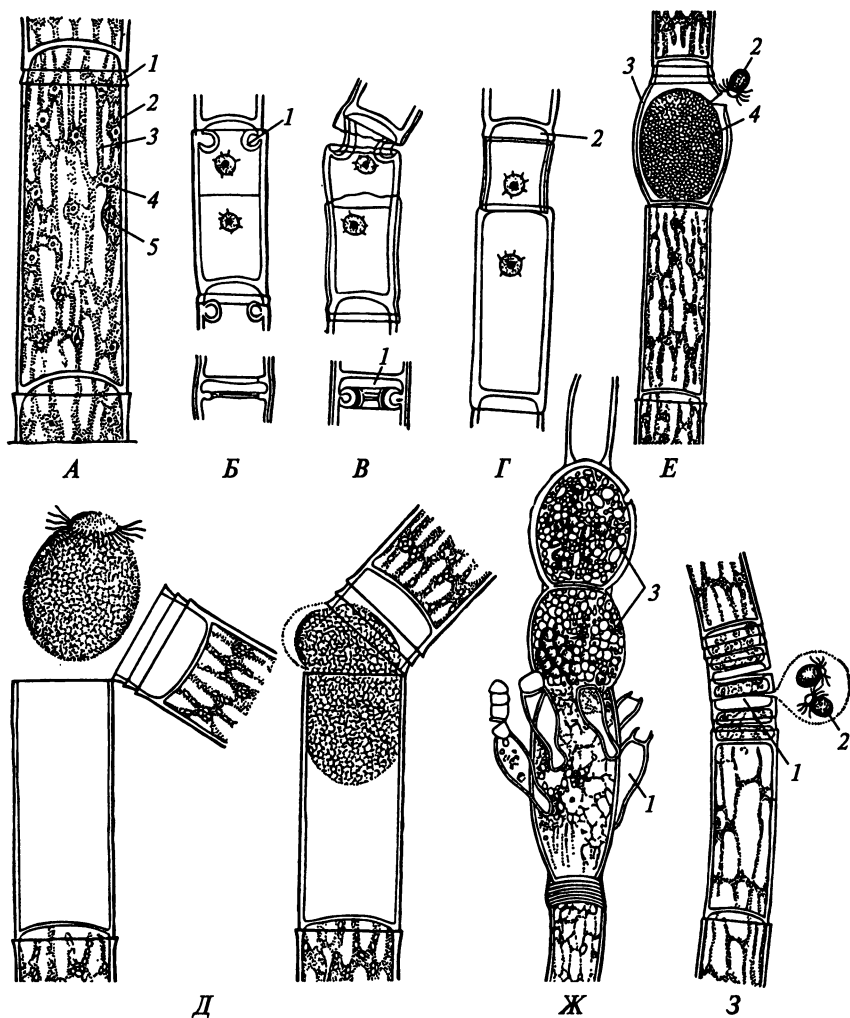


Рис. 64. *Oedogonium*:

A — строение клетки: 1 — «колпачок»; 2 — клеточная стенка; 3 — хлоропласт; 4 — пиреноид; 5 — ядро; *Б, В, Г* — деление клетки с образованием «валика» (1) и «колпачка» (2); *Д* — выход зооспоры; *Е* — половой процесс: 1 — вегетативная клетка; 2 — сперматозоид; 3 — оогоний; 4 — яйцеклетка; *Ж* — часть нити наннандрического вида с оогониями (2) и наннандриями (1); 3 — образование сперматозоидов: 1 — антеридии; 2 — сперматозоиды

клетки превращаются в оогонии с одной яйцеклеткой, а некоторые — в антеридии, где развиваются 2 (реже 1) сперматозоида (рис. 64, 3). И зооспоры, и сперматозоиды имеют много жгутиков (от 7—8 до примерно 120), которые располагаются венцом вокруг бесцветной передней части зоида — так называемого «носика» (рис. 64, *Д*).

Род эдогониум (*Oedogonium*). Отличительная особенность — отсутствие ветвления у нитей. Нити прикрепляются к субстрату с помощью разветвленных ризоидов — «подошвы», у некоторых видов ризоид представляет собой полушаровидную клетку. Хлоропласт постенный, в виде сложнорассеченной пластинки или сетчатый. Нередко в клетках в живом состоянии отчетливо видно довольно крупное ядро (см. рис. 64, А, 5).

Виды рода можно разделить на 3 группы.

1. Однодомные. Оогонии и антеридии образуются на одних и тех же нитях.

2. Двудомные макрандрические. Оогонии и антеридии образуются на разных нитях, но нити эти одинакового облика.

3. Двудомные наннандрические. Женские нити обычного для рода *Oedogonium* облика, мужские растения карликовые (так называемые наннандрии, или «мужчинки»), состоящие обычно из одной вегетативной (нижней базальной) клетки и нескольких расположенных цепочкой антеридиев. Наннандрии прикрепляются как эпифиты на женских нитях поблизости от оогониев и нередко на самом оогонии. Они берут начало от специальных андроспор («мужских» спор), сходных по строению с обычными зооспорами бесполого размножения, но меньшими по величине. Формируются они в так называемых андроспорангиях — коротких дисковидных клетках, отличающихся от антеридиев тем, что хлоропласты их остаются зелеными и не редуцируются.

Оогонии (рис. 64, Ж, 2) образуются по одному, по два, а у некоторых видов — по многу подряд (цепочкой) и представляют собой крупные, у большинства видов вздутые, шаровидные или овальные клетки с одной яйцеклеткой внутри. Стенка их чаще гладкая, у некоторых видов покрыта складками или гранулированная. В ней хорошо заметна округлая пора (особенно если в препарате она окажется сбоку), через которую проникает сперматозоид (рис. 64, Е). У ряда видов вместо поры имеется щель; такие оогонии открываются крышечкой. Стенка яйцеклетки (ооспоры) при созревании приобретает красновато-коричневатую окраску. У одних видов она гладкая, у других орнаментированная.

Антеридии (рис. 64, З, 1) не у наннандрических форм образуются в результате последовательных делений некоторых клеток. Они представляют собой расположенные подряд короткие дисковидные клетки с желтеющим редуцированным хлоропластом, в каждой из которых образуется по два стефаноконтных сперматозоида (у некоторых видов один) (рис. 64, З, 2).

Для практических занятий желательно иметь экземпляры, клетки которых не забиты до отказа крахмалом, маскирующим строение хлоропласта. При отсутствии хорошего живого материала можно использовать фиксированный в формалине (или лучше в хромово-уксусной смеси).

Для приготовления препарата берут небольшое количество нитей и помещают в большую каплю воды на предметном стекле. Покачиванием стекла можно добиться равномерного распределения нитей, не повредив материала, после чего, удалив избыток воды, накрывают его покровным стеклом. Зарисовывают 2—3 клетки полностью и частично клетки, примыкающие к ним сверху и снизу.

При рассмотрении под микроскопом обязательно нужно найти колпачки. Особенно хорошо они видны на пустых мертвых клетках или над оогониями в виде поперечных штрихов на стенке у верхнего конца клетки. По бокам в этих местах стенка имеет как бы зазубренный край (см. рис. 64, А, Е). Колпачки следует искать при большом увеличении и просмотреть нить по ее длине на довольно большом расстоянии: они, как уже объяснялось, образуются не на всех клетках и не всегда достаточно отчетливо видны.

У некоторых видов с крупными изодиаметрическими клетками нередко отчетливо можно наблюдать образование «валиков», видимых по бокам клеток как два бесцветных довольно толстых колечка, глубоко вдающихся в полость клетки. На практических занятиях можно демонстрировать выход зооспор, если материал оставить на ночь стоять в закрытых банках, а на следующий день перенести в свежую воду (из того же водоема, если материал из природы, или на ту же среду, если материал из лабораторной культуры).

Для демонстрации оогониев и антеридиев лучше иметь хороший фиксированный материал, так как в природе и в культуре не всегда можно найти подходящий. Лучше всего демонстрировать постоянные препараты нитей с наннандриями. Для окраски можно рекомендовать гематоксилин Деляфильда или Гейденгейна с докрашиванием оранжем или эозином. На неокрашенных глицерин-желатиновых препаратах карликовые растеньица становятся со временем плохо видимыми. На занятии желателен преподавателю предварительно просмотреть препараты, выбрать наиболее подходящее место и дать по очереди просмотреть и зарисовать всей группе.

Порядок Хетофоровые (Chaetophorales)

Представители порядка гетеротрихальные (разнонитчатые) формы. Таллом в «классическом» случае состоит из двух систем ветвящихся нитей: стелющихся по субстрату и вертикальных. Однако у многих представителей редуцирована либо стелющаяся часть, либо вертикальная часть. Конечные клетки у многих заканчиваются щетинками или волосками. Бесполое размножение осуществляется с помощью зооспор. Половой процесс изо- или гетерогамный. Пресноводные формы.

Род стигеоклониум (*Stigeoclonium*). Таллом в виде небольших нежных кустиков, всегда прикрепленных к подводным предметам. Он или типично гетеротрихальный, или стелющаяся часть редуцирована до ризоидов. Вертикальные нити сравнительно редко супротивно или дихотомически ветвятся, конечные клетки заканчиваются длинным бесцветным волоском (рис. 65).

Виды этого рода весьма распространены в реках и ручьях. Некоторые из них приурочены к местам с органическим загрязнением.

Для занятий желателен живой материал, но необходимо иметь и запас фиксированного материала. Рассматривают и изображают

Рис. 65. *Stigeoclonium*. Общий вид таллома

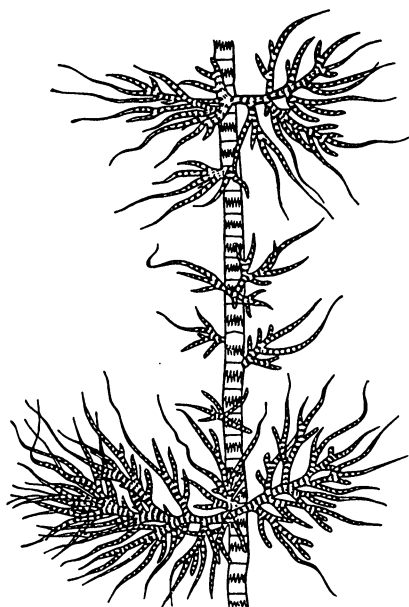
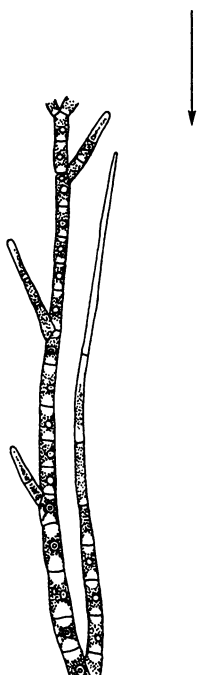
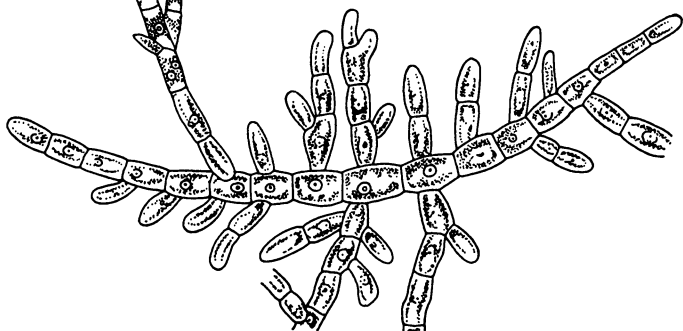


Рис. 66. *Draparnaldia*. Часть основной оси с ассимиляторами



часть таллома при малом или большом увеличении. Необходимо показать ветвление.

Род драпарнальдия (*Draparnaldia*). У талломов ярко выражена дифференциация составляющих их нитей. От ризоидов (редуцированной стелющейся части таллома), которыми водоросль прикрепляется к субстрату, отходят ветвящиеся нити, состоящие из одного ряда крупных клеток. Хлоропласт в них в виде узкого постенного пояса с отверстиями и изрезанными краями, со многими пиреноидами. Он расположен в средней части клетки. От этих клеток отходят, часто располагаясь мутовками, обильно ветвящиеся нити, состоящие из клеток значительно меньшего размера и оканчивающиеся длинными бесцветными щетинками. Клетки этих нитей сплошь зеленые, так как хлоропласт полностью занимает их периферию; пиреноид один или их немного. Эти нити обычно называют ассимиляторами (рис. 66). Таким образом, здесь имеется четкое функциональное разделение на «стебли» (основные оси) и «листья» (ассимиляторы). Размножение в основном бесполое, посредством 4-жгутиковых зооспор. Половое размножение изогамное, происходит посредством 2-жгутиковых гамет, по-видимому, встречается редко. Водоросль легко образует апланоспоры кирпично-красного цвета.

Драпарнальдия встречается в виде слизистых светло-зеленых кустиков в быстротекущих ручьях и реках, а также в прибрежной полосе озер с чистой, хорошо аэрированной водой.

Культивировать виды этого рода сложно, поэтому необходимо иметь фиксированный материал. Желательно фиксировать в хромово-уксусной смеси и промывать в стоячей воде. Через шкалу спиртов проводят от 30° (через каждые 10°) до 70—80°. При фиксации формалином сильно деформируется хлоропласт, особенно в крупных клетках основных осей («стеблей»).

Препарат можно рассматривать и зарисовывать уже при малом увеличении микроскопа. Зарисовывают фрагмент основной оси (2—3 клетки полностью и частично прилегающие к ним клетки) и 2—3 отходящих в этой части ассимилятора (полностью).

КЛАСС ТРЕБУКСИЕВЫЕ (*TREVOUXIOPHYCEAE*)

Класс представлен в основном одноклеточными формами, иногда очень крупными. Отдельные клетки при делении могут объединяться в «пачки» или цепочки внутри стенки родительской клетки (сарциноидные формы). Есть также нитчатые и пластинчатые формы.

Размножение осуществляется делением клеток с образованием автоспор или зооспор, т. е. оогамный половой процесс.

Зоиды имеют выраженный ризопласт и базальные тельца. Ориентация жгутиков $\frac{1}{7}$, как у *Ulvophyceae*.

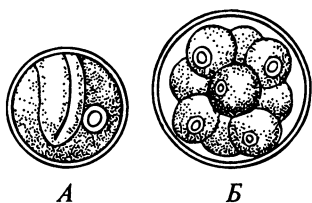


Рис. 67. *Chlorocrella*:

А — вегетативная клетка;
 Б — образование автоспора

Отличительная особенность класса следующая: при митозе центриоли находятся по бокам веретена, тогда как у остальных зеленых водорослей, насколько известно, и многих других «протистов» они располагаются по полюсам веретена.

Род хлорелла (*Chlorocrella*). Виды рода — одноклеточные водоросли. Клетки одиночные, мелкие (от 2 до 12 мкм в диаметре), шаровидные или овальные, с гладкой стенкой. Хлоропласт в виде глубокой чаши, цельный, с одним пиреноидом или без него. Ядро одно, без окраски невидимо. Размножение только бесполое, автоспорами. В материале обычно можно наблюдать их образование. Они окружаются собственной стенкой еще внутри материнской клетки и освобождаются путем разрыва ее стенки.

Хлореллы широко распространены в пресных и морских водах, на сырой земле и на коре деревьев, а также как симбионты в клетках пресноводных беспозвоночных (гидры, губки, различные простейшие).

Они хорошо растут на искусственных питательных средах — как жидких, так и агаризованных. Для практических занятий рекомендуется иметь культуру хлореллы на агаризованной среде Прата или Мейерса и за 10 дней до занятий смыть зеленый налет в жидкую среду того же состава.

При возможности строение клетки желательно рассматривать с иммерсионным объективом (рис. 67, А, Б).

КЛАСС УЛЬВОВЫЕ (ULVOPHYCEAE)

Для класса характерен митоз с сохраняющимся телофазным веретеном. У более примитивных представителей деление клетки бороздой с участием пузырьков, образующихся от аппарата Гольджи, у более высокоорганизованных цитокинез с митозом непосредственно не связан: ядра и клетки делятся независимо, «сами по себе» или клетки вообще не делятся, а только увеличиваются в размере. Ориентация жгутиков $11/7$. Одноклеточных (монадных и коккоидных) представителей нет, самые примитивные формы состоят из нескольких клеток. Талломы могут быть нитчатыми, паренхиматозными, псевдопаренхиматозными, сифоновыми¹ или сифонокладальными. В основном морские формы.

¹ В литературе, особенно неботанической, некоторые такие формы иногда называют одноклеточными (например, часто говорят об одноклеточной водоросли ацетабулярии).

Порядок Улотриковые (Ulothrichales)

Представители порядка — коккоидные, нитчатые или пластинчатые формы. Объединяющая их особенность — наличие в половом цикле *Codíolum*-стадии (раньше она считалась самостоятельной водорослью) — одноклеточной структуры, в которую прорастает зигота и которая через некоторое время распадается на зооспоры, дающие начало новому коккоидному, нитчатому или пластинчатому таллосу. В жизненном цикле чередуются гаплофаза (более долговечная) и диплофаза (*Codíolum*-стадия).

Представители обитают в морях и пресных водах.

Род улотрикс (*Ulothrix*). Неветвящиеся нити улотрикса состоят из одного ряда клеток, по длине примерно равных диаметру (изодиаметрических) или даже несколько меньшего диаметра, с довольно толстыми целлюлозными стенками (рис. 68). Они прикрепляются к субстрату с помощью почти бесцветной конической базальной клетки — ризоидальной. Нити улотрикса часто отрываются и ведут неприкрепленный образ жизни. При сборе материала они также рвутся, поэтому базальные клетки в материале попадаются очень редко. Хлоропласт постенный, в виде пояска, замкнутого или незамкнутого, с несколькими пиреноидами. Ядро одно, но без покраски не видно. Рост диффузный: клетки (кроме базальной) делятся пополам. Такие делящиеся клетки нередко можно видеть в материале. У некоторых видов развивается мощное слизистое влагалище за счет ослизнения внешних слоев стенки.

Бесполое размножение — четырехжгутиковыми зооспорами. Они или образуются в клетках по 2—4 (так называемые макрозооспоры), или их образуется больше соответственно меньшего размера (микрозооспоры). Чаще попадаются последние. Зооспоры выходят из материнской клетки в слизистом пузыре, который вскоре расплывается. Иногда они могут прорасти в новые нити, не выходя из материнской клетки.

Половой процесс изогамный. Некоторым видам свойственен гетероталлизм. Двужгутиковые гаметы образуются в клетках так же, как и зооспоры. Они выходят наружу и сливаются. Зигота некоторое время движется. В этом состоянии она напоминает зооспору, поскольку имеет 4 жгутика, но у нее 2 глазка. Потом зигота останавливается, оседает на дно и окружается толстой стенкой. После периода покоя она прорастает в *Codíolum*-стадию, куда переходит ее ядро. Через некоторое время наступает мейоз, после чего могут быть

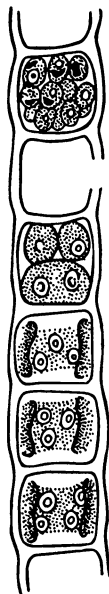


Рис. 68. *Ulothrix*. Нить с развивающимися в некоторых клетках зооспорами

еще митозы. В результате образуются 4—8 (реже 16) зооспор, прорастающих в новые нити улотрикса.

Виды рода *Ulóthrix* довольно широко распространены в текучих пресных водах: реках, ручьях или в прибрежной зоне больших озер. Известны и морские виды. Необходимо всегда иметь в запасе фиксированный в формалине материал. Фиксацию лучше проводить не на месте сбора, а в лаборатории по прошествии нескольких часов. Тогда в материале будут встречаться нити с различными стадиями образования зооспор.

Приготовление препарата такое же, как и в случае с эдогониумом.

Зарисовывают полностью 2—3 клетки и частично клетки, примыкающие к ним сверху и снизу. Если в материале попадутся разные стадии образования зооспор или гамет, их тоже необходимо изобразить.

Порядок Ульвовые (*Ulváles*)

Представителей порядка отличает таллом — паренхиматозный, в виде пластины или трубчатый. Смена поколений изоморфная. Морские и пресноводные формы.

Род ульва, или морской салат (*Úlva*). Таллом — пластина из двух слоев клеток салатно-зеленого цвета длиной до 25 см и шириной 15 см с гофрированными лопастными краями. Пластина прикрепляется к субстрату короткой ножкой (рис. 69, А) или пластины могут отрываться и вести неприкрепленный образ жизни.

Пластина ульвы состоит из двух слоев изодиаметрических клеток (рис. 69, Б). В ножке и в нижней части таллома некоторые клетки дают длинные мешковидные выросты, которые внедряются между двумя слоями. Хлоропласты в клетках располагаются по их внешним стенкам.

В жизненном цикле чередуются диплофаза (спорофит) и гаплофаза (гаметофит). Спорофиты дают начало четырехжгутиковым зооспорам, прорастающим в гаметофиты того же облика, что и спорофиты. На гаметофитах формируются гаметы одинакового облика, т. е. половой процесс изогамный.

Виды этого рода широко распространены в прибрежной зоне северных и южных морей. Могут развиваться в массе, особенно в бухтах, где вода загрязнена органикой. Ульву лучше всего показывать и изучать ее анатомическое строение во время летних практик на берегу моря, однако иметь ее в живом виде при проведении малого практикума сложно. Поэтому водоросль следует гербаризировать. Можно также заготавливать фиксированный материал. Для фиксации лучше употреблять хромово-уксусную смесь, приготовленную на морской воде. Промывают водоросль водопроводной водой 1—2 ч, после чего ее необходимо провести через шкалу спир-

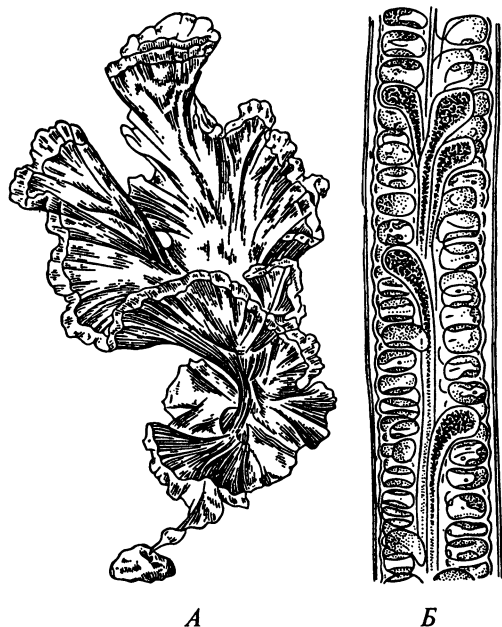


Рис. 69. *Ulva*:

А — внешний вид таллома; Б — поперечный
разрез таллома

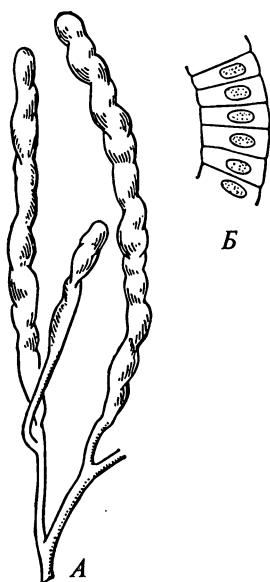


Рис. 70. *Enteromorpha*:

А — внешний вид таллома;
Б — поперечный разрез стен-
ки таллома

тов от 30 до 80° через каждые 10°. Хранить следует в 75—80%-м спирте. Можно сделать постоянные препараты срезов через слоевища.

На занятиях зарисовывают внешний вид с гербарного материала. Для изучения анатомического строения делают срезы лезвием бритвы в столбике пенопласта.

Род энтероморфа, или **кишечница** (*Enteromorpha*), отличается трубчатым строением таллома (рис. 70). Стенка полой трубки однослойная. Таллом неветвящийся или ветвящийся, вначале всегда прикрепленный, позднее часто свободноплавающий. На ранних стадиях таллом имеет вид двухслойной пластинки, как у ульвы, но в дальнейшем слои расходятся, сохраняя связь по краям. Благодаря пузырькам газа, наполняющим ее полые трубки, энтероморфа нередко образует большие скопления на поверхности воды. Это преимущественно морские и солоноватоводные формы, некоторые виды встречаются и в пресных водах; многие представители рода могут обитать в широком диапазоне солености.

Энтероморфу можно фиксировать в формалине и на занятиях зарисовывать участки таллома при малом увеличении микроскопа. Можно также иметь в распоряжении и зарисовывать гербарный материал.

Порядок Бриопсидовые (Bryopsidales)

Порядок объединяет зеленые водоросли с сифоновым типом строения таллома и без радиальной симметрии. Перегородки возникают, как правило, только в связи с размножением и при повреждении таллома. Облик таллома разнообразный, но в большинстве случаев они хотя бы частично выглядят как нити. Цитоплазма находится в виде слоя между клеточной стенкой и непрерывной вакуолью с клеточным соком. В цитоплазме располагаются многочисленные дисковидные хлоропласты, которые наряду с обычными для зеленых водорослей пигментами содержат два особых ксантофилла: сифонеин и сифоноксантин. Под хлоропластами расположены многочисленные ядра.

Бесполое размножение встречается у сравнительно немногих представителей. В основном размножение половое — гетерогамное, реже изогамное. У некоторых бриопсидовых установлена своеобразная гетероморфная смена поколений.

подавляющее большинство этих водорослей — обитатели теплых морей. Например, их много в Средиземном море. Лишь сравнительно немногие растут в Черном море, например, некоторые виды родов бриопсис (*Bryopsis*) и кодиум (*Codium*).

Род бриопсис (*Bryopsis*). Растение состоит из ползучего «корневища», прикрепленного к субстрату «ризоидами», от которого вверх растут относительно толстые вертикальные нити, в верхней части несущие перисто расположенные боковые «ветви» (рис. 71). Эти ветви в свою очередь могут перисто ветвиться один или два раза, обычно в одной плоскости. У основания каждого «перышка» имеется заметная перетяжка. Стенка в этом месте утолщена, но до начала образования гаметангиев настоящих поперечных перегородок не образуется, так что все растение бриопсиса представляет собой одну громадную клетку с непрерывной вакуолью. Из основания вертикальных нитей могут вырастать ползучие, стелющиеся по субстрату нити. Они в свою очередь дают начало новым вертикальным нитям.

Возможно вегетативное размножение путем отделения «перышек», которые закупориваются в точке отделения и затем вырастают в новые растения. Спор бесполого размножения бриопсис не образует.

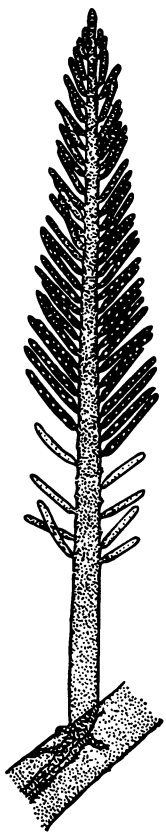


Рис. 71. *Bryopsis*. Внешний вид таллома

При половом размножении «перышки», начиная снизу и по направлению вверх, превращаются в гаметангии. Обычно они отделяются от главной оси сложно устроенной перегородкой, хотя иногда такая перегородка отсутствует, а гаметы могут возникать даже в главной оси. Половой процесс гетерогамный: женские гаметы раза в три крупнее мужских. Бриопсис гетероталличен, т. е. мужские и женские гаметы развиваются на разных растениях. У живых растений женские и мужские гаметангии можно различить еще до того, как образуются гаметы: мужские гаметангии золотисто-желтые, женские — темно-зеленые. Вышедшие из гаметангиев гаметы попарно копулируют. У некоторых видов образовавшаяся зигота прорастает в нитевидный таллом — протонему, содержащую одно гигантское ядро, диаметр которого значительно (в 8—20 раз) превышает диаметр ядра гаметофита. Через много недель или месяцев роста протонема может развиваться двумя способами: или после мейоза из нее непосредственно вырастает новое растение бриопсиса, или содержимое протонемы после мейоза распадается на многочисленные стефаноконтные зооспоры, которые выходят из протонемы и прорастают в таллом бриопсиса. У других видов зигота вырастает в разветвленную нитевидную сифоновую водоросль, ранее считавшуюся представителем самостоятельного рода *Derbéisia*. На ее талломе развиваются отделяющиеся перегородками зооспорангии. В них формируются стефаноконтные зооспоры, прорастающие в талломы бриопсиса.

Представители рода широко распространены в Черном море, где растут на небольшой глубине, прикрепляясь к камням.

Для занятий лучше иметь талломы в заспиртованном виде и зарисовывать их внешний вид.

Род кодиум (*Codium*). Талломы рода шаровидные или в виде цилиндрических разветвленных шнуров обычно толщиной до 8 мм и длиной до 50 см (рис. 72, А), но у некоторых видов могут быть значительно крупнее. Таллом имеет очень сложное строение: середина его («сердцевина») образована пучком тонких нитей, тянущихся в продольном направлении. От них отходят нити, образующие по периферии крупные булавовидные ответвления, плотно смыкающиеся между собой и формирующие таким путем коровый слой (см. рис. 72, В).

Размножение у кодиума вегетативное и половое. Гаметы развиваются в специальных гаметангиях, возникающих как боковые выросты пузырей и отделяющихся от них перегородкой (см. рис. 72, Б). Как и у многих других представителей порядка, у кодиума гетерогамия. В живом состоянии мужские и женские гаметангии можно различить еще до того, как сформируются гаметы: как и у бриопсиса, мужские гаметангии золотисто-желтые, женские — темно-зеленые. Получившаяся в результате слияния гамет зигота непосредственно прорастает в новое растение.

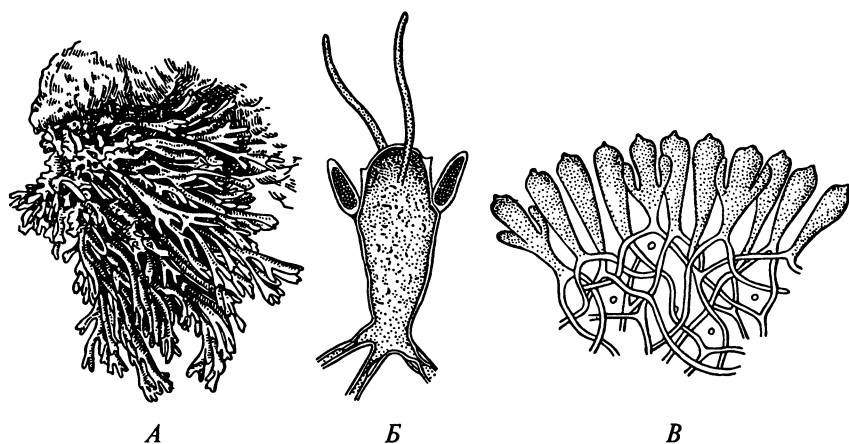


Рис. 72. *Codium tomentosum*:

А — внешний вид таллома; Б — кортикальный пузырь с гаметангиями; В — часть поперечного разреза таллома

В Черном море на глубине 10 м и более встречается *C. tomentosum* (Huds.) Stakh., известный под народным названием «пальцы мертвеца». Этот вид может быть как двудомным, так и однодомным, причем в последнем случае мужские и женские гаметангии возникают не только на одном и том же растении, но и в одном и том же пузыре.

Талломы кодиума хорошо иметь и в гербарии, и как демонстрационный заспиртованный материал. Можно также сделать готовые препараты поперечных срезов через таллом и зарисовать на занятиях детали строения при малом увеличении микроскопа.

Род каулерпа (*Caulerpa*). Слоевище напоминает высшие растения: от стелющегося «корневища» отходят в глубь субстрата «корни» (ризоидальные выросты), а вверх — вертикальные ассимилирующие «побеги» в виде пластин на «черешке» (рис. 73). Эти пластины бывают цельнокрайние или перисто-рассеченные. Центральная полость таллома пересекается многочисленными целлюлозными балками.

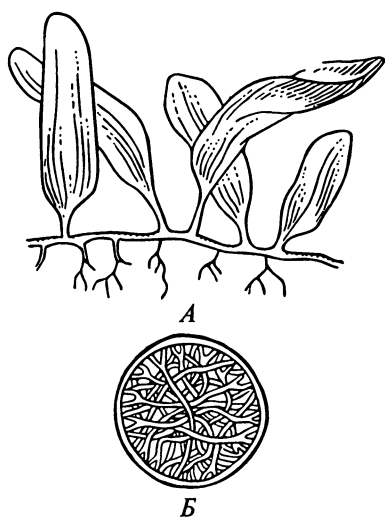


Рис. 73. *Caulerpa*:

А — внешний вид таллома; Б — разрез таллома с балками

Широко распространено вегетативное размножение: при отмирании более старых частей «корневища» отдельные участки его с вертикальными «побегами» становятся независимыми растениями. Половой процесс — слабо выраженная гетерогамия или даже изогамия. Места формирования гамет не отделяются перегородками.

Виды этого рода обитают преимущественно в тропических морях, но встречаются и в менее теплых водах, например в Средиземном море.

Какой-либо вид каулерпы лучше всего иметь в виде влажного препарата в спирте и на занятиях зарисовывать его внешний вид.

Порядок Дазикладовые (*Dasycladales*)

Дазикладовые, как и представители предыдущего порядка, имеют сифоновый тип строения таллома, но таллом у них имеет радиальную симметрию. Ветви, отходящие от центральной оси, располагаются мутовками. Для талломов характерна также тенденция к более или менее полной инкрустации карбонатом кальция. Морские формы.

Род ацетабулярия (*Acetabularia*, рис. 74). Вертикальная ось («стебелёк») длиной 3—5 см (у некоторых видов до 18 см) прикрепляется к субстрату с помощью разветвленных выростов (так называемого лопастного ризоида) и на вершине сначала образует мутовку стерильных ветвей, а в конце цикла развития — мутовку из

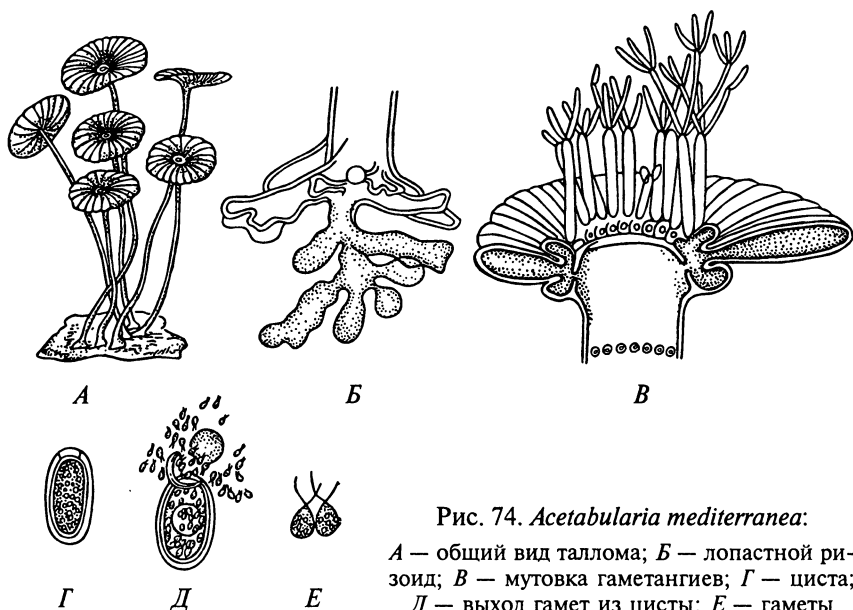


Рис. 74. *Acetabularia mediterranea*:

А — общий вид таллома; Б — лопастной ризоид; В — мутовка гаметангиев; Г — циста; Д — выход гамет из цисты; Е — гаметы

гаметангиев. Первоначально ацетабулярия содержит одно большое диплоидное ядро. Затем это ядро претерпевает мейоз с последующими митозами, так что к моменту начала формирования гаметангиев водоросль содержит много гаплоидных ядер. Часть ядер переходит в гаметангии, которые отделяются перегородкой от основной оси. Содержимое их распадается на большое число толстостенных цист. Стенки гаметангиев разрушаются, цисты освобождаются и прорастают изогаметами. Зигота развивается в новое растение ацетабулярии.

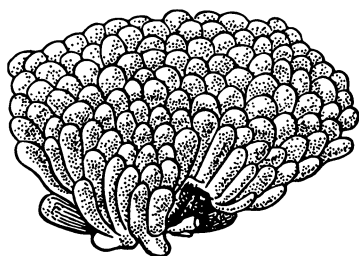
Для занятий надо иметь заспиртованный влажный материал талломов. Зарисовывается внешний вид талломов.

Порядок Сифонокладовые (*Siphonocladales*)

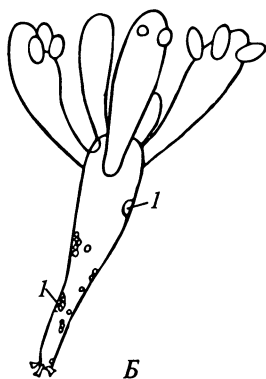
Порядок характеризуется сифонокладальным типом организации таллома, т.е. таллом разделяется на клетки, каждая из которых содержит много ядер. Деление ядер и клеток происходит независимо друг от друга. Представители — обитатели как морей, так и пресных вод. Некоторые виды входят в состав лишайников.

Род валония (*Valonia*). Молодые растения имеют типичное сифоновое строение (рис. 75, А). Они представляют собой видимый невооруженным глазом крупный пузырь, прикрепленный к субстрату выростом — ризоидом.

Позднее от поверхности пузыря в любом месте перегородкой в виде часового стекла отчлениваются маленькие линзовидные клетки, особенно мелкие возле основания пузыря (рис. 75, Б). Эти маргинальные (краевые) клетки вырастают во вторичные ризоиды, часто имеющие лопастные окончания. У многих видов некоторые более крупные маргинальные клетки на конце пузыря образуют ветви, повторяющие строение первичного пузыря и могущие дать начало пузырям третьего порядка. Бесполое размножение зооспорами, половой процесс — гетерогамия; мейоз происходит перед образованием гамет.



А



Б



Рис. 75. *Valonia*:

А — внешний вид таллома; Б — пузырь с маргинальными клетками (l) и «ветвями»

Валонии встречаются в тропических морях. Некоторое время могут поддерживаться в культуре в морской воде.

Иметь в распоряжении живые экземпляры сложно, поэтому для зарисовки внешнего вида этой водоросли можно использовать фиксированный спиртовой материал.

Род кладофора (*Cladophora*). Талломы всех видов этого рода на ранних стадиях развития прикреплены к субстрату: камням, бетону, деревянным сваям и т. п., позднее многие отрываются от субстрата и тогда свободно плавают, нередко в массовых количествах в виде характерных скоплений темно-зеленой тины, не слизистой на ощупь.

Сильно ветвящиеся нити кладофоры сложены из крупных цилиндрических клеток, обычно с толстой целлюлозной (с присутствием хитина) стенкой, иногда слоистой и никогда не ослизняющейся. Строение хлоропластов наблюдают в молодых растущих клетках, которые не забиты крахмалом. Они неправильной формы, удлинённые, смыкающиеся концами в постенную сеть, так что выглядят как единая сетчатая пластинка с многочисленными пиреноидами. В постенном слое цитоплазмы, под хлоропластами, находится несколько довольно крупных ядер (размером больше пиреноидов), однако в живом состоянии они не видны.

При бесполом размножении в конечных клетках «ветвей», выделяющихся своим густо-зеленым цветом (рис. 76, А, Б), образуется масса мелких четырехжгутиковых зооспор. Половое размножение изогамное посредством четырехжгутиковых гамет. Смена ядерных фаз бывает разной. Так, у широко распространенного в пресных водах России вида *C. glomerata* (L.) Kütz. смены поколений нет, а существует гаметическая редукция (т. е. талломы диплоидны, а только гаметы гаплоидны). Обитающие в северных морях нашей страны виды рода *Cladophora* имеют изоморфную смену поколений, а некоторые североамериканские виды гаплоидны.

Большинство видов этого рода — обитатели морей, но некоторые широко распространены и в пресных водах. Есть также фотобионты лишайников.

Для практических занятий предпочтительны некрупные пресноводные формы, образующие плотные обрастания на подводных предметах в более или менее проточной воде. Чаще всего это *C. glomerata* (L.) Kütz. Принесенная в лабораторию водоросль на следующие сутки в стоячей воде обычно продуцирует зооспоры.

На занятиях зарисовывают фрагмент таллома кладофоры. Обязательно надо показать его обильное ветвление.

Для демонстрации многоядерности необходимо иметь окрашенные постоянные препараты. Можно рекомендовать быструю их окраску ацеткармином, не требующую предварительной фиксации и дающую очень четкую окраску ядер, или окраску железом

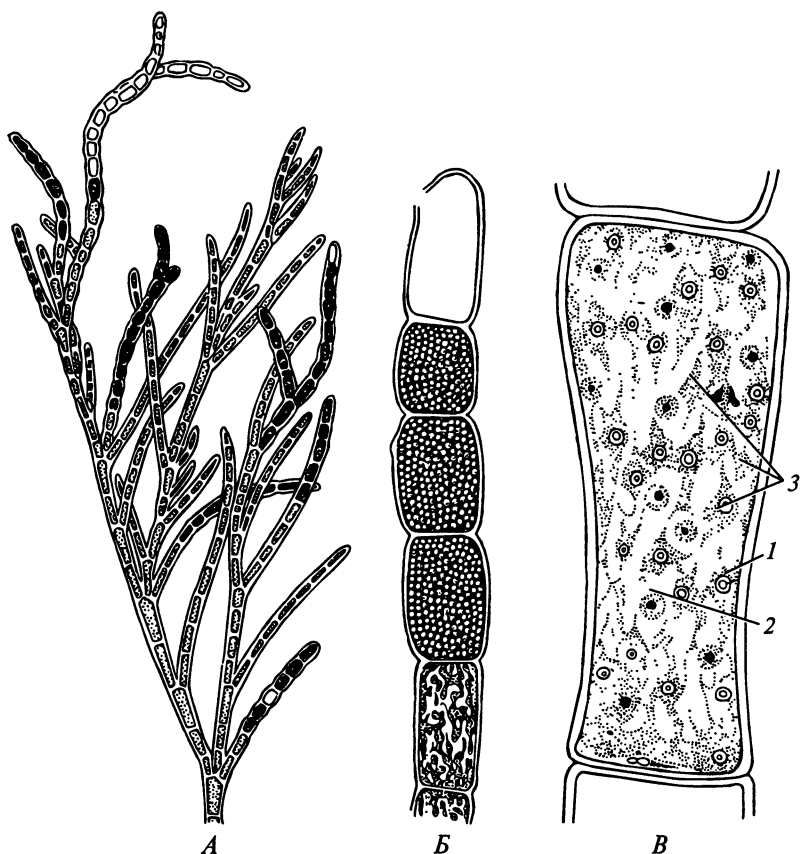


Рис. 76. *Cladophora*:

A — часть нити с зооспорангиями (темные клетки); *Б* — зооспорангии;
В — многоядерная клетка: 1 — пиреноиды; 2 — ядра; 3 — хлоропласты

гематоксилином с последующим докрасиванием пиреноидов эозин-ом. Достаточно зарисовать одну клетку (рис. 76, *В*), изобразив ядро и пиреноиды.

Род ризоклонииум (*Rhizoclonium*). Отличается от кладофоры очень слабым ветвлением, иногда талломы даже совсем не ветвятся; у основания бывают короткие одноклеточные выросты — ризоиды. Клетки длинные, цилиндрические, с немногочисленными ядрами (от 2 до 8 на клетку). В остальном строение клетки то же, что и у кладофоры.

Местообитания такие же, как у кладофор. Нередко ризоклонииумы массами разводятся в аквариумах с харами.

Методика подготовки материала и ознакомления сходна с методикой предыдущего рода. На практических занятиях лучше иметь хотя бы фиксированную, но хорошую кладофору, чем ризоклонииум.

КЛАСС ТРЕНТЕПОЛИЕВЫЕ (TRENTERONLIORHŪSEAE)

Этот небольшой класс занимает довольно спорное положение в системе зеленых водорослей. Ориентация жгутиков здесь $11/5$, но по особенностям клеточного и ядерного деления он сходен с классом Charophŭseae и высшими растениями. Таллом по своей природе гетеротрихальный, но сильно редуцированный.

Наземные формы обитают как эпифиты на коре деревьев или как полупаразиты на листьях, а также на камнях и других предметах вне воды. Некоторые представители — фотобионты лишайников.

Класс включает один порядок Trentepohliáles с одним семейством.

Род трентеполия (*Trentepóhlia*). Особенности строения трентеполии следует рассматривать в свете особенностей местообитания этой водоросли: это, прежде всего, аэрофильная водоросль, встречающаяся вне водной среды. Она поселяется на коре деревьев, на камнях и некоторых других предметах. Известны также виды этого рода, входящие в состав лишайников.

Таллом трентеполии гетеротрихального строения, состоит из стелющихся по субстрату и отходящих в пространство нитей. Первые — короткие, разветвленные, легко разламывающиеся, нередко распадающиеся на отдельные клетки. Клетки этих нитей овальные или почти шарообразные, окружены толстыми, обычно слоистыми стенками. Восходящие нити образованы более вытянутыми, иногда слегка вздутыми, чаще почти цилиндрическими клетками.

Многочисленные зеленые хлоропласты без пиреноидов имеют форму дисков, иногда соединяющихся в короткие цепочки. Однако обычно, особенно в сухое время, они практически не видны, так как маскируются каротиноидами, растворенными в масле, которое служит здесь запасным продуктом. Зеленая окраска хлоропластов может быть хорошо видна у трентеполий, входящих в состав лишайников, так как там весь ассимилят переходит к грибу, а запасной продукт не откладывается. В дождливое прохладное лето талломы трентеполий на коре деревьев начинают более интенсивно развиваться, масло расходуется, так что хлоропласты частично демаскируются. В лаборатории для выявления хлоропластов материал можно выдержать некоторое время в темноте во влажном состоянии (но со свободным доступом воздуха во избежание заплесневения). Масло тогда очень быстро расходуется, и в клетках отчетливо становятся видны хлоропласты. Масло, переполняющее клетку, представлено либо в виде мелких капель, либо как одна или немного крупных капель.

Клетки одноядерные, но ядро без покраски не видно. Строение клеток трентеполии очень напоминает строение цист многих

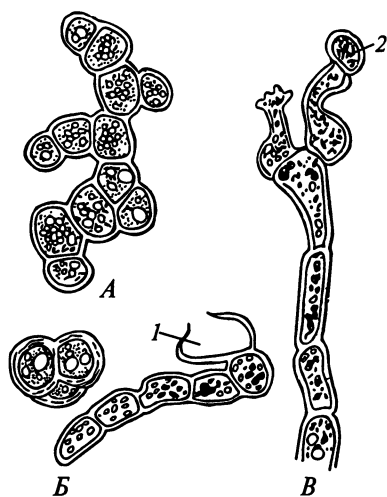


Рис. 77. *Trentepohlia*:

А — нить и клетки, отделяющиеся от нее; Б — нить с пустым гаметангием (1); В — нить с зооспорангиями на конце (2)

водорослей, что объясняется существованием в воздушной среде, часто длительное время в сухих условиях, и сравнительно короткими периодами вегетации при увлажнении (рис. 77, А).

Вегетативное размножение осуществляется отдельными участками нитей или даже отдельными клетками (о предрасположенности распростертой части таллома к фрагментации говорилось выше), которые ветром переносятся на новый субстрат.

При бесполом размножении на концах нитей вторичного (расположенного в пространстве) таллома, на особых субспорангиальных клетках образуются овальные или шаровидные зооспорангии (рис. 77, В). Они легко отделяются и переносятся ветром на новый субстрат, где в присутствии

капельно-жидкой воды прорастают четырехжгутиковыми зооспорами.

Половое размножение встречается редко. Шаровидные или эллиптические гаметангии образуются на стелющихся нитях и не отделяются от них (рис. 77, Б). Гаметы одинаковые (изогамия), двухжгутовые. Имеются данные о существовании у трентеполий изоморфной смены поколений.

Трентеполии поселяются на коре различных деревьев (особенно хорошо видны на белых участках коры старых берез), на камнях, образуя на них налет кирпично-красного или желтого цвета, а при длительной влажной погоде — с зеленоватым оттенком.

Для практических занятий материал снимают с дерева вместе с кусочком коры при помощи ножа или стамески. Накануне занятий кусочки коры с трентеполией лучше поместить во влажную камеру (кристаллизатор с увлажненной фильтровальной бумагой и т. п.). При приготовлении препарата налет соскабливают скальпелем или иглой в каплю воды, накрывают покровным стеклом и рассматривают под микроскопом. Скоблить нужно очень аккуратно, чтобы в препарат не попали кусочки перидермы коры, которые мешают наблюдению. Материал рассматривают при двух положениях диафрагмы — полностью открытой и полностью закрытой. В первом случае выявляется истинный цвет каротиноидов и хлоропласты видны как темные пятнышки. При этом оболочка

выглядит как аморфный бледный ореол вокруг клеток. Во втором случае содержимое клетки выглядит как почти гомогенное темное пятно, зато заметна слоистость стенки. При приготовлении препарата талломы часто распадаются на отдельные клетки. Необходимо найти и зарисовать группу соединенных между собой клеток, чтобы не сложилось впечатление, что трентеполия — одно-клеточная водоросль.

КЛАСС ХАРОВЫЕ (CHAROPHYCEAE)

Харовые — наиболее прогрессивная ветвь зеленых водорослей. Детали ядерного и клеточного делений у них сходны с таковыми высших растений, с которыми они несомненно являются сородичами. К харовым относятся одноклеточные, нитчатые или очень сложно устроенные гетеротрихальные формы. Есть и другие типы строения таллома.

Вегетативное размножение происходит делением одноклеточных форм пополам, фрагментацией нитей или с помощью специальных выводковых почек. Половой процесс — оогамия или конъюгация, т. е. слияние амебоидных протопластов обычных вегетативных клеток.

Почти исключительно пресноводные формы, некоторые встречаются в сильно опресненных участках морей. Могут обитать и вне воды, но тогда обычны в зоне постоянного попадания водяных брызг.

Несколько особняком стоят порядки Зигнемовые (*Zygnematales*) и Десмидиевые (*Desmidiáles*), до сих пор чаще объединяемые в отдельный класс Конъюгаты, или Сцеплянки (*Zygothýceae*, или *Conjugatorthýceae*). Они отличаются полным отсутствием жгутиковых стадий и половым процессом — конъюгацией. При прорастании зиготы происходит мейоз, так что эти водоросли — гаплонты. Бесполого размножения у них нет, зато широко распространено вегетативное размножение путем деления клеток пополам или распада нитей.

Порядок Зигнемовые (*Zygnematales*)

Представители порядка одноклеточные или нитчатые неветвящиеся, обычно свободноплавающие формы. Стенка цельная, сплошная, без пор. Хлоропласт самой разной формы. При прорастании зиготы из нее развиваются 4 проростка (у одноклеточных форм) или всего один проросток (у нитчатых форм).

Род спиругира (*Spirogyra*). Хлоропласт (в числе одного или нескольких на клетку) представляет собой узкую плоскую ленту с неровными краями, располагающуюся в виде спирали в перифе-

рической части клетки (рис. 78). У многих видов отчетливо заметен гребень хлоропласта как темно-зеленая тонкая полоска, проходящая вдоль ленты хлоропласта с ее внутренней стороны. По средней линии хлоропласта или по его гребню на более или менее равном расстоянии друг от друга расположены хорошо заметные пиреноиды, окруженные крахмальной сферой. Зерна крахмала могут откладываться и в толще хлоропласта и при этом нередко так забивают клетку, что строение хлоропласта становится неразличимым.

Полость клетки заполнена большой вакуолью, поэтому цитоплазма располагается тонким слоем под стенкой. В центре клетки находится подвешенное на цитоплазматических тяжах и заключенное в цитоплазматический мешочек большое ядро с одним или двумя ядрышками, обычно видимое между витками хлоропластов. У разных видов спирогиры ядро имеет разную форму, чаще всего шаровидную или линзовидную, ориентированную в последнем случае перпендикулярно к длинной оси клетки. У некоторых видов в клеточном соке откладываются кристаллики гипса, хорошо заметные в виде крестообразно расположенных иголок. Снаружи нити одеты слизистым чехлом.

Конъюгация (лестничная или боковая) у спирогиры анизогамная: протопласт из одной клетки через мостик (копуляционный канал) переходит в другую клетку, где и формируется зигота.

Спирогиры широко распространены в стоячих и медленно текущих водах: в заводях и старицах рек, в прудах, болотах, а также в более мелких водоемах, таких как канавы и лужи, нередко образуя большие массы «тины» ярко-зеленого цвета.

Для практических занятий необходимо иметь живой материал — свежесобранный или хорошо растущий в культуре. В подходящих условиях температуры и освещения некоторые виды спирогиры могут продержаться в воде из водоема, где были взяты, неделю-две в более или менее удовлетворительном состоянии. Неплохие результаты дает культивирование водоросли в водной вытяжке из почвы, через которую рекомендуется пропустить некоторое количество CO_2 . Методика культивирования спирогиры на питательных растворах довольно сложна, так как у разных видов неодинакова потребность в азоте, кальции и железе.

На занятии спирогиры должна быть рассмотрена в двух вариантах:

1. Фрагмент вегетативной нити. Желателен свежий материал.
2. Разные стадии конъюгации. Желательны готовые препараты.

Материал для рассмотрения вегетативной нити должен быть в хорошем состоянии: спирогиры с посеревшим хлоропластом и обильным отложением крахмала (что обычно бывает результатом недостатка железа и подщелачивания среды) для изучения клетки не годятся. Не подходят и виды, у которых нити крупные, с короткими клетками и многочисленными хлоропластами (напри-

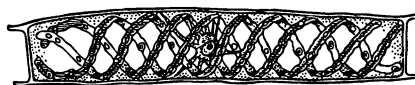
мер, *S. crassa* Kütz.). Виды, представленные тонкими нитями с одной лентой хлоропласта, нежелательны, так как у них ядро обычно закрыто хлоропластом и не видно без окраски. Лучше всего иметь виды с клетками средних размеров (40—70 мкм) и 3—4-мя хлоропластами, витки которых не тесно скручены и позволяют видеть ядро.

Рассматривая живой материал при малом увеличении, можно видеть, что нити спирогиры состоят из длинных цилиндрических, иногда несколько расширенных посередине клеток, расположенных в один ряд, с хорошо заметной довольно толстой стенкой. Слизистый чехол обычно не виден, так как показатель преломления слизи почти равен показателю преломления воды. Среди нитей спирогиры в препарате необходимо выбрать неповрежденную, с правильным расположением хлоропластов в клетках. Дальнейшее наблюдение ведется при большом увеличении. Зарисовывают, как и обычно при изучении нитчатых форм, фрагмент нити. Достаточно зарисовать одну клетку полностью и небольшие фрагменты примыкающих к ней клеток. Необходимо показать довольно толстую стенку, хлоропласты, пиреноиды и ядро.

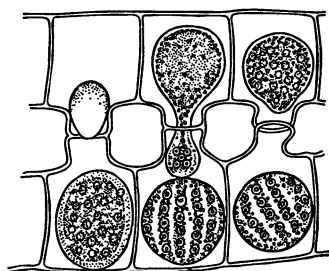
Для изучения процесса конъюгации в лаборатории необходимо иметь заранее собранный и фиксированный материал, так как в природе далеко не всегда удастся найти спирогиры с разными стадиями формирования зигот. Желательно заготовить соответствующие постоянные препараты. Материал должен быть собран в таком состоянии, когда в нем обильно представлены различные стадии конъюгации. Фиксировать его рекомендуется в хромово-уксусной смеси с последующим промыванием в стоячей воде и осторожным проведением через шкалу спиртов от 20° (через каждые 5—10°) до 75—80°-го спирта, в котором можно хранить материал. При подготовке материала к занятиям следует избегать непосредственного перенесения его из крепкого спирта в воду, лучше провести его через спирты крепостью 50, 40, 30°, после чего поместить в воду. Обычный способ фиксации формалином применять не следует, так как он очень грубо деформирует протопласт конъюгирующих клеток. Водоросли, содержащие только зиготы, можно фиксировать и формалином, но такой материал для занятий нежелателен, поскольку необходимо знакомиться с разными этапами конъюгации. При изготовлении постоянного препарата лучше избегать раскладывания нитей препаративными иглами, так как при грубом растаскивании нитей иглами нарушается форма клеток.

В удачно собранном материале обычно наблюдаются важнейшие стадии лестничной конъюгации, по которым можно получить ясное представление о динамике этого процесса (см. рис. 78, Б).

1. Две нити, клетки которых еще сохраняют нормальное строение протопластов, срастаются друг с другом при помощи копуля-



А



Б

Рис. 78. *Spirogyra*:

А — строение клетки; Б — конъюгация

ционных отростков, образующихся как боковые выросты у расположенных друг против друга клеток.

2. Происходит постепенное сжатие протопласта в одну крупную шаровидную каплю, как при плазмолизе. При этом следует обратить внимание на то, что данный процесс всегда начинается раньше и идет интенсивнее в клетках, отдающих свое содержимое, чем в воспринимающих. Хлоропласты в этих клетках становятся неразличимыми, сливаясь в общую массу.

3. При переползании протопласта через копуляционный (конъюгационный) канал в вос-

принимающую клетку следует отметить, что в сжавшемся содержимом последней еще заметны отдельные ленты хлоропластов (см. рис. 78, Б).

4. Сливаясь, протопласты образуют зиготу, в которой исчезают и хлоропласты воспринимающей клетки. Зрелые зиготы имеют шаровидную или эллипсоидную форму. Они заполнены маслом и гематохромом и окрашены в бурый или буровато-желтый цвет.

Процесс переползания, длящийся несколько минут, иногда удается наблюдать и на живом материале. Это, конечно, очень желательно, но рассчитывать на такую удачу не приходится.

Род зигнема (*Zygnema*) резко выделяется строением хлоропластов, имеющих звездообразную форму и один крупный пиреноид в центре каждого (рис. 79). Хлоропласты соединены цитоплазматическим мостиком, в котором заключено ясно различимое ядро с ядрышком. Нити зигнем обычно тоньше, чем у спирогир, а клетки относительно короче, т. е. длина их обычно не более чем в 2 раза превышает диаметр. Они одеты еще более мощно развитым слизистым чехлом, который хорошо виден без специальной обработки. В отличие от спирогир зиготы у зигнем могут образовываться и непосредственно в конъюгационном канале, так что доля участия клеток-партнеров одинакова (изогамная конъюгация).

Местообитания у зигнем те же, что и у спирогир.

На занятии рассматривают и зарисовывают фрагмент нити (достаточно одной клетки полностью и прилегающих частей соседних клеток). При большом увеличении зарисовывают хлоропласты с пиреноидами и ядро с ядрышком. Если клетки забиты крахмалом, то эти детали строения совершенно неразличимы. В клетках

Рис. 79. *Zygnema*. Строение клетки

зигнемы обычно отчетливо даже без специальной окраски видны мелкие капельки дубильных веществ. Если в материале окажутся конъюгирующие нити, их следует зарисовать.

Род мужоция (*Mougeotia*) отличается хлоропластом в виде пластинки, проходящей вдоль клетки, с двумя или многими пиреноидами, окруженными сферами крахмальных зерен. Клетки длинные (длина их может в несколько раз превышать диаметр). Ядро помещается в центре и видно в тех клетках, где хлоропласт повернут ребром. Оно имеет вид блестящей полулинзы, тесно примыкающей своей плоской стороной к хлоропласту. В клеточном соке, как и у зигнем, обычно заметны многочисленные мелкие капельки дубильных веществ.

Как и у зигнем, зиготы могут образовываться в конъюгационном канале.

Мужоции нередко в массе развиваются в прудах и канавах, сплошь затягивая их поверхность в виде желтовато-зеленой тины. Некоторые виды с особенно крупными талломами предпочитают известковые воды. В торфяных болотах, по карьерам, на местах выемки торфа в огромных количествах встречаются виды с более мелкими талломами.

При малом увеличении сразу заметно, что пластинки хлоропластов находятся в разных положениях: в одних они видны по всей ширине (рис. 80, А), и тогда клетки выглядят сплошь зелеными, в других же они обращены к наблюдателю ребром, и тогда видны как узкие зеленые полоски (рис. 80, Б). Нередко в одной и той же клетке одна половинка хлоропласта обращена к наблюдателю ребром, а другая — широкой стороной.

Желательно зарисовать несколько клеток с разным положением хлоропласта; изобразить пиреноиды. Если есть конъюгирующие нити, их следует зарисовать.

Одноклеточные зигнемовые и до сих пор обычно выделяют в самостоятельный порядок Мезотениевые (*Mesotaeniáles*), отличающийся также тем, что зигота прорастает четырьмя проростками. Встречаются в разных водоемах, часто совместно с рассматриваемыми ниже десмидиевыми.

Род нетриум (*Nétrium*) (рис. 81). Наиболее часто встречающийся вид рода — *N. dígitus* (Ehr.) Itzigs. et Rothe — крупная водоросль (до 400 мкм в длину). Клетки ее веретеновидные, с широко за-



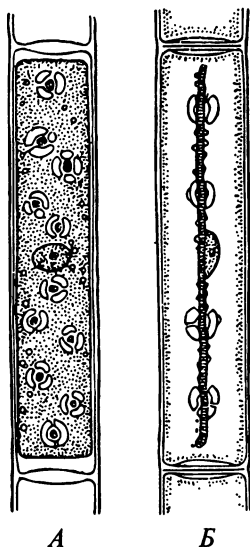


Рис. 80. *Mougeotia*:

А — пластинка хлоропласта, повернутая широкой стороной; *Б* — хлоропласт повернут ребром

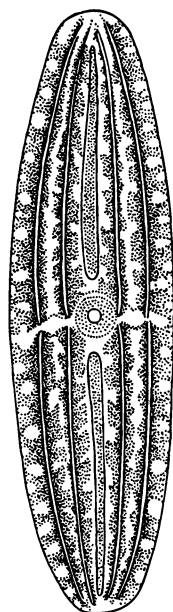


Рис. 81. *Netrium digitus*.
Строение клетки

круглыми концами. Оболочка гладкая, несегментированная, без пор. В бесцветном поперечном цитоплазматическом мостике в плоскости симметрии находится крупное ядро, нередко видимое без окраски. По обе стороны от него располагается по одному хлоропласту в виде осевого стержня с радиально расходящимися от него продольными пластинками с городчатыми краями и отвернутыми вправо и влево лопастями. В осевом стержне каждого хлоропласта имеется один центральный палочковидный большой пиреноид, без окраски невидимый.

Зарисовывают внешний вид, как и в случае десмидиевых (см. ниже).

Порядок Десмидиевые (*Desmidiáles*)

Десмидиевые представляют коккоидный тип организации таллома, однако у некоторых видов клетки за счет того, что делятся и при этом не расходятся, образуют прочные нитевидные колонии, которые некоторыми авторами рассматриваются как нитчатые формы. Клетки самого разнообразного внешнего вида, часто сложных очертаний, но всегда состоящие из двух симметричных половинок (полуклеток), у большинства с перетяжкой в плоскости симметрии. Стенка слоистая, со сложно устроенным поровым

аппаратом. Она гладкая или орнаментированная шипиками, гранулами, бородавочками и т. п., всегда сегментирована, т. е. состоит из двух или большего числа частей. У многих представителей стенки окрашены в коричневый цвет из-за отложения в них солей железа. Хлоропластов два или несколько, но никогда один и тот же хлоропласт не принадлежит сразу двум полуклеткам. Чаще хлоропласты занимают центральное (осевое) положение, но могут быть и постенными. В каждом из них находится один или несколько пиреноидов.

При вегетативном размножении клетка делится пополам по границе двух полуклеток, а потом каждая из этих полуклеток достраивает недостающую половину.

Половой процесс — конъюгация между двумя клетками. Зигота прорастает двумя проростками (за исключением рода *Hyalothéca*, у видов которого зигота прорастает одним проростком, как у нитчатых зигнемовых).

Представители порядка — железолубивые формы. Они предпочитают воду с кислой реакцией, бедную кальцием, поэтому наиболее разнообразно и обильно представлены в торфяных болотах, заболачивающихся озерах и других водоемах дистрофного типа. Они удерживаются между листочками мха или во взвешенном состоянии, или прикрепляясь к ним слизью. Нередко в огромных количествах развиваются в неглубоких лужах в торфяниках, зарастающих вахтой трехлистной (*Menyanthes trifoliata* L.) и другими болотными растениями, и тогда во взятой оттуда воде на дне сосуда отстаивается слизистый хлопьевидный бурый осадок, нередко содержащий очень много самых разных десмидиевых. Особенно часто встречаются в таких пробах нитевидные формы: виды родов *Desmidiium*, *Hyalothéca* и т. п.

При сборе материала рекомендуется, захватив большое количество мха (*Sphágnum*, *Hýpnum* или *Fontinális*) со дна заболачиваемого водоема, крепко отжать его над сосудом. Для приготовления препарата пипеткой берут каплю буроватого осадка и слегка размешивают на предметном стекле, чтобы освободить клетки водорослей от детрита и частиц гумуса. В удачных пробах удается сразу же в одном поле зрения обнаружить довольно много разных представителей порядка.

Пробы воды, где присутствовал бы практически только один вид десмидиевых, встречаются редко. Поэтому на занятиях демонстрируют смесь. Материал может быть как живым, так и фиксированным. С одного препарата зарисовывают сразу несколько форм.

Методика ознакомления с десмидиевыми одинаковая: клетки зарисовывают так, как они видны. Обычно они могут располагаться только в одной единственной позиции, так что выбора не бывает. Иногда удается увидеть какую-нибудь водоросль с нерав-

ными полуклетками после недавнего деления. Ее тоже надо изобразить.

Ниже приводятся только некоторые особенно распространенные роды.

Род клостериум (*Closterium*). Этот обширный род представляет среди десмидиевых исключение в том плане, что клетки его видов, округлые в сечении, совершенно лишены перетяжки посередине (рис. 82). Клетки очень крупные (до 0,7 мм в длину), так что могут быть даже различимы невооруженным глазом, в разной мере изогнутые — от имеющих форму полумесяца до почти прямых, но и тогда одна сторона хотя бы немного более выпуклая, чем другая. Стенка у одних видов гладкая, у других с продольными штрихами, бесцветная или коричневая и состоит из двух половинок, спаянных в плоскости симметрии. В стенке имеются расположенные вдоль клетки поры, особенно крупные у концов клетки. Через них выделяется слизь. В каждой полуклетке находится по одному осевому хлоропласту, состоящему из нескольких продольных пластинок, радиально расходящихся от общего стержня. Эти пластинки выглядят как более темные полосы или ребра, проходящие вдоль оси хлоропласта; на поперечном срезе хлоропласт выглядит как звездчатая структура. Пиреноиды или расположены

в один ряд (если они имеются только в центральном стержне), или беспорядочно разбросаны (если они находятся у основания пластинок). Середина клетки, не занятая хлоропластами, бесцветна и представляет собой цитоплазматический мостик, в котором помещается крупное, часто хорошо видимое ядро. На концах клетки обычно ясно видны округлые конечные вакуоли с кристалликами гипса (их может быть от одного до 40), находящимися в непрерывном броуновском движении.

Род космариум (*Cosmárium*). Клетка плоская, обычно с глубокой перетяжкой, делящей ее на две симметричные половинки (рис. 83). Контур каждой полуклетки представляет собой полуокружность или несколько угловатый. Шипов и вырезов у полуклеток нет. Стенка их или гладкая, или орнаментированная гранулами, бугорками и т.д. В ней есть поры. Выделяемая слизь часто

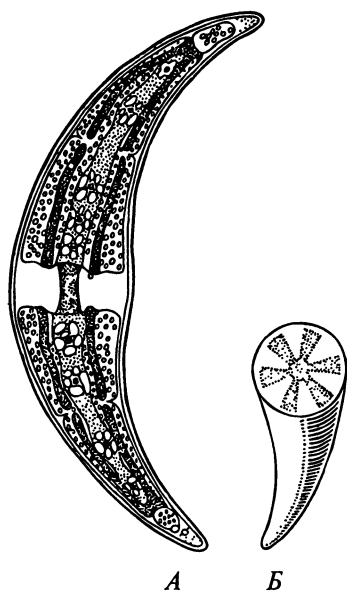
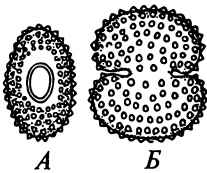


Рис. 82. *Closterium moniliferum*:
А — вид клетки сбоку; Б — схематический поперечный разрез клетки

Рис. 83. *Cosmarium*:



А, Б — вид клетки сверху и с широкой стороны соответственно; В — деление клетки

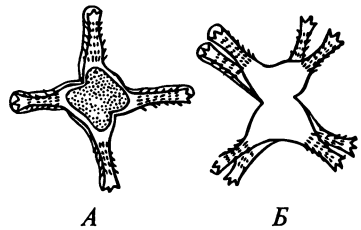
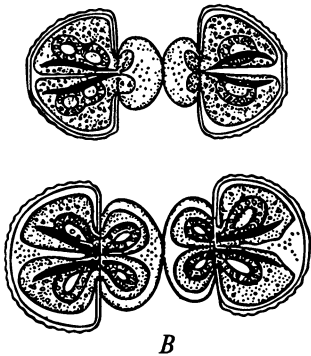


Рис. 84. *Staurastrum*.

Вид клетки сверху (А) и спереди (Б)

слоистая. Для ее обнаружения рекомендуется употреблять тушь не только для живого, но и для фиксированного материала. Хлоропласты обычно центральные, по одному в каждой клетке, с несколькими продольными пластинками, которые видны как ребра или складки, и обычно с одним большим центральным пиреноидом (реже их два). Ядро, как и у других десмидиевых, находится в месте перетяжки (в «перешейке»); в живом состоянии его обычно не видно. У многих видов в клеточном соке содержатся кристаллики гипса.

Род стаураструм (*Staurastrum*). Клетки очень разнообразной формы, со сложной структурой, обычно глубоко перетянутые. Сверху они часто многоугольные (рис. 84, А, Б). У многих видов углы полуклеток образуют выросты различного характера. Стенка у большинства видов орнаментирована гранулами, шипами, зубчиками и т. п. Хлоропласты обычно центральные, по одному в полуклетке, с лопастями, заходящими в выросты полуклеток, и одним пиреноидом. Кристаллы гипса в клетке не отлагаются.

Род эуаструм (*Euástrum*). Клетки обычно удлинённые, с глубокой перетяжкой (рис. 85). Верхушка клетки с глубоким срединным вырезом или несколько вогнутая. Полуклетки широкими и неглубокими вырезами могут быть разделены на слабо выраженные лопасти. Стенка у многих видов покрыта правильно расположенными округлыми выпуклостями (бугорками), обычно бесцветная, гладкая или в бородавочках. Имеются поры, особенно на узких верхушках клеток. Хлоропласты центральные, по одному в полуклетке, с одним или несколькими пиреноидами. Ядро находится

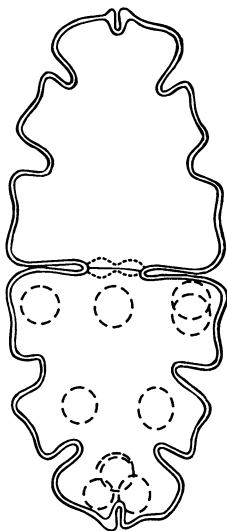


Рис. 85. *Euastrum*.

Вид клетки с широкой стороны

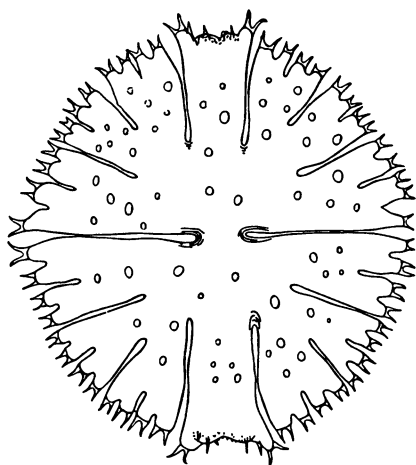


Рис. 86. *Micrasterias*.

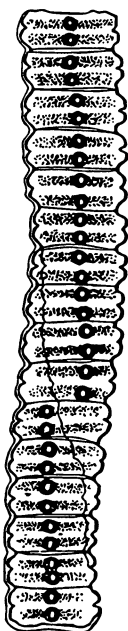
Вид клетки с широкой стороны

в перешейке, но без окраски невидимо. Нередко встречаются кристаллики гипса.

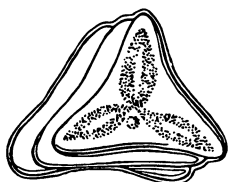
Род микрастериас (*Micrasterias*). Клетка более или менее плоская, с глубокой перетяжкой (рис. 86). Каждая полуклетка разделена на одну или несколько симметричных боковых лопастей и одну среднюю, более толстую лопасть. Между лопастями имеются глубокие узкие вырезы, а сами лопасти обычно еще рассечены по краям. Стенка гладкая, у некоторых пунктированная, гранулированная, иногда с шипиками. Хлоропласты по одному в каждой полуклетке, обычно пластинчатые, осевые, со многими пиреноидами. Ядро в перешейке и обычно без покраски невидимо. В верхушке каждой средней лопасти нередко можно видеть кристаллы гипса.

Частая ошибка — изображение микрастериаса несимметричным. Надо помнить, что каждая четверть клетки (если не считать клетки после недавнего деления) строго идентична трем остальным.

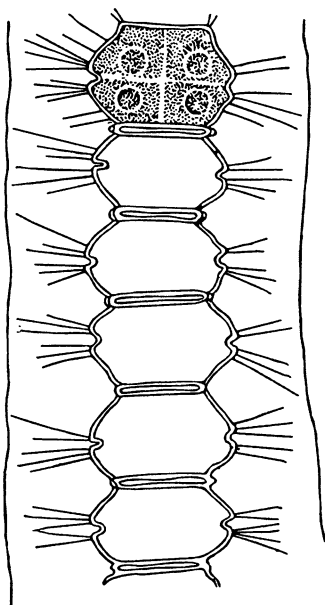
Род десмидиум (*Desmidiium*). Клетки, имеющие сверху трех- или четырехугольные очертания, при делении не расходятся, так что возникают длинные, иногда довольно прочные нити. При делении каждая вновь образующаяся полуклетка оказывается повернутой к материнской на несколько градусов — вся нить становится скрученной. Наиболее часто встречается вид *D. swartzii* Ag., у которого клетки имеют сверху треугольную форму, а вся нить призматическая. При рассматривании нити при малом увеличении резко



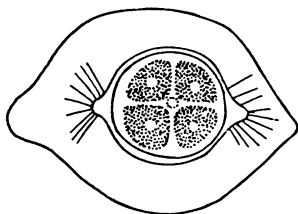
А



Б



А



Б

Рис. 87. *Desmidium swartzii*:

А — нить; Б — вид клетки с торца

Рис. 88. *Desmidium cylindricum*:

А — нить; Б — вид клетки с торца

выделяется темно-зеленая полоса, проходящая в виде спирали с очень большим шагом вдоль всей нити (рис. 87, А, Б). Другой часто встречающийся вид (нередко совместно с первым) *D. cylindricum* Gräv. имеет клетки эллиптической формы (сверху), поэтому у него скрученность нити проявляется в чередовании участков то с более широкими, то с более узкими клетками (рис. 88, А, Б). Нити одеты, как правило, мощным слизистым чехлом.

Порядок Харовые (Charales)

К порядку относятся наиболее высокоорганизованные зеленые водоросли (а по некоторым параметрам и наиболее высокоорга-

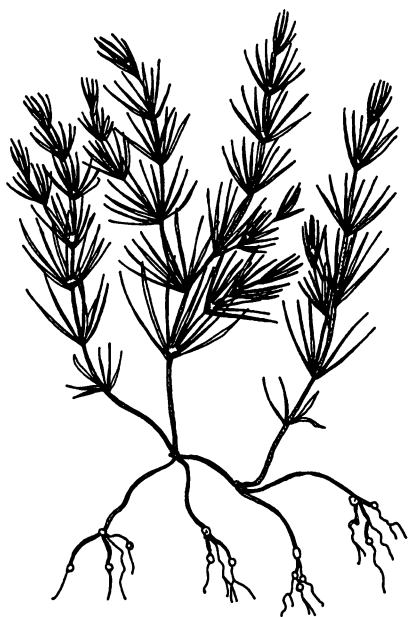


Рис. 89. *Chara fragifera*. Общий вид таллома

низованные водоросли вообще), характеризующиеся сложно построенным талломом (усложненный вариант гетеротрихального типа) и многоклеточными половыми органами. Прямостоячие талломы Charales четко дифференцированы: имеются неограниченно нарастающие оси («стебли») и оси ограниченного роста («листья»). Рост верхушечный. И «стебли», и «листья» на конце имеют верхушечную клетку, которая отчленяет от себя клетку-сегмент. Та, в свою очередь, делится на двояковогнутую и двояковыпуклую клетки. Первая из них впоследствии делится на несколько клеток и превращается в узел. Вторая перегородками не делится, но сильно вытягивается в длину и превращается в междоузлие. Таким образом, в осях харовых постоянно

чередуются узлы и междоузлия. От периферических клеток узла «стебля» отделяются верхушечные клетки «листьев», расположенных благодаря этому всегда мутовками (рис. 89). У некоторых представителей от узлов осей идут еще коровые нити, одевающие снаружи клетку междоузлия. От узлов «стеблей» («пазух листьев») могут отходить боковые ветви неограниченного роста. Талломы прикреплены к субстрату септированными ризоидами, которые образуются из клеток нижних узлов главной оси, находящихся в субстрате. Ризоиды, как и наземные оси, обладают верхушечным ростом, бесцветны, имеют клеточное строение и не разделены на узлы и междоузлия.

Клетки окружены стенкой, в наружных слоях инкрустированной известью. Цитоплазма содержит многочисленные хлоропласты в виде зерен без пиреноидов.

Вегетативное размножение осуществляется посредством специальных клубеньков на ризоидах или звездообразных скоплений клеток на нижних стеблевых узлах, которые дают начало новому таллому. Бесполое размножение отсутствует.

Половой процесс оогамный, причем половые органы имеют очень сложное строение (рис. 90). Оогонии и антеридии сидят на узлах листьев и хорошо заметны невооруженным глазом. Антеридий имеет вид шарика, сначала зеленого, а по мере созревания

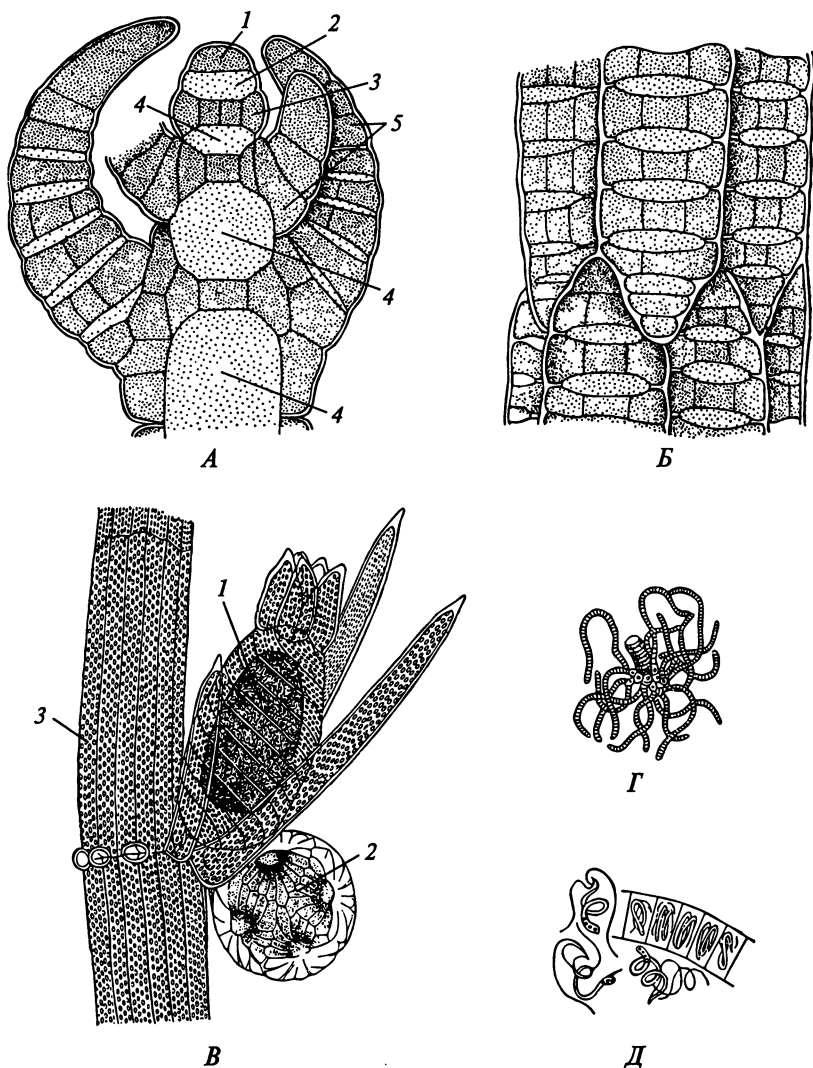


Рис. 90. *Chara fragilis*.

A — продольный разрез через верхушечную почку: 1 — верхушечная клетка; 2 — клетка-сегмент; 3 — узел; 4 — междоузлие; 5 — «лист»; *B* — смыкание лопастей коры на молодом стеблевом междоузлии; *B* — половые органы на «листе»: 1 — оогоний; 2 — антеридий; 3 — «лист»; *Г* — манубриум, первичная и вторичные головки со сперматогенными нитями; *Д* — участок сперматогенной нити и сперматозоиды

оранжевого или красного цвета. Оогоний сидит на клетке-ножке и окружен 5 коровыми нитями, спирально обвивающими его. Кончики коровых нитей отделяются перегородкой на вершине в виде

так называемой коронки, состоящей из 5 (расположенных в один ряд) или 10 (расположенных в два ряда) клеток. В оогонии образуется одна яйцеклетка. Антеридий сидит на короткой одноклеточной ножке. Стенка его состоит из 8 плоских клеток-щитков, плотно соприкасающихся своими городчатыми краями. От центра каждого щитка внутрь антеридия отходит цилиндрическая клетка-«рукоятка» (*manúbrium*), которая заканчивается округлой клеткой-головкой. На клетке-головке сидят 6 клеточек меньшего размера. Каждая из них дает начало 4 сперматогенным нитям, состоящим из 200—300 клеток. В каждой из этих клеток образуется по одному двужгутиковому сперматозоиду.

Оплодотворенная яйцеклетка претерпевает состояние покоя (превращаясь в ооспору). Прорастание ее сопровождается мейозом. Таким образом, *Charáles* гаплонты.

Charáles образуют заросли на илистом или песчаном грунте в прудах, озерах, тихих заводях рек и в мелких морских лагунах. Они предпочитают водоемы с чистой жесткой водой, насыщенной растворенными солями кальция.

В природе они встречаются нечасто и могут легко вытесняться высшими водными растениями, особенно элодеей. В то же время, они довольно хорошо растут в лабораторных аквариумах, так что для занятий несложно поддерживать в культуре живой материал. Для этого на дно аквариума помещают некоторое количество прокаленного песка с небольшой примесью земли и наливают водопроводную воду. Добавляют также немного раствора Кнопа, разведенного в 100—200 раз. В грунт высаживают участки таллома хары, снабженные верхушечной почкой. Они легко укрепляются, образуя ризоиды. Так как органы размножения на талломе хары возникают лишь время от времени, некоторое количество материала всегда следует иметь в фиксированном виде. Фиксируются обычно только растения с органами размножения. Для этого таллом разрезают на небольшие участки, несущие по одной мутовке «листьев», и фиксируют в 4%-м растворе формалина, слегка подкрашенном CuSO_4 .

Род хары (*Chára*). Растение прямостоячее, ветвящееся, достигает в длину 20—50 см. «Стебли» и «листья» чаще всего покрыты «корой». Оогоний обычно расположен над антеридием (см. рис. 90, *В*).

На занятии прежде всего надо зарисовать внешний вид живого растения, растущего в аквариуме. Затем следует переходить к рассмотрению деталей строения отдельных частей растения с помощью микроскопа.

Рассматривать строение коры лучше на междуузлиях «листа», так как там кора имеет вид однорядных нитей, состоящих из чередующихся двояковыпуклых и двояковогнутых клеток. Кора, покрывающая междуузлие «стебля», имеет более сложное строение (см. рис. 90, *Б*). При приготовлении препарата «лист» сначала кла-

дуют в каплю 5%-й HCl (до прекращения выделения CO₂), чтобы соли кальция, инкрустирующие стенки, растворились, а затем его переносят в каплю воды на предметное стекло и рассматривают при малом увеличении микроскопа.

Строение оогония и антеридия рассматривают, не отделяя их от несущей веточки, в капле воды на предметном стекле при малом увеличении микроскопа. Однако предварительно участок таллома с половыми органами кладут в каплю 5%-й HCl для удаления солей кальция. Необходимо хорошо рассмотреть клетки коронки, а также разглядеть и отобразить на рисунке косую исчерченность, соответствующую границам между нитями, окружающими оогоний.

МИКСОМИЦЕТЫ

Миксомицеты — сборная группа, объем которой разными авторами понимается по-разному. Раньше их относили к грибам и до сих пор иногда традиционно сближают с ними. Отличаются миксомицеты тем, что вегетативное тело у них амебоидное: либо одна гигантская многоядерная амеба (плазмодий), либо колония амеб, сохраняющих свою индивидуальность (псевдоплазмодий). В этом состоянии они способны к активному передвижению и активному захвату пищи (например, клеток бактерий), т.е. для них характерен голозойный тип питания. На определенном этапе своего жизненного цикла они образуют споры, часто в очень больших количествах.

ОТДЕЛ НАСТОЯЩИЕ СЛИЗЕВИКИ (МУХОМУСÓТА), или ТИП МУСЕТОЗÓА

Настоящие слизевики, или настоящие миксомицеты, — организмы, остающиеся голыми в течение всех стадий развития за исключением стадии образования спор. Их вегетативное тело — плазмодий, реже псевдоплазмодий.

Настоящие слизевики обычно обитают на почве и мертвом органическом субстрате и питаются путем внутреннего переваривания растворенных в воде веществ и твердых частиц пищи (в том числе бактерий, зооспор грибов, одноклеточных водорослей).

КЛАСС МИКОГАСТРОВЫЕ, или СОБСТВЕННО СЛИЗЕВИКИ (МУХОGASTEROMYCÉTES, МУХОМУCÉTES, МУХОGASTRÍDA)

Этот класс Слизевиков — центральный, наиболее богат видами. Вегетативное тело — многоядерный плазмодий. Он передвигается от света (отрицательный фототаксис) в более сырые места (положительный гидротаксис), поэтому в естественной обстановке обычно скрыт в толще субстрата, но его можно вызвать на поверхность, воспользовавшись его реакцией движения навстречу слабому току воды (положительный реотаксис). Питается плаз-

модий растворенными органическими веществами, отчасти поглощает твердые частицы, например, бактериальные клетки. При этом он может двигаться в сторону скопления источников питательных веществ (положительный трофотаксис).

После периода вегетативного роста плазмодий выползает на поверхность субстрата. При этом он может быть бесцветным или окрашенным в желтый, красноватый, синеватый и другие цвета. Затем наступает формирование плодовых тел — спорокарпов, где перед образованием спор происходит редукционное деление. Спорокарпы покрыты довольно толстой стенкой, содержащей целлюлозу. В них кроме спор бывает и капиллиций в виде тонких нитей, сплошных или полых внутри, неразветвленных или разветвленных, отдельных или анастомозирующих между собой. Основное назначение капиллиция — разрыхление споровой массы и рассеивание ее после созревания. Капиллиций развивается из вакуолей, появляющихся в цитоплазме, которые вытягиваются и сливаются в каналцы. Строение капиллиция остается постоянным и служит важнейшим признаком для различения родов и видов миксомицетов.

Спорокарпы могут быть четырех типов: плазмодиокарпы, спорангии, псевдоэтелии, эталии. Плазмодиокарпы — образования сидячие, неправильной формы. При их формировании плазмодий не претерпевает морфологических перестроек и лишь покрывается оболочкой — перидием. Спорангии — дифференцированные споровместилища — состоят из спороносной головки и ножки (иногда сидячие). Редко на одной ножке расположено несколько головок. Псевдоэтелии представляют собой группу спорангиев, сросшихся боковыми стенками, при этом спорангии не теряют своей индивидуальности и между отдельными споровместилищами сохраняются перегородки. Эталии — группы спорангиев, слившихся в единое крупное плодовое тело, покрытое общей оболочкой. Из остатков перегородок формируется псевдокапиллиций, несущий те же функции, что и настоящий капиллиций.

Клеточная стенка споры при поглощении воды набухает и разрывается. При этом наружу выходят клетки, несущие жгутики (зооспоры) или амебообразные клетки (миксамебы). Зооспора закруглена сзади и вогнута спереди, где выходят два неравновеликих гладких жгутика (реже жгутик один). Эти подвижные клетки поглощают пищу наподобие амебы. Пищей служат в основном бактериальные клетки, но могут быть и другие органические объекты. Зооспоры способны несколько раз делиться, после чего теряют жгутики и становятся более округлыми, превращаясь в миксамеб, которые увеличиваются в размере и, в свою очередь, несколько раз делятся. Споры могут и непосредственно прорасти миксамебами. Зооспоры и миксамебы в любом сочетании сливаются попарно со слиянием ядер, образуя зиготы. Во

всех случаях зигота продолжает свое существование как голая амебодная клетка, которая поглощает пищу и увеличивается в размере, при этом рост сопровождается митотическим делением ядра. Так возникает плазмодий. Зиготы или маленькие плазмодии могут сливаться с другими зиготами или плазмодиями, но уже без слияния ядер.

Представители этого класса — обитатели почвы, навоза, гниющей древесины, гниющих плодовых тел шляпочных грибов и т. д.

Сбор и хранение плодовых тел миксогастровых слизевиков. Для обнаружения свободноживущих миксогастровых слизевиков обычно используют два метода: сбор спороношений в природе и метод влажной камеры. В природе спороношения многих слизевиков можно увидеть благодаря их крупным размерам (*Fulligo*, *Lycogála*), яркой окраске (*Trichia*, *Arcyria*) или большому количеству спорокарпов, расположенных тесными группами (*Hemitrichia*, *Stemonitis*). Мелкие невзрачные спороношения обычно не так заметны, и их обнаружить затруднительно.

При поиске слизевиков в природе следует с особым вниманием осматривать разлагающиеся растительные остатки — пни, стволы гниющих деревьев, валеж, опад, солому и т. д. При использовании метода влажной камеры собирают образцы таких субстратов. Их фрагменты раскладывают в чашки Петри, увлажняют и на несколько дней оставляют в тепле при неярком освещении. Обычно появление плазмодия, а затем и плодовых тел миксогастровых слизевиков наступает на 3—8-е сутки. В некоторых случаях возможно прорастивание спор и поддержание культуры плазмодия на средах, содержащих бактерии.

Образцы спороношений, собранные в природе на субстратах и полученные во влажной камере, хранят в виде хорошо высушенного гербарного материала в отдельных коробочках из-за большой хрупкости образцов.

Препараты миксогастровых слизевиков готовят в 10%-м растворе щелочи (КОН), предварительно удалив из спорангия значительную часть спор (продувка, отмыв и т. д.) для лучшего рассмотрения капиллиция.

Род ликогогала (*Lycogála*) характеризуется довольно крупными, напоминающими плодое тело дождевика, эталиями шаровидной, конической или подушковидной формы, величиной с горошину или несколько больше. Часто они встречаются тесно сгруппированными, реже разбросаны одиночно. Наиболее распространенный и известный вид — *L. epidéndrum* (L.) Fr. Его незрелые эталии окрашены в розовый или оранжевый цвет, они мягкие и нежные. При малейшем повреждении из них выступает жидкость такого же цвета. При созревании окраска эталия изменяется на коричневую до почти черной, а содержимое превращается в порошашую розово-коричневатую массу. Оболочка эталия на вер-

всех случаях зигота продолжает свое существование как голая амебодная клетка, которая поглощает пищу и увеличивается в размере, при этом рост сопровождается митотическим делением ядра. Так возникает плазмодий. Зиготы или маленькие плазмодии могут сливаться с другими зиготами или плазмодиями, но уже без слияния ядер.

Представители этого класса — обитатели почвы, навоза, гниющей древесины, гниющих плодовых тел шляпочных грибов и т. д.

Сбор и хранение плодовых тел миксогастровых слизевиков. Для обнаружения свободноживущих миксогастровых слизевиков обычно используют два метода: сбор спороношений в природе и метод влажной камеры. В природе спороношения многих слизевиков можно увидеть благодаря их крупным размерам (*Fullgo*, *Lycogála*), яркой окраске (*Trichia*, *Arcyria*) или большому количеству спорокарпов, расположенных тесными группами (*Hemitrichia*, *Stemonitis*). Мелкие невзрачные спороношения обычно не так заметны, и их обнаружить затруднительно.

При поиске слизевиков в природе следует с особым вниманием осматривать разлагающиеся растительные остатки — пни, стволы гниющих деревьев, валеж, опад, солому и т. д. При использовании метода влажной камеры собирают образцы таких субстратов. Их фрагменты раскладывают в чашки Петри, увлажняют и на несколько дней оставляют в тепле при неярком освещении. Обычно появление плазмодия, а затем и плодовых тел миксогастровых слизевиков наступает на 3—8-е сутки. В некоторых случаях возможно прорастивание спор и поддержание культуры плазмодия на средах, содержащих бактерии.

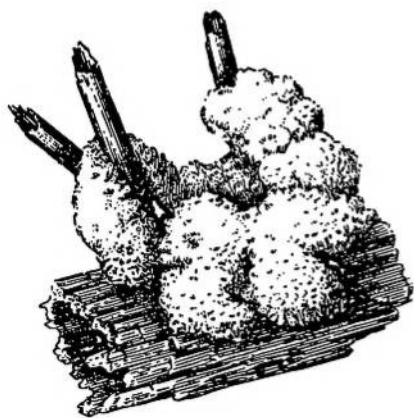
Образцы спороношений, собранные в природе на субстратах и полученные во влажной камере, хранят в виде хорошо высушенного гербарного материала в отдельных коробочках из-за большой хрупкости образцов.

Препараты миксогастровых слизевиков готовят в 10%-м растворе щелочи (КОН), предварительно удалив из спорангия значительную часть спор (продувка, отмыв и т. д.) для лучшего рассмотрения капиллиция.

Род ликогогала (*Lycogála*) характеризуется довольно крупными, напоминающими плодовые тело дождевика, эталиями шаровидной, конической или подушковидной формы, величиной с горошину или несколько больше. Часто они встречаются тесно сгруппированными, реже разбросаны одиночно. Наиболее распространенный и известный вид — *L. epidéndrum* (L.) Fr. Его незрелые эталии окрашены в розовый или оранжевый цвет, они мягкие и нежные. При малейшем повреждении из них выступает жидкость такого же цвета. При созревании окраска эталия изменяется на коричневую до почти черной, а содержимое превращается в порошастую розово-коричневатую массу. Оболочка эталия на вер-

(рис. 92, 93). У наиболее известного вида *F. séptica* (L.) Wigg. оболочка эталия обызвествленная, плотная или рыхлая, иногда не развита. Эталий окрашен в разные цвета: белый, серый, желтый, сиреневый, кирпично-красный. Капиллиций состоит из белых, желтых или красноватых сливающихся узлов, соединенных бесцветными нитями. Псевдокапиллиция нет. Споры крупные, тускло-черные в массе, пурпурно-коричневые в проходящем свете, с мелкими шипиками. Препарат готовят так же, как и в предшествующем случае.

Род трихия (*Trichia*). Сидячие или снабженные очень короткой ножкой спорангии трихии даже у одного и того же вида имеют различную форму и окраску. Чаще всего они грушевидные, цилиндрические или бокаловидные, а в их окраске преобладают различные оттенки желтого цвета: золотисто-желтый, охряно-желтый, оливково-желтый или буровато-желтый. Каждый спорангий покрыт гладкой блестящей или матовой перепончатой оболочкой (перидием), на которой у некоторых видов имеются различного рода утолщения или мельчайшие бородавочки. При созревании оболочка спорангия разрывается на вершине неправильными трещинами (нерегулярно). Нити капиллиция (элатеры) одиночные, неразветвленные, полые внутри, со спиралевидными утолщениями по всей длине, заостренные на концах. Виды этого рода можно встретить на сухих деревьях, у которых отстает кора: там они об-



А



Б

Рис. 92. Плазмодий *Fuligo*:

А — общий вид; Б — часть плазмодия под микроскопом (малое увеличение)

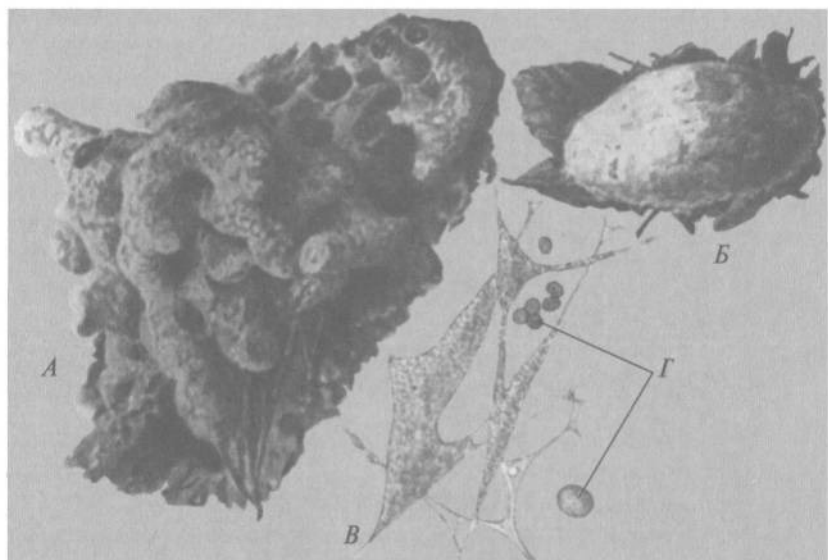


Рис. 93. *Fuligo septica*:

А, Б — общий вид этиалия; В — капиллиций; Г — споры

разуют желтоватый налет на отстающей коре и обнажающейся древесине.

Один из самых обыкновенных видов, встречающихся повсеместно, — *T. varia* (Pers.) Pers. Цилиндрические нити капиллиция имеют здесь две спирали утолщений, выступающие очень резко, отчего нити кажутся извилистыми. Споры мелкощетиновые.

Для приготовления препарата в каплю щелочи помещают небольшой фрагмент споровой массы из спорангия. При малом увеличении видны свободные нити капиллиция с заостренными окончаниями, спиральными утолщениями и шаровидные споры. При большом увеличении более четко видны спиральные утолщения (от 2 до 5 у разных видов) и особенности морфологии спор. Например, у *T. varia* они крупные, с одной центральной каплей, а у *T. favoginea* (Batsch) Pers. — крупносетчатые и т. д. (рис. 94).

Род физарум (*Physarum*) — наиболее обширный по числу видов род слизевиков (свыше 80). Плазмодии бесцветные или окрашены в желтые либо оранжевые тона. Спороношения очень разнообразны по окраске и строению, сидячие или на ножке, открывающиеся неправильными разрывами оболочки. В оболочке и в узлах капиллиция характерно присутствие извести. *Ph. nutans* Pers. образует одиночные или скученные, сидячие или на ножке спорангии (реже плазмодиокарпы). Перидий обызвествленный, окра-

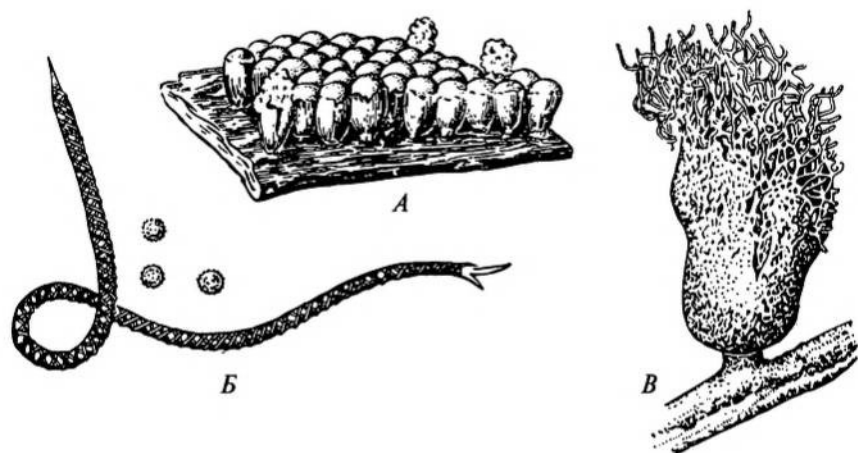


Рис. 94. *Trichia*:

A — группа спорангиев; *Б* — нить капиллиция и споры; *В* — раскрывшийся спорангий

шенный в серые тона. Капиллиций в виде разветвленных нитей, в местах ветвления имеются узелки с известью (форма и размеры неодинаковы у разных видов). Споры в массе фиолетовые до черных, шиповатые или бородавчатые (рис. 95).



Рис. 95. *Physarum*:

A, Б — группа спорангиев; *В* — капиллиций со спорами; *Г* — спора

В экспериментальных исследованиях наиболее широко используется *Ph. polycéphalum* Schw. Он встречается на самых разных субстратах: мертвой древесине, мясистых плодовых телах грибов, живых растениях и т.д. Плазмодий желтый или зеленовато-желтый, часто очень мощный. Спорангии скученные, желтые, желтовато-серые, редко белые, неправильной формы, на желтых ножках. Ножки обычно длинные, слабые, извилистые, часто сливающиеся. Оболочка спорангиев тонкая, хрупкая, с быстро исчезающими желтыми или белыми чешуйками. Капиллиций плотный, с желтыми или белыми узлами веретеновидной или неправильной формы. Споры в массе черные, в проходящем свете фиолетово-коричневые, с крошечными шипиками.

Род гемитрихия (*Hemitrichia*). Плодовые тела — спорангии. Нити капиллиция соединяются в сложную сеть с небольшим количеством свободных концов. *H. clavata* (Pers.) Rost. in Fckl. образует сидячие или на ножке спорангии, реже плазмодиокарпы, окрашенные в различные цвета от коричневого до ярко-желтого. Перидий пленчатый, после созревания спор сохраняется в виде чашечки. Капиллиций образует сеть, иногда со свободными окончаниями и орнаментирован спиральными утолщениями, шипиками. Споры в массе желтые, в проходящем свете бесцветные, сетчатые, шиповатые, мелкобородавчатые (рис. 96).

Род арцирия (*Arcyria*). Плодовые тела — спорангии. Капиллиций состоит из длинных, обильно ветвящихся и анастомозиру-

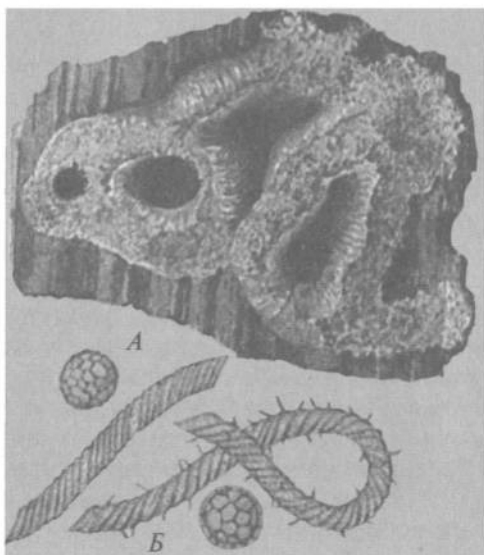


Рис. 96. *Hemitrichia*:

А — общий вид плазмодиокарта; Б — нити капиллиция со спорами

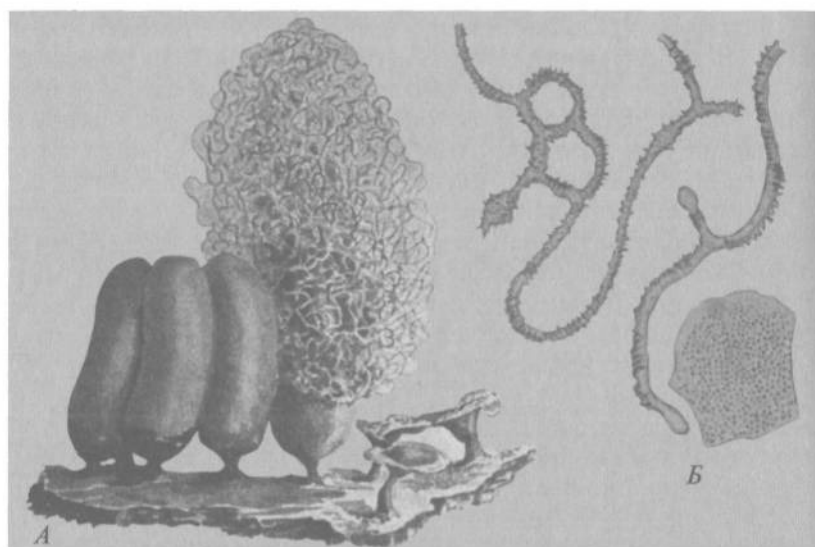


Рис. 97. *Arcyria*:

А — группа спорангиев; Б — капиллиций со спорами

ющих нитей, соединенных в сеть. *A. denudata* (L.) Wettst. образует спорангии на ножках, обычно окрашенные в яркие цвета: алый, розовый, красный. Перидий пленчатый, после созревания спор сохраняется в виде чашечки. Капиллиций представляет собой замкнутую сеть без свободных окончаний. Нити капиллиция орнаментированы спиральными утолщениями, кольцами, шипиками; при созревании спор они сильно вытягиваются. Споры в проходящем свете бесцветные, гладкие, шиповатые или мелкобороздчатые (рис. 97).

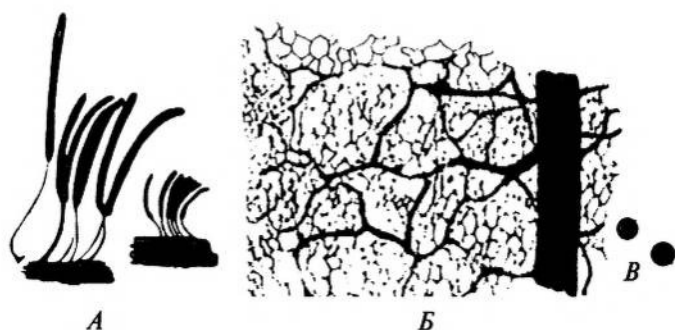


Рис. 98. *Stemonitis*:

А — группа спорангиев; Б — фрагмент капиллиция; В — споры

Род стемонитис (*Stemonitis*). У спорангия хорошо выражена колонка, представляющая собой продолжение ножки. Перидий исчезающий, замещающийся сетью капиллиция, соединенного с колонкой. У *S. fúscа* Roth спорангии прямостоячие, цилиндрической формы, с закругленными верхушками, сидящие на ножках. Они собраны в тесные обширные группы и окрашены в оттенки коричневого, иногда черного цвета. Перидий тонкий, быстро разрушающийся. Ножка продолжается в колонку и, постепенно утончаясь, доходит до конца спорангия. Капиллиций на всей поверхности спорангия образует замкнутую сеть. Споры в массе коричневые, прозрачные в проходящем свете, гладкие, шиповатые или сетчатые (рис. 98).

ОТДЕЛ ПЛАЗМОДИОФОРОВЫЕ (PLASMIDIOPHOROMYCOTA), или ТИП PLASMIDIOPHORIDA

Плазмодиофоровые — внутриклеточные паразиты цветковых растений, обычно вызывающие у них местные разрастания или опухоли пораженных мест. Некоторые виды заражают пресноводные водоросли (например, виды рода *Vaucheria*), водные оомицеты (например, виды родов *Saprolegnia*, *Achlya* и *Pythium*), а также водные беспозвоночные (коловратки). Различные виды плазмодиофоровых могут быть переносчиками многих вирусов растений.

Плазмодиофоровые образуют многоядерные, лишенные жесткой клеточной стенки плазмодии. Однако здесь существуют значительные различия с миксогастровыми. Так, вегетативное тело плазмодиофоровых неспособно к амебообразному движению и активному захвату пищи — оно существует только целиком в клетках или гифах своих хозяев. Споры развиваются из плазмодия прямо внутри клетки хозяина.

Род плазмодиофора (*Plasmidiophora*). Вид *P. brassicae* Wог. вызывает заболевание корней крестоцветных (в частности, капусты), известное в фитопатологии под названием «кила». На корнях пораженных растений вначале образуются небольшие вздутия, постепенно разрастающиеся в очень крупные опухоли. Паразит заражает растения в любом возрасте в течение всего вегетационного периода. Такие растения значительно отличаются от здоровых. Как правило, кочан у капусты не развивается совсем или остается недоразвитым.

Пораженные корни растений собирают, очищают от почвы (можно предварительно порезать на более мелкие куски) и фиксируют в 96°-м спирте, в котором материал и хранят. Подгнив-

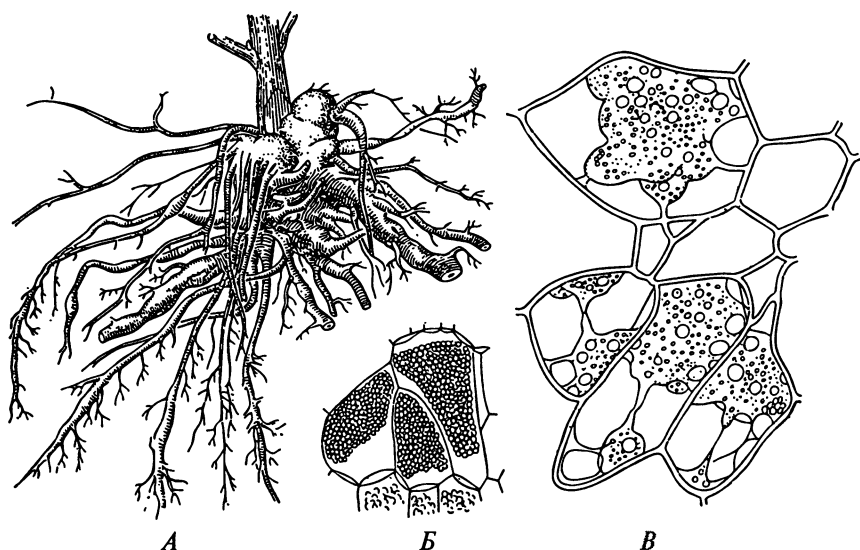


Рис. 99. *Plasmodiophora brassicae*:

А — кила на корнях капусты; Б — клетки растения со спорами паразита; В — клетки растения с плазмодием паразита

шие, мягкие корни для приготовления фиксированного материала не годятся, так как имеют сильный неприятный запах, быстро разлагаются и деформируются при резке. Готовят препарат из фиксированного материала, делая поперечные, максимально тонкие срезы пораженного корня. Такие препараты можно рассматривать в воде. При приготовлении постоянных препаратов используют специальные заливки (глицерин-желатин, канадский бальзам, полифениловый спирт и др.).

На препарате под малым увеличением микроскопа среди нормальных здоровых клеток корня можно увидеть расположенные группами более крупные клетки с различного рода содержимым. В одних находится перфорированная пленка плазмодия, в других — зернистое содержимое, образованное из мелких шариков — спор (рис. 99). В жизненном цикле у *P. brassicae* развиваются первичные и вторичные зооспоры, заражающие клетки корней растения-хозяина. В результате внутри клеток корня капусты появляются соответственно первичный и вторичный плазмодии. Именно вторичный плазмодий вызывает их сильное разрастание (гипертрофия) и усиленное деление (гиперплазия), что связано с выделением ростовых веществ, подобных гиббереллинам. Он же распадается на отдельные одноядерные фрагменты, покрываемые толстой стенкой (цисты) и способные переживать длительные неблагоприятные условия.

ОТДЕЛ ООМИЦЕТЫ (ООМУСÓТА)

Представители отдела — бесцветные сородичи охрофитовых водорослей (см. с. 21). Большинство имеет хорошо развитый неклеточный мицелий. Жгутиковые стадии здесь сходны со жгутиковыми стадиями охрофитов. Как и там, жгутиков может быть два или (значительно реже) один. Жгутиковые стадии гетероконтные и гетероморфные, т. е. различны по длине и морфологии. Более длинный жгутик перистый, несущий трехчастные мастигонемы, направлен вперед. Гладкий жгутик более короткий, направлен назад. Возможно апикальное (на переднем конце) и латеральное (боковое) прикрепление жгутиков.

Это организмы водные или наземные, сапротрофы или паразиты.

Из-за внешнего сходства и в силу традиции эти организмы рассматривают вместе с настоящими грибами. Из них мы рассмотрим класс Оомицеты.

КЛАСС ООМИЦЕТЫ (ООМУСÉTES)

Вегетативное тело оомицетов — хорошо развитый мицелий, сложенный из многоядерных, лишенных перегородок гиф с неограниченным верхушечным ростом. Бесполое размножение зооспорами, гораздо реже неподвижными апланоспорами, а у ряда видов порядка Пероноспоровые (*Peronosporales*) зооспорангий, не дифференцируясь на зооспоры, прорастает сразу в гифу. Половой процесс — своеобразная оогамия, при которой антеридий не дифференцирует свое содержимое на гаметы. Большинство оомицетов — обитатели водной среды, но есть и наземные формы. Сапротрофы и паразиты, причем освоение вневодных местообитаний в значительной степени сочеталось здесь с переходом от сапротрофного образа жизни к паразитизму.

Порядок Сапролегниевые (*Saprolegniales*)

Вегетативное тело хорошо развито и состоит из ветвящихся толстых свободных гиф и более тонких ризоидов, отходящих от их основания и внедряющихся в субстрат. В стенке гиф всегда имеется целлюлоза. На свободных концах гиф развиваются зооспорангии, оогонии и антеридии. Зооспоры хемотаксически привлекаются продуктами разложения белковых субстратов и развиваются там в мицелий, который через 3—4 дня становится заметным в виде пушка. При неблагоприятных условиях гифы образуют геммы — неправильной формы хламидоспоры с густым содержи-

мым и плотными стенками. Они служат для сохранения вида и прорастают вегетативно. В оогониях шаровидной формы большей частью содержатся по несколько яйцеклеток, лишенных собственных стенок и называемых оосферами. На их образование идет все содержимое оогония. Антеридии — в виде тонких цилиндрических клеток.

Сапролегниевые — преимущественно водные сапротрофы. Некоторые паразитируют на икре рыб и лягушек, на рыбах, беспозвоночных животных, на морских и пресноводных водорослях, на водных грибах, на корнях высших наземных растений. Многие из них весьма распространены в наших пресных водоемах.

Если бросить в сосуд с прудовой водой трупы мух, куколки муравьев, семена льна (лучше предварительно раздавленные) или подвесить на ниточке куски белка из вареного куриного яйца, то через несколько дней вокруг них может развиваться белый пушок какого-либо из сапролегниевых грибов. В субстрат внедряются более тонкие ризоидальные гифы, а пушок состоит из более толстых, слабоветвящихся гиф.

Род сапролегния (*Saprolegnia*). К особенностям рода относятся явления дипланетизма и диморфизма. Из зооспорангия выходят грушевидные зооспоры (первичные зооспоры) с двумя жгутиками на переднем конце, выполняющие расселительную функцию. Поплавав некоторое время (примерно полчаса), они останавливаются и инцистируются. Из этой стенки выходит почковидная зооспора (вторичная зооспора) с двумя боковыми жгутиками. Вторичные зооспоры относительно долго плавают, затем оседают на субстрат и прорастают в гифу, т.е. выполняют функцию поиска субстрата¹.

После выхода зооспор от зооспорангия остается пустая стенка, в которую может вращать следующий зооспорангий от верхушки той же гифы. Это явление называется пролиферацией, которая иногда повторяется 5—6 раз.

Виды рода сапролегния широко распространены в водоемах (реках, прудах). Они хорошо заметны в водоемах в виде ватообразного беловатого мицелиального обрастания на органических остатках животного происхождения. Чаще всего они сапротрофно развиваются на мертвых рыбах, насекомых, земноводных и т.д., но при массовом развитии могут переходить к паразитическому

¹ Понятия «дипланетизм» и «диморфизм» иногда трактуют как синонимы. Однако под дипланетизмом следует понимать способность зооспор инцистироваться и снова прорасти в виде подвижной стадии, а под диморфизмом — способность менять ориентацию жгутиков. У некоторых видов этого рода инцистирование с последующим прорастанием опять зооспорой может повторяться несколько раз (полипланетизм); расположение жгутиков при этом меняется, естественно, только один раз.

образу жизни, поражая рыбу и лягушачью икру, молодь рыб, порой даже крупные особи.

Сапролегния очень удобна для разведения в лабораторных условиях. Для этого кристаллизаторы (или любые широкие сосуды) заполняют прудовой или речной водой, затем туда раскладывают приманки. При комнатной температуре через 3—4 дня вокруг приманок будет виден белый пух мицелия. К концу недели на концах гиф появляются зооспорангии. Этот материал можно фиксировать в 70—80%-м спирте. Через 10—14 дней после помещения приманок в воду начинается формирование оогониев и антеридиев. Их можно рассматривать на живом или фиксированном в спирте материале. Кроме того, желательно иметь постоянные препараты, которые готовят, используя кедровый бальзам, глицерин-желатин или другие монтировочные среды.

Для приготовления препарата с приманки препаровальными иглами аккуратно снимают небольшой участок мицелия. Его помещают в каплю воды на предметном стекле, расправляют, накрывают покровным стеклом и рассматривают вначале на малом, потом на большом увеличении. В поле зрения видны многочисленные слабовеящиеся бесцветные гифы. Концы некоторых гиф булавовидно вздуты и имеют более густое и темное содержимое, отделенное от основного мицелия перегородкой. Это зооспоран-

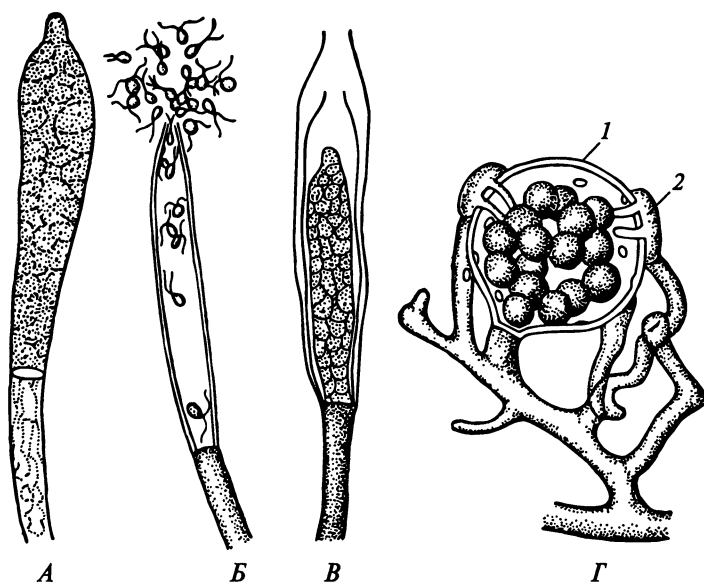


Рис. 100. *Saprolegnia*:

А — молодой зооспорангий; Б — выход зооспор из зооспорангия; В — пролиферация зооспорангия; Г — оогоний (1) и антеридий (2)

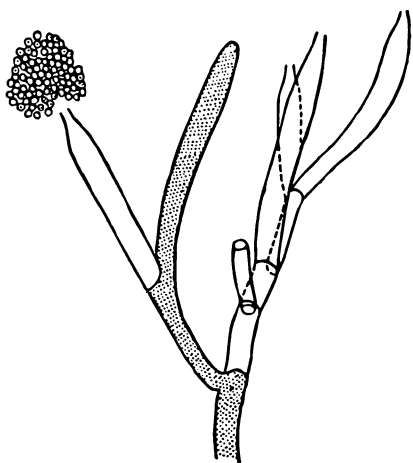


Рис. 101. *Achlya*. Зооспорангии и вышедшие зооспоры

гии, которые могут быть представлены разными стадиями созревания. На ранних стадиях содержимое густое, гомогенное, затем оно распадается на отдельные участки, а если рассматривают живой материал, то можно наблюдать и заключительную стадию — движение зооспор и их выход наружу.

Оогонии и антеридии образуются на коротких боковых гифах, расположенных ближе к субстрату. Прежде всего заметны округлые оогонии, которые в зрелом состоянии наполнены темными шаровидными оосферами (яйцеклетками). Отдельный антеридий представляет собой

расширенный конец боковой гифы, отделенный перегородкой. Антеридии расположены рядом с оогониями. Обычно несколько антеридиев окружают один оогоний. Через тонкие оплодотворяющие отростки, проходящие через поры в стенке оогония, часть содержимого антеридия с одним ядром переливается в оогоний и оплодотворяет одну оосферу. После оплодотворения оосферы покрываются двухслойной стенкой и развиваются в ооспоры, которые после короткого периода покоя прорастают, вновь образуя зооспорангии с зооспорами (рис. 100).

Род ахлия (*Achlya*). По организации и образу жизни представители рода сходны с видами рода *Saprolegnia*, от которого отличаются только способом выхода зооспор. Последние выходят из длинного цилиндрического зооспорангия в виде округлых комочков без жгутиков, оставаясь вблизи вершины зооспорангия некоторое время в виде шаровидного скопления. Каждая из зооспор окружается собственной стенкой и затем прорастает в почковидную двужгутиковую (вторичную) зооспору, оставляя пустые стенки на месте их образования. Оогонии содержат несколько ооспор. Представители рода *Achlya* в основном — сапротрофы, но некоторые виды — опасные паразиты морских животных (рис. 101).

Порядок Пероноспоровые (*Peronosporales*)

Пероноспоровые, как и сапролегниевые, характеризуются развитым неклеточным мицелием. При бесполом размножении у наиболее примитивных из них — обычно обитателей водной среды — образуются зооспорангии, из которых выходят зооспоры с двумя

жгутиками, расположенными латерально. У более высокоорганизованных представителей порядка — паразитов наземных растений — появляется способность к отрыву зооспорангия целиком. Следующий этап — способность целиком отрывающихся зооспорангиев прорасти не только зооспорами, но и в гифу (т. е. функционировать как спора бесполого размножения). Наконец, у наиболее высокоорганизованных представителей этого порядка спорангий как таковой уже никогда не функционирует, а всегда прорастает в гифу (т. е. окончательно превращается в спору бесполого размножения). При половом размножении существенное отличие от предыдущего порядка — развитие в оогонии только одной оосферы, на образование которой идет не все содержимое оогония, а только его часть. Остальное представляет собой периплазму — питающую ткань для ооспоры.

Род фитофтора (*Phytophthora*) отличается симподиально ветвящимися спороносными структурами — спорангиеносцами, выходящими через устьица на пораженной части растения. Спорангиеносцы *Phytophthora*, которые имеют неограниченный рост, не прекращающийся после формирования очередного спорангия, пучками высовываются из устьиц на нижней стороне листа. Спорангии лимонovidные, расположенные на концах спорангиеносцев. Вегетативный мицелий находится в межклетниках растения-хозяина, образуя в клетках гаустории. В сухую погоду спорангии прорастают ростковой гифой, а во влажную, при пониженных температурах, — зооспорами.

Виды этого рода — широко распространенные паразиты многих высших растений. Наиболее известен и хорошо изучен вид *P. infestans* (Mont.) De Vary, паразитирующий на растениях семейства Пасленовые (картофель, томаты). Его не зря называют «инфекционный пожиратель». Листья растений, пораженные фитофторозом, выглядят как обожженные или ошпаренные. На их нижней стороне образуется легкий беловатый пушистый налет. Они буреют, затем чернеют, ботва увядает, а затем загнивает или засыхает. На пораженных клубнях хорошо заметны розовато-коричневые пятна, проникающие внутрь клубня. На первых стадиях заболевания клубней развивается сухая гниль, но позже, при попадании на пораженные места бактерий, гниль становится мокрой, с сильным неприятным запахом.

На практикуме можно собирать гербарный материал (поврежденные листья) или выделять гриб для поддержания в чистых культурах. Для гербаризации годятся сухие листья, так как влажные листья могут долго не сохнуть и сгнивают. В чистую культуру выделяют гриб на специальные питательные агаризованные среды обычно с клубней (можно и с листьев) картофеля или плодов томатов. Готовят препарат следующим образом. В каплю воды на покровное стекло препаративной иглой с нижней стороны листьев пора-

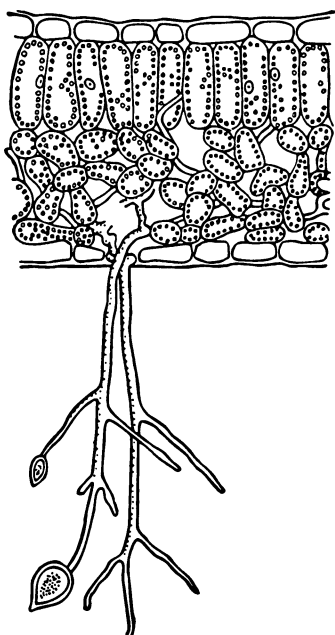


Рис. 102. *Phytophthora*. Спорангиеносцы со спорангиями

женных растений (можно из пробирок или чашек с чистой культурой) снимают небольшое количество белого налета. Препарат накрывают покровным стеклом и рассматривают сначала на малом, затем на большом увеличении.

В препаратах, приготовленных с гербарного материала, хорошо видны симподиально разветвленные спорангиеносцы со спорангиями лимонovidной формы, а в препаратах, приготовленных с чистых культур, наблюдают выход зооспор.

Для формирования зооспор взвесь зооспорангиев в дистиллированной воде предварительно помещают на 1 ч в холодильник. Тогда их содержимое распадается на 6—16 двужгутиковых почковидных зооспор (подобных вторичным зооспорам у *Saprolegnia*), которые через некоторое время теряют жгутики и прорастают гифами. Гифы через устья попадают в ткани рас-

тения, где и разрастаются по межклетникам, а внутрь клетки проникают гаустории. Для образования ооспор необходимо сращивание мицелия двух типов спаривания — А1 и А2, но их можно получить в чистой культуре (рис. 102).

Инфекция в виде мицелия сохраняется в необранной ботве или в растениях и плодах томатов, а также в зараженных клубнях. Такие клубни, посаженные вместе с посевным материалом, служат источником первичного заражения на полях.

Род плазмодара (*Plasmopára*). В отличие от рода *Phytophthora* спорангиеносцы видов этого рода имеют моноподиальное ветвление, а боковые веточки отходят от ствола под прямым углом и заканчиваются зубцами, на концах которых сидят спорангии. У разных видов *Plasmopára* они могут прорасти либо зооспорами (в капле воды), либо голым комочком плазмы (при повышенной влажности воздуха), либо сразу мицелием. Образование оогониев и антеридиев наблюдается редко, при оплодотворении формируется одна ооспора — с толстой гладкой или складчатой коричневой стенкой (рис. 103).

Из представителей рода, имеющих практическое значение, необходимо отметить вид *P. viticola* Berl. et de T., паразитирующий на винограде (вызываемая им болезнь известна под названием «милдью») и поражающий листья, усики, цветки и ягоды, и

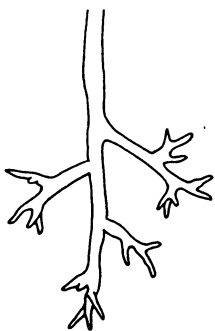


Рис. 103. *Plasmopara*. Внешний вид спорангиеносца

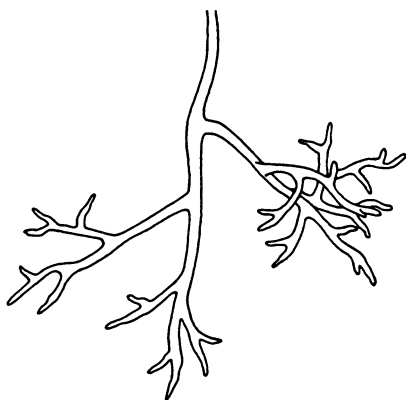


Рис. 104. *Peronospora*. Внешний вид спорангиеносца

P. heliánthi Novot. — паразите на листьях и стеблях подсолнечника. Для борьбы с мильдью растения химически обрабатывают фунгицидами, протравливают семена. Рекомендуется тщательная уборка поврежденных растений или использование севооборотов (для однолетних культур).

Материалом для занятия могут служить любые растения, поврежденные *Plasmopára*, например *P. nívea* Schroet. на сныти. Чаще всего в конце мая — начале июня заболевание отмечается на сныти и герани луговой, позднее к ним добавляется целый ряд как дикорастущих, так и культурных растений (подсолнечник, виноград и т. д.). Собранные листья и побеги гербаризируют, иногда есть возможность использовать живой материал. Перед практиком рекомендуется небольшое количество гербарного материала положить во влажную камеру. Приготовление препарата — как в случае *Phytóphthora*. Объект рассматривают вначале при малом, потом при большом увеличении.

Род пероноспора (*Peronóspora*). Представители рода отличаются дихотомическим ветвлением спорангиеносцев и прорастанием спорангиев только мицелием (без зооспор) (рис. 104). Жизненный цикл и морфологический тип повреждений сходен с таковыми у представителей рода *Plasmopára*. Отличием этих паразитов по внешнему виду может служить дымчато-серый (до светло-лилового) цвет налета из спорангиеносцев на нижней стороне листа.

В сельском хозяйстве практическое значение имеют виды, паразитирующие на культурных растениях: *P. tabacína* Adam (табак), *P. scháchtii* Fckl. (свекла), *P. schléidenii* Ung. (лук), *P. arboréscens* De Vary (мак) и др.

Приготовление препарата такое же, как и в предыдущих случаях.

Род альбуго (*Albugo*). Представители рода — облигатные паразиты высших растений. Мицелий у них распространяется по межклетникам и внедряется внутрь клеток гаусториями. В некоторых местах мицелий особенно обильно ветвится, и концы гиф подходят снизу к эпидермису, где, булавовидно вздуваясь, располагаются довольно тесным слоем. От этих вздутых концов гиф развиваются цепочками зооспорангии, поднимающие эпидермис. После разрыва эпидермиса они рассеиваются и при благоприятных условиях прорастают зооспорами. Половые органы развиваются

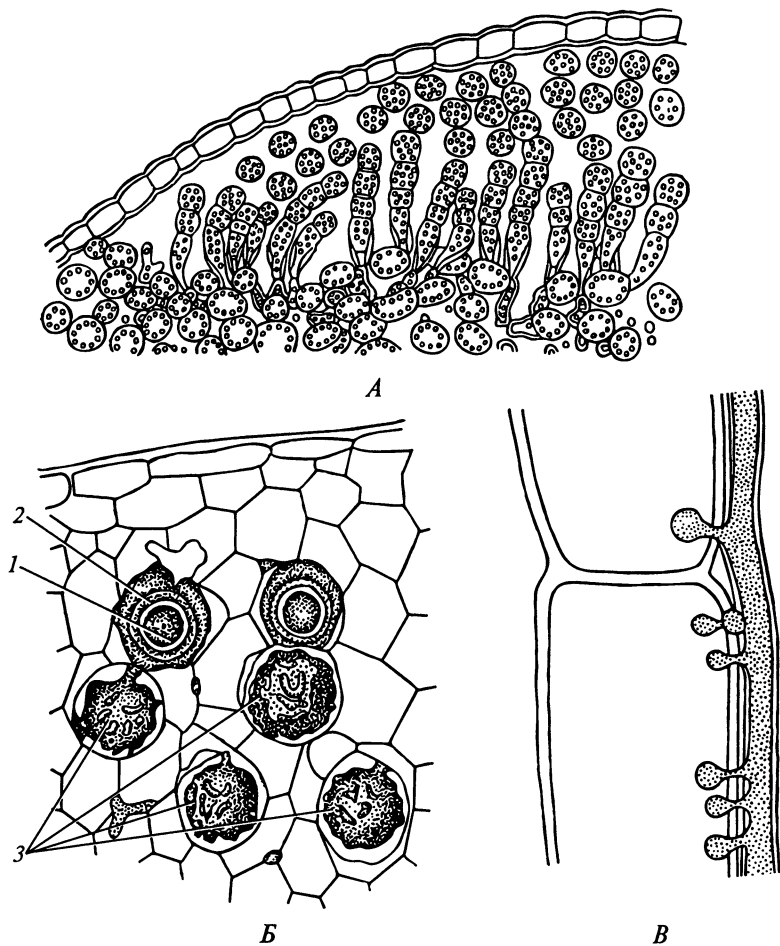


Рис. 105. *Albugo*:

A — спорангиеносцы со спорангиями под эпидермисом растения; *B* — оогонии (1), антеридии (2) и ооспоры (3) в тканях растения-хозяина; *B* — гаустории в клетках растения-хозяина

внутри ткани хозяина. Образовавшиеся ооспоры освобождаются после ее сгнивания и также прорастают зооспорами.

Наиболее широко распространенный и известный вид рода — *A. cándida* (Pers.) S. F. Gray. Он паразитирует на пастушьей сумке и других представителях семейства Крестоцветные. Заболевание, вызываемое этим патогеном, часто называют белой ржавчиной. Мицелий *Albúgo* неклеточный, диффузно распространяется по межклетникам растения, а в клетки внедряет гаустории. На пораженных растениях вначале образуются искривления и разрастания отдельных органов (чаще всего стеблей), на которых хорошо видны мелкие белые вздутые пятнышки. Затем они вскрываются, и белая порошачая масса становится хорошо заметной.

Материал для занятий удобно собирать именно на этой стадии. Он может быть свежесобраным, гербаризированным или фиксированным в 70°-м спирте. Через пораженные места на стеблях растений делают поперечные срезы. Срезы можно подкрасить метиленовой синью для дифференциации мицелия патогена. Лучше использовать заранее приготовленные постоянные препараты: с разрезами спорангиального спороношения, оогонии, антеридии, ооспоры в тканях растения-хозяина, а также продольные срезы через центральную часть стебля, где видны заходящие в клетку гаустории.

Органы бесполого размножения *Albúgo* образуются под эпидермисом растения-хозяина. Они образуют тесный палисадный слой из коротких неветвящихся булавовидно вздутых спорангиеносцев. От верхушки спорангиеносца базипетально отчленяется цепочка округлых спорангиев, под давлением которых эпидермис вначале приподнимается, а затем разрывается. Спорангии разносятся токами воздуха и, попав на соответствующее растение, прорастают почковидными зооспорами. Органы полового размножения развиваются в межклетниках растений-хозяев (в паренхиме). Оогонии шаровидные, с одной центральной яйцеклеткой. Антеридии в виде небольшой булавовидной клетки, тесно примыкающей к оогонию. После оплодотворения развивается одна ооспора с толстой коричневатой бугорчатой стенкой (рис. 105).

ЦАРСТВО ГРИБЫ

MYCÓTA (MYCÉTES, MYCÓPHYTA, FÚNGI)

Грибы отличаются от животных организмов хорошо выраженной клеточной стенкой, неподвижностью на вегетативной стадии жизненного цикла, неограниченным ростом, осмотрофным (всасывающим) типом питания, размножением с помощью разного типа спор. От растений грибы отличает наличие хитина, хитозана, глюкана в матриксе клеточной стенки, отсутствие фотосинтезирующих пигментов; запасные продукты питания — гликоген, волютин, масло, а не крахмал, как у растений.

У подавляющего большинства грибов вегетативное тело — мицелий (грибница), образованный системой разветвленных гиф, густо пронизывающих субстрат. Гифы мицелия активно колонизируют субстрат, входят с ним в тесный контакт. У некоторых грибов вегетативное тело (таллом) представлено одиночными, почкующимися или делящимися клетками.

Неклеточный мицелий представляет собой одну огромную, сильно разветвленную клетку со многими ядрами (рис. 106, А). Клеточный мицелий образован тонкими ветвящимися бесцветными гифами, разделенными поперечными перегородками (септами) на отдельные клетки (см. рис. 106, Б, В).

Жгутиковые стадии имеются только у представителей отдела Хитридиомицеты, у остальных они полностью отсутствуют.

Клеточные ядра у грибов очень мелкие, в живых клетках они не видны и обнаружить их можно только после специальной окраски ядерными красителями. Строение ядра типично для растительной клетки. Неклеточный мицелий содержит большое число ядер и называется ценотическим. В клетках септированного мицелия обычно находится одно или несколько ядер.

Цитоплазма в молодых клетках гомогенная и заполняет всю полость клетки. Мелкие вакуоли проявляются только после прижизненной окраски красителем нейтральным красным. С возрастом цитоплазма становится зернистой, вакуоли увеличиваются, становятся заметными или сливаются в одну крупную вакуоль. В таких клетках цитоплазма занимает постенное положение и ее тяжи пересекают вакуоль во всех направлениях. Клеточный сок вакуолей бесцветный и состоит из водного раствора питательных веществ и продуктов метаболизма. В цитоплазме часто можно увидеть шаровидные капли масла, кристаллы различной формы, мел-

кие капли гликогена, окрашивающиеся реактивами, содержащими йод, в красно-бурый цвет.

Грибы размножаются вегетативно, бесполом и половым путем. Вегетативное размножение происходит фрагментами мицелия, которые, попав на новый пригодный субстрат, дают начало новому мицелию. Эта способность широко используется в лабораторной практике для поддержания роста грибов на искусственных питательных средах путем переноса кусочков мицелия с одной среды на другую.

Органы бесполого и полового размножения у грибов чрезвычайно разнообразны и составляют основу классификации этого царства. Бесполое размножение может осуществляться подвижными зооспорами или неподвижными спорангиоспорами, а также конидиями. Зооспоры и спорангиоспоры образуются эндогенно, т. е. внутри материнской клетки — спорангия, а конидии формируются экзогенно — на вершине или сбоку специализированной гифы мицелия, называемой конидиеносцем.

В процессе полового размножения у грибов, как и у других организмов, происходит слияние двух половых клеток (плазмогамия) и их ядер (кариогамия). При этом эти два события могут

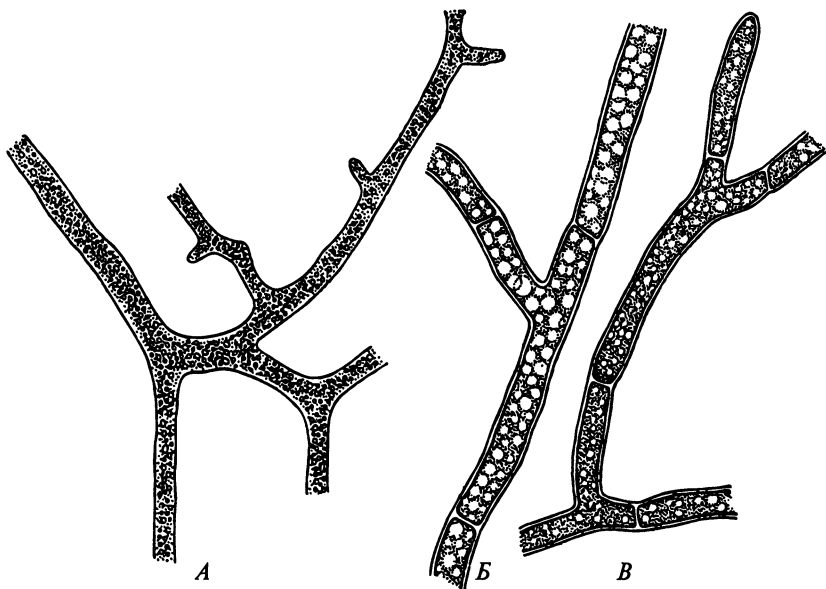


Рис. 106. Мицелий грибов:

А — фрагмент неклеточного мицелия; Б, В — клеточный мицелий на поздней стадии развития

быть разделены во времени и пространстве: соответствующие ядра могут сперва не сливаться, а координироваться попарно, в дальнейшем синхронно делясь; пара таких несестринских ядер носит название дикарион. В результате полового процесса у примитивных представителей образуются покоящиеся споры — зиготы, а у более развитых — специальные половые мейоспоры. У сумчатых грибов формируются эндогенные аскоспоры, а у базидиальных — экзогенные базидиоспоры.

Грибы как гетеротрофные организмы используют энергию, накопленную в органических соединениях преимущественно растительными и в меньшей степени животными организмами, осмотрофно поглощая питательные вещества из субстрата, в котором они развиваются. Органические вещества, используемые грибами в качестве источников питания, представлены в субстрате крупными полимерными молекулами, которые не способны проникнуть через клеточную мембрану. Поэтому мицелий грибов вырабатывает экзоферменты, расщепляющие молекулы субстрата на мелкие фрагменты, способные проникнуть в клетку. Разные грибы синтезируют специфические спектры ферментов, что служит одним из механизмов субстратной приуроченности грибов.

Сбор материала. Образцы грибов для занятий в зависимости от времени их развития и появления собирают с ранней весны до поздней осени. Для сбора можно использовать коробки разного размера, гербарные конверты, нож, а для крупных плодовых тел — топорик, бумагу для этикеток и мягкий простой карандаш. Пораженные травянистые растения удобно собирать в обычную полиэтиленовую сумку. Собранные растения в лаборатории в зависимости от дальнейшего предназначения гербаризируют, фиксируют или используют для выделения грибов в чистую культуру на питательную среду. Для фиксирования пораженные участки листьев, стеблей или целые органы помещают в банку с притертой пробкой и заливают 96°-м этиловым спиртом. Иногда материал, предназначенный для цитологических исследований, фиксируют в растворе Карнуа, а через сутки его промывают спиртом до исчезновения запаха уксусной кислоты и переносят на хранение в 96°-й этиловый спирт. Высушенный гербарный материал раскладывают в конверты, используемые на занятиях. Собранный материал употребляют также для приготовления постоянных препаратов.

Мясистые плодовые тела агарикоидных базидиомицетов необходимо быстро высушить при температуре 40 °С или зафиксировать. Из фиксированного материала изготавливают препараты. Высушенные плодовые тела нужно обработать инсектицидами для предотвращения повреждения насекомыми и хранить в коробках. Однако следует иметь в виду, что для последующей идентификации сухой и фиксированный материал мало пригоден. В этом слу-

чае необходимо детально описать все особенности плодовых тел *in vivo* (см. «Бланк для описания шляпочных грибов»), а сохраняемые образцы использовать для изучения микроскопических характеристик. Плодовые тела афиллофороидных базидиомицетов следует высушить до полного удаления влаги и хранить в коробках с добавлением нафталина или другого консерванта против личинок насекомых. Их желательно собирать с фрагментом коры дерева, на котором они растут. Для предотвращения попадания спор других грибов плодовые тела каждого вида при сборе необходимо помещать в отдельный конверт или коробку. Плодовые тела (аптеции) дискомицетов лучше высушить и хранить в виде гербария, так как с фиксированным в спирте материалом впоследствии работать довольно сложно. С сухого гербарного материала дискомицетов срезы удобно делать с помощью половинки лезвия безопасной бритвы под биноклем. Полученные тонкие стружечки переносят в КОН, воду или другую монтировочную среду.

Некоторые грибы, характеризующиеся микроскопически малыми размерами репродуктивных структур, — так называемые микромицеты — для последующего изучения необходимо выращивать в лаборатории, выделяя в чистую культуру. Их можно культивировать на естественном субстрате (*Pilóbolus* на помете лошади, *Sclerotinia* на фрагментах корнеплода моркови). Многие грибы хорошо растут на специальных жидких и твердых агаризированных питательных средах (виды *Aspergillus*, *Penicillium* и другие дейтеромицеты). Такой материал используют на занятиях в живом виде.

ОТДЕЛ ЗИГОМИЦЕТЫ (ZYGOMYCOTA)

Зигомицеты обладают хорошо развитым многоядерным, преимущественно неклеточным бесцветным мицелием, в котором септы возникают при старении или при образовании репродуктивных структур.

Клетки мицелия окружены хорошо заметной твердой стенкой, образованной главным образом комплексом хитина и хитозана.

Бесполое размножение зигомицетов осуществляется неподвижными спорами, покрытыми оболочкой, образующимися эндогенно внутри особых споровместилищ — многоспоровых спорангиев, называемых спорангиоспорами. У эволюционно более развитых представителей зигомицетов спорангиоспоры образуются в малоспоровых мероспорангиях или односпоровых спорангиолях, которые при созревании опадают целиком, так как стенка споры срастается со стенкой спорангиоли. Переход от формирования многоспоровых спорангиев к односпоровым служит приспособлением к наземному образу жизни: в наземных условиях на образование мас-

сивного многоспорового спорангия необходимо больше времени, чем на формирование многочисленных мелких спорангиолей экзогенных спор, а условия на суше гораздо более переменчивы, чем в воде, и легко могут измениться в худшую сторону.

Половой процесс у зигомикетов называется зигогамией: в типичном случае сливается недифференцированное на отдельные гаметы содержимое двух клеток (гаметангиев), отделяющихся от концевых участков гиф мицелия поперечными перегородками (септами). Среди зигомикетов существуют гетероталлические (большинство) и гомоталлические виды. У гомоталлических видов сливаются гаметангии, образуемые на одном мицелии, а у гетероталлических — гаметангии, формирующиеся на разных мицелиях. У одних видов копулирующие гаметангии могут не различаться по внешнему виду и размеру, тогда как у других — одна из сливающихся клеток (женская) большего размера, чем другая (мужская). Часто от суспензора — гифы, несущей женский гаметангий, — отрастают придатки, а в случае их образования от обоих суспензоров придатки на суспензоре с мужским гаметангием более мелкие. В месте слияния гаметангиев формируется покоящаяся зигоспора (зигота) с толстыми темноокрашенными стенками. При прорастании зигоспоры образуется короткая ростковая гифа со спорангием, морфологически сходным со спорангием, формирующимся при обычном бесполом размножении.

Зигомикеты насчитывают более 600 видов, обитающих преимущественно в наземных условиях. Развиваются как сапротрофы в почве, особенно окультуренной, на растительных остатках, на помете животных; среди них имеются паразиты грибов, высших растений, насекомых и других животных, включая человека. Мукоровые грибы часто образуют пушистый белый или сероватый налет на хлебе, варенье, плодах, овощах и семенах во время их хранения. Виды класса Гломеромикеты (*Glomeromycetes*) образуют эндомикоризы с травянистыми растениями.

подавляющее большинство представителей отдела входят в класс Собственно зигомикеты (*Zygomycetes*), к которому относится практически всё, что было сказано об отделе в целом. Центральное место в этом классе занимает порядок Мукоровые (*Mucorales*) — наиболее типичные зигомикеты.

Со строением таллома, морфологией органов бесполого и полового размножения, образованием зигот, особенностями гетероталлизма, эволюцией от многоспоровых к односпоровым спорангиям можно ознакомиться на примере видов, относящихся к родам *Múcor*, *Phycómyces*, *Rhizópus*, *Pilóbolus*, *Circinélla*, *Syncephalástrum*, *Cunninghamélla*.

Род мукор (*Múcor*) характеризуется одиночными бесцветными спорангиеносцами, отходящими от вегетативных гиф мицелия. Спорангиеносцы могут быть простыми или разветвленными. Боль-

шинство видов рода гетероталличны. Культуры видов рода *Mucor* можно выделить из почвы или помета травоядных животных. Водную суспензию или пылевидные частицы почвы рассеивают на поверхность питательной среды (сусло-агар, среда Чапека). Помет животных помещают во влажную камеру (чашка Петри с влажной фильтровальной бумагой). Для получения культуры необходимо 3—4 дня.

Основная часть мицелия мукора развивается внутри субстрата и частично на его поверхности. От поверхностного мицелия вертикально вверх отходят цилиндрические неветвящиеся гифы — спорангиеносцы, на вершине которых образуются шаровидно вздутые спорангии. Внутри спорангия вдаётся шаровидно или булавовидно расширенный конец спорангиеносца, который формирует колонку в полости спорангия. У разных родов мукоровых грибов колонка имеет неодинаковую форму — цилиндрическую, грушевидную, шаровидную или булавовидную. При созревании спор спорангии не отделяются от спорангиеносца. Их стенка при повышенной влажности воздуха растворяется и споры пассивно распространяются ветром и водой. Внутри спорангия развиваются многочисленные споры бесполого размножения — спорангиоспоры. Масса зрелых спорангиев видна на поверхностном беловатом или сероватом пушке в виде мелких черных головок.

Для получения чистой культуры мукора небольшое количество мицелиального пушка посевной иглой переносят на стерильную питательную среду. При регулярном пересеве на свежую питательную среду культура может сохраняться в течение многих лет.

Для изучения строения мицелия и спорангиев на занятиях препарат готовят следующим образом. Небольшое количество мицелия со спорангиями берут препаровальной иглой или пинцетом, осторожно снимают другой иглой и рассматривают на сухом предметном стекле при малом увеличении микроскопа. Виден обильный неклеточный бесцветный мицелий, прямые цилиндрические спорангиеносцы, несущие

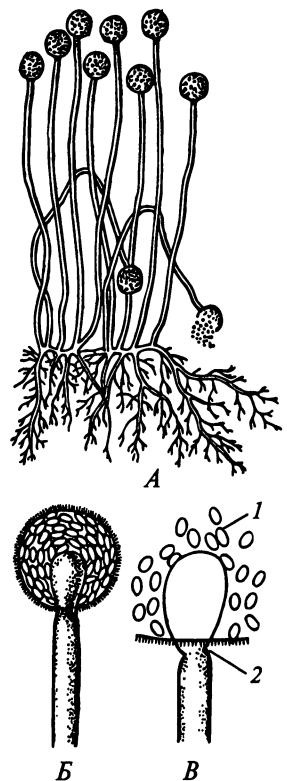


Рис. 107. *Mucor*:

А — мицелий и спорангиеносцы со спорангиями;
 Б — спорангий со спорами; Б' — колонка с воротничком (2) в основании и споры (1)

шаровидные темноокрашенные спорангии, обычно покрытые кристалликами щавелевокислого кальция. После этого на препарат наносят каплю воды, закрывают покровным стеклом и рассматривают его сначала при малом, затем при большом увеличении микроскопа. В воде стенка спорангия расплывается и от нее остается лишь небольшой участок в основании колонки в виде так называемого воротничка. Вокруг разрушенного спорангия видны многочисленные шаровидные, эллипсоидальные, цилиндрические, бесцветные, желтоватые или серовато-дымчатые спорангиоспоры, форма и окраска которых зависит от вида мукора. В одном спорангии могут образовываться однородные или разнородные по форме спорангиоспоры (рис. 107).

Род ризопус (*Rhizopus*). В отличие от мукора спорангиеносцы видов рода ризопус образуются не одиночно, а пучками, сидящими на разветвленных коричневатых ризоидах, внедряющихся в субстрат. Между пучками спорангиеносцев образуются бесцветные дуговидные столоны, располагающиеся над поверхностью питательной среды. Гриб растет быстро и обычно нарастает на внутреннюю поверхность крышки чашки Петри, на которой очень хорошо видны ризоиды и столоны при рассматривании под биноклем. Зрелые спорангии окрашены в черный цвет от массы спорангиоспор, просвечивающих через стенку спорангия.

Виды этого рода образуют пушок темно-серого цвета на разных субстратах, в том числе могут поражать плоды, например, citrusовых. Ризопус выделяют в чистую культуру так же, как и мукор. Чистую культуру можно поддерживать на сусло-агаровой питательной среде или во влажной камере на хлебе.

Для микроскопирования препарат готовят так же, как для мукора. После нанесения на препарат капли воды хорошо видна шаровидная колонка. У крупных экземпляров она сминается сверху и тогда производит впечатление шляпки гриба, сидящей на ножке. На поверхности дымчатых спорангиоспор, часто неправильной угловатой формы, при большом увеличении микроскопа видна продольная исчерченность (рис. 108).

Род пиллоболус (*Pilobolus*) отличается тем, что спорангии с силой отбрасываются от массивного спорангиеносца, расширенного в верхней части. Наиболее распространенный вид *P. crystallinus* (Wigg.) Tode развивается на помете травоядных животных и особенно часто встречается

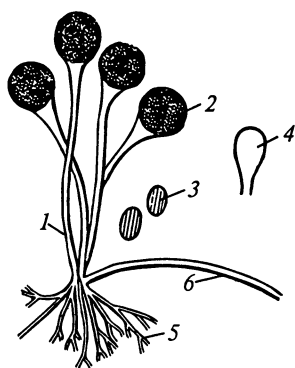
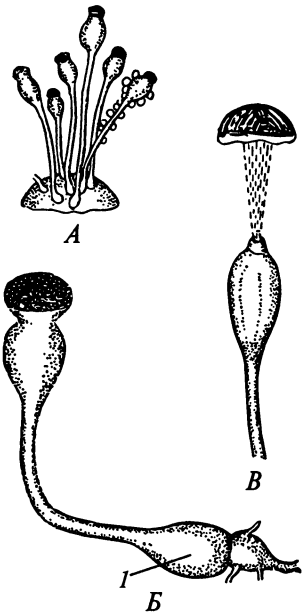


Рис. 108. *Rhizopus*:

1 — спорангиеносцы; 2 — спорангии; 3 — споры; 4 — колонка; 5 — ризоиды; 6 — стolon

Рис. 109. *Pilobolus*:

А — внешний вид спорангиев; Б — зрелый спорангиеносец с трофоцистой (1); В — активное отбрасывание спорангия



на помете лошади. Спорангиеносцы появляются через 7—9 дней инкубирования образцов свежего помета лошади во влажной камере. Пилоболус относится к облигатным копротрофным грибам и потому практически не развивается в культуре на искусственных питательных средах. На поверхности помета даже невооруженным глазом хорошо видны неразветвленные спорангиеносцы, достигающие 10 мм в длину. Их общее строение прекрасно видно под биноклем. Цилиндрический спорангиеносец в верхней части образует эллипсоидальное вздутие, переходящее в короткую узкую шейку, на которой располагается сплюснутый закругленный черный спорангий в виде шляпки. В основании спорангиеносца видно расширение, называемое трофоцистой, обычно погруженное в субстрат (рис. 109). В нижней части подспорангиального вздутия спорангиеносец имеет участок, цитоплазма которого окрашена в светло-оранжевый цвет благодаря накоплению каротиноидов. Зрелый спорангиеносец обладает положительной фототропической реакцией. Подспорангиальное вздутие выполняет функцию линзы, фокусирует свет на клеточную стенку, противоположную направлению падающих лучей света. В месте падения пучка лучей света стенка растет и растягивается быстрее, что приводит к изгибанию спорангиеносца в сторону света. Гликоген, содержащийся в спорангии, ферментируется с образованием сахаров, что приводит к резкому возрастанию в подспорангиальном вздутии тургорного давления, под действием которого спорангий в целом виде с силой отбрасывается на расстояние около 1 м в направлении падающего света. На поверхности зрелого спорангия видны капельки воды, выдавливаемой при возрастании тургорного давления. Стенка спорангиеносца после отбрасывания спорангия спадается. Отброшенный спорангий приклеивается к листьям растений, позднее поедаемых травоядными животными. Споры из спорангия освобождаются после разрушения его стенки и прорастают мицелием.

Для приготовления препарата препаровальной иглой или пинцетом аккуратно подхватывают спорангиеносец у основания нож-

ки с небольшим фрагментом субстрата, переносят в каплю воды на предметном стекле и рассматривают под бинокляром или при малом увеличении микроскопа. Для обнаружения трофоцисты фрагмент субстрата в основании ножки спорангиеносца следует аккуратно расчистить двумя препаровальными иглами в капле воды под бинокляром.

Род фикомицес (*Phycomyces*). Спорангиеносцы видов рода фикомицес имеют наиболее крупные размеры среди муконовых грибов и достигают в длину 30 см. Развиваются в почве, на помете травоядных животных. Его культуру можно поддерживать на сусло-агаре. Спорангии видов этого рода имеют типичное для муконовых грибов строение. На примере этого рода можно наблюдать половой процесс и образование зигот.

Представители рода — гетероталлические грибы, так что для получения зигот необходимо посеять на питательную среду в чашке Петри культуры разных половых знаков таким образом, чтобы их мицелий рос навстречу друг другу. Через 7—10 дней инкубирования в месте встречи двух мицелиев разных половых знаков происходит формирование зигот, видимых невооруженным глазом как достаточно крупные черные образования (как черная полоса в месте срастания мицелиев).

С помощью препаровальной иглы зиготы переносят на предметное стекло в каплю воды или лучше в 5%-й раствор КОН (для просветления) и рассматривают при малом увеличении микроскопа. Желательно брать большое количество зигот, чтобы в препарате оказались зиготы на разных стадиях формирования. На ранней стадии развития зигот видны смыкающиеся концы вздутых копуляционных ветвей (их называют зигофоры, суспензоры, подвески), еще не отделенные от остальной части мицелия попереч-

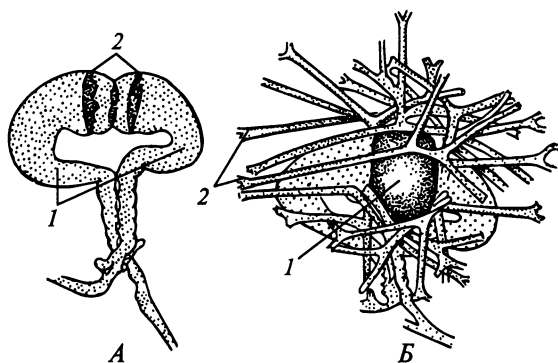


Рис. 110. *Phycomyces*:

А — начальная стадия образования зиготы: 1 — копулятивные ветви (суспензоры); 2 — недифференцированные гаметангии; Б — зрелая зигота: 1 — зигота; 2 — отростки суспензоров

ными перегородками. Затем можно видеть отделенные перегородками терминальные гаметангии и, наконец, темноокрашенные зиготы, образовавшиеся в месте слияния гаметангиев. К сформировавшейся зиготе остаются прикрепленными остатки изогнутых зигофоров желтоватого цвета. На вздутых концах копуляционных ветвей развиваются разветвленные черные выросты, окружающие зиготу. Они начинают формироваться еще до образования зигот и, когда зигота, созревая, приобретает черную окраску, то создается впечатление, что они отходят от ее стенки (рис. 110).

Род куннингамелла (*Cunninghamella*). Колонии пушисто-войлочные, бледно-дымчатые. Спорангиеносцы до 1,5 см длиной, ветвящиеся, с 1—3 ярусами веточек со вздутиями, на которых сидят односпоровые спорангиоли. Плодущие вздутия (везикулы) мелкозубчатые, спорангиоли мелкощетинистые (за счет кристаллов оксалата кальция), образуются по всей поверхности вздутий. Стенка споры срстается со стенкой спорангиоли и при созревании отпадает целиком.

ОТДЕЛ СУМЧАТЫЕ ГРИБЫ, или АСКОМИЦЕТЫ (ASCOMYCOTA)

Аскомицеты, или сумчатые грибы, относятся к высшим грибам, имеющим септированный многоклеточный мицелий. Основная особенность аскомицетов — образование в результате полового процесса специальных одноклеточных структур — сумок (асков), внутри которых формируются обычно 8 аскоспор, хотя их число у разных видов может варьировать от 2 до 4—5 тыс. Сумки могут возникать непосредственно на мицелии, но у большинства аскомицетов они формируются внутри или на поверхности плодовых тел, образованных сплетением мицелия. Различают три основных типа плодовых тел.

1. Клейстотеции — полностью замкнутые плодовые тела обычно шаровидной или округлой формы. Их стенки образованы рыхлым сплетением гиф. У некоторых аскомицетов сумки в зрелых клейстотециях расположены беспорядочно и заполняют всю полость плодового тела; освобождение аскоспор пассивное (рис. 111, А). Реже сумки в клейстотециях располагаются упорядоченно (или она всего одна), а аскоспоры освобождаются активно.

2. Перитеции — плодовые тела шаровидные, вертикально сплюснутые или грушевидные, часто с более или менее выраженным оттянутым носиком; как правило, имеют отверстие на вершине. Стенка образована многоугольными, обычно окрашенными плотно сросшимися клетками. Сумки со стенкой, не разрушающейся при созревании, образуют вертикально расположенный параллельный

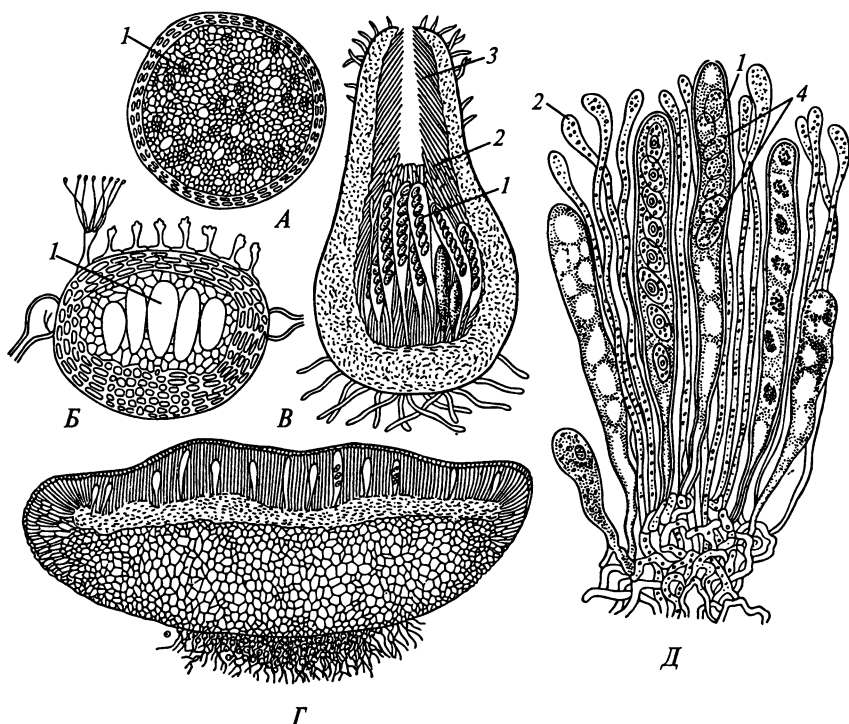


Рис. 111. Типы плодовых тел аскомицетов:

А — клейстотетий; *Б* — перитеций (вторично закрытый); *В* — перитеций с устьицем; *Г* — апотетий; *Д* — фрагмент гимения; 1 — сумки; 2 — парафизы; 3 — перифизы; 4 — аскоспоры

пучок, отходящий от основания плодового тела. При созревании сумки (созревание их поочередное) аскоспоры активно выбрасываются. У некоторых аскомицетов (мучнисторосяные грибы) перитеции могут быть вторично закрытыми вследствие ксерофитных условий обитания (рис. 111, *Б*).

3. Апотетии — открытые плодовые тела, на верхней поверхности которых развивается слой сумок, перемежающийся со стерильными элементами — парафизами, который называется гимением. Типичные апотетии имеют дисковидную, блюдцевидную, чашевидную, бокаловидную, лопатовидную форму. Они могут быть сидячими или располагаться на короткой или длинной ножке. Распространение аскоспор активное (рис. 111, *Г*, *Д*).

Бесполое размножение осуществляется с помощью экзогенных спор — конидий, формирующихся на специальных структурах — конидиеносцах. Конидиальные (бесполое, анаморфные) стадии аскомицетов классифицируются среди дейтеромицетов.

КЛАСС ТАФРИНОМИЦЕТЫ (TAPHRINOMYCÉTÉS)

Этот класс представляет собой наиболее древнюю группу, исходную для остальных аскомицетов. Из него рассмотрим только один порядок — Тафриновые, к которому в значительной мере относится характеристика всего класса.

Порядок Тафриновые (Taphrinales)

Виды тафриновых паразитируют на папоротниках и цветковых растениях. Вызывают разнообразные симптомы поражения. Наиболее часты пятнистости на листьях и стеблях, деформации и гипертрофические изменения (припухлости с верхней и углублением на нижней стороне листа, курчавость листьев, «ведьмины метлы», дутые плоды и т. д.). Развитие деформаций пораженных органов определяется способностью этих грибов выделять метаболиты с гормональной активностью — β -индолилуксусную кислоту и вещества типа цитокининов.

Род тафрина (*Taphrina*). Мицелий у видов рода многолетний, зимующий в стеблях, почках, трещинах коры или в паренхиме побегов. *T. deformans* Fuckel вызывает курчавость листьев персика. Поражаются молодые листья, побеги и плоды. Листья становятся более толстыми, деформируются, сморщиваются, приобретая курчавый вид, и обесцвечиваются. Такие листья перезимовывают, а поздней весной или рано летом под кутикулой образуются сумки. Кутикула прорывается, и слой сумок обнажается. В это время следует собирать материал для занятий. Его можно хранить в сухом виде или зафиксированном в 80°-м этиловом спирте.

Для приготовления препарата сухие листья необходимо размочить в воде. Листья нарезают полосками и складывают стопкой так, чтобы пораженные участки накладывались друг на друга, помещают в бузину или мелкозернистый пенопласт и бритвой готовят поперечные тонкие срезы, которые препаративной иглой переносят в каплю 5—10%-го раствора КОН (для просветления). На поверхности эпидермиса под кутикулой виден слой короткобулавовидных с притупленной верши-

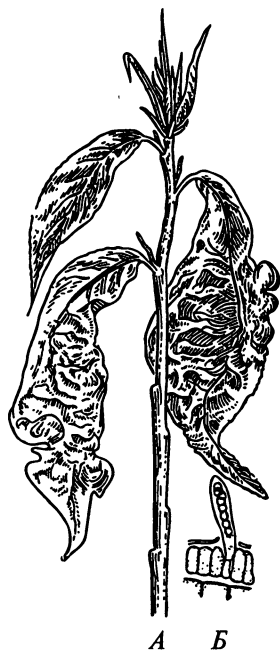


Рис. 112. *Taphrina deformans*. «Курчавость» листьев персика:

А — внешний вид поражения; Б — сумка

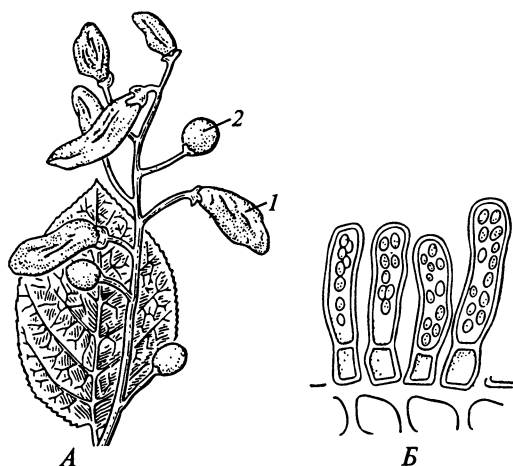


Рис. 113. *Taphrina pruni*:

А — кисть черемухи с пораженными (1) и здоровыми (2) плодами; Б — разрез через периферическую часть пораженного плода с палисадным слоем сумок

ной сумок, находящихся на разной стадии созревания. Зрелые сумки содержат по 8 бесцветных спор овальной формы. Иногда можно видеть их почкование. Сумка располагается на клетке-ножке, представляющей пустую клетку мицелия или хламидоспору, вырост которой превратился в сумку (рис. 112).

Другой вид этого рода *T. pruni* (Fckl.) Tul. вызывает образование дутых несъедобных плодов у слив, а *T. pádi* (Jacz.) Mix, у плодов черемухи — заболевание, называемое «кармашками». Косточка у таких плодов не образуется. Весной споры гриба во время цветения заражают завязь плодов, где развивается мицелий. Формирующиеся из зараженных завязей плоды деформируются, вздуваются и удлиняются. Их поверхность кажется как бы покрытой восковым налетом. Собранные пораженные плоды хранят в сухом виде или в спирте. Для приготовления препарата сухие плоды предварительно размачивают в воде. Затем бритвой делают тонкие срезы и помещают их в 5—10%-й КОН. На поверхности пораженных плодов, под отслаивающейся кутикулой, на срезе виден слой сумок с клетками-ножками. В сумках обычно видны 8 или более бесцветных овальных спор, способных к почкованию (рис. 113).

В качестве объектов можно использовать также деформированные плоды черешни, пораженные *T. cerási-microcárpaе* (Kuschke) Laub. in Sog. или плоды вишни, на которых «кармашки» вызывает *T. wiesneri* (Ráthay) Mix.

КЛАСС САХАРОМИЦЕТЫ (*SACCHAROMYCÉTÉS*), или ГЕМИАСКОМИЦЕТЫ (*HEMIASCOMYCETÉS*)

Грибы этой группы не образуют плодовых тел. Их вегетативное тело представлено овальными продолговатыми клетками, размножающимися почкованием, делением или почкованием, совмещенным с делением. Такие грибы называют дрожжами. Однако дрожжеподобные грибы представляют собой чрезвычайно гетерогенную группу, включающую представителей зигомицетов, аскомицетов, базидиальных грибов и дейтеромицетов с дрожжеподобным типом вегетативного роста.

Порядок Сахаромицетовые (*Saccharomycetáles*)

Этот небольшой (около 300 видов) порядок включает примитивные аскомицеты, не имеющие плодовых тел. У большинства представителей порядка вегетативное тело представлено почкующимися клетками, иногда соединенными в короткие ветвящиеся цепочки, а у немногих — псевдомицелием, образующимся при нерасхождении клеток после почкования. Бесполое размножение конидиями существует у немногих видов. Сумки образуются из одиночных клеток или формируются на мицелии.

Сахаромицеты развиваются сапротрофно на богатых сахарами жидких субстратах (например, на соке, вытекающем из ран на стволах деревьев, на пнях свежеспиленных деревьев), на поверхности сочных плодов, в нектаре цветков и др. Некоторые из них обитают в почве и немногие паразитируют на животных и человеке.

Род сахаромицес (*Saccharomyces*) объединяет как природные, так и «культурные» (производственные) виды. Все они способны активно сбраживать сахара с образованием самого большого (по сравнению с другими дрожжами) количества этилового спирта. Наибольшее значение имеет вид *S. cerevisiae* Meyen — пивные, или хлебные (пекарские), или винные дрожжи. Они существуют только в виде культурных рас и применяются в хлебопечении, пивоварении и виноделии. Вегетативное тело этих видов дрожжей представлено отдельными овальными клетками, размножающимися почкованием. При этом на поверхности клетки образуется небольшая постепенно увеличивающаяся выпуклость (почка). Она увеличивается в размерах, перешеек, соединяющий ее с материнской клеткой, утончается, а затем дочерняя клетка отделяется от производящей ее клетки. После отделения новая клетка также размножается почкованием. При достаточной концентрации сахара в питательной среде, благоприятной температуре и хорошей аэрации процесс почкования идет очень быстро, так что почку-

ющиеся клетки не успевают разделиться, и тогда могут формироваться короткие нестабильные цепочки клеток, образующих так называемый псевдомицелий. На среде с малым содержанием сахара и высоким уровнем аэрации клетка превращается в сумку обычно с 4 аскоспорами (реже с 8).

Для практических занятий можно использовать обыкновенные дрожжи. Небольшой кусочек дрожжевой массы разводят в теплой подсахаренной воде и помещают в теплое место. Через несколько часов смесь превращается в беловатую мутную бродящую жидкость. Посевной петлей захватывают каплю этой жидкости и высевают в виде штриха на твердую агаризированную питательную среду (среда Чапека). После инкубирования на поверхности среды образуются многочисленные беловатые слизистые колонии. Кончиком препаровальной иглы снимают фрагмент колонии и взбалтывают в капле воды на предметном стекле, накрывают покровным стеклом и рассматривают при большом увеличении микроскопа. В поле зрения видны многочисленные овальные и почкующиеся клетки. В обычных дрожжах часто присутствуют две расы: одна с клетками округло-эллипсоидальной формы, быстро разьединяющимися, другая — с удлинленно-цилиндрическими клетками, образующая при почковании короткие ветвистые кустики — псевдомицелий (рис. 114). На многих клетках видны почки в виде небольших выпуклостей на их поверхности. В мелкозернистой цитоплазме вегетативных клеток дрожжей хорошо видны крупные прозрачные вакуоли, занимающие центральное положение. Ядра дрожжевых клеток, как и у всех грибов, очень мелкие (диаметром около 2 мкм) и в живой клетке не видны. Чтобы их увидеть, необходимо специально окрасить препарат дрожжевых клеток ядер-

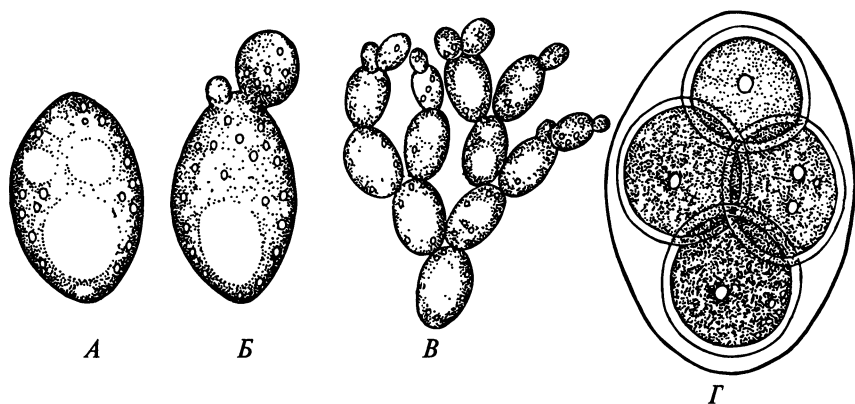


Рис. 114. *Saccharomyces cerevisiae*:

А — вегетативная клетка; Б — почкующаяся клетка; В — псевдомицелий; Г — сумка со спорами

ными красителями. Гликоген, содержащийся в клетках, можно увидеть, добавив в препарат каплю раствора йода (раствор Люголя, ИК1 или раствор Мельцера). Для обнаружения других запасных веществ на занятиях следует иметь готовые препараты: для волютина (метахроматина) — препарат, прижизненно окрашенный по Мейеру метиленовой синью с докрасиванием хризоидином; для жира — препарат, окрашенный суданом черным или суданом III. В зрелой клетке жир можно увидеть и без окрашивания в виде мелких округлых гранул или капелек.

В препарате, приготовленном из культуры, выращенной на твердой среде, среди вегетативных клеток обычно видны многочисленные сумки — овальные клетки с 4 шаровидными бесцветными аскоспорами, располагающимися в один ряд или по углам тетраэдра. В качестве объекта для изучения вегетативных клеток и сумок можно использовать культуру дрожжей рода *Saccharomycodes*. Вегетативное размножение видов этого рода осуществляется почкованием, совмещенным с делением, и образованием поперечной перегородки, отделяющей клетку-почку от сестринской клетки.

КЛАСС ЭВРОЦИОМИЦЕТЫ (EUROTIOMYCÉTES)

Эвроциомицеты — наиболее примитивные представители зуаскомицетов. Плодовые тела — клейстотеции с беспорядочно расположенными прототуникатными сумками. Освобождение аскоспор всегда пассивное.

Порядок Эвроциевые (Eurotiáles)

Эвроциевые грибы образуют замкнутые плодовые тела — клейстотеции со стенкой из более или менее рыхлого переплетения мицелия, в которых беспорядочно расположены, заполняя всю полость плодового тела, округлые сумки с прототуникатными стенками. Аскоспоры освобождаются пассивно после лизиса сумок и разрушения стенки плодового тела (перидия).

В жизненном цикле этой группы грибов существенное место занимает гаплоидная конидиальная (бесполая) стадия развития, в которой они могут развиваться продолжительное время. Конидиальные (анаморфные) стадии эвроциевых грибов относятся к формальной группе дейтеромицетов (*Deuteromycota*). Для них используется специальная классификация: формальные роды, формальные семейства и т. д.

Наибольшее практическое значение имеют анаморфные стадии эвроциевых грибов, принадлежащие к формальным родам аспергилл (*Aspergillus*) и пеницилл (*Penicillium*), способным образовывать антибиотики и многие другие экзометаболиты.

Формальные роды аспергилл (*Aspergillus*) и пеницилл (*Penicillium*). Большинство видов этих формальных родов обитают, как сапротрофы, преимущественно в верхних горизонтах почвы. Некоторые образуют налеты плесеней зеленого, сизого, голубоватого или других цветов на продуктах растительного происхождения: хлебе, варенье, на плодах и овощах, а также на изделиях из кожи, ткани, бумаги, на сырых стенах. Некоторые виды аспергиллов способны вызывать заболевания дыхательных путей, ушных проходов животных и человека (так называемые аспергиллезы), а их споры могут провоцировать аллергические реакции. Виды этих родов выделяют в субстрат, на котором развиваются экзометаболиты — микотоксины (афлатоксины, охратоксины и др.), которые, накапливаясь в больших концентрациях в продуктах питания, приводят к интоксикации человека и животных и при тяжелых отравлениях неизбежны летальный исход или развитие опухолевых заболеваний.

Септированный, интенсивно разветвленный мицелий аспергилла и пеницилла густо пронизывает субстрат и может образовывать легкий пушок на его поверхности. Поверхностный налет обычно образуется многочисленными конидиеносцами, на которых формируются цепочки спор бесполого размножения — конидий. Они в массе и придают характерную окраску поверхностному налету. У аспергиллов и пенициллов с полным циклом развития в культуре образуются также клейстотеции, относящиеся к родам *Eurotium*, *Emericella* (у видов рода *Aspergillus*) или *Eupenicillium*, *Talaromyces* (у видов рода *Penicillium*). Однако, как было отмечено выше, их классификация осуществляется отдельно: среди сумчатых грибов рассматриваются только половые клейстотециальные (телеоморфные) стадии, тогда как бесполое конидиальные (анаморфные) относятся к дейтеромицетам.

Эти грибы хорошо выделяются в чистую культуру из пораженных субстратов или из почвенной суспензии на агаризированной среде Чапека, сусло-агаре и других средах, используемых для лабораторного культивирования микромицетов. Они хорошо хранятся в пробирках на скошенной питательной среде.

Для занятий удобнее использовать виды с достаточно крупными и четкими конидиеносцами, такие, как *P. cyclospium* Westling¹.

Мицелий грибов высевают на чашки Петри с агаризированной средой Чапека. Из пробирки, где хранились чистые культуры, посевной иглой берут небольшое количество мицелия со спорами и тремя уколами переносят на поверхность твердой питательной среды. Чашки с инокулированной питательной средой помещают на 10—12 дней в термостат при температуре 22—24 °С.

¹ Некоторые авторы сводят этот вид в синоним *P. atrogriseum* Dierckx.

Для приготовления препарата препаратной иглой скользящим движением снимают небольшой фрагмент колонии, выросшей на чашке Петри, переносят в каплю ледяной уксусной кислоты или молочной кислоты, двумя иглами аккуратно расправляют комочек мицелия и накрывают покровным стеклом. Препарат рассматривают сначала на малом, а затем на большом увеличении микроскопа. Рекомендуемые для изготовления препарата кислоты хорошо смачивают поверхность мицелия и конидиеносцев, облегчая их рассмотрение, лучше сохраняют цепочки конидий. Использование воды в качестве монтировочной среды способствует образованию многочисленных пузырей воздуха в препарате и разрушает цепочки конидий, затрудняя микроскопирование. Аспергиллы и пенициллы формируют огромное количество конидий, которые могут помешать детальному изучению строения конидиеносцев.

В случае избыточной массы конидий в поле зрения микроскопа препарат следует промыть. На предметное стекло на границе с покровным пипеткой наносят каплю кислоты, а с другой стороны покровного стекла подводят полоску фильтровальной бумаги и протягивают жидкость, с которой удаляется избыток конидий.

Конидиеносец аспергилла цилиндрической формы, одноклеточный и на вершине булавовидно или головчато вздутый. На поверхности вздутия располагаются короткие кеглевидной формы конидиогенные клетки — фиалиды, образующие цепочку конидий. Такие головки называются однорядными. У некоторых конидиеносцев на поверхности головок располагаются два ряда клеток. Нижний ряд, находящийся непосредственно на вздутии, образован профиалидами (метулами), на которых размещается мутовка собственно конидиогенных клеток — фиалид. Такие головки называют двухрядными (рис. 115).

Головка конидиеносца аспергилла с радиально расходящимися цепочками конидий в целом напоминает струйки воды, расходящиеся из наконечника лейки, из-за чего аспергилл еще называют леичным грибом, леичником.

Конидиеносец пеницилла многоклеточный, в верхней части разветвленный в виде кисточки и потому его называют кистевиком. Конидиеносец сначала разделяется на веточки, несущие в свою очередь пучки метул с мутовками фиалид, на которых образуются цепочки конидий, как и у аспергилла (рис. 116). Кисточки пенициллов могут быть устроены более или менее сложно. В наиболее простом случае имеется только мутовка фиалид, напрямую отходящая от конидиеносца. В двухъярусной кисточке есть метулы, от каждой из которых отходит мутовка фиалид, а в более сложных конидиеносцах метулы пучками расположены на веточках конидиеносца. Для некоторых видов пеницилла характерны

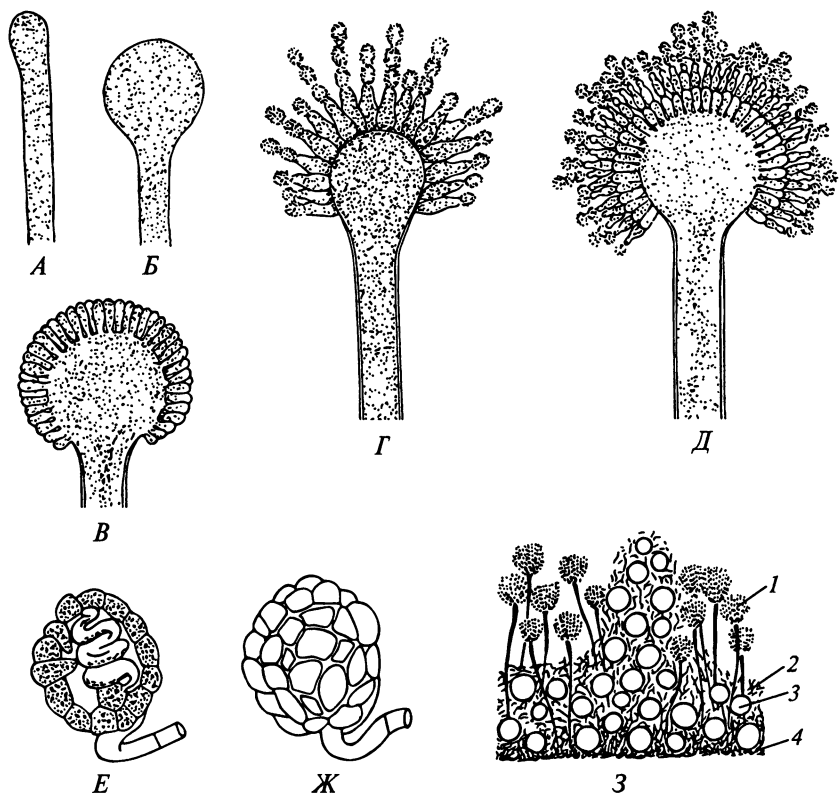


Рис. 115. *Aspergillus*:

А, Б, В — стадии развития конидиеносца; *Г, Д* — однорядная и двухрядная головки соответственно; *Е, Ж* — образование клейстотеция; *3* — схематический разрез колонии: *1* — конидиеносец; *2* — мицелий; *3* — клейстотеций; *4* — субстрат

коремии — конидиеносцы, сросшиеся боковыми стенками в столбик, от которого отходят кисточки, несущие конидии.

Для изучения клейстотециев следует использовать культуры таких видов, как *A. rugulósus*, *A. nidulans*, *A. fischeri*, *A. amstelodámi*, *P. egyptiácum*, *P. líteum* или других видов, регулярно образующих сумчатую (телеоморфную) стадию. Для получения клейстотециев культуры на чашки Петри следует сеять за 3 недели до занятий. Клейстотеции грибов, имеющих анаморфы типа аспергиллов и пенициллов, видны в колониях невооруженным глазом как округлые (диаметром около 1 мм) структуры, окрашенные у разных видов в разные цвета, например, в желтый или охряный. На занятиях лучше использовать живую культуру, но можно и фрагменты колоний на питательной среде, зафиксированные в 70—80°-м этиловом спирте.

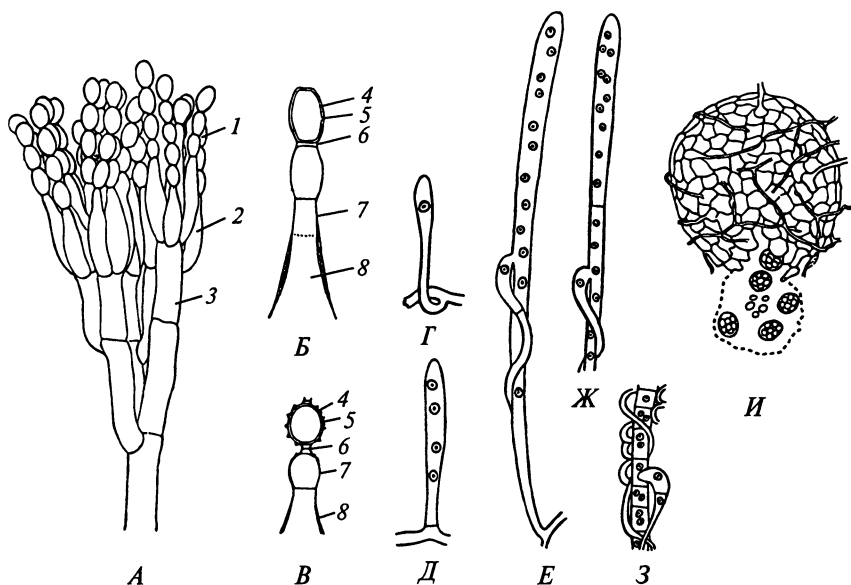


Рис. 116. *Penicillium*:

A — конидиеносец; *Б, В* — образование конидий; *Г, Д* — развитие женской копуляционной ветви; *Е* — контакт антеридия с аскогоном; *Ж* — апомиктическое развитие аскогона; *З* — формирование аскогоном аскогенных гиф; *И* — разрушающийся клейстотеций с выпадающими сумками; *1* — конидия; *2* — филиада; *3* — метула; *4* — первичная стенка конидии; *5* — вторичная стенка конидии; *6* — дизъюнктор; *7* — формирующаяся конидия; *8* — верхушка фиалиды

Участок колонии с клейстотециями снимают препаровальной иглой, помещают в каплю молочной или ледяной уксусной кислоты и рассматривают сначала при малом, а затем при большом увеличении микроскопа. При этом у клейстотециев виден перидий, представленный рыхлым ячеистым сплетением гиф мицелия. Осторожно надавив на покровное стекло кончиком препаровальной иглы, разрушают стенку клейстотеция, и тогда из него выходит масса сумок со спорами. У некоторых видов аскоспоры окрашены в светло-красно-коричневый или в бледно-фиолетовый цвет. Споры имеют шаровидную форму, по экваториальной линии которых проходит опоясывающий их желобок, окруженный двумя (иногда четырьмя) короткими кольцевидными выростами.

У некоторых видов аспергиллов и пенициллов в культуре развиваются похожие на клейстотеции, но обычно более крупные склероции — стерильные мицелиальные образования. У одних видов склероции очень твердые, как песчинки, которые невозможно раздавить под покровным стеклом, у других они мягкие и легко разрушаются. Сумки в них не формируются.

КЛАСС СОРДАРИОМИЦЕТЫ (SORDARIOMYCÉTÉS)

Эта группа объединяет грибы, плодовые тела которых — перитеции кувшиновидной, грушевидной или колбовидной формы, с более или менее выраженным оттянутым носиком и с отверстием на его вершине. Они имеют хорошо развитый перидий, состоящий из нескольких слоев угловатых коричневатых, черноватых или светлоокрашенных плотно сросшихся клеток. Внутри перитеция образуется пучок цилиндрических, цилиндрически-булавовидных или булавовидных сумок с более или менее выраженной ножкой, отходящих от слоя клеток, расположенных на дне перитеция. По мере созревания сумки вытягиваются, достигая отверстия (устыца) на вершине перитеция. В сумках в результате ферментации гликогена резко увеличивается тургорное давление, и они с силой выстреливают аскоспоры. Сумки такого типа, для которых характерно активное отбрасывание спор, называют эутуникатными. Оболочка опустевшей сумки спадается, и на ее место поднимается следующая. В перитеции содержится большое количество сумок, находящихся на разной стадии развития — от совсем молодых, еще формирующихся до созревающих и зрелых. Споровая продукция перитеция по сравнению с клейстотецием значительно больше.

Перитеции имеют обычно диаметр около 1 мм. Они образуются одиночно на мицелии или на поверхности особого мицелиального сплетения — стромы, или погружены в строму. В жизненном цикле некоторых сордариомицетов имеются также анаморфные (конидиальные) спороношения.

Сордариомицеты в основном сапротрофы. Они обитают в почве, на растительных остатках, многие на помете животных. Среди них есть также паразиты растений.

Порядок Сордариевые (Sordariáles)

Перитеции имеют типичное строение, образуются свободно на мицелии или на поверхности стромы, и тогда их перидий окрашен в темно-коричневый или черный цвет либо перитеции погружены в темноокрашенную строму.

Род сордария (*Sordária*) характеризуется одиночными перитециями с тонким пленчатым перидием бурого цвета. Виды этого рода развиваются на помете животных, навозе, в почве, на соломе и на разных растительных остатках. Гриб удобно выделять в культуру с помета травоядных животных (например, коровы). Образец помета необходимо поместить во влажную камеру. Через 8—10 дней на его поверхности появляются черные грушевидные перитеции с коротким носиком. При интенсивной споруляции на носике скапливаются споры, которые аккуратно стерильной иг-

лой переносят в чашку Петри с подкисленным сусло-агаром или в питательную среду добавляют раствор антибиотика для подавления развития бактерий. Через 2 недели инкубирования в термостате на среде развивается обширный черный мицелий, на котором образуются многочисленные плодовые тела. Для занятий можно использовать живые культуры гриба или кусочки среды с перитециями, фиксированными в 96°-м этиловом спирте.

Препаровальной иглой перитеции переносят в каплю воды на предметном стекле и рассматривают при малом увеличении общий вид перитеция, имеющего грушевидную форму, черную или темно-бурую окраску и короткий носик с устьицем на вершине (рис. 117).

Затем, осторожно нажимая на покровное стекло препаровальной иглой, перитеций раздавливают. Перидий, образованный темно-бурыми угловатыми клетками, разрывается в области расширенного брюшка и наружу выходит пучок цилиндрических сумок, которые рассматривают при большом увеличении микроскопа. Сумки содержат 8 эллипсоидных одноклеточных темно-коричневых до почти черных аскоспор, каждая из которых окружена бесцветной слизистой оберткой. В апикальной части споры видна светлая ростковая пора.

В качестве объекта можно использовать также виды рода подошпора (*Podóspora*), развивающиеся на тех же субстратах, что и сордария. Споры видов этого рода двуклеточные и не имеют об-

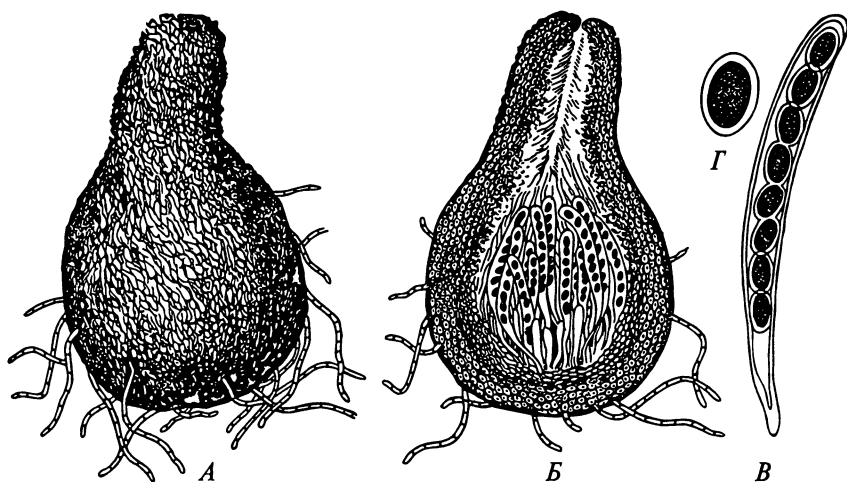


Рис. 117. *Sordaria*. Перитеции:

А — внешний вид; Б — разрез перитеция; В — сумка со спорами; Г — аскоспора, окруженная слизистой оберткой

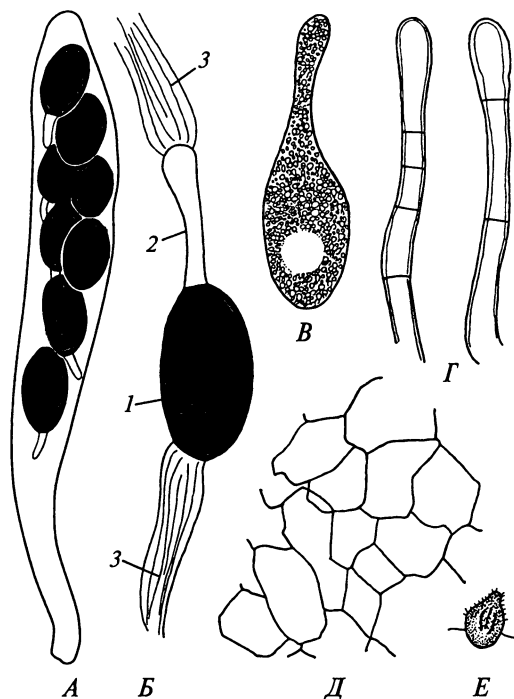


Рис. 118. *Podospora*:

A — сумка со спорами; *B* — аскоспора; *B* — незрелая спора; *Г* — перитециальные волоски; *Д* — фрагмент структуры перидия; *Е* — перитеций; *1* — фертильная клетка; *2* — клетка-ножка; *3* — слизистые придатки

щей слизистой обертки. Одна из клеток (фертильная, практически всегда двуядерная) темноокрашенная, эллипсоидальная, другая (стерильная), называемая клеткой-ножкой, цилиндрическая или короткочулавовидная, несет бичевидный слизистый придаток, часто продольно-штриховатый, иногда с дополнительными слизистыми отростками. Такой же придаток располагается на апикальном конце фертильной клетки (рис. 118).

Порядок Гипокрейные (*Hypocreales*)

Представители порядка образуют светлоокрашенные одиночные или чаще погруженные в яркоокрашенную строму перитеции, и тогда они лишены собственной стенки и имеют вид многочисленных полостей.

Несколько особняком в этом порядке стоит семейство Спорыньевые (*Clavicipitaceae*), раньше обычно выделявшееся в отдельный порядок. Сумки здесь удлинено-цилиндрические, с ните-

видными аскоспорами, располагающимися пучком и распадающимися при созревании на членики. Парафиз между сумками не образуется.

Род клавицепс (*Claviceps*). Стромы видов рода состоят из стерильной ножки и более или менее округлой головчатой фертильной части, в которую погружены перитеции. Наиболее распространенный и важный вид *C. purpurea* (Fr.) Tul. паразитирует на культурных и многих дикорастущих злаках, вызывая заболевание, известное под названием «спорынья». Наиболее часто гриб встречается на ржи, а также на пшенице. В конце лета (в августе) в колосьях пораженных растений вместо семян образуются черно-фиолетовые рожковидные склероции, выступающие из колосковых чешуек. Склероции образованы плотным сплетением бесцветного мицелия с темноокрашенным наружным слоем и остатками мумифицированной ткани пестика растения-хозяина и предназначены для перезимовки гриба (рис. 119, А). Они зимуют в почве, а весной прорастают стромы, в которых образуются перитеции. Аскоспоры спорыньи нитевидные и распространяются ветром. При попадании на рыльце пестика спора формирует ростковую трубку, проникающую в завязь. Через несколько дней на пораженных колосьях появляется конидиальная стадия

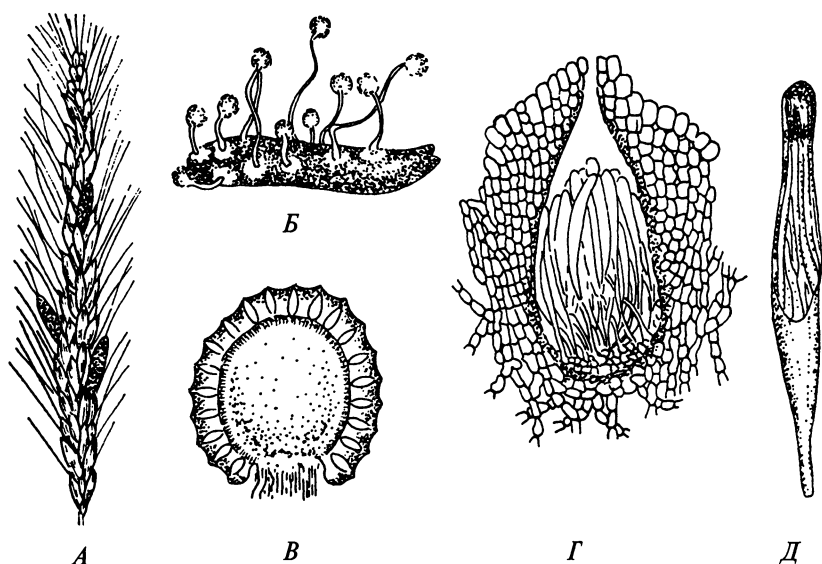


Рис. 119. *Claviceps purpurea*:

А — колос ржи со склероциями; Б — склероций со стромы; В — продольный разрез верхушки стромы с перитециями; Г — разрез отдельного перитеция в строме; Д — сумка с нитевидными спорами

гриба, относящаяся к роду *Sphacelia*. В завязи образуется плотная масса мицелия с конидиеносцами, продуцирующими массу конидий, погруженных в капли сахаристой жидкости, называемую «медвяной росой». Конидии распространяются насекомыми, а при высыхании — ветром.

Склеротии спорыньи содержат несколько групп алкалоидов. Мука, приготовленная из зерна, зараженного склеротиями, может вызвать интоксикацию и заболевание человека, известное как «эрготизм», «антонов огонь» или «злые корчи». Сейчас некоторые из этих алкалоидов применяют в хирургической практике.

Склеротии, собранные в августе, сохраняют в сухом виде. Для получения стром склеротии выдерживают на холоде в сухом песке. За 2—3 недели до занятий их помещают во влажный песок и сохраняют в тепле до прорастания их головчатыми стромами. Каждый склеротий образует от 15 до 20 красновато-оранжевых стром округлой или шаровидной формы, расположенных на длинной тонкой ножке (рис. 119, Б). Для демонстрации строения стромы используют готовые препараты, подкрашенные хлопчатобумажным синим в молочной кислоте. На продольном срезе видны обратнобулавовидные полости в плотном переплетении стерильного мицелия, располагающиеся по периферии головки. Наружу они открываются узкими отверстиями (рис. 119, В, Г). От основания перитеция отходят многочисленные длинные цилиндрические сумки с пучком из 8 длинных нитевидных аскоспор (рис. 119, Д).

Род эпихлоэ (*Epichloë*). Стромы распростерты, образуются на пораженных органах растений-хозяев, обычно на стеблях, часто окружая их в виде чехла. Сначала они светлые, потом приобретают более темную окраску, обычно оранжевую. Наиболее распространенный представитель этого рода *E. typhina* (Pers.) Wint. вызывает чехловидную болезнь на стеблях ежи сборной (*Dactylis glomerata* L.) и других дикорастущих злаков. В начале июля на верхнем междоузлии стебля появляется белый мицелиальный чехол, охватывающий стебель с вышележащим листовым влагалищем, что и дало название этому заболеванию. Затем строма при-

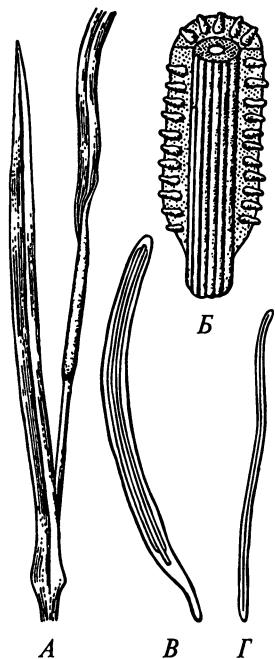


Рис. 120. *Epichloe typhina*:

А — внешний вид злака, пораженного «чехловидной болезнью»; Б — разрез стромы с перитециями; В — сумка с аскоспорами; Г — нитевидная аскоспора

обретает желто-оранжевую окраску и на ее поверхности проявляются более темные точки, представляющие собой несколько выступающие над уровнем поверхности устьяца перитециев.

Для занятий гербаризируют пораженные растения ежи сборной. Участки стеблей можно хранить также в 90°-м этиловом спирте. Размоченный в воде фрагмент гербарного образца или фиксированного материала помещают между кусочками пенопласта или сердцевины бузины и лезвием безопасной бритвы делают по возможности более тонкие поперечные срезы.

На препаратах виден слой стромы, образованной переплетением гиф желтоватого мицелия, в который погружены многочисленные обратнобулавовидные перитеции, располагающиеся по периферии стромы. Со дна перитеция поднимается пучок длинных цилиндрических сумок, содержащих 8 нитевидных бесцветных аскоспор. Мицелий гриба виден также в пространстве между листьями и стеблем растения (рис. 120).

КЛАСС ДОТИДЕОМИЦЕТЫ (DOTHIDEOMYCÉTÉS)

В отличие от рассмотренных ранее аскомицетов у представителей этого класса сумки образуются не в настоящих плодовых телах, а в аскостромах (псевдотециях), внешне чаще похожих на перитеции, но иногда напоминающих клейстотеции или апотеции. Они развиваются по асколокулярному типу, т. е. за счет раздвигания мицелиального сплетения в имевшихся ранее стромах образующимися сумками или частичного лизиса мицелия стромы. Остающиеся при этом вертикальные гифы называют псевдопарафизами. Таким образом, сумки формируются в полостях — локулах. Кроме того, стенка сумок у дотидеомицетов битуникатная, т. е. состоит из двух слоев: жесткого наружного и эластичного внутреннего. При освобождении аскоспор внешний слой разрывается, внутренний некоторое время растягивается, а затем тоже разрывается. Большинство видов этой группы грибов образует аскоспоры с перегородками.

Порядок Плеоспоровые (Pleosporáles)

Представители порядка Плеоспоровые имеют аскострома с одной полостью, которые внешне напоминают перитеции. В локулах сумки формируется пучок либо горизонтальный слой. У некоторых видов в локулах развивается по одной сумке. В жизненном цикле многих видов чередуются конидиальная и сумчатая стадии, т. е. наблюдается плеоморфизм. На живых растениях паразитирует конидиальная стадия, а плодовые тела формируются весной на отмерших тканях.

Род вентурия (*Venturia*). Виды рода имеют темные перитециевидные аскостромы и двуклеточные аскоспоры, причем одна из клеток заметно больше другой. Конидиальные стадии паразитируют на деревьях семечковых и косточковых пород, вызывая заболевание, известное под названием парши. Конидиальная стадия *Spilbcea pomi* Fr. сумчатого гриба *Venturia inaequalis* (Ске.) Wint. in Sacc. вызывает паршу яблони, а *V. pirina* Aderh. с конидиальной стадией *Fusicladium pirinum* (Lib.) Fckl. — возбудитель парши груши.

Конидиальная стадия этих грибов развивается летом и осенью на листьях и плодах яблони и груши (на груше может поражать и ветви). На пораженных органах образуются бархатистые темно-оливковые пятна с короткими конидиеносцами, несущими конидии, которые распространяют заболевание, заражая новые растения (рис. 121). У яблони спороношение чаще образуется на верхней, а у груши на нижней стороне листа. Для хранения пораженные листья и ветви гербаризируют или сохраняют в фиксированном виде в 96°-м этиловом спирте.

Кончиком препаровальной иглы, смоченной в воде, снимают налет с поражения, переносят в каплю воды на предметное стекло, накрывают покровным и рассматривают при малом, а затем при большом увеличении микроскопа. В поле зрения видны короткие цилиндрические буроватые или оливковые коленчато изогнутые конидиеносцы. На их вершине образуются обратнобулавовидные или грушевидные конидии.

Весной в инфекционных пятнах на опавших, перезимовавших пораженных листьях развивается сумчатая стадия. Псевдотеции видны под биноклем в виде мелких черных точек величиной с булавочную головку. На поперечных срезах листьев с псевдотециями видны пучки щетинок около устьиц плодового тела, внутри кото-

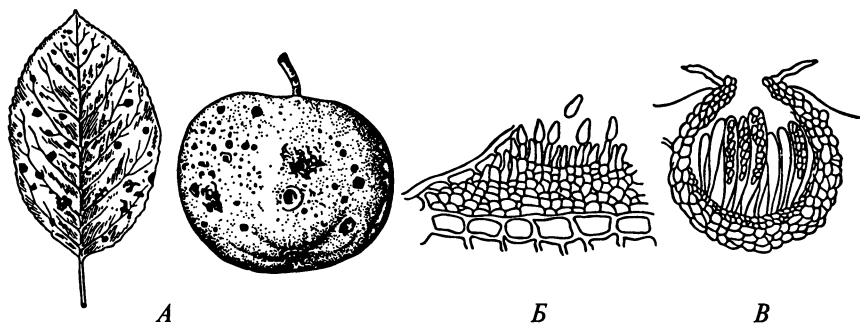


Рис. 121. *Venturia inaequalis*:

А — пораженный лист и плод яблони; Б — конидиальное спороношение гриба; В — псевдотеций с сумками и аскоспорами

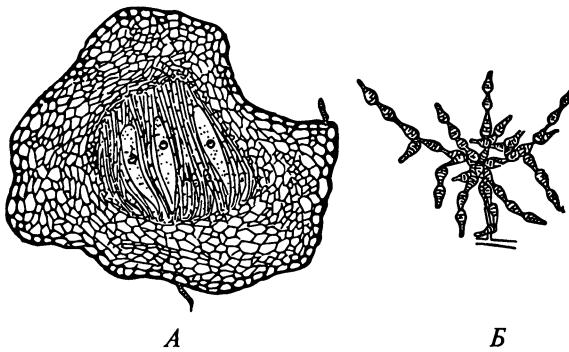


Рис. 122. *Pleospora herbarum*:

А — разрез псевдотеция с сумками и спорами; Б — конидиальное спороношение, относящееся к формальному роду *Alternaria*

рого расположены булавовидные сумки с 8 двуклеточными аскоспорами.

Род плеоспора (*Pleospora*). Виды этого рода, как и предыдущего, имеют одиночные темные псевдотеции, но аскоспоры муральные, т.е. разделены поперечными и продольными перегородками на много клеток. В конце лета на старых листьях злаков, часто на пырее ползучем (*Elytrigia repens* (L.) Nevski), появляются многочисленные рассеянные псевдотеции. Они имеют вид черных овальных выступающих мелких пятен, окруженных хлоротической зоной. Листья собирают и гербаризируют. Пораженные листья складывают стопкой, располагая пятна один на другом для одновременного получения нескольких срезов, закладывают в пенопласт или бузину и режут половинкой лезвия безопасной бритвы. На срезах видны расположенные под эпидермисом листа псевдотеции, содержащие многочисленные булавовидные сумки с 8 коричневатыми аскоспорами с 7 поперечными и несколькими продольными септами (рис. 122). Гриб имеет конидиальную стадию — *Alternaria*.

Род спорормиелла (*Sporormiella*). Псевдотеции почти шаровидные с оттянутым коротким носиком. Перидий образован темно-бурыми многоугольными клетками. У копротрофных видов этого рода хорошо видна двухслойная стенка сумок. Для получения плодовых тел во влажной камере инкубируют образцы помета коровы, козы или овцы. Через 7—9 дней при просмотре под биноклем видны многочисленные погруженные в субстрат черные плодовые тела с выступающими носиками. Кончиком препаровальной иглы аккуратно извлекают плодовое тело, помещают в каплю воды на предметное стекло, накрывают покровным и рассматривают при малом, затем при большом увеличении микроскопа. После осторожного раздавливания псевдотеция наружу вы-

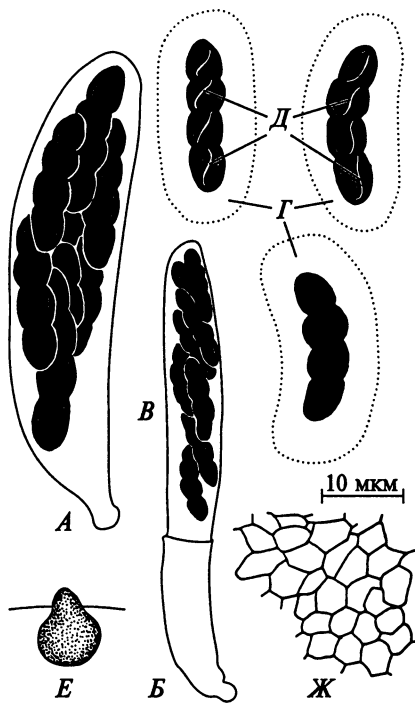


Рис. 123. *Sporormiella*:

A — сумка; *Б* — эндоаск; *В* — экзоаск; *Г* — споры; *Д* — ростковые щели;
Е — псевдотений; *Ж* — фрагмент структуры перидия

ходит пучок цилиндрически-булавовидных сумок с 8 четырехклеточными почти черными аскоспорами. В местах расположения поперечных септ видны перетяжки, а в стенке клеток — диагональные, обычно S-образно изогнутые в виде щелей ростковые поры. Некоторые сумки уже в препарате выстреливают споры, при этом у них сначала разрывается экзоаск и быстро вытягивается внутренний слой стенки — эндоаск (рис. 123). Сухие образцы помета травоядных животных для занятий можно хранить в сухом состоянии в течение десятков лет.

ДИСКОМИЦЕТЫ

Два последующие класса — Пезизомицеты (*Pezizomycetes*) и Леоциомицеты (*Leotiomycetes*) — широко известны под общим названием «дискомицеты». Они характеризуются тем, что их плодовые тела — апотеции, реже производные апотециев — вторично замкнутые плодовые тела.

КЛАСС ПЕЗИЗОМИЦЕТЫ (PEZIZOMYCÉTES)

Морфология апотециев у представителей класса достаточно разнообразна. Типичные апотеции имеют дисковидную, блюдцевидную, чашевидную или бокаловидную форму. Они могут быть сидячими или обладать более или менее длинной ножкой. У некоторых родов апотеции могут быть булавовидными, шпательевидными, лопастевидными, в виде шляпки на ножке, а также сильно складчатыми — мозговидной формы. Вся верхняя поверхность плодового тела покрыта слоем одновременно созревающих и активно отбрасывающих споры сумок, чередующихся с парафизами — гимением. Сумки оперкулятные, т. е. вскрывающиеся на вершине крышечкой (оперкулюм). Конидиальные (анаморфные) стадии редки.

Подавляющее число пезизомицетов развивается сапротрофно.

Порядок Пезизовые (Pezizáles)

Все виды порядка развиваются сапротрофно на почве, помете животных, кострищах, пожарищах и на гнилой древесине. Порядок включает несколько семейств.

Род пезиза (*Peziza*). Апотеции мясистой консистенции имеют форму от блюдцевидной до чашевидной. Обычно они сидячие или с короткой ножкой коричнево-желтоватой, коричневой или фиолетово-коричневатой окраски. Собранные плодовые тела лучше высушить и затем хранить в виде гербарных образцов. Фиксированный в спирте материал для приготовления препаратов неудобен.

Из фрагмента апотеция под бинокляром половинкой лезвия безопасной бритвы нарезают тонкие стружки и переносят их в каплю 5—10%-го КОН, в котором срезы лучше регидратируются и его элементы быстрее восстанавливают исходную форму. При малом увеличении микроскопа хорошо видна общая структура апотеция: плодуший гимениальный слой, подстилающий его субгимениальный слой, стерильные покровные слои — медуллярный и эктальный эксципул.

Гимений образован палисадным слоем сумок, находящихся на разных стадиях формирования и созревания, а также парафизами. Субгимениальный слой состоит из плотного сплетения гиф, в котором находятся аскогенные клетки, формирующие сумки. Медуллярный слой образован псевдопаренхиматическим сплетением тонких стерильных гиф, которые видны на срезе в виде мелких, плотно прилегающих друг к другу овальных или круглых бесцветных клеток. Эктальный эксципул у видов этого рода обычно образован псевдопаренхиматическим слоем достаточно крупных изодиаметрических клеток, внешний слой которых часто окрашен в коричневатый или коричнево-лиловатый цвет. Сумки опер-

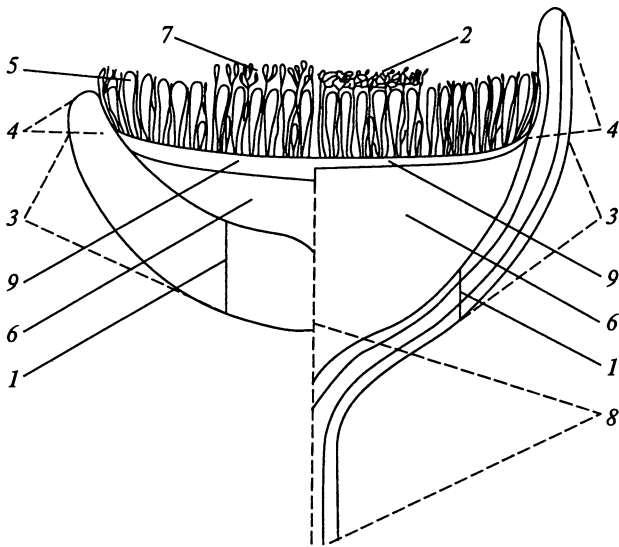


Рис. 124. Схематическое строение на вертикальном разрезе сидячего апотеция, без ножки (слева) и с ножкой (справа):

1 — эктальный эксципул однослойный и толстый (слева) и более тонкий, трехслойный (справа); 2 — эпителий из сросшихся, разветвленных верхушек парафиз; 3 — боковая стенка апотеция; 4 — край апотеция, выступающий над гимением (справа); 5 — гимений из сумок и парафиз; 6 — медуллярный эксципул (сердцевина); 7 — псевдоэпителий из только переплетенных верхушек парафиз, погруженных в аморфный матрикс; 8 — ножка; 9 — субгимениальный слой

кулятные, имеют цилиндрически-булавовидную форму с закругленной вершиной (апексом), и содержат 8 эллипсоидных гиалиновых (бесцветных) аскоспор. В препаратах, приготовленных из гербарных образцов, в спорах часто можно видеть круглые, сильно преломляющие свет газовые пузырьки — так называемые пузырьки де Бари. При добавлении в препарат раствора йода верхушки сумок синеют, проявляя амилоидную реакцию. Парафизы цилиндрической формы, булавовидно вздутые на вершине, часто с включениями мелких капель масла, септированные, простые или разветвленные (рис. 124).

На практических занятиях можно использовать апотеции разных наиболее распространенных видов. Это могут быть *P. micrópus* Pers. на гнилой древесине лиственных деревьев, *P. vesiculósa* Bull. на удобренной почве и компосте, *P. bádia* Pers. на глинисто-песчаной почве лесных дорожек, *P. violácea* Pers. или *P. praetervísa* Bres. на кострищах.

Род skutellinia (*Scutellinia*). Апотеции блюдцевидные, сидячие, диаметром около 0,6 см, иногда до 1,0 см, со щетинками по краю. У *S. scutelláta* (Fr.) Lambotte гимений ярко-красный, пло-

ский. Наружная поверхность покрыта короткими заостренными коричневыми, септированными щетинками с толстыми боковыми стенками и тонкими поперечными септами. Щетинки, расположенные по краю апотеция, более длинные, достигающие 1,0 мм (рис. 125). Сумки цилиндрические, длинные, аскоспоры эллипсоидальные, бесцветные, орнаментированные мелкими частыми бородавочками. Для лучшего выявления орнаментации спор препарат следует подкрасить хлопчатобумажным синим в молочной кислоте. Парафизы вверху булавовидно расширенные, зеленеющие в растворе йода.

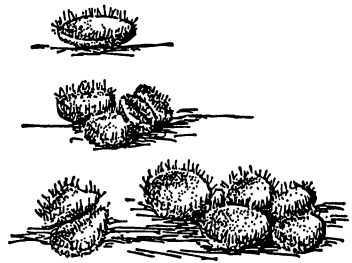


Рис. 125. Апотеции *Scutellinia scutellata*

Этот обычный часто встречающийся вид развивается на гнилой древесине лиственных деревьев с июня по сентябрь. Образцы собирают вместе с фрагментом древесины и высушивают. Срезы готовят половинкой лезвия безопасной бритвы под биноклем непосредственно с сухого образца.

Виды пезизовых с четкой дифференциацией на шляпку и ножку известны как «сморчковые грибы». Раньше их трактовали как семейство Гельвелловые, но в настоящее время рассматривают как семейства — *Helvellaceae* и *Morchellaceae*.

Род гельвелла, или лопастик (*Helvella*). Плодовые тела с двухлопастной (седловидной) или трехлопастной шляпкой, со свободным краем. У *H. acetabulum* (L. : Fr.) Quel. плодовые тела достигают высоты 1,5—7 см (при созревании с чашевидным апотецием до широко распростертого), диаметром от 6 до 10 см. Внешняя поверхность опушенная, бархатистая, серовато-коричневая, с беловатыми разветвленными ребрами. Ножка плодового тела беловатая, короткая, толстая, ребристая, с ребрами, переходящими на наружную сторону апотеция. Окраска гимения варьирует от светло-коричневой до темно-коричневой (рис. 126, А, Б, В).

Плодовые тела *H. crispa* Scop. : Fr. высотой до 10 см, с седловидной фертильной шапочкой из двух долей, волнисто изогнутых по краям, белые до кремовых. Ножка цилиндрическая, прямая, полая внутри, снаружи с крупными ребрами, белая до кремовой. Сумки цилиндрические, длинные, с 8 широкоэллипсоидальными бесцветными спорами, содержащими одну крупную центральную круглую каплю масла. Парафизы цилиндрические, расширенные вверху. Встречается в лесах на гнилой и обгоревшей древесине в августе — сентябре.

H. lacunosa Afzel.: Fr. Плодовые тела высотой до 10 см, с фертильной частью седловидной формы с 2—3 лопастями, отступа-

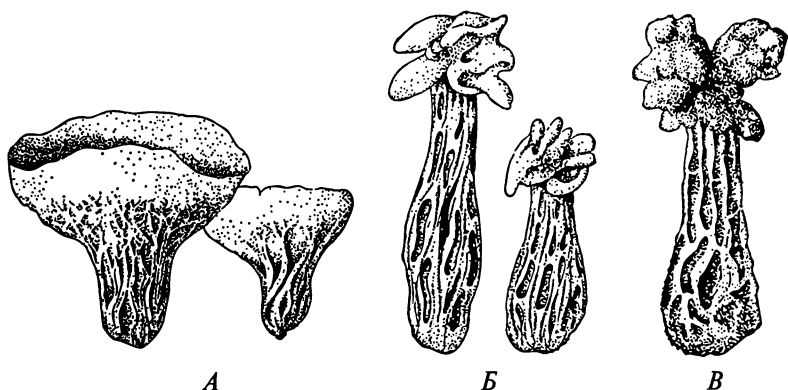


Рис. 126. Апотеции *Helvella acetabulum* (А), *H. crispa* (Б), *H. lacunosa* (В).
Внешний вид

ющими от ножки и затем резко прижатыми к ней. Поверхность гимения темно-серая до почти черной, снизу светло-серая с выступающими венами. Ножка цилиндрическая, с высокими продольными ребрами, светло-серая, полая или с камерами и с отверстиями между ребрами. Встречается в конце августа — сентябре на гниющей древесине, часто погребенной в почву.

Род сморчок (*Morchella*). Апотеции мясистые, высотой до 14 см. Шляпка правильных очертаний, яйцевидная или коническая, с многочисленными углублениями на поверхности, разделенными четкими ребрами. Цвет шляпки варьирует от грязно-серовато-белого до темно-коричневого в зависимости от вида и возраста плодового тела. Гимениальный слой выстилает только поверхность ячеек, тогда как ребра стерильные. Сумки цилиндрические, вверху закругленные, неамилоидные, с 8 гиалиновыми эллипсоидальными гладкими аскоспорами. Край ячеистой фертильной полости внутри части апотеция срастается с цилиндрической беловатой или кремовой также полый ножкой.

У сморчка конического (*M. conica* Pers. : Fr.) апотеции крупные, высотой до 10—15 см, диаметром 3—5 см, конические, вверху притупленно-заостренные, покрытые ячейками, образованными выступающими вертикальными и горизонтальными ребрами, оливково-коричневые с более светлыми ребрами (рис. 127).

Род сморчковая шапочка (*Vérpa*) с наиболее распространенным видом *V. bohémica* (Krombh.) J. Schroet. Ножка длинная, толстая, белая, несколько уплощенная. Шляпка коричневато-оливковая, колокольчатая, продольно складчатая со свободным, не приросшим к ножке краем и соединена с ножкой только в ее верхней части. Вся поверхность шляпки покрыта гимением. Ножка цилиндрическая, кремовая с легким муаровым рисунком. Сумки цилиндрические с двумя крупными цилиндрическими аскоспорами (рис. 128).

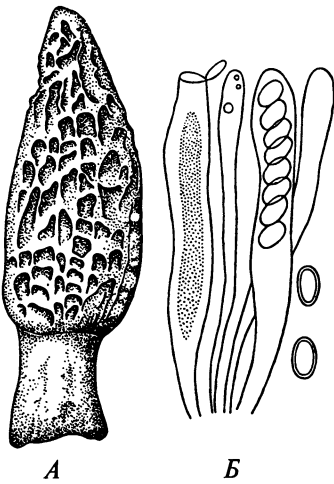


Рис. 127. Плодовое тело *Morchella conica*:

А — внешний вид апотеция; Б — сумки со спорами и парафизы

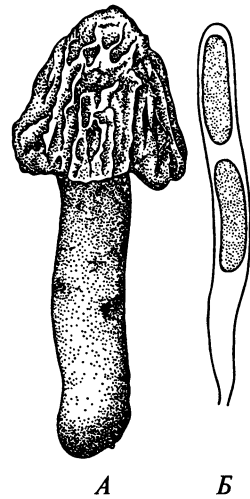


Рис. 128. Апотеций *Verpa bohemica*:

А — внешний вид; Б — сумка с двумя аскоспорами

Род строчок (*Gyromitra*). Апотеции крупные, неправильной формы, с беспорядочной складчатостью. Окраска их бурая, реже светло-бурая. У некоторых видов апотеции не имеют ножек.

Строчок гигантский (*G. gigas* (Krombh.) Ske.). Плодовые тела диаметром 12—18 см. Фертильная часть полушаровидная, неправильно шаровидная, мозговидно складчатая глинисто-коричневой, желтовато-коричневой окраски, полностью покрытая гимением. Ножка короткая, широкая, внутри полая или с камерами, с бархатисто-мучнистой поверхностью, беловатая, в основании часто обрастающая листья и хвою подстилки. Сумки цилиндрические с 8 эллипсоидальными гладкими спорами с двумя полярными каплями масла. Парафизы цилиндрические, вверху расширенные (рис. 129). Плодовые тела развиваются в конце апреля — мае. Известны случаи отравления этим грибом, хотя считается, что он съедобен после специальной термической обработки.

Строчок осенний (*G. infula* (Schaeff. : Fr.) Quél.). Плодовые тела высотой до 12—15 см с крупной седловидной треугольно-конической темно-коричневой или красновато-коричневой шляпкой. Ножка длиной около 10 см, почти цилиндрическая, полая, снаружи мучнистая, кремовая до слегка красноватой окраски (рис. 130). Сумки длинные, цилиндрические с 8 гладкими эллипсоидальными спорами с двумя каплями масла. Осенний вид, развивающийся с конца августа по сентябрь на гнилой древесине. Гриб считается съедобным после термической обработки.

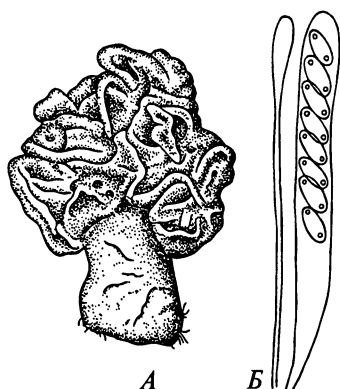


Рис. 129. Плодовое тело *Gyromitra esculenta*:

А — внешний вид апотеция; Б — сумка с аскоспорами и парафиза

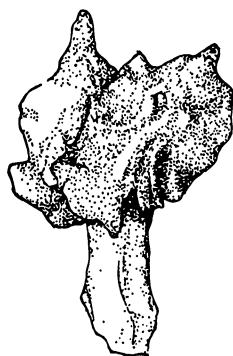


Рис. 130. Внешний вид плодового тела *Gyromitra infula*

Строчок обыкновенный (*G. esculenta* (Pers. : Fr.) Fr.). Плодовые тела внешне похожи на *G. infula*, развиваются рано весной в тех же местах и одновременно с *G. esculenta*. Этот вид характеризуется эллипсоидальными аскоспорами с полярными апикулами. Гриб считается ядовитым, так как кроме гелвелловой кислоты содержит токсин гиромитрин, не разрушающийся после кипячения.

Особняком стоит **семейство Трюфелевые** (Tuberaceae), ранее выделявшееся в самостоятельный порядок.

Грибы этого семейства образуют замкнутые подземные (гипогейные) плодовые тела клубневидной, округлой или овальной формы, размером от 1 до 10 см, иногда более крупные. Трюфелевые филогенетически происходят от типичных пезизовых грибов. На ранней стадии образования их плодовые тела закладываются как открытые апотеции, но вторично закрываются вследствие развития под землей. При закрывании апотеция его гимений образует складки. На срезе плодового тела виден мраморный рисунок из темных и светлых извилистых полос, которые называют наружными и внутренними венами. Мешковидные сумки с 8 шаровидными или широкоэллипсоидальными орнаментированными (шиповатыми или сетчатыми) спорами образуются в гимениальном слое или гнездообразно. В их основании располагаются парафизы. Освобождение аскоспор пассивное, происходит после разрушения плодового тела или после поедания их животными. Все виды — обязательные микоризообразователи с лиственными или хвойными деревьями.

Наиболее известный в мире трюфельный гриб — **черный французский трюфель** (*Tuber melanosporum* Vittad.), обитающий во Фран-

ции, в частности в районе г. Перигор (правильнее Перигё), откуда его другое название — перигорский трюфель. Он образует микоризу с дубами, буком, грабом и орешником и имеет высокую гастрономическую ценность. Сейчас во Франции с помощью искусственной микоризации саженцев дуба создаются промышленные плантации черного трюфеля. Плодовые тела традиционно собирали с помощью животных — свиней и собак, обладающих тонким обонянием и улавливающих выделяемые зрелыми плодовыми телами летучие ароматические вещества.

Для занятий можно использовать один из наиболее распространенных видов трюфелей, встречающихся в умеренной климатической зоне.

Белый трюфель (*Choiromyces venosus* (Fr.) Th. Fr. = *C. meandriiformis* Vittad.). Плодовые тела беловатые или желтоватые, неправильно-округлой формы с волокнистым перидием. Мякоть плодового тела вначале белая, при созревании желтовато-буроватая. На срезе мякоти хорошо видны извилистые светлые и темные полосы, образуемые внутренними и наружными венами (рис. 131).

Препарат готовят лезвием безопасной бритвы с кусочка плодового тела. На срезе виден гимений с мешковидно-булавовидными сумками, в которых находятся 8 широкоэллипсоидных шиповатых желтоватых аскоспор.

Гриб съедобный и образует микоризу с березой, осиной, орешником, встречается также в глинистой почве около лугов, сельскохозяйственных полей и газонов.

Летний трюфель (*Tuber aestivum* Vittad.). Плодовые тела диаметром 2—7 см, перидий плодового тела черный с многочисленными многогранными пирамидальными бородавками. Глеба коричневая с густой сетью белых вен. Сумки короткоэллипсоидаль-

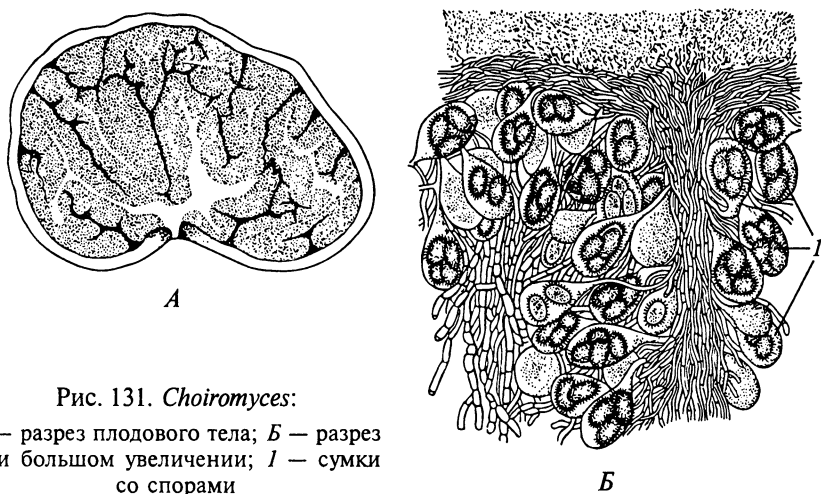


Рис. 131. *Choiromyces*:

А — разрез плодового тела; Б — разрез при большом увеличении; 1 — сумки со спорами

ные до почти шаровидных, с 1—4 широкоэллипсоидными аско-спорами, орнаментированными крупными многоугольными ячейками. Образует микоризу с дубами.

В лесах России широко распространен еще один вид — *Hydnótria tulásnei* Berk. et Br., образующий микоризу с корнями ели. Плодовые тела имеют неправильно-округлую форму, желтовато-коричневатой окраски, с гладким перидием, развиваются в почве на глубине 2—5 см. Сумки с 8 шаровидными шиповатыми аскоспорами.

Для демонстрации внутренних и внешних вен собранные плодовые тела трюфелей следует разрезать на куски и высушить. Часть фрагментов высушенных плодовых тел используют в целях приготовления срезов для микроскопических препаратов непосредственно на занятии. Можно использовать готовые препараты гимения.

КЛАСС ЛЕОЦИОМИЦЕТЫ (LEOTIOMYCÉTES)

У представителей этого класса, как и у предыдущего, плодовые тела — апотеции, иногда очень похожего облика, но чаще они мелкие, кожистые или восковидные. Развиваются поодиночке или на стромах. Сумки иноперкулятные (т. е. вскрываются продольной трещиной). У некоторых видов преобладают конидиальные спороношения или телеоморфа практически отсутствует.

Порядок Ритисмовые (*Rhytismatáles*)

У ритисмовых грибов плодовые тела — апотеции, образующиеся в стромах. Они созревают после зимовки и до момента созревания и распространения аскоспор прикрыты перидием. Зрелые апотеции вскрываются трещиной в прикрывающем их перидии. Апотеции имеют удлиненную неравномерно изогнутую форму и развиваются под эпидермисом листьев, хвои или коры веток.

Род ритисма (*Rhytisma*). Большинство видов образует много апотециев в одной строме.

Апотеции *R. acerinum* (Pers.: Fr.) Fr. развиваются на листьях клена, платана. В августе—сентябре на листьях клена появляются желтоватые хлоротические пятна округлой формы с закладывающимися на них черными стромами. На этих стромах сначала развивается конидиальная стадия, относящаяся к дейтеромицетному роду *Melásmia*. Осенью листья опадают, а в течение зимы и ранней весной в стромах формируются апотеции, созревающие в мае. Строммы выглядят как черные блестящие слегка выпуклые плоские пятна с неровной поверхностью около 1,5 см в диаметре и содержат многочисленные удлиненные извилистые апотеции. После вскрытия продольной щелью обнажается поверхность серого гимения.

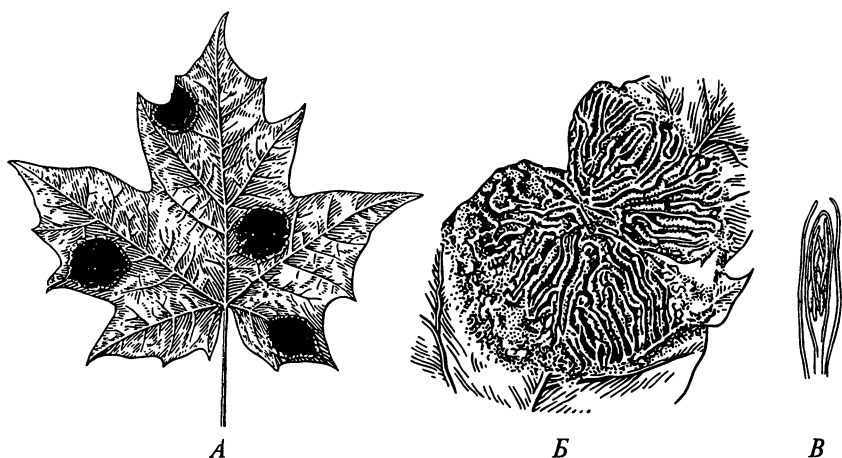


Рис. 132. *Rhytisma acerinum*:

A — пораженный лист клена с конидиальной стадией *Melasmia*; *B* — апотеции в строме; *B'* — сумка с аскоспорами и парафизы

Сумки булавовидные с пучком из 8 нитевидных, слегка утолщенных наверху бесцветных аскоспор (рис. 132).

Собранные в мае опавшие листья со зрелыми апотециями необходимо высушить в гербарной сетке. Для приготовления препарата фрагменты листьев со строматическими пятнами размачивают и затем режут в пенопласте или в сердцевине бузины. Взамен *R. acerinum* можно использовать другой вид — *R. salicinum* (Pers. : Fr.) Fr., развивающийся на листьях ивы (например, *Salix aurita*, часто встречающейся на болотах).

Порядок Леоциевые (*Leotiáles*), или Гелоциевые (*Helotiáles*)

Большинство леоциевых грибов в сумчатой стадии развиваются сапротрофно на отмерших травянистых или древесных растительных остатках. Некоторые из них в жизненном цикле имеют конидиальные стадии, часто паразитирующие на растениях или плодах. У немногих видов способна паразитировать телеоморфная (сумчатая) стадия. Сумки у многих леоциевых грибов амилоидные, т.е. в апексе имеется пора, закрытая пробочкой, которая под действием йода окрашивается в синий или голубой цвет.

В жизненном цикле представителей семейства Склеротиниевые (*Sclerotiniáceae*) характерен склероций — настоящий (сложенный только гифами гриба) или ложный (в образование которого вовлекаются видоизмененные ткани растения-хозяина).

Многие склеротиниевые грибы, так же как и ритисмовые, имеют в жизненном цикле конидиальную стадию, паразитиру-

ющую на разных растениях, а затем на растительных остатках образуются склероции, весной прорастающие апотециями. Они формируют блюдцевидные, чашевидные, бокаловидные или воронковидные плодовые тела с длинной ножкой. У видов некоторых родов они возникают на склеротизированных участках тканей растений. Типичный представитель семейства — *Sclerotinia sclerotiorum* (Lib.) De Vary. Гриб часто вызывает заболевание овощей и корнеплодов, известное под названием «белой гнили». На пораженных частях моркови, сельдерея, томата, капусты вначале развивается белый пушистый мицелий, из которого на поверхности инфицированной ткани растения образуются твердые склероции клубневидной или округлой формы размером 2—4 мм (рис. 133, 134). Снаружи склероции покрыты черным коровым слоем, а внутри содержат белую или бледно-сероватую сердцевину. Весной они прорастают одним или несколькими апотециями разной формы (обычно воронковидной) бледно-коричневой или бежевой окраски, сидящими на длинной тонкой ножке. Цилиндрические сумки с синеющей (амилоидной) порой содержат 8 мелких бесцветных эллипсоидальных аскоспор, заражающих вегетирующие растения. Гриб не имеет конидиального спороношения, и жизненный цикл включает чередование мицелиальной, склероциальной и сумчатой стадий. Хорошо размножается фрагментами мицелия.



Рис. 133. *Sclerotinia tuberosa*.
Склероций с апотециями

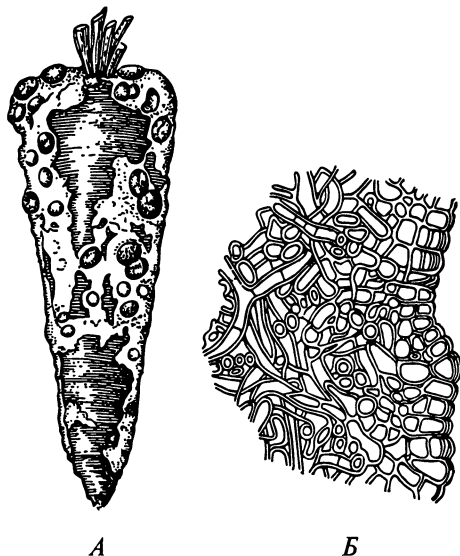


Рис. 134. *Sclerotinia sclerotiorum*:
А — корнеплод моркови, пораженный «белой гнилью»; Б — разрез склероция

S. sclerotiorum можно обнаружить на овощах при неблагоприятном режиме их хранения. Пушистый мицелий, развивающийся на них, легко выделяется в чистую культуру на сусло-агаре. Склероции сохраняют в 96°-м этиловом спирте. Для получения свежих склероциев вымытую морковь инокулируют мицелием гриба и инкубируют во влажной камере. Через несколько дней поверхность корнеплода покрывается белым пушистым мицелием, среди которого образуются многочисленные округлые черные склероции, которые и используют для изучения.

На занятиях рассматривают корнеплод моркови с образовавшимися склероциями. Со склероция делают тонкий срез лезвием безопасной бритвы и рассматривают при малом увеличении в капле воды. Срезы можно заключить в монтировочную среду для изготовления постоянных препаратов. Хорошо видны внешняя кора в виде темной тонкой полоски, образованная из нескольких меланизированных слоев псевдопаренхиматического сплетения гиф мицелия, а также сердцевина, состоящая из плотного переплетения бесцветных гиф мицелия, разрезанных вдоль и поперек и видимых как скопление удлинённых и округлых мелких бесцветных клеток.

Рано весной, в начале мая, в березняках развивается еще один склеротиниевый гриб — *Cibória bétulae* (Wor.) W. L. White. Он образует апотеции палево-орехового цвета диаметром 3—4 мм, которые расположены на длинной тонкой ножке, отходящей от строматизированных семян в опавших женских сережках березы. В отличие от видов рода *Sclerotinia*, у которых склероции состоят только из мицелия, виды *Cibória* образуют строму, состоящую из тканей растения, проросших гифами гриба.

Сережки с апотециями аккуратно извлекают из подстилки и сохраняют в виде гербарного материала. Их рассматривают под биноклем, обращая внимание на почерневшие строматизированные семена.

КЛАСС ЭРИЗИФОМИЦЕТЫ (ERYSIPHOMYCÉTES)

Класс Эризифомицеты представлен только одним порядком — **Эризифовые**, или **Мучнисторосяные** (*Erysipháles*), на который распространяется вся его характеристика.

Это облигатные паразиты многих растений преимущественно двудольных. На верхней поверхности пораженных органов растений (листьях, плодах, молодых побегах) развивается беловатый, беловато-сероватый, позднее буреющий паутинистый мицелий. В местах контакта мицелия с эпидермисом отдельные его клетки расширяются, формируя присоски (апрессории), от которых отрастают короткие гифы, проникающие в клетки растения и обра-

зующие гаустории. На поверхностном мицелии появляются короткие приподнимающиеся булавовидные конидиеносцы, отчленивающие цепочки многочисленных конидий, распространяющихся потоками воздуха. Часть конидий оседает на поверхностном мицелии, придавая мучнистый вид пораженным органам растения. Эта особенность отражена в названии заболевания «мучнистая роса», а вызывающие ее грибы именуют мучнисторосянными, или мучнеросыми. Строение конидиеносцев и цепочек конидий практически у всех мучнисторосяных грибов одинаково. Позднее на мицелии появляются мелкие, сначала желтые, затем становящиеся темно-коричневыми или черными плодовое тела — вторично замкнутые перитеции (внешне напоминающие клейстотеции) с одной или несколькими сумками, отходящими от дна плодового тела и содержащими несколько аскоспор. Таким образом, в жизненном цикле этих грибов имеются две стадии — конидиальная (бесполоя, или анаморфная) и половая (сумчатая, или телеоморфная). Согласно правилам таксономии и систематики, анаморфная стадия классифицируется в отделе *Deuteromycota*.

В природе мучнисторосяные грибы можно обнаружить на разных растениях в период с конца мая до октября. На тех же растениях с конца июня развиваются замкнутые перитеции. Собранные пораженные листья растений прекрасно сохраняются в сухом виде в гербарии.

Ознакомиться с конидиальной стадией мучнисторосяных грибов можно на примере любого из представителей рода *Erysiphe*. Препаровальной иглой или кончиком скальпеля снимают фрагмент мицелия и помещают его в каплю воды на предметное стекло, накрывая покровным. Препарат рассматривают сначала при малом, а затем при большом увеличении микроскопа. Видны короткие, несколько расширенные вверху бесцветные одноклеточные конидиеносцы, на вершине которых расположена цепочка цилиндрических овальных или бочонковидных бесцветных одноклеточных конидий, развивающихся базипетально. Наиболее зрелые конидии находятся на вершине цепочки, а молодые — в основании (рис. 135). Эта стадия относится к роду *Oidium* (*Deuteromycota*). В препаратах, приготовленных с гербарного материала, цепочки конидий часто распадаются. При наличии свежего материала лист осторожно перегибают в месте поражения, не касаясь его пальцами, и при малом увеличении рассматривают место перегиба. В этом случае хорошо видны конидиеносцы и длинные цепочки конидий.

Мучнисторосяные грибы подразделяют на роды на основании строения плодовых тел. Для изучения плодовых тел — перитециев можно использовать следующие виды этих грибов.

Род эризифе (*Erysiphe*). Перитеции шаровидные, с перидием, образованным плотно сросшимися многоугольными коричневыми

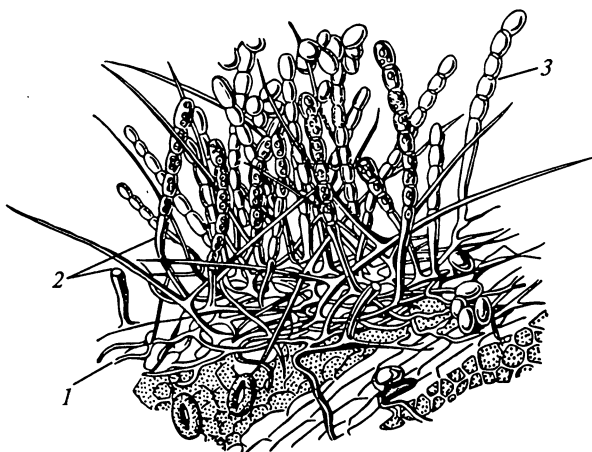


Рис. 135. Конидиальное спороношение мучнисторосяных грибов (формальный род *Oidium*):

1 — поверхностный мицелий; 2 — конидиеносец; 3 — цепочка конидий

ми клетками. В его нижней части от клеток перидия отходят длинные извилистые коричневые септированные неразветвленные придатки. В перитеции несколько сумок. Виды рода *Erysiphe* широко распространены на разных растениях.

Препаровальной иглой аккуратно надавливают на покровное стекло и разрушают стенку плодового тела. Наружу выходит несколько сумок с 4—6 бесцветными цилиндрическими аскоспорами. Подобное строение имеют плодовые тела таких видов рода, как *E. heracléi* DC. — паразита на видах семейства *Apiáceae*, *E. polygóni* DC. (на видах семейства *Polygonáceae*), *E. convóluli* DC. (на видах семейства *Convolvuláceae*), *E. trifólii* Grev. (на видах семейства *Fabáceae*). Любой из этих видов можно использовать для практических занятий.

Род сферотека (*Sphaerotheca*) характеризуется неразветвленными бичевидными придатками и наличием всего одной сумки в перитеции. Особенности строения перитециев рода можно исследовать на примере вида *S. mors-úvae* (Schw.) Berk. et Curt., паразитирующего на видах семейства *Grossulariáceae* и особенно распространенного на ягодах крыжовника (*Grossulária reclináta* (L.) Mill.). На ягодах вначале появляется плотный белый налет мицелия с конидиальным спороношением. Позднее налет приобретает темно-коричневую окраску. В него погружены многочисленные перитеции (рис. 136, А).

Кончиком препаровальной иглы снимают пленку мицелиального налета, помещают в каплю воды и растаскивают его двумя

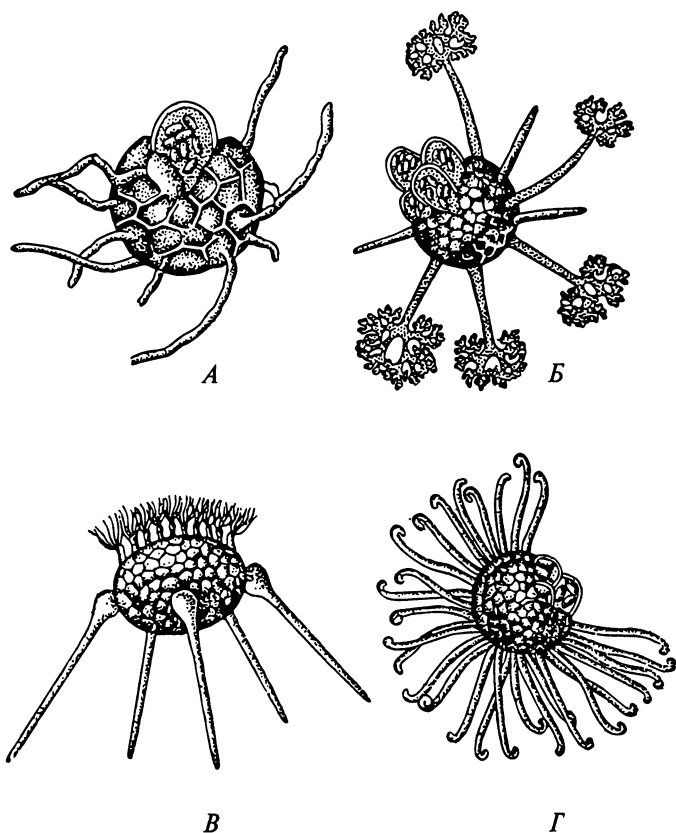


Рис. 136. Плодовые тела мучнисторосяных грибов с разного типа придатками:

А — *Sphaerotheca mors-uvae*; Б — *Microsphaera alphitoides*; В — *Phyllactinia*;
Г — *Uncinula*

иглами, накрывают покровным стеклом, рассматривая при малом, а затем при большом увеличении микроскопа.

Перитеций *S. mors-uvae* имеет шаровидную форму. Перидий образован многоугольными коричневыми клетками, от которых отходят извилистые септированные длинные придатки. Таким образом, плодовые тела *S. mors-uvae* внешне сходны с перитециями видов рода *Erysiphe*. Однако если перитеций раздавить, то из него выходит всего лишь одна сумка. В поле зрения микроскопа одновременно видны желтоватые капли масла, освобождающиеся из незрелых сумок после их разрушения. Можно использовать другие широко распространенные виды этого рода, как, например, вид *S. aphánis* (Wallr.) U. Braun, развивающийся на листьях манжетки (*Alchemilla*).

Род микросфера (*Microsphæra*). Придатки жесткие, расположенные по экватору перитеция, неоднократно дихотомически ветвящиеся на концах. В перитеции образуется несколько сумок. *M. alphitoïdes* Griff. et Maubl. паразитирует на видах семейства Буковые (*Fagáceae*) и причиняет значительный ущерб саженцам дуба в питомниках.

В третьей декаде мая на листьях дуба появляются мелкие беловатые паутинистые пятна мицелия. Постепенно они увеличиваются и могут покрывать почти всю поверхность листовой пластинки. В июле — августе на этом налете, а также очень часто и на нижней стороне листа образуются мелкие черные точки — плодовые тела.

Под микроскопом можно видеть шаровидные перитеции, по экваториальной линии которых отходят жесткие прямые бесцветные придатки, на конце многократно дихотомически разветвленные наподобие оленьих рогов. В перитеции образуется несколько сумок (см. рис. 136, Б).

Очень похожие дихотомически разветвленные придатки имеются у видов **рода подосфера** (*Podosphæra*), но они образуются в верхней части перитеция, содержащего только одну сумку.

Род унцинула (*Uncínula*). Перитеции содержат несколько сумок. Придатки жесткие, расположенные по экватору клейстотециев, которые слегка сдавлены снизу. На конце придатки загнуты в виде крючка или спиралевидно закручены. *U. adúnca* (Wallr. : Fr.) Lév. развивается на листьях ив и тополей. У перитециев видов этого рода придатки отходят от его основания. Они бесцветные, жесткие, несколько загнуты, а на конце спирально закручены. В них образуется несколько эллипсоидальных сумок (см. рис. 136, Г).

Род филлактиния (*Phyllactínia*). Имеются придатки двух типов. В экваториальной части перитеция формируются жесткие в месте прикрепления, почти шаровидно вздутые придатки, а к концу — утончающиеся, шиловидные. На вершине перитеция расположен пучок кистевидно разветвленных коротких придатков. Шиловидные придатки при снижении влажности воздуха высыхают неравномерно и, сокращаясь, располагаются перпендикулярно к поверхности листа, приподнимая перитеций над субстратом, как на ходулях. Это облегчает их перенос ветром. Кистевидные придатки способны ослизняться. При переносе ветром они способствуют прикреплению перитециев к другому субстрату.

Внутри плодового тела образуется несколько сумок (см. рис. 136, В). Конидиальная стадия характеризуется образованием одной крупной конидии на конце конидиеносца.

Плодовые тела можно рассмотреть на примере вида *P. guttáta* (Wallr. : Fr.) Lév., паразитирующего на нижней поверхности листьев *Álnus*, *Berbéris*, *Bétula*, *Córylus*.

ОТДЕЛ БАЗИДИАЛЬНЫЕ ГРИБЫ (BASIDIOMYCOTA)

Отдел включает грибы, характеризующиеся многоклеточным (септированным) мицелием и образованием базидий с экзогенными базидиоспорами. В жизненном цикле базидиомицетов присутствуют два типа мицелия: один — одноядерный, гаплоидный (первичный), существующий кратковременно; другой — дикариотический (вторичный), занимающий основное место в жизненном цикле базидиомицетов. Именно из дикариотического мицелия образованы разнообразные плодовые тела.

Половой процесс у базидиомицетов — соматогамия, заключающийся в слиянии двух соматических (вегетативных) клеток первичного мицелия, в результате которого образуется дикариотический вторичный мицелий. Базидия у многих базидиомицетов формируется из дикариотической гифы по способу «пряжки», гомологично образующимся по способу «крючка» сумкам у аскомицетов. Однако в отличие от крючка пряжка не всегда связана с половым процессом и может просто способствовать миграции ядер в мицелии. Наличие пряжек — отличительная черта мицелия многих видов базидиомицетов.

Базидии могут развиваться тремя способами:

- 1) непосредственно на мицелии (порядок Экзобазидиальные);
- 2) прорасти из покоящейся структуры (устилагиномицеты и урединиомицеты);
- 3) на поверхности либо внутри плодовых тел в виде гимениального слоя, часто содержащего помимо базидий стерильные элементы (большинство собственно базидиомицетов).

Строение базидии — важный таксономический признак для базидиомицетов. Существуют два подхода к классификации базидий. Так, по числу клеток базидии разделяют на холобазидии (состоящие из одной клетки) и фрагмобазидии (чаще четырехклеточные, с перегородками). По способу образования выделяют гомобазидии (вся базидия формируется из материнской клетки) и гетеробазидии, состоящие из двух частей: нижней гипобазидии и верхней эпибазидии (при этом только гипобазидия образуется из материнской клетки, а эпибазидия — из гипобазидии).

Отдел Базидиомицеты разделяют на три класса:

1. Урединиомицеты (*Urediniomycetes*), у которых базидия образуется из прорастающих покоящихся одно-, двух- или многоклеточных телиоспор.
2. Устилагиномицеты (*Ustilaginomycetes*), базидии которых формируются при прорастании одноклеточных покоящихся устоспор.
3. Собственно базидиомицеты (*Basidiomycetes*), у которых одноклеточные базидии образуются в гимениальном слое.

КЛАСС УРЕДИНИОМИЦЕТЫ (UREDINIOMYCÉTES), или ТЕЛИОМИЦЕТЫ (TELIOMYCÉTES)

Для жизненного цикла этого класса характерны телиоспоры, возникающие как специальное образование.

Из двух порядков этого класса как по числу видов, так и по значимости резко выделяется порядок Ржавчинные (Uredinales), на котором следует остановиться подробнее.

Порядок Ржавчинные (Uredinales)

Все представители порядка — облигатные паразиты голосеменных, покрытосеменных и папоротников, вызывающие заболевание, известное под названием «ржавчина».

Мицелий ржавчинных грибов распространяется по межклетникам тканей пораженных растений, а в клетки проникают гаустории. Клетки мицелия и спор содержат капли масла с растворенными в них каротиноидами. На пораженных растениях развиваются подушечки (пустулы), окрашенные в разные оттенки оранжевого или красновато-бурого цвета, сходные с пятнами ржавчины на металле. Благодаря этому заболевание, вызываемое этими грибами, получило свое название.

Для многих видов характерно последовательное чередование нескольких стадий в жизненном цикле, который завершается образованием специальных покоящихся спор — телиоспор, прорастающих фрагмобазидией. Отдельные стадии в жизненном цикле ржавчинных грибов принято обозначать римскими цифрами¹: 0 — гаплоидные спермогонии (пикнии) со спермациями и воспринимающими гифами; I — эции (эцидии) с дикариотическими эциоспорами; II — урединии (уредоспороношения) с дикариотическими урединиоспорами; III — телии (телейтоспороношения) с дикариотическими телиоспорами (телейтоспорами); IV — фрагмобазидии с гаплоидными базидиоспорами.

В жизненном цикле многих ржавчинных грибов происходит смена питающих растений-хозяев, вследствие чего разные стадии жизненного цикла развиваются на разных растениях. Такие грибы носят название разнохозяинных в отличие от однохозяинных, весь жизненный цикл которых проходит на одном виде растения. У разнохозяинных ржавчинных основным хозяином называют то растение, на котором формируются телиоспоры, а второй хозяин получает название промежуточного. Ржавчинные грибы не обра-

¹ В настоящее время принята новая терминология для обозначения споронешей ржавчинных грибов. Поскольку в литературе (особенно в определителях, которые редко переиздаются) фигурирует старая (традиционная) терминология, мы приводим ее в скобках.

зуют плодовых тел, и базидиоспоры образуются на фрагмобазидии, появляющейся при прорастании покоящейся телиоспоры.

Род пукциния (*Puccinia*) характеризуется двуклеточными телиоспорами на сохраняющихся (не ослизняющихся) ножках. Один из наиболее важных и экономически значимых видов этого рода — *P. graminis* Pers. — фитопатоген, вызывающий стеблевую или линейную ржавчину на культурных и дикорастущих злаках. Это разнохозяйный ржавчинный гриб, у которого гаплоидный мицелий паразитирует на видах родов барбарис (*Berberis*) и магонии (*Mahonia*), а дикариотический — на различных злаках.

Пораженные листья барбариса со спермогониями и эциями собирают во второй половине мая — начале июня, гербаризируют или фиксируют спиртом. Материал можно использовать в течение нескольких лет. Листья фиксируют в тургесцентном состоянии на месте сбора или в лаборатории, но предварительно поместив материал в условия повышенной влажности, накрыв на ночь стекляннм колпаком.

Для изучения строения спермогониев и эциев необходимо сделать тонкие срезы через пустулы спороношения лезвием безопасной бритвы. Для этого фрагмент пораженного листа, а лучше стопку из 2—3 кусочков листа помещают в сердцевину бузины или пенопласт и изготавливают тонкие срезы. Можно использовать заранее приготовленные постоянные препараты, хорошо сохраняющиеся в монтировочной среде на основе поливинилового спирта. Затем под биноклем рассматривают лист барбариса с нижней стороны. На разросшемся выпуклом вздутии видны многочисленные эции, имеющие вид корзиночек или урночек, отороченных беловатым отвернутым краем и массой оранжевых эциоспор внутри.

Спермогонии и эции образуются на гаплоидном мицелии, возникающем при прорастании базидиоспор, попавших на лист барбариса. При своем развитии гриб оказывает гипертрофическое действие на ткани растения, которые сильно разрастаются. Палисадная ткань листа представлена не одним, а чаще 2—3 слоями клеток. Разрастается и ткань мезофилла, что приводит к образованию на нижней стороне листа характерных бородавочек, пронизанных межклетным мицелием и приобретающих оранжево-красную окраску от покрывающих их спороношений. В мицелии и спорах большинства ржавчинных грибов накапливаются многочисленные капли масла с растворенным в них оранжево-красным пигментом, что придает спороношениям типичный ржаво-красный цвет. Однако в гербарном и фиксированном материале окраска не сохраняется.

На хороших тонких срезах видно, что спермогонии образуются преимущественно на верхней стороне листа. Они представляют собой овально-кувшиновидные полые образования. Стенка внут-

ренной полости выстлана слоем коротких тонких спороносцев, образующих массу мелких шаровидных оранжевых спермациев (рис. 137). На вершине спермогония через выводное отверстие — устье наружу выходит хохолок прямых заостренных коротких гиф, называемых воспринимающими.

Зрелый спермогоний вплоть до образования дикарионов выделяет сахаристую пахучую жидкость, которая собирается на концах воспринимающих гиф в виде оранжевой капельки, образованной массой погруженных в нее спермациев. Увидеть эту капельку можно только на живом материале при рассматривании при малом увеличении с верхним освещением предметного столика микроскопа. В воде эта капелька моментально растворяется. На срезах, сделанных с фиксированного и гербарного материала воспринимающие гифы обычно слипаются в плотный непрозрачный конический столбик и тогда отдельные гифы не видны. Спермогоний и спермации остаются гаплоидными и не вызывают заражения растений, а принимают участие в дикариотизации.

По сравнению со спермогониями эции имеют более крупные размеры и располагаются на нижней стороне листа на выпуклом

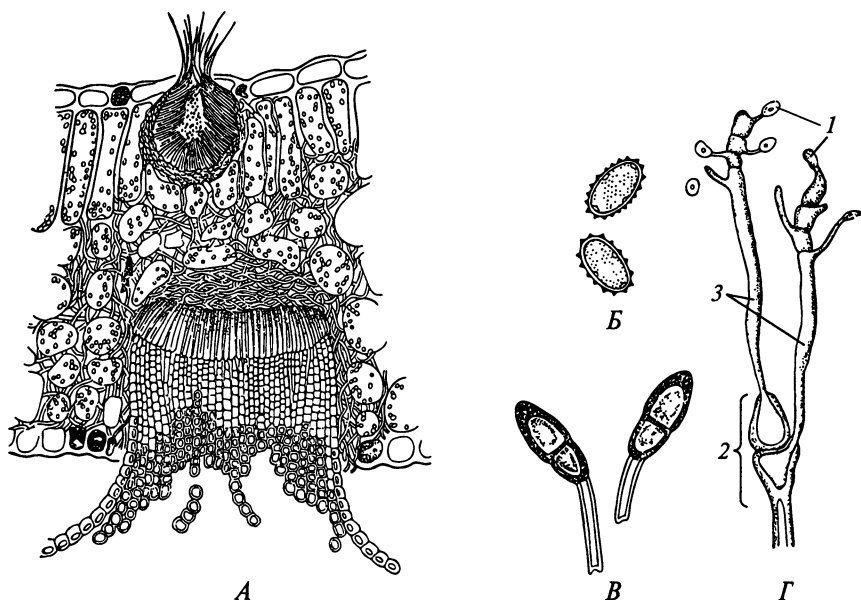


Рис. 137. Стадии спороношения возбудителя стеблевой ржавчины злаков *Puccinia graminis*:

А — поперечный разрез листа барбариса со спермогониями на верхней и эциями на нижней стороне; Б — урединиоспоры на стеблях злака; В — телиоспоры; Г — прорастание телиоспоры; 1 — базидиоспора, 2 — телиоспора; 3 — фрагмобазидия

разрастании пораженной ткани. На ранней стадии развития они закрыты, а затем вскрываются под давлением развивающихся в них эциоспор. Зрелые эции имеют форму урночек, покрытых перидием, образованным стерильными краевыми клетками, плотно срастающимися между собой. Их наружные стенки обычно утолщаются. Клетки перидия в старых наружных частях выглядят прозрачными, поскольку лишены содержимого. На срезах могут попадаться молодые нераскрывшиеся эции, в которых эциоспоры еще прикрыты так называемой крышей перидия. Она образуется из самых старых эциоспор — первых сформировавшихся с момента деятельности эция. По своей структуре они сходны с клетками стенок перидия. Вскрывшийся перидий образует отогнутый беловатый край. В основании эция находится плотное сплетение гиф мицелия, от которого берут начало так называемые базальные клетки цилиндрической формы, образующие плотный палисадный слой. Это первые дикариотические клетки в жизненном цикле гриба. От верхушек базальных клеток в базипетальном направлении отшнуровываются длинные цепочки дикариотических эциоспор, разделенных промежуточными клетками. Последние значительно меньше эциоспор и видны только на тонких срезах среди молодых эциоспор.

Зрелые эциоспоры округлой формы, с густой цитоплазмой, ярко-оранжевого цвета. У них сухая стенка и, выпадая из эция, они распространяются потоками воздуха. Для дальнейшего развития эциоспорам необходимо попасть на злак. На других растениях (в том числе и на барбарисе) эти споры прорасти не способны. На листьях злака эциоспоры прорастают гифами, через устьица проникают в мезофилл и образуют межклеточный дикариотический мицелий. Под эпидермисом мицелий образует плоские сплетения, на которых формируется очередная стадия спороношения — урединии с урединиоспорами.

Листья и соломины пшеницы или ржи с урединиями собирают в июле и гербаризируют. Такие листья и стебли легко узнать по покрывающим их обильным ржаво-оранжевым пустулам.

Соломины и листья пораженных злаков (пшеница, рожь) с урединиями и телиями можно длительно хранить в виде гербария. При этом урединиоспоры теряют оранжево-красную окраску. На пораженных растениях они видны как матовые подушечки (пустулы), прорывающиеся через эпидермис. Для приготовления препарата кончиком препаровальной иглы снимают споры с этих пустул и переносят в каплю воды на предметном стекле. Одноклеточные эллипсоидные урединиоспоры (или летние споры) покрыты бесцветной стенкой с несколькими ростковыми порами, содержат крупные капли масла и образуются на длинной тонкой ножке, с которой они легко отваливаются и в препарате часто видны без ножек. Поверхность стенки урединиоспор орна-

ментирована мелкими бородавочками. Поры располагаются по диаметру и хорошо видны к моменту прорастания спор. Урединиоспоры в отличие от других типов спор ржавчинных грибов способны повторно заражать злаки в течение одного вегетационного сезона, при котором образуются новые урединиоспоры. Таким образом, эту стадию можно сравнить с бесполоыми спороношениями других грибов, обеспечивающих территориальное распространение, колонизацию новых растений и поддержание плотности популяции гриба в фитоценозе. Повторяясь в течение лета, эти спороношения могут привести к обширным и серьезным эпифитотиям.

Ближе к осени на дикариотическом мицелии в пустулах с урединиоспорами появляются телиоспоры (само спороношение носит название «телий»), хорошо заметные на поверхности стеблей и листьев в виде продольных черных полосок. Препарат готовят так же, как и для урединиоспор. Полезно иметь постоянные препараты срезов через телиопустулы для демонстрации их строения. Телиоспоры видов рода *Puccinia* двухклеточные, причем клетки располагаются одна над другой. Клетки покрыты толстой, окрашенной в темно-бурый или красновато-коричневый цвет стенкой с одной ростковой порой в каждой клетке. В верхней клетке пора расположена в утолщенном апексе, а в нижней — непосредственно под поперечной перегородкой. Телиоспоры сидят на прочных, сохраняющихся в препарате ножках. В каждой клетке молодых телиоспор содержатся два гаплоидных ядра, которые при их созревании сливаются. У ржавчинных грибов телиоспоры перезимовывают и прорастают весной, после чего два ядра дикариона сливаются, образуя диплоидное ядро, которое редуционно делится. При этом из каждой клетки вырастает фрагмобазидия с четырьмя гаплоидными базидиоспорами, а они в дальнейшем снова переносятся потоками воздуха на листья барбариса.

Для демонстрации фрагмобазидий и базидиоспор необходимы постоянные препараты, приготовленные из массово прорастающих телиоспор. Изучать эти типы спороношений лучше на живом материале. Однако это связано с определенными затруднениями, так как телиоспоры прорастают только после промораживания, попеременного увлажнения и подсушивания материала, что происходит в апреле, тогда как занятия по этому объекту часто проводятся в ноябре. Для тех же целей можно использовать другие ржавчинные грибы, у которых телиоспоры прорастают без периода покоя, как, например, *Puccinia malvacearum* Mont. или *Cronartium ribicola* Dietr. (рис. 138).

При необходимости вместо *Puccinia graminis* можно использовать другой вид этого же рода — *P. coronata* Cda., вызывающий корончатую ржавчину овса. Промежуточный хозяин этого вида — крушина (*Rhamnus frangula*), на листьях которой развиваются спер-

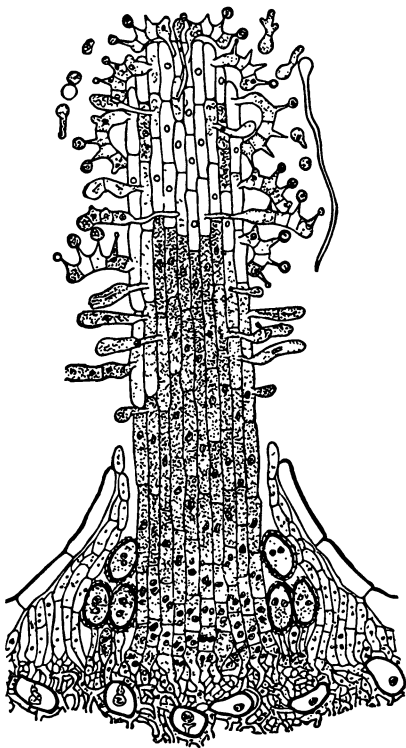


Рис. 138. *Cronartium*. Колонка телиоспор, прорастающих в верхней части фрагмобазидиями с базидиоспорами

могонии и эции, а урединиоспоры и телиоспоры — на листьях овса (*Avena sativa*). Телиоспоры корончатой ржавчины отличаются от телиоспор *P. graminis* тем, что верхняя клетка телиоспоры несет выросты, напоминающие корону, что и дало название этому виду (рис. 139, А).

Телиоспоры ржавчинных грибов разнообразны по строению и их морфологические особенности служат таксономическими признаками. Поэтому на занятиях следует также рассмотреть другие роды ржавчинных грибов.

Род трифрагмиум (*Triphragmium*) отличается трехклеточными телиоспорами. *T. ulmariae* (Schum.) Lk. вызывает ржавчину таволги вязолистной (*Filipendula ulmaria* (L.) Maxim.) — растения, широко распространенного во влажных местах. Это однохозяйный вид. В мае — июне на жилках листьев и черешках образуются обширные порошащие оранжевые урединии. Пораженные органы растений сильно деформируются, искривляются.

Осенью, обычно на нижней стороне листьев, формируются мелкие темно-коричневые телии, содержащие телиоспоры. Иногда в июле среди урединиев можно встретить трехклеточные телиоспоры, отдельные клетки которых обычно расположены по углам треугольника и одна из клеток имеет длинную ножку (рис. 139, Б).

Материал лучше собирать в сентябре, хотя телиоспоры можно найти и весной (в мае) на перезимовавших прошлогодних листьях таволги.

Род фрагмидиум (*Phragmidium*). Телиоспоры при созревании делятся поперечными перегородками на 4—8 расположенных в ряд клеток. *P. rubi-idaei* (DC.) P. Karst. — однохозяйный ржавчинный гриб — паразитирует на листьях малины. Пораженные листья с телиоспорами собирают в сентябре — октябре. Телии образуются на нижней стороне листьев и видны в виде черных несколько удлиненных точек или сажистых налетов. Препарат готовят аналогичным способом, как описано выше. Телиоспоры у видов этого

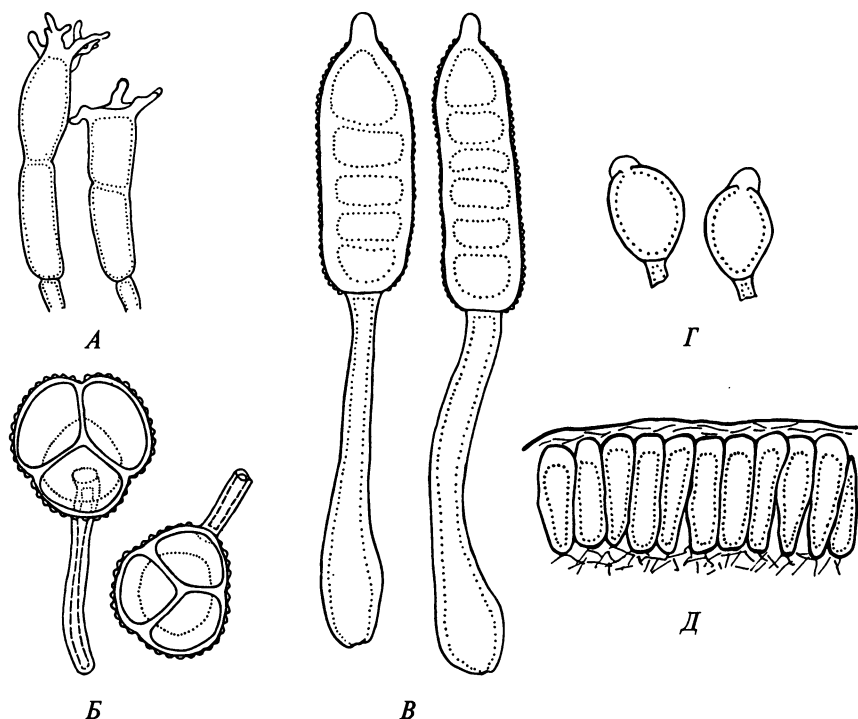


Рис. 139. Типы телиоспор у ржавчинных грибов:

А — *Puccinia coronata*; Б — *Triphragmium*; В — *Phragmidium*; Г — *Uromyces*;
Д — *Melanopsora*

рода многоклеточные, состоят из 4—8 темно-коричневых клеток, в каждой из которых хорошо заметны 1—2 ростковые поры. Их стенка утолщенная, бугорчатая. Ножка телиоспоры длинная, бесцветная, с утолщенной оболочкой и несколько расширенная в основании в виде луковицы. Все виды *Phragmidium* — однохозяйные паразиты розоцветных (см. рис. 139, В).

Род уромиец (*Uromyces*) отличается одноклеточными овально-угловатыми телиоспорами с толстой стенкой и хорошо заметной апикальной ростковой порой. Ножка споры длинная, но при изготовлении препарата может отламываться, и тогда виден ее обломок (см. рис. 139, Г).

Ржавчинный гриб *U. geranii* (DC.) Lév. развивается на листьях герани (*Geranium sylvaticum*, *G. pratense*). В июне на нижней стороне листьев сначала образуются коричневые выпуклые урединии, а в июле—августе там же появляются многочисленные темно-коричневые округлые выпуклые телии.

Род кронартиум (*Cronartium*). Телиоспоры располагаются в цепочках, сросшихся в колонку. Виды рода *Cronartium* развиваются

со сменой растений-хозяев. Эциии образуются на пятииголных со- снах, урединии и телии — на двудольных.

C. ribicola Dietr. вызывает рожковидную ржавчину смородины. Телиоспоры срastaются друг с другом, образуя так называемые «рожки», которые вырастают из центра телиев, располагающихся на нижней стороне листьев разных видов *Ribes* (особенно часто на черной смородине — *R. nigrum* L.). Рожки имеют цилиндрическую форму, 2—2,5 мм в длину, слегка согнутые, оранжево-коричне- ватые, затем буреющие. Телиоспоры удлиненные, цилиндриче- ские, с гладкой стенкой (см. рис. 138). Они прорастают без перио- да покоя, поэтому обычно такой рожок с поверхности покрыт серповидно-изогнутыми фрагмобазидиями с шаровидными бази- диоспорами.

Для приготовления постоянных препаратов собранный мате- риал следует оставить на ночь под стеклянным колпаком или во влажной камере. На следующий день такие листья фиксируют 96°-м спиртом или лучше ацетоформолом, так как в спирте боль- шая часть базидиоспор отваливается. Затем материал промывают 50°-м спиртом. Если препараты готовят сразу же после фиксации материала, то рожки соскабливают скальпелем и заключают в монтировочную среду (глицерин-желатина или среда на основе поливинилового спирта). Стенки телиоспор можно подкрасить ге- матоксилином Делафильда, иначе они становятся слишком про- зрачными и плохо различаются.

Род мелапсора (*Melampsora*) характеризуется тем, что телио- споры срastaются в плоскую корочку. Вид *M. láríci-capraeárum* Kleb. образует телиоспороношение на ивах (широко распространен на *Sálix cáprea* L.). В сентябре—октябре на опавших листьях развива- ются темно-коричневые плоские неправильной формы слегка выпуклые пятна.

На поперечном срезе видны цилиндрические телиоспоры, ли- шенные ножек, с бесцветными стенками, срastaющимися боко- выми сторонами в палисадный слой, образующий под эпидерми- сом листа плоскую коростинку (рис. 139, Д). Эциии этого гриба поражают лиственницу (*Lárix decídua* Mill.). Инфицированные ли- стья можно собирать и гербаризировать поздней осенью или ле- том, так как в них хорошо сохраняются коростинки телиоспор даже после перезимовки.

Вместо ржавчины ивы козьей может быть использован другой широко распространенный вид из **рода текопсора** — *Thecopsóra strobilína* (Magn.) Sávil. Он паразитирует на листьях черемухи и также образует плоские коростинки из сросшихся боковыми сто- ронами телиоспор. Пораженные листья черемухи лучше собирать в сентябре—начале октября, когда на них уже сформировались телиоспороношения. Листья черемухи быстро разрушаются и вес- ной их уже невозможно обнаружить.

Эциостадия этого ржавчинного гриба образуется на шишках ели (*Picea abies* L.). Пораженные шишки можно найти в ельниках и в сухом состоянии сохранить для занятий. Их чешуйки отгибаются и располагаются перпендикулярно к продольной оси шишки. На их внутренней стороне располагаются группы вздутых, окруженных оболочкой эциев. На старых шишках видны их остатки в виде ячеек с низкими ребрами. Урединио- и телиоспороношения формируются на листьях черемухи, черешни, миндаля.

Ржавчинные грибы относятся к облигатным паразитам растений и характеризуются узкой физиологической специализацией по отношению к питающим растениям. Так, например, вид *P. graminis* распадается на специализированные формы (*P. graminis* f. sp. *tritici*, *P. graminis* f. sp. *avenae* и др.), которые способны развиваться только на соответствующих хозяевах (в данном случае пшенице или овсе) и не поражают другие злаки. В свою очередь, специализированные формы разделяются на биотипы или расы, инфицирующие лишь определенные сорта растения-хозяина.

КЛАСС УСТИЛАГИНОМИЦЕТЫ (USTILAGINOMYCÉTES), или УСТОМИЦЕТЫ (USTOMYCÉTES)

Базидия, как и у телиомицетов, обычно развивается из покоящейся споры — устоспоры, но эта спора возникает из ранее существовавшего мицелия по типу хламидоспоры.

Из относящихся сюда порядков только один достаточно обширен и имеет большое хозяйственное значение — порядок Головневые (*Ustilaginales*).

Порядок Головневые (*Ustilaginales*)

Головневые грибы — паразиты высших растений, относящихся к разным семействам (преимущественно семействам однодольных). Так же как и ржавчинные грибы, они не образуют плодовых тел, а базидиальное спороношение формируется при прорастании устоспор — или покоящихся, или способных прорасти сразу же септированной фрагмобазидией (семейство *Ustilaginaceae*), или одноклеточной холобазидией (семейство *Tilletiaceae*).

Наибольшее практическое значение имеют головневые, поражающие преимущественно генеративные органы хлебных злаков. У подавляющего большинства злаков заболевание проявляется в колосе или метелке, которые при созревании спор гриба кажутся как бы обгоревшими, обугленными, что отражено в названии этой группы грибов. В пораженных органах образуется огромное количество темноокрашенных спор. Дикариотический мицелий боль-

шинства головневых грибов распространяется в тканях растений-хозяев диффузно, образуя покоящиеся споры в результате распада гиф мицелия на отдельные округлые толстостенные клетки — головневые споры (устоспоры). Эти споры у подавляющего большинства головневых грибов перед прорастанием сливаются, образуют диплоидное ядро и прорастают с редукционным делением в почве. В результате возникает короткая четырехклеточная базидия, каждая клетка которой несет по одной базидиоспоре. Так как растения заражаются только дикариотическим мицелием, то после возникновения гаплоидных базидиоспор должно произойти восстановление дикариона. Существует четыре основных пути дикариотизации:

1) гаплоидные базидиоспоры могут непосредственно копулировать между собой с образованием копуляционных мостиков (*Sphacelotheca pánici-miliácei*);

2) гаплоидные базидиоспоры не способны к копуляции, но могут почковаться, образуя споридии, способные сливаться со споридиями противоположного полового знака (*Ustilágo méydis*);

3) гаплоидные базидиоспоры прорастают, как у большинства базидиомицетов, первичным гаплоидным мицелием, а затем вегетативные клетки мицелия сливаются (мицелии анастомозируют);

4) базидиоспоры как таковые не формируются, дикариотизация происходит прямо на базидии путем перехода гаплоидного ядра в соседнюю клетку базидии или в клетку соседней базидии (*Ustilágo trítici*, *U. núda*).

Головневые грибы заражают молодые проростки, рыльца цветущих растений или реже меристематические ткани любых органов растения.

Семейство Устилагиновые, или Собственно головневые (*Ustilagináceae*)

На занятиях необходимо ознакомиться с симптомами поражения злаков головней, а также микроскопическими характеристиками головневых спор. У разных родов они различаются по размерам, структуре стенки, что используется в качестве систематических признаков. Среди представителей этого семейства, различающихся четко выраженным характером поражения растений, особенностями микроскопической структуры головневых спор, рассматривают виды рода *Ustilágo*: *U. avénae* (Pers.) Rostr., вызывающего пыльную головню овса, и *U. máydis* (DC.) Cda. — возбудителя пузырчатой головни кукурузы. Можно также использовать растения, пораженные другими видами этого рода.

Инфицированные головней растения овса собирают в поле и хранят в виде гербария или в отдельных коробках. Пораженные метелки овса можно легко обнаружить на любом овсяном поле

среди здоровых растений, так как они не понижают под тяжестью семян и покрыты черной порошащей массой спор. Хорошо заметны также пораженные растения кукурузы, на которых головня образует крупные желваки со спорами на початках или в пазухах листьев, прикрытые беловатой матовой пленкой с массой темных просвечивающих спор.

Род устилаго (*Ustilágo*) характеризуется одиночными сравнительно крупными устоспорами с шиповатой, реже гладкой поверхностью. Большинство видов, относящихся к этому роду, поражает репродуктивные органы растений. В качестве объекта изучения может служить *U. avenae* (Pers.) Rostr. — возбудитель пыльной головни овса. Вначале необходимо ознакомиться с симптомами поражения метелок овса, обильно покрытых черной массой пылящих головневых спор. Затем готовят препарат и рассматривают споры под микроскопом. Споры этого вида головни одни из наиболее мелких и достигают 4—6 мкм в диаметре. Они имеют шаровидную или короткоэллипсоидальную форму. Стенка спор, бурая, при малом увеличении микроскопа кажется гладкой, но при большом выявляется мелкощетинистая орнаментация (рис. 140).

Головню манника (*Glycéria aquática* P. B.) вызывает *U. longíssima* (Schlecht.) Meyen. На листьях растения образуются длинные темно-серые продольные полосы, прикрытые на ранних стадиях развития эпидермисом. После распада мицелия на споры эпидер-



Рис. 140. Метелка овса, пораженная пыльной головней (возбудитель — *Ustilago avenae*)

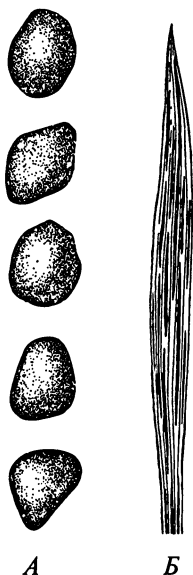
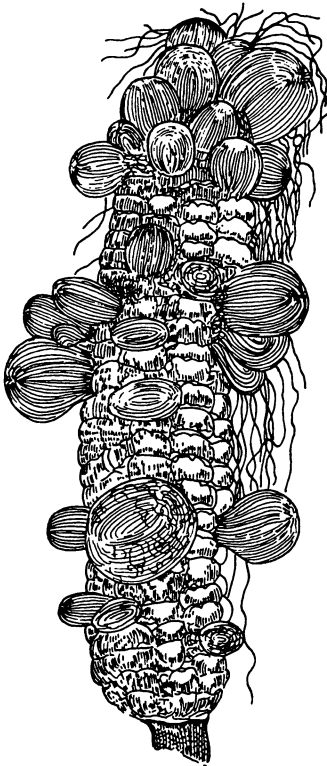


Рис. 141. *Ustilago longissima*:

А — устоспоры головневого гриба; Б — пораженный лист манника (*Glyceria maxima*)

Рис. 142. Поражение початка кукурузы пузырчатой головней (возбудитель — *Ustilago maydis*)



мис вскрывается и обнажает спорую массу темно-серого цвета. Споры имеют шаровидную форму с сероватой стенкой (рис. 141). Гриб практически ежегодно встречается на листьях манника, растущего на низинных болотах.

Пузырчатую головню кукурузы вызывает *Ustilago maydis* (DC.) Sda. Базидиоспоры гриба начинают почковаться еще на базидии и формируют цепочки споридий (рис. 142). Они переносятся воздушными потоками, попадая на разные органы кукурузы, где споридии разных половых знаков (+ и -) и копулируют. Образующийся дикариотический мицелий проникает в ткани растения и заражает их, вызывая локальные поражения в виде галлов или вздутий. Развитие опухолей стимулируется ростовыми веществами, вырабатываемыми патогеном.

Мицелий в галлах обильно разрастается, разрушает ткань и затем распадается на отдельные устоспоры. На ранней стадии развития масса спор прикрыта эпидермисом, который при их созревании разрывается и устоспоры рассеиваются ветром. Они способны сразу же прорасти и заразить новые растения.

Семейство Тиллецевые (*Tilletiaceae*)

Устоспоры представителей семейства довольно крупные, округлые, овальные, большей частью легко распыляющиеся, образующиеся преимущественно в завязях и редко в других частях растений. Споровая масса прикрыта твердой оболочкой — перидием, часто имеет селедочный запах, обусловленный триметиламином. Базидия одноклеточная с четырьмя серповидными базидиоспорами, часто анастомозирующими.

Род тиллеция (*Tilletia*) характеризуется довольно крупными телиоспорами, округлыми или овальными, обычно легко распыляющимися. Чаще всего они образуются в завязях пораженных растений. *T. caries* (DC.) Tul. (= *T. tritici* (Bjerk.) Wint.) вызы-

вает твердую головню пшеницы и других растений семейства Мятликовые (Gramineae = Poaceae). Для приготовления препарата из пораженного колоса вычлениют одну зерновку, раздавливают ее и небольшое количество споровой массы помещают на предметное стекло в каплю 5—10%-го КОН. Споры имеют округлую форму диаметром 16—22 мкм, толстую стенку с ребристыми утолщениями, образующими сетчатую орнаментацию на поверхности споры. Внутри спор часто находятся крупные капли масла (рис. 143).



Рис. 143. Колос пшеницы, пораженный твердой головней (возбудитель — *Tilletia caries*)

Род уроцистис (*Urocystis*). Устоспоры соединены в клубочки (спорокучки) по 5—10 клеток, из которых 1—2 центральные (собственно устоспоры), более крупные и более темные, окружены несколькими светлыми стерильными клетками меньшего размера. Это воздухоносные клетки, которые, вероятно, способствуют более легкому переносу спорокучек ветром (рис. 144). Устоспоры формируются в надземных вегетативных органах растений-хозяев; соцветия поражаются гораздо реже. Инфицированные части растений искривляются, и на них появляются черные полосы и вздутия. Сначала они покрыты эпидермисом хозяина, позднее разрывающимся.

U. occulta (Wallr.) Rab. — возбудитель стеблевой головни ржи (*Secale cereale* L.) — поражает соломины, где развиваются усто-

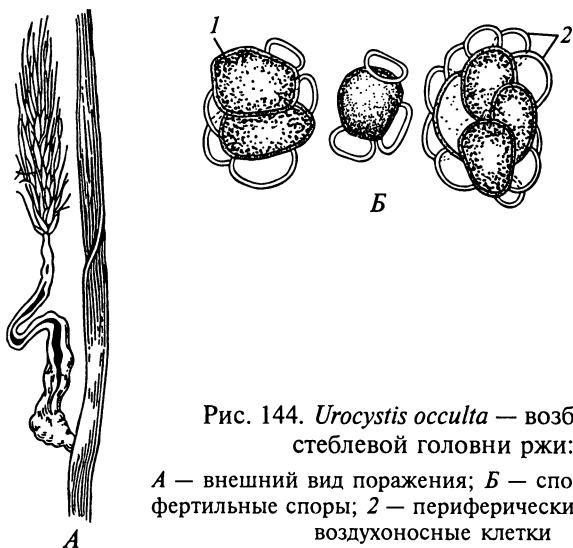


Рис. 144. *Urocystis occulta* — возбудитель стеблевой головни ржи:

А — внешний вид поражения; Б — спорокучки: 1 — фертильные споры; 2 — периферические стерильные воздухоносные клетки

споры. Споровая масса обнажается после разрыва эпидермиса и распространяется ветром. Препарат готовят так же, как и в предыдущем случае. Под микроскопом видны спорокучки, состоящие из 2—3 (реже из одной) фертильных спор, покрытых коричнево-бурой гладкой стенкой и окруженных сросшимися с ними более мелкими полушаровидными прозрачными стерильными клетками, лишенными содержимого.

Порядок Экзобазидиальные (Exobasidiáles)

Эта небольшая группа грибов, насчитывающая около 20 видов, паразитирует на видах семейства Вересковые (Ericáceae) и некоторых других, преимущественно на бруснике, голубике и других видах рода *Vaccinium*. У них нет плодовых тел, и базидии развиваются на рыхлом слое, похожем на гимений мицелия, или образуются пучками.

Род экзобазидиум (*Exobasidium*). *E. vaccinii* Wog. вызывает разрастания (опухоли) на молодых листьях, побегах и цветках брусники. Нижняя выгибающаяся сторона пораженного листа покрывается белым или розовым налетом. На поперечном срезе в ткани пораженных органов виден мицелий гриба, не имеющий пряжек. Под кутикулой на мицелиальном сплетении, позднее прорывающемся, формируются многочисленные, расположенные параллельным слоем базидии с 2—6 (чаще с 4) базидиоспорами (рис. 145).

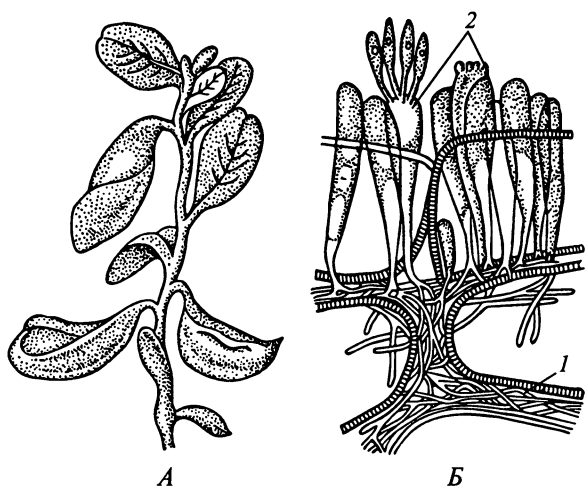


Рис. 145. *Exobasidium vaccinii*:

А — внешний вид пораженного растения брусники; Б — разрез через пораженный лист; 1 — гифы гриба в тканях растения; 2 — несомкнутый слой базидий с базидиоспорами

КЛАСС СОБСТВЕННО БАЗИДИОМИЦЕТЫ (BASIDIOMYCETES)

Представители класса образуют базидии на поверхности или внутри плодовых тел разнообразного строения. Базидии могут состоять из одной клетки — гомобазидии или состоять из двух разных по происхождению частей — гетеробазидия.

Подкласс Гетеробазидиомицеты (Heterobasidiomycetidae)

Представители гетеробазидиомицетов, или гетеробазидиальных грибов образуют плодовые тела и отличаются от остальных базидиомицетов строением базидий, разделяющихся на две части — гипобазидию и эпибазидию. Наиболее характерные плодовые тела гетеробазидиальных грибов бугорковидной или подушковидной формы и студенистой консистенции. Вздутыми и студенистыми они бывают в сырую или дождливую погоду, а в сухую превращаются в тонкие темные корочки.

Материал для изучения гетеробазидиальных грибов собирают в августе — сентябре. Образцы берут вместе с субстратом и высушивают. Перед изготовлением препаратов или демонстрацией на занятии их необходимо поместить в воду и размочить, чтобы они приобрели нормальную форму.

Порядок Аурикуляриевые (Auriculariales)

Плодовые тела представителей порядка различной формы — широкораспростертые, чашевидные или булавовидные, плотно студенистой или желеобразной консистенции. Базидии округлые, эпибазидия одно-, двух- или четырехклеточная с поперечными перегородками. Споры одноклеточные, бесцветные, редко окрашенные.

Род аурикулярия (*Auricularia*). Плодовые тела крупные, формой напоминающие ухо человека, студенистые. Все виды — сапротрофы на мертвой древесине. *A. mesentérica* Pers. имеет плодовые тела с распростертыми отогнутыми шляпками или почти распростертые, сливающиеся, 3—12 см шириной и 2—4 мм толщиной. Гимений волнисто-ребристый или жилковатый, пурпурно-коричневый или светло-коричневый с лиловатым оттенком. Базидии цилиндрические с 4 базидиоспорами. Развивается на гниющей древесине широколиственных пород, однако чаще всего на древесине вязов (род *Ulmus*). Некоторые виды в странах Юго-Восточной Азии культивируются и используются в пищу.

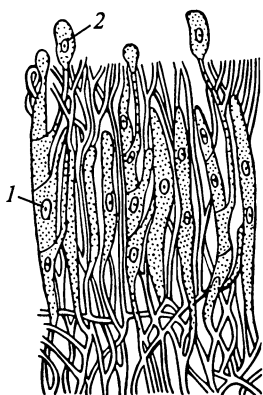


Рис. 146. Разрез через плодовое тело *Auricularia*:

1 — септированная базидия; 2 — базидиоспоры

Для приготовления препарата необходимо кончиком препаровальной иглы осторожно снять фрагмент кожицы, покрывающей плодовое тело. Под микроскопом видны цилиндрические септированные четырехклеточные базидии. Споры слегка изогнутые, бесцветные (рис. 146).

Род эксидия (*Exidia*). Плодовые тела крупные, подушковидные, коричневые, бурые или черные, студенистые. У *E. saccharina* Fr. они неправильной формы, высотой 1—2 см и шириной 5—10 см, удлиненные, обычно приросшие всей нижней поверхностью к субстрату, с выраженной волнисто-морщинистой поверхностью, студенистые, коричневые (цвета жженного сахара), у некоторых форм розоватые. Базидии почти шаровидные, четырехклеточные, с длинными цилиндрическими стеригмами. Развивается на гнилой древесине хвойных пород в хвойных и смешанных лесах.

Порядок Дакримицетовые (*Dacrymycetáles*)

Плодовые тела широкораспростертые, бугорковидные, подушковидные, блюдцевидные или прямостоячие, цилиндрические, лопатообразные, студенистые или восковидные по консистенции, желтые, оранжевые, реже буроватые. Базидии одноклеточные, цилиндрические, булавовидные или урноподобные. Споры цилиндрические, аллантаидные или почти шаровидные, 1—8 (16)-клеточные, желтоватые.

Род дакримицес (*Dacrymyces*). Плодовые тела в виде бугорков или подушечек. *D. palmátus* (Schw.) Bres. — один из наиболее распространенных в умеренной зоне видов. Плодовые тела сидячие или с неясно выраженной ножкой, иногда прорывающиеся наружу через кору дерева. Сначала они бугорковидные или подушковидные, шириной и высотой 3—15 мм, затем становятся иногда прямостоячими, часто сливающимися в неправильной формы массу, шириной 3—6 см и высотой 1—3 см, морщинисто-волнистые, с белым корневидным основанием, хрящевато-студенистые, ярко-оранжевые или желто-оранжевые. В нижней части плодовые тела покрыты цилиндрическими или булавовидными кортикальными волосками с толстыми сильно желатинизированными стенками. Базидии булавовидно-цилиндрические. Споры почти цилиндрические, слегка согнутые или уплощенные с одной стороны,

восьмиклеточные, желтые. Встречаются на гниющей древесине хвойных пород.

Род калоцера (*Calocera*). Плодовые тела разветвленные в виде кораллов. У *C. córnea* (Fr.) Fr. они одиночные или в плотных группах, прямостоячие, цилиндрические, высотой 3—15 мм и шириной 1—1,5 мм, простые или слаборазветвленные, студенистые до хрящеватых, светло-желтые до желтовато-оранжевых, с белым, иногда клубневидным основанием. Может показаться, что они растут на почве, но в действительности субстратом служит погруженная в почву древесина. Споры цилиндрические, слегка согнутые или уплощенные с одной стороны, 1—2-клеточные.

Подкласс Гомобазидиомицеты (Homobasidiomycetidae)

Подкласс объединяет несколько групп порядков, из которых наибольшее значение имеют представители афиллофороидных, агариикоидных и гастероидных базидиомицетов. Виды этих групп грибов образуют базидии с базидиоспорами на (или внутри) разнообразных по форме и строению плодовых телах. У афиллофороидных и агариикоидных гомобазидиомицетов базидии вместе со стерильными элементами формируют гимений, в котором, кроме базидий, могут развиваться одноклеточные цистиды, обычно более крупные, чем базидии, резко отличающиеся по форме и размеру у разных видов грибов из этих групп, а также парафизы и щетинки. Часть плодового тела, на которой развивается гимений, называется гименофором, стерильная часть — трамой. Существует несколько типов гименофора. Наиболее простой тип гименофора гладкий. По мере усложнения на нем развиваются бугорки, складки, шипики, пластинки или трубочки, несущие на своей поверхности гимений. Эти особенности имеют важное систематическое значение.

Афиллофороидные базидиомицеты

Плодовые тела афиллофороидных базидиомицетов чрезвычайно разнообразны. Они могут быть распростертыми и полностью прирастающими к субстрату; в виде небольших шляпок, отогнутых от распростертой части плодового тела (распростерто-отогнутые), половинчатые, копытовидные сидячие или с более или менее развитой ножкой. Гименофор плодовых тел афиллофороидных грибов может быть разнообразным, но обычно не бывает пластинчатым (в переводе с латинского термин «афиллофоровый» означает «непластинчатый»).

Трутовые грибы

Трутовые грибы, не представляющие собой определенного таксона, растут преимущественно на древесине и вызывают ее разрушение. Они развиваются как сапротрофы на мертвой или как паразиты на живой древесине. Мицелий трутовых грибов образуется внутри древесного субстрата, густо пронизывает его и формирует на поверхности плодовые тела. Гименофор трутовых грибов может быть гладким, складчатым, ячеистым, лабиринтоидным, пластинчатым или трубчатым.

Трубчатый гименофор представляет собой систему вертикально расположенных, тесно сближенных друг с другом трубочек, открытых снизу. На всей поверхности стенки внутренней полости трубочек расположен гимений. Базидиоспоры после созревания отделяются от базидий и падают вертикально вниз под действием силы тяжести, после чего подхватываются потоками воздуха и распространяются. Плодовые тела трутовиков могут быть однолетними или многолетними, ежегодно разрастающимися в толщину и ширину. Ежегодно, начиная с весны, слой прошлогодних трубочек зарастает белым постепенно уплотняющимся мицелием, в котором формируется новый слой трубочек. Во второй половине лета новые трубочки уже начинают функционировать. Точный возраст многолетнего трутовика можно определить по числу слоев гименофора. Трубочки таких многолетних плодовых тел часто называют слоистыми. Однолетние плодовые тела образуют лишь один слой гименофора (неслоистые).

На практических занятиях необходимо ознакомиться с разными типами гименофора, зарисовать внешний вид плодового тела, отмечая особенности структуры их поверхности и характер гименофора. У плодовых тел с трубчатым гименофором поры, видимые невооруженным глазом на нижней стороне трутовика, пред-

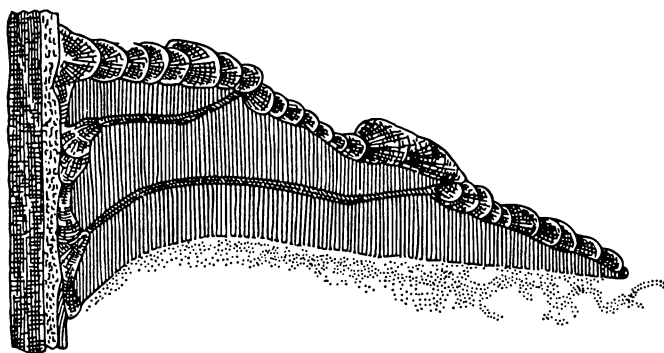


Рис. 147. Радиальный разрез через плодовое тело трехлетнего трутовика

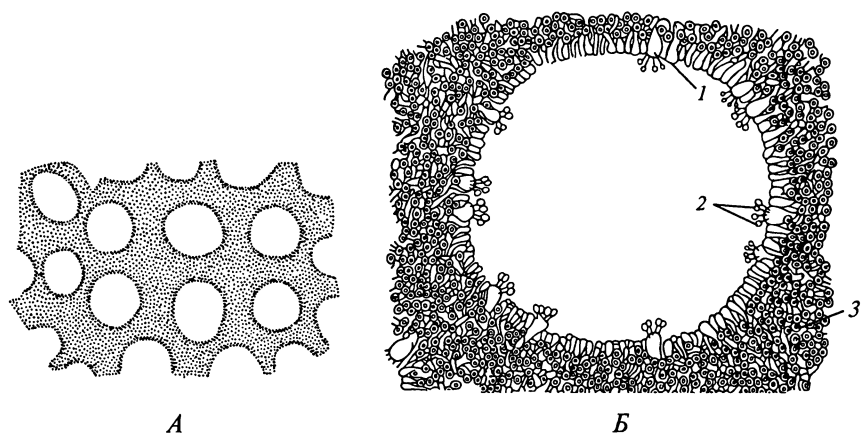


Рис. 148. Разрез трубчатого гименофора при малом (А) и большом (Б) увеличении;

1 — гимениальный слой из базидий и стерильных элементов; 2 — споры; 3 — трама

ставляют собой отверстия трубочек гименофора. Следует рассмотреть радиальный разрез плодового тела, на котором хорошо видны ежегодные слои гименофора (рис. 147). Первый, самый верхний слой трубочек срастается с трамой (стерильной тканью) гриба. Для знакомства с трубчатыми трутовыми грибами можно использовать плодовые тела наиболее распространенных видов — настоящего трутовика (*Fomes fomentarius* (L.: Fr.) Fr.) или окаймленного трутовика (*Fomitopsis pinicola* (Sw.: Fr.) P. Karst.), растущих на сухостойных и валежных стволах деревьев, чаще на березе, ели и осине.

Для изучения микроскопического строения трубчатого гименофора делают поперечные срезы через трубочки, лучше со свежесобранных плодовых тел. Не рекомендуется использовать фиксированный материал, так как при этом базидиоспоры легко отделяются от базидий. Желательно пользоваться готовыми постоянными препаратами, заключенными в канадский бальзам или монтировочную среду на основе поливинилового спирта. При рассмотрении препарата при малом увеличении видны отверстия поперечно разрезанных трубочек, выстланные слоем гимения (рис. 148). При большом увеличении рассматривают детальное строение гимения, зарисовывая фрагмент внутреннего слоя трубочки. Хорошо видны многочисленные булавовидные базидиолы и расположенные между ними более редкие и крупные базидии, на вершине которых на длинных тонких стеригмах находятся 4 эллипсоидальные базидиоспоры. Трубочки разделены трамой.

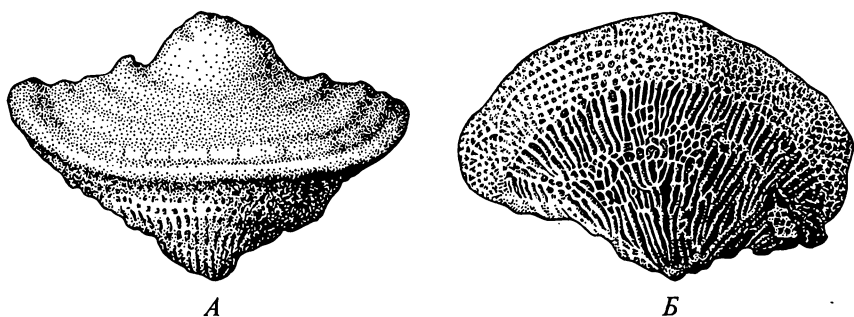


Рис. 149. Плодовое тело трутовика *Daedalea quercina* (дубовая губка):
 А — внешний вид; Б — лабиринтовидный гименофор

Строение многолетних плодовых тел можно рассмотреть и на примере плоского трутовика *Ganoderma lipsiense* (Batsch) G. F. Atk¹. Этот вид образует половинчатые серо-коричневые шляпки с плоской верхней частью и скошенной нижней (так называемые плодовые тела консольевидной формы). У активно спорулирующих плодовых тел поверхность окрашена в шоколадный цвет за счет налета базидиоспор, оседающих на ней.

Плодовые тела однолетнего трутовика с однослойным трубчатым гимением — *Piptoporus betulinus* (Bull.: Fr.) P. Karst. имеют почковидную форму с узкой оттянутой частью, называемой зачаточной ножкой. Их поверхность покрыта тонкой кожицей — белой у молодых экземпляров и становящейся коричневатой у взрослых плодовых тел. На разрезе видна чисто белая трама и один слой гименофора.

У дубовой губки (*Daedalea quercina* Fr.), развивающейся на стволах и пнях засохших дубов, плодовые тела также однолетние, обычно консольевидные. Поверхность трутовика короткоопушенная, бархатистая, бежево-коричневатая с одноцветным гименофором, образованным радиально расходящимися достаточно толстыми тупыми ребрами с многочисленными перемычками, создающими впечатление лабиринта. Такой тип гименофора называется лабиринтовидным, или дедалеевидным (рис. 149).

Плодовые тела трутовиков собирают в конце лета и осенью, когда гименофор полностью сформирован, становится твердым, как и остальная часть плодового тела.

Высушенные плодовые тела хранят в коробках или ящиках. Перед сушкой трутовики необходимо обработать парами формалина для предотвращения развития в них личинок насекомых.

¹ В научной литературе этот вид до недавнего времени был известен только как *G. applanatum* (Pers.) Pat.

Хранящиеся плодовые тела следует периодически пересыпать нафталином или фумигировать в специальных камерах.

Агарикоидные базидиомицеты

Грибы, относящиеся к агарикоидным базидиомицетам, в отличие от афиллофороидных образуют мягкие, чаще мясистые недолговечные и обычно легко загнивающие плодовые тела, состоящие из шляпки и ножки. Они развиваются как почвенные гумусово-подстилочные грибы, сапротрофные или паразитические ксилотрофы. Многие из них образуют эктомикоризу с различными древесными и кустарниковыми породами растений. Поэтому их развитие, как правило, приурочено к определенным древесным растениям, в соответствии с чем у некоторых из них существуют бытовые наименования типа «подберезовик» или «подосиновик». К этой группе базидиомицетов относится большинство лесных съедобных и ядовитых грибов. Гименофор агарикоидных базидиомицетов расположен на нижней стороне шляпки и представлен системой пластинок, резе трубочек.

Порядок Болетовые (Boletales)

Для изучения строения плодовых тел болетовых грибов можно использовать любые, наиболее распространенные трубчатые грибы — белый гриб (*Bolétus edúlis* Fr.), подберезовик (*Leccínium scábrum* (Fr.) S. F. Gray) или подосиновик (*L. aurantiácum* (Fr.) S. F. Gray). Необходимо зарисовать общее строение плодовых тел, отдельно показывая систему трубочек. Затем делают вертикальный разрез шляпки и зарисовывают слой гименофора из вертикально расположенных трубочек, который легко отделяется от трамы (в отличие от трубчатого гименофора афиллофороидных грибов).

Микроскопическое строение гименофора болетусовых грибов практически не отличается от структуры трубчатого гименофора у трутовиков. Изготовление поперечных срезов гименофора у болетусовых грибов с мягкими мясистыми плодовыми телами достаточно сложно, так как он легко сминается и деформируется, поэтому используют постоянные препараты трубчатых афиллофороидных грибов.

Порядок Агариковые (Agaricales)

Гименофор у представителей порядка Агариковые в отличие от болетусовых грибов состоит из пластинок, расположенных на нижней стороне шляпки плодового тела и радиально расходящихся

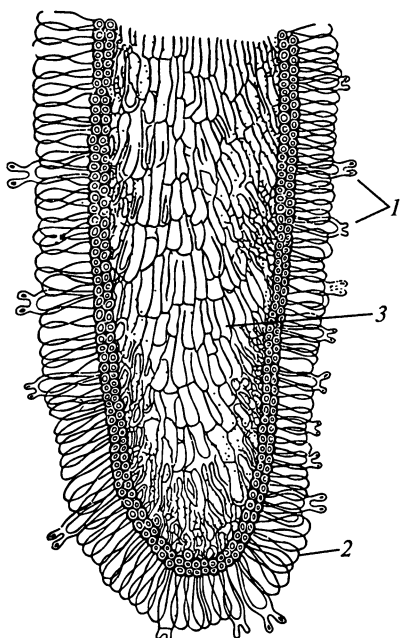


Рис. 150. Разрез пластинки *Agaricus bisporus*:

1 — двуспоровые базидии; 2 — псевдопарафизы; 3 — trama

от ножки. Поверхность пластинок выстлана гимением, образованным базидиями и стерильными гимениальными элементами (цистиды и др.). Внутренняя часть пластинки состоит из переплетения мицелия и называется трамой (рис. 150).

Среди агариковых грибов имеются сапротрофные (гумусовые, подстилочные, ксилотрофные) виды, некоторые могут паразитировать на шляпках плодовых тел других агарикоидных грибов. Многие из них образуют эктомикоризу с корнями различных деревьев и кустарников. На практических занятиях можно использовать наиболее распространенные и удобные для работы виды грибов, относящихся к разным семействам.

Род марасмиус, или негниючник (*Marasmius*). Для практических занятий удобны виды рода негниючник (*Marasmius*): *M. alliáceus* (Fr.) Fr., *M. scorodónius* (Fr.) Fr. или *M. oreádes* (Fr.) Fr. с незагни-

вающимися плодовыми телами. Виды *M. alliáceus*, *M. scorodónius* растут на подстилке в еловых лесах. Их мелкие беловато-кремовые радиально-волнистые шляпки кожисто-мясистой консистенции расположены на темноокрашенной жесткой ножке. В сухую погоду они высыхают, но после дождя поглощают воду, вновь оживают и продолжают функционировать. Свежие плодовые тела *M. alliáceus* при растирании шляпки между пальцами издают сильный запах, сходный с луковым, а *M. scorodónius* — запах чеснока. *M. oreádes* — опенок луговой, встречается на лугах. Его плодовые тела более крупные и достигают 3—5 см в диаметре (рис. 151). Шляпки бежевые с одноцветной ножкой. Грибы этого рода хорошо сохраняются в сухом состоянии. Перед занятием их следует размочить в воде, чтобы они восстановили свою форму.

Род фламмулина, или зимний гриб (*Flammulina*). В конце октября — начале декабря, реже весной (в апреле) на пнях и мертвых стволах различных древесных пород, преимущественно лиственных, а также на живых деревьях можно обнаружить сростки зимнего гриба (*F. velútipes* (Fr.) Karst.). В теплую погоду они могут встречаться даже в середине зимы. Плодовые тела, представлен-

ные желто- или охряно-коричневатой шляпкой диаметром от 2 до 10 см, образуются на длинной хрящеватой ножке длиной 10—30 см и толщиной от 4 до 8 мм, более темной к основанию и желтой вверху.

Род плютей (*Pluteus*). Шляпка буровато-серая, колокольчатая, потом плоско-выпуклая с гладкой шелковисто-волнистой кожицей. Пластинки розоватые, свободные. Плютей олений — *P. cervinus* (Fr.) Kunt. растет на сильно разрушенных пнях и валежных стволах лиственных пород деревьев. Плодовые тела образуются одиночно и состоят из мясистой шляпки серовато-коричневой окраски, вначале колокольчатой, затем в зрелости распростертой, диаметром 10—12 см, сидящей на длинной цилиндрической беловатой волокнистой ножке. Пластинки гименофора окрашены в розовый цвет. В гимении хорошо заметны бесцветные крупные выступающие над базидиями цистиды с двумя вильчатыми выростами на вершине (рис. 152).

Род мухомор (*Amanita*). Молодое плодовое тело заключено в общее покрывало, которое затем разрывается, оставляя в основании ножки мешковидное влагалище, а на поверхности шляпки различного размера и формы белые хлопья. Шляпка может быть белая, зеленоватая, оливковая, сероватая, серо-фиолетовая, красно-буроватая, красная. Гименофор закрыт дополнительным частным покрывалом, от которого при увеличении размеров плодового тела остается пленчатое кольцо в верхней части ножки. Пластинки свободные, белые или с желтоватым оттенком. Мухоморы образуют эктомикоризу с различными древесными породами. Красный мухомор (*A. muscaria* (Fr.) Hooker) широко распространен в лесах и тундрах Северного полушария. Плодовые тела крупные, высотой до 15—17 см, со шляпкой, достигающей диаметра 12—14 см. Шляпка красная с белыми клочками мицелиальной пленки, представляющей собой остатки общего покрывала, другая часть которого остается в основании луковицевидно вздутой ножки в виде крупных бородавок и чешуек. На ножке под шляпкой сохраняется



Рис. 151. Плодовые тела *Marasmius oreades*

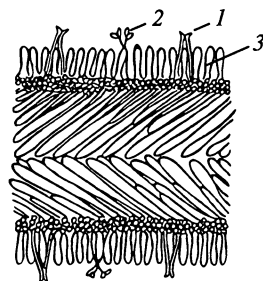


Рис. 152. Срез через пластинку *Pluteus cervinus* с цистидами (1), выступающими над гимением, базидиями с базидиоспорами (2) и псевдопарафизами (3)

белая мицелиальная пленка в виде воротничка (частное покрывало). Пластинки широкие, белые. Плодовые тела содержат токсины — мусцимол (производное иботеновой кислоты — основной токсин), мускарин и др.

К роду мухоморов относится один из наиболее ядовитых грибов — бледная поганка (*A. phalloides* (Fr.) Secr.). Некоторые виды, например *A. rubescens* (Fr.) S. F. Gray, токсинов не вырабатывают и могут быть использованы в пищу. Все мухоморы образуют микоризу с деревьями.

Род шампиньон (*Agaricus*). Шляпка беловатая, реже буроватая или светло-коричневая, диаметром от 3 до 25 см, полушаровидная, плотная, с гладкой поверхностью или волокнистая, чешуйчатая. Пластинки свободные, у молодых плодовых тел белые, при созревании спор розовые, затем темнеют. Ножка ровная, плотная, реже рыхлая или полая, всегда с кольцом. Мякоть белая. Растут на перегнойной почве, навозе, на пастбищных лугах, в лесах, садах; часто образуют «ведьмины кольца». Шампиньон двуспоровый (*A. bisporus* (J. Lange) Imbach) — один из видов, не образующих микоризу, и поэтому его можно выращивать на специально приготовленном компосте в тепличных хозяйствах. Это позволяет иметь на занятиях свежие плодовые тела даже зимой. Промышленная культура шампиньонов во Франции насчитывает более 300 лет. Можно использовать также другие виды шампиньонов — *A. sylvaticus* Secr. или *A. campester* Fr.

У шампиньонов, как и у трутовиков, изучают и зарисовывают внешний вид плодового тела. Необходимо отметить, что пластинчатый гименофор у молодых плодовых тел закрыт белой мицелиальной пленкой — частным покрывалом, которое защищает молодой гименофор от повреждения. Эта пленка соединяет край шляпки с ножкой и легко удаляется пинцетом. По мере роста и созревания плодовых тел частное покрывало отрывается от края шляпки и тогда обнажаются пластинки гименофора, окрашенные в розовый цвет, со временем становящийся более темным, а частное покрывало остается в виде мицелиального пленчатого воротничка, прикрепленного к ножке под шляпкой. Отделяющиеся от базидий зрелые споры после этого могут свободно падать вниз. Пластинки с созревшими спорами приобретают темно-коричневую окраску, которая определяется окраской оболочки базидиоспор (рис. 153).

Род навозник (*Cóprinus*). У некоторых видов пластинки гименофора молодых плодовых тел закрыты частным покрывалом. При созревании плодового тела шляпка принимает узкоколокольчатую форму, но никогда не становится широко раскрытой. У молодых плодовых тел пластинки белые, но по мере созревания розовеют и наконец приобретают черную окраску. Базидии на пластинках созревают неодновременно: вначале базидии, располагающиеся бли-

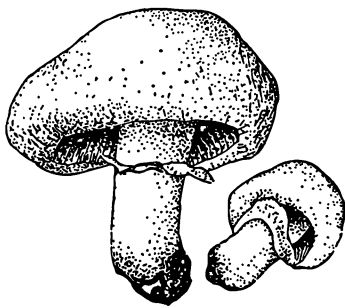


Рис. 153. Плодовое тело шампиньона полевого (*Agaricus campestris*) с мицелиальной пленкой частного покрывала на ножке под шляпкой



Рис. 154. *Coprinus comatus*. Молодое (слева) и зрелое (справа) плодовое тело

же к краю, а затем постепенно и удаленные от него. В гимении навозника развивается два яруса базидий — верхний, образованный высокими базидиями, и нижний — сформированный более низкими базидиями. У созревающих плодовых тел пластинки постепенно расплываются (автолизуются) в черную жидкость, каплями стекающую с краев шляпки. Капли жидкости со спорами падают на почву и затем распространяются потоками воды (рис. 154). На компосте, навозных кучах, пастбищах, в садах и огородах развивается навозник белый, или лохматый — *C. comatus* (Fr.) S. F. Gray. Его крупные (высотой до 20 см и диаметром 5—6 см) белые плодовые тела имеют удлинено-овальную шляпку, покрытую многочисленными белыми чешуйками; с краями, плотно прижатыми к ножке. *C. comatus* можно заменить плодовыми телами чернильного навозника (*C. atramentarius* (Fr.) Fr.).

Род паутинник (*Cortinarius*). Многие виды имеют общее покрывало, облекающее плодовое тело на ранних стадиях развития. Впоследствии оно разрывается, оставляя на ножке кольцеобразные полосы. Характерная особенность рода — наличие паутинистого частного покрывала (кортины), соединяющего край шляпки с ножкой. Окраска плодовых тел самая различная, иногда очень яркая, но с возрастом обычно бледнеет. Кожица шляпки и ножки может быть слизистой или же сухой. Пластинки чаще всего приросшие к ножке. Ножка часто булабовидная, расширенная у основания в виде луковицы. Имеются съедобные, несъедобные и ядовитые виды. Паутинник фиолетовый (*C. violaceus* (Fr.) Fr.) образует достаточно крупные плодовые тела с темно-фиолетовой окраской. Пластинчатый гименофор прикрыт частным покрывалом в виде тонких паутинистых нитей серовато-бурого цвета. Цвет пластинок тем-

но-фиолетовый с ржавым налетом от спор, споровый порошок ржавый. Развиваются в августе — сентябре в хвойных и лиственных лесах.

Собранные плодовые тела агарикоидных базидиомицетов, предназначенных для практических занятий, следует быстро высушить и хранить в коробках, пересыпанных нафталином.

Оптимальный, хотя и трудоемкий, требующий навыков метод качественного сохранения практически всех признаков плодовых тел агарикоидных грибов, — гербаризация. Для этого готовят тонкие продольные срезы плодового тела на разных стадиях развития, вырезают тонкую пластинку сердцевины всего плодового тела и его внешний участок (его сердцевину аккуратно удаляют), высушивают под прессом, затем закрепляют на листе бумаги, получают споровый отпечаток и монтируют эти срезы на стандартный гербарный лист. У грибов, обладающих частным покрывалом, оно хорошо сохраняется при высушивании. Окраска большинства видов при сушке становится более светлой или полностью исчезает, как и многие другие признаки. Поэтому при сборе агарикоидных грибов на месте сбора необходимо составлять полные морфологические описания, которые заносят в специальный бланк, образец которого приведен в приложении. Затем, используя признаки, занесенные в бланк, и микроскопические характеристики, установленные при микроскопировании в лаборатории, проводят идентификацию видов.

Микориза. Большинство агарикоидных грибов развивается в симбиозе с растениями (древесными и кустарниковыми), с которыми они образуют микоризу, имеющую чрезвычайно важное значение в жизни растений. Наиболее распространены два типа микоризы — эндомикориза у травянистых и эктомикориза у древесных растений. В случае эндомикоризы мицелий гриба проникает и внутрь клеток тканей коровой паренхимы корня. Он распространяется по межклетникам и внутриклеточно и сравнительно мало выходит на поверхность корня, у которого сохраняются корневые волоски. Из грибов чаще всего симбионтами эндомикоризы выступают гломусовые из зигомицетов, иногда встречаются несовершенные грибы. Типичную эндомикоризу можно рассмотреть у представителей семейства Орхидные (*Orchidaceae*), у которых она носит облигатный характер. С утолщенных корешков какого-либо вида из орхидных готовят тонкие срезы и помещают в каплю хлопчатобумажного синего. Под микроскопом при большом увеличении видны межклеточные гифы, проникающие внутрь клеток и образующие там гаустории в виде древовидно разветвленных или клубочковидных структур (рис. 155).

Эктомикориза встречается почти исключительно у деревьев и кустарников. Грибной симбионт принадлежит чаще всего к агарикоидным базидиомицетам. Микоризованные корни внешне вы-

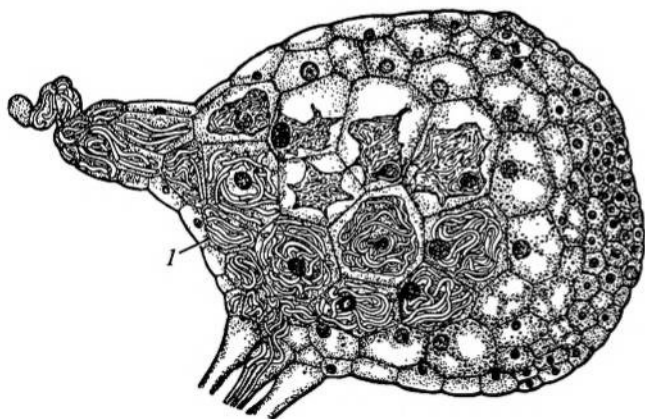


Рис. 155. Разрез зародыша с эндомикоризой. Разветвленные гифы (арбускулы) в клетках (1)

глядят утолщенными. Они коротковильчато или коралловидно разветвлены (рис. 156). Гриб образует мицелиальный чехол, покрывающий поверхность корня, с отходящими от него гифами (рис. 157). Часто наблюдается распространение гиф по межклетникам растения-хозяина, где мицелий образует так называемую сеть Гартига. Такой тип симбиоза называется эктоэндомикоризой (рис. 158). Корни с эктомикоризой не имеют корневых волосков. Их функцию берет на себя микоризообразующий гриб. Гифы, отрастающие от мицелиального чехла, распространяются в почве, окружающей корня, выполняют функцию всасывания и на них образуются плодовые тела микоризообразователя (рис. 159). Для демонстрации эктомикоризы можно использовать микоризован-

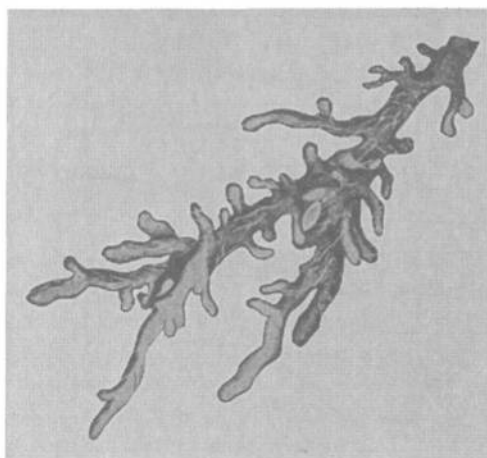


Рис. 156. Коралловидная микориза корневой мочки дуба

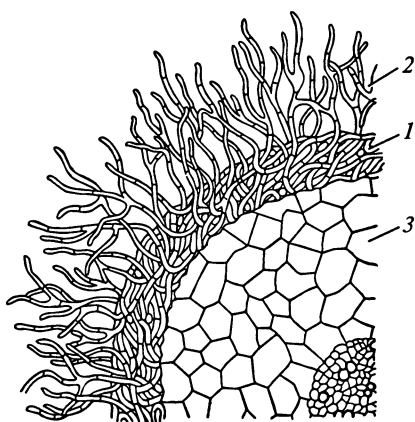


Рис. 157. Поперечный срез кончика
корня с эктомикорризой:

1 — мицелиальный чехол; 2 — гифы,
отходящие от чехла; 3 — клетки корня

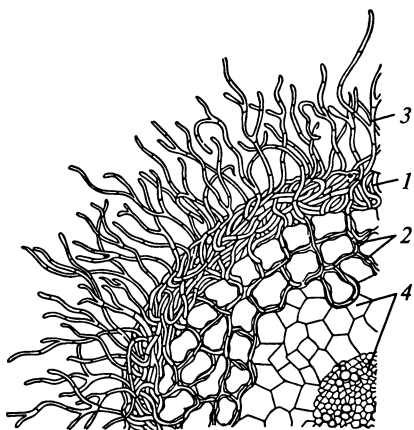


Рис. 158. Поперечный срез кончика
корня с эктоэндомикорризой:

1 — мицелиальный чехол; 2 — гифы гри-
ба, распространяющиеся по межклетни-
кам корня (сеть Гартига); 3 — гифы,
отходящие от чехла; 4 — клетки корня

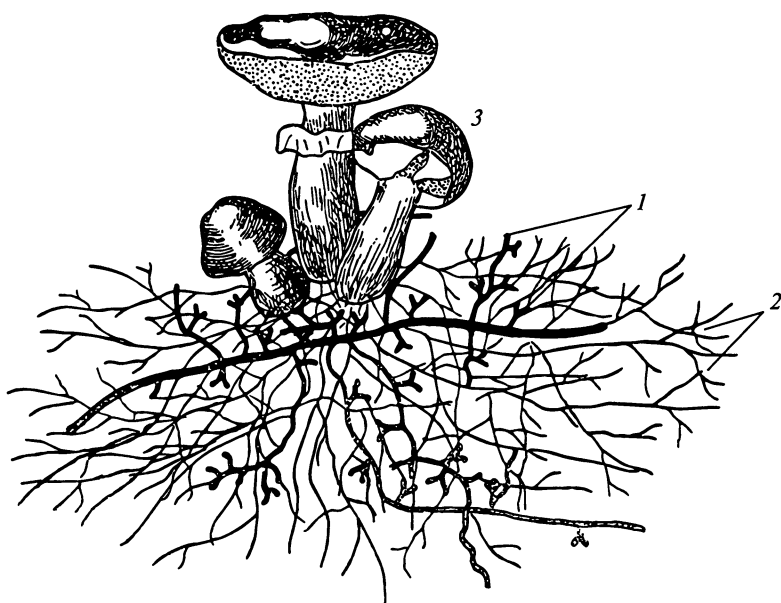


Рис. 159. Связь плодовых тел микоризообразующего гриба с корнями
дерева:

1 — микоризованные окончания корней; 2 — почвенный мицелий; 3 — пло-
довые тела гриба-микоризообразователя



Рис. 160. Сrostок плодовых тел вешенки устричной (*Pleurotus ostreatus*) и продольный разрез шляпки

ные корни березы, сосны или ели. На занятиях лучше употреблять заранее изготовленные постоянные препараты, покрашенные хлопчатобумажным синим (или анилиновым синим) в молочной кислоте для лучшей дифференциации мицелия.

Род вешенка (*Pleurotus*). Шляпка слизистая, с боковой или эксцентрической ножкой, почковидная, в виде уха или округлая. Окраска светлая: от почти белой до желтоватой или буроватой. Размеры шляпки сильно варьируют — примерно от 1 до 30 см. Мякоть плотная, хрящеватая до почти деревянистой. У некоторых видов ножка совсем отсутствует и шляпка боком прирастает к субстрату или распростерта по нему. На ножке иногда заметно кольцо. Пластинки нисходящие, приросшие или выемчатые, радиально расходящиеся от ножки или же от точки прикрепления шляпки к субстрату, если ножка отсутствует. Вешенка устричная (*P. ostreatus* (Fr.) Kumm.) — широко распространенный в лесах ксилотрофный гриб, развивающийся на мертвой древесине лиственных пород.

Этот вид сейчас широко используют в промышленной культуре и выращивают на отходах деревоперерабатывающей промышленности. Поэтому всегда можно получить свежие плодовые тела для практических занятий. Вешенка устричная образует группы (сrostки) раковинovidных серых, часто с фиолетовым оттенком шляпок, прикрепляющихся узкой, несколько оттянутой частью к субстрату. Снизу от места прикрепления радиально расположены низбегающие пластинки гименофора (рис. 160).

Гастероидные базидиомицеты

Виды гастероидных базидиомицетов (так называемые гастеромицеты) образуют замкнутые плодовые тела различной формы и внутри них развиваются базидии с базидиоспорами.

Базидиоспоры могут располагаться беспорядочно на образующих их гифах либо базидии формируют гимениальный слой, который разрушается к моменту созревания базидиоспор. При созревании они накапливаются внутри плодового тела в огромных

количествах (до 1500 миллиардов) в виде темноокрашенной пылящей массы. Споры освобождаются после полного разрушения стенки или образования отверстий в стенке плодового тела. Спороносная (фертильная) часть плодового тела носит название глеба, стерильная часть — трама. Большинство гастеромицетов развивается сапротрофно на почве, на подстилке, древесине, а некоторые образуют микоризу с корнями деревьев. Большинство гастеромицетов формирует наземные плодовые тела, но некоторые из них развиваются под землей.

Порядок Дождевиковые (*Lycoperdáles*)

Плодовые тела дождевиков сидячие, на ложной или настоящей ножке, шаровидной, обратногрушевидной, яйцевидной, клубневидной или цилиндрической формы. Их оболочка состоит из плотного, иногда жесткого сплетения гиф, называемого перидием, образованным одним или несколькими слоями — наружным экзоперидием и внутренним эндоперидием. У некоторых видов экзоперидий многослойный, гладкий или орнаментированный. Внешний слой перидия у многих гастеромицетов при созревании плодового тела разрушается, и от него остаются бородавочки, шипики, мелкозернистая гранулированность на поверхности плодовых тел, которые часто опадают, оставляя следы в виде разнообразного орнамента. Экзоперидий некоторых видов может частично или полностью распадаться, обнажая тонкий пленчатый или бумагообразный эндоперидий. Эндоперидий более прочный и обычно сохраняется до полного освобождения базидиоспор, хотя у некоторых дождевиков он также быстро исчезает. Споры гастеромицетов имеют темную окраску. Глеба у представителей порядка сухая, обнажающаяся только при полном созревании спор. В ней после созревания спор остаются стерильные гифы капиллиция (остатки стенок камер, в которых располагался разрушившийся слой базидий), способствующего разрыхлению споровой массы и более эффективному их освобождению из плодового тела (рис. 161).

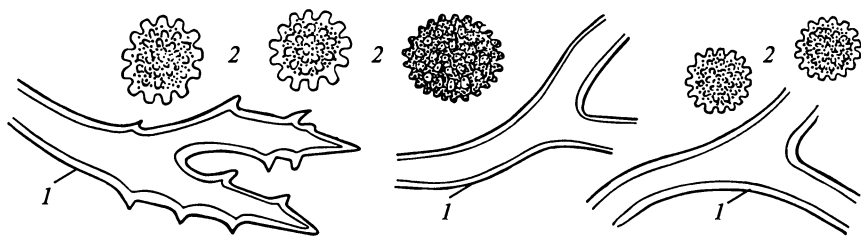


Рис. 161. Капиллиций (1) и споры (2) гастеромицетов

Род дождевики (*Lycoperdon*).

Среди видов этого рода наиболее распространены *L. perlátum* Pers., *L. echinátum* Pers. и *L. pyriforme* Pers. Дождевик жемчужный (*L. perlátum*) обильно развивается с июля до поздней осени в лесах на подстилке, образуя булавовидные плодовые тела высотой 2—9 см и диаметром 2,5—6 см с хорошо выраженной ножкой. Вначале плодовые тела белые, затем становятся желтовато-коричневыми. Поверхность покрыта группами пирамидальных бородавочек, после отпадения которых остается заметная сеточка. Эндоперидий зрелых плодовых тел на вершине раскрывается отверстием или неправильными трещинами, через которые освобождаются споры. На разрезе молодого плодового тела видна белая мякоть (глеба), которая при созревании приобретает оливково-коричневую окраску. Глеба занимает головчатое расширение плодового тела, а ножка остается желтовато-коричневой и заполнена стерильным мицелием (рис. 162).

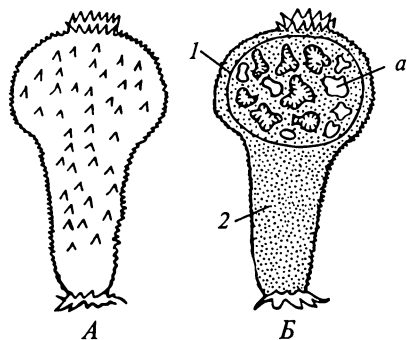


Рис. 162. Дождевик жемчужный (*Lycoperdon perlatum*):

А — внешний вид плодового тела, покрытого перидием; Б — продольный разрез плодового тела: 1 — глеба и камеры (a); 2 — бесплодный столбик (ножка)

Род кальвация, головач (*Calvátia*). Плодовые тела *C. excipuliformis* (Pers.) Pers. крупные — высотой от 8 до 20 см, с приплюснутой полушаровидной плодущей частью диаметром от 3 до 10 см. Поверхность окрашена в желтоватый цвет, который при созревании меняется на табачно-коричневатый, покрыта вскоре отпадающими мелкими шипиками или бородавочками. Тонкий бумагообразный эндоперидий при созревании плодового тела вскрывается наверху отверстием, через которое распространяются споры. Глеба при созревании приобретает пурпурно-коричневую окраску. Стерильное основание имеет губчатую текстуру. Гриб растет на удобренной почве, в лесах, степях, на пастбищах поздним летом и осенью. На пастбищах, лугах, а также в степях встречается другой вид кальвации — *C. utrifórmis* (Pers.) O. Jaap, образующий крупные плодовые тела высотой от 9—10 до 18—20 см и диаметром 6—10 см, с толстой ножкой высотой 4—9 см и диаметром 3—8 см, иногда расширяющейся книзу. Молодые плодовые тела белые до светло-серых, затем приобретают табачно-коричневую окраску. Снаружи они покрыты порошачими бородавочками, после отпадения которых остаются угловатые ячейки. Верхняя часть эндоперидия при созревании почти полностью разрушается, и плодовые тела после рассеивания спор приобретают кубковидную фор-

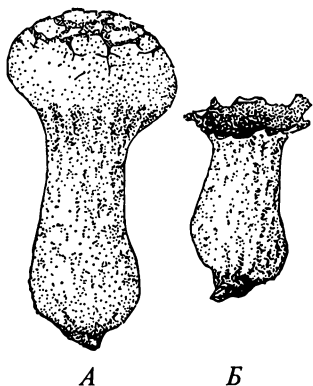


Рис. 163. Плодовое тело *Calvatia excipuliformis*, закрытое перидием (А) и зрелое с разрушенным перидием (Б)

массой мицелия — глебой. По мере развития в глебе образуются полости, разделенные слоями стерильного мицелия, называемого трамой. Внутри полостей, более или менее правильных, развиваются короткие округлые базидии с 4 длинными тонкими стеригмами, на которых расположены мелкие круглые темно-бурые базидиоспоры. Наружный слой перидия постепенно отваливается крупными чешуями, обнажая свинцово-серый пергаментобразный эндоперидий. При созревании трама разрушается, часть гиф остается в виде нитей капиллиция, а глеба приобретает черновато-бурую окраску.

Род лангерманния (*Langermánnia*). В садах, на лугах и пастбищах можно найти почти шаровидной формы плодовые тела *L. gigantéa* (Pers.) Rostk., достигающие диаметра 50—80 см и массы до 3—5 кг, прикрепленные мицелиальным корневидным шнуром к субстрату. В молодом возрасте они белые, покрыты кожистым перидием, полностью разрушающимся при созревании и обнажающим оливково-коричневую порошащую споровую массу. Стерильное основание обычно отсутствует или рудиментарное.

Род земляные звездочки (*Geástrum*). Наиболее распространены земляные звездочки, относящиеся к видам *G. pectinátum* Pers., *G. fornicátum* (Pers.) Hook. и *G. séssile* (Sow.) Fr. (рис. 164). Эти красивые грибы растут на почве в смешанных лесах осенью в сентябре—октябре. Вначале их плодовые тела имеют почти шаровидную форму и одеты толстым экзоперидием, который радиально растрескивается несколькими лопастями, отгибающимися наружу и вниз, так что все плодовое тело приобретает вид звезды. Спороносная часть плодового тела, расположенная на короткой ножке в централь-

му. Такие остатки плодовых тел в виде кубковидных экземпляров можно обнаружить даже на следующий год. Глеба оливково-коричневая, пылящая (рис. 163).

Род бовиста (*Bovísta*). *B. plúmbea* Pers. — дождевик, называемый «порховка», или «дедушкин табак», обитает на лугах среди трав, на пастбищах и лесных полянах. Его снежно-белого цвета плодовые тела почти шаровидные, без ножки, но с белыми плотными мицелиальными шнурами в основании, от которых они могут отрываться и тогда свободно лежат на земле. На продольном разрезе молодого плодового тела виден плотный двуслойный перидий и внутренняя часть, заполненная белой рыхлой

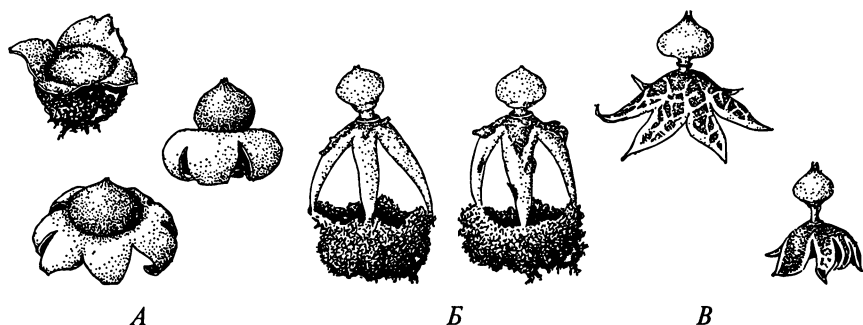


Рис. 164. Плодовые тела земляных звездочек (*Geastrum*):

A — *G. sessile*; *Б* — *G. fornicatum*; *В* — *G. pectinatum*

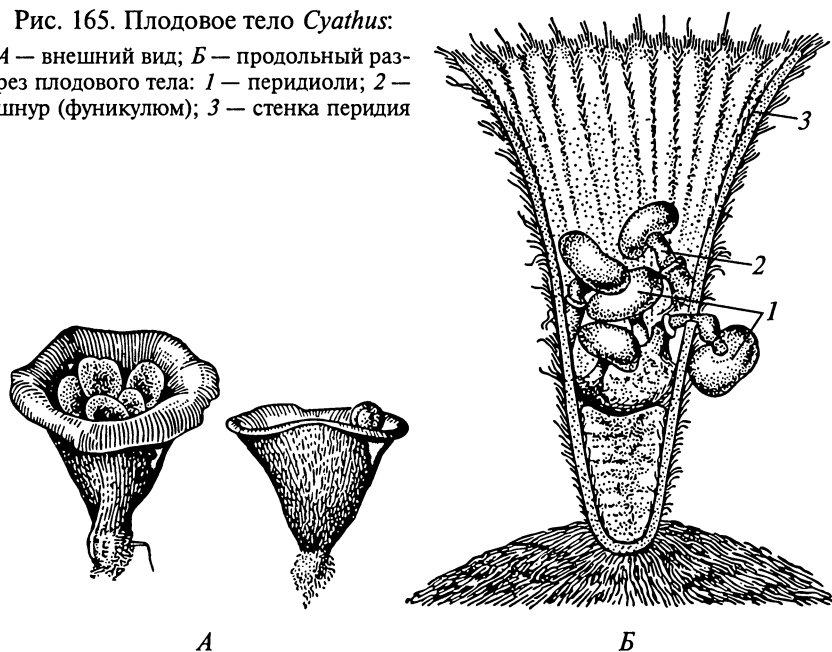
ной части звездочки, покрыта эндоперидием, имеет шаровидную форму или сплюснута в вертикальном направлении. При созревании плодового тела эндоперидий вскрывается на вершине отверстием, окруженным носиком из коротких выростов, который называют перистомом.

Порядок Гнездовковые, или Нидулариевые (*Nidulariales*)

У представителей гнездовковых в отличие от остальных гастероидных базидиомицетов глеба распадается на отдельные само-

Рис. 165. Плодовое тело *Cyathus*:

A — внешний вид; *Б* — продольный разрез плодового тела: 1 — перидиоли; 2 — шнур (фуникулом); 3 — стенка перидия



стоятельные округлые участки, одетые собственной оболочкой и называемые перидиолями. Перидиоли располагаются на дне плодовых тел бокальчатой формы, прикрепляясь к внутренней стенке белым мицелиальным шнуром (канатик, фуникулюм) или лежат свободно (рис. 165). К этому порядку относятся виды родов **циатус** (*Cyáthus*): *C. striátus* Pers., *C. ólla* Pers. и **круцибулюм** (*Crucíbulum*): *C. láève* (D. C.) Kambly.

Плодовые тела всех гастеромицетов, описанных выше, после сбора необходимо быстро высушить. Часть плодовых тел желательно собрать в незрелом состоянии, разрезать вдоль и тоже высушить. На таких образцах можно продемонстрировать незрелую глебу и слои перидия. Высушенные плодовые тела длительное время хорошо сохраняются в коробках. На занятиях изучают морфологическое строение плодовых тел, разнообразие форм и характер экзоперидия. Из зрелых плодовых тел кончиком препаровальной иглы, смоченной в воде, берут содержимое для изготовления препарата в 5—10%-м КОН. Под микроскопом рассматривают базидиоспоры и нити капиллиция.

Порядок Весёлковые, или Фаллусовые (Phalláles)

Плодовые тела этой группы грибов достигают наиболее высокой степени развития и обладают наиболее сложным строением среди гастеромицетов. Они, как и большинство гастероидных грибов, залагаются под землей на мицелиальных тяжах, затем поднимаются из почвы в виде крупных яйцевидных тел, одетых плотной белой оболочкой (перидий). При созревании она разрывается, стерильная часть плодового тела (рецептакул) в виде пористой ножки быстро вытягивается и поднимает вверх плодущую часть с базидиями. Верхняя плодущая часть плодового тела, сидящая как шляпка на ножке, при созревании ослизняется, т. е. глеба у представителей порядка влажная, рано обнажающаяся. Плодовые тела представителей этого порядка чрезвычайно разнообразны и оригинальны; у многих рецептакул окрашен в яркий красный цвет (рис. 166).

Род фаллус (*Phállus*). Наиболее распространен вид *P. impúdicus* Pers. В молодом возрасте, после появления на поверхности почвы, плодовые тела имеют яйцевидную форму и достигают диаметра 4—6 см, в зрелом, развитом виде — высоты до 12—15 см. Плодущая часть расположена с наружной стороны, покрывающей рецептакул колоколовидной сетчатой шляпкой. Ее поверхность покрыта слизистым оливкового цвета покровом, в котором содержатся базидиоспоры (см. рис. 166, Д). Находящиеся в слизи споры не могут распространяться ветром. В зрелом виде плодовое тело издает интенсивный резкий запах, привлекающий

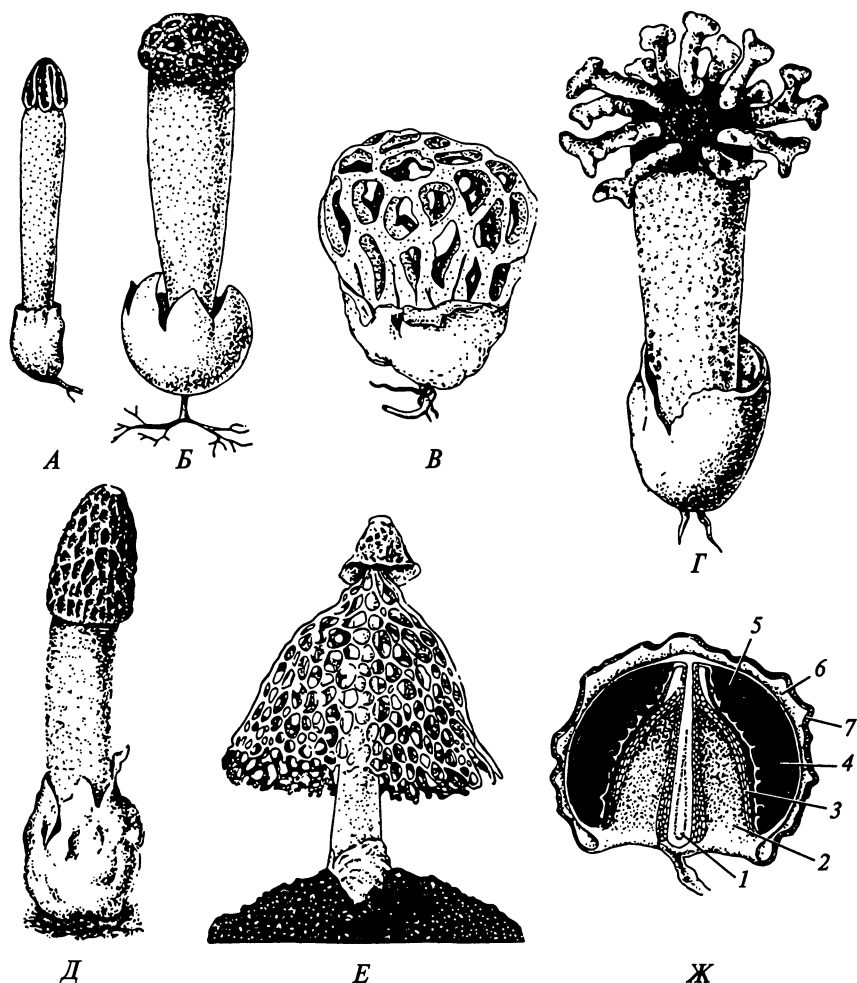


Рис. 166. Типы плодовых тел у *Phallales*:

A — *Anthurus borealis*; *Б* — *Simblium sphaerocephalum*; *В* — *Clathrus cancellatus*; *Г* — *Kalchbrennera corallocephala*; *Д* — *Phallus impudicus*; *Е* — *Dictyophora indusiata*; *Ж* — разрез плодового тела; 1 — ножка (рецептакул); 2 — первичная ложная ткань; 3 — индузий; 4 — спороносная «шляпка»; 5 — глеба; 6 — желеобразное влагалище; 7 — перидий

мух, которые, поедая слизь, на своем теле переносят споры гриба. Встречается в смешанных лесах в конце августа — сентябре. Собранные плодовые тела следует быстро высушить или зафиксировать в спирте.

АНАМОРФНЫЕ, или МИТОТИЧЕСКИЕ ГРИБЫ, или ДЕЙТЕРОМИЦЕТЫ (DEUTEROMYCOTA)

Эта группа грибов — одна из наиболее многочисленных. К дейтеромицетам относятся грибы с многоклеточным септированным мицелием, которые размножаются бесполом путем — с помощью конидий и вегетативно — фрагментами мицелия. Кроме настоящих дейтеромицетов, известных исключительно в конидиальной (анаморфной или митотической) стадии, сюда относят бесполое стадии плеоморфных грибов (преимущественно аскомицетов и немногих базидиальных грибов), у которых в жизненном цикле чередуются половая и конидиальная стадии (например, *Venturia inaequalis*, *V. pirina*, виды порядка Erysiphales, представители родов *Aspergillus*, *Penicillium*). Традиционная классификация и применяемая на практике идентификация дейтеромицетов основана в основном на морфологических признаках конидиального спороношения, которые чрезвычайно разнообразны. До сих пор наиболее широко используется система дейтеромицетов, созданная итальянским микологом П. Саккардо еще в 1884 г. Он разделил их на три порядка — Гифомицеты (Hyphomycetales), Меланкониевые (Melanconiales) и Сферопсидные (Sphaeropsidales). Два последних порядка сейчас выделены в один класс — Целомицеты (Coelomycetes).

Система дейтеромицетов (или несовершенных грибов), предложенная Саккардо, удобна в практическом отношении. Однако она искусственная и не отражает филогенетических взаимосвязей между таксонами. Система построена исключительно на морфологических признаках и в ряде случаев только одной (бесполой) стадии, а потому она чисто формальная.

Дейтеромицеты чрезвычайно широко распространены в природе. Они обитают повсеместно и развиваются как сапротрофы в почве, на растительных остатках, как паразиты на растениях, вызывая серьезные заболевания культурных растений, многие из них образуют микотоксины, а также могут паразитировать на животных и человеке как опасные возбудители микозов. Некоторые виды дейтеромицетов используются как продуценты антибиотиков, органических кислот, витаминов и других биологически активных веществ.

Порядок Гифомицеты (Hyphomycetales, Hyphales или Moniliales)

Порядок Гифомицеты — один из наиболее крупных среди дейтеромицетов. Представители этого порядка характеризуются конидиеносцами, представляющими ответвления субстратного ми-

целия, образующимися поодиночке или срастающимися в небольшие пучки, называемые *коремиями*. Строение конидиеносцев, характер роста используются в качестве систематических признаков. Наиболее простые конидиеносцы одноклеточные, неветвящиеся, как у большинства видов рода *Aspergillus* (см. рис. 115). Наибольшим разнообразием обладают многоклеточные и разветвленные конидиеносцы (рис. 167, см. рис. 116). Важный признак в идентификации гифомицетов — разнообразие морфологии конидий.

На практических занятиях могут быть использованы разнообразные представители сапротрофных гифомицетов, обитающих в почве, на растительных остатках, а также некоторые паразитические виды, вызывающие заболевания растений. Все они хорошо растут на искусственных питательных средах, легко выделяются в чистую культуру из почвы, с растительных остатков или из пораженных растений. Чистые культуры при периодических пересевах на свежую среду через 5—6 месяцев можно длительно хранить на скошенной агаровой среде в пробирках.

Культуры грибов из пробирки за 12—14 дней до занятия пересевают на среду Чапека или сусло-агар в чашки Петри и инкубируют в термостате при температуре 22—24 °С.

Род вертициллиум (*Verticillium*). Паразитический гриб *V. dahliae* Kleb. развивается в сосудах различных высших растений, вызывая

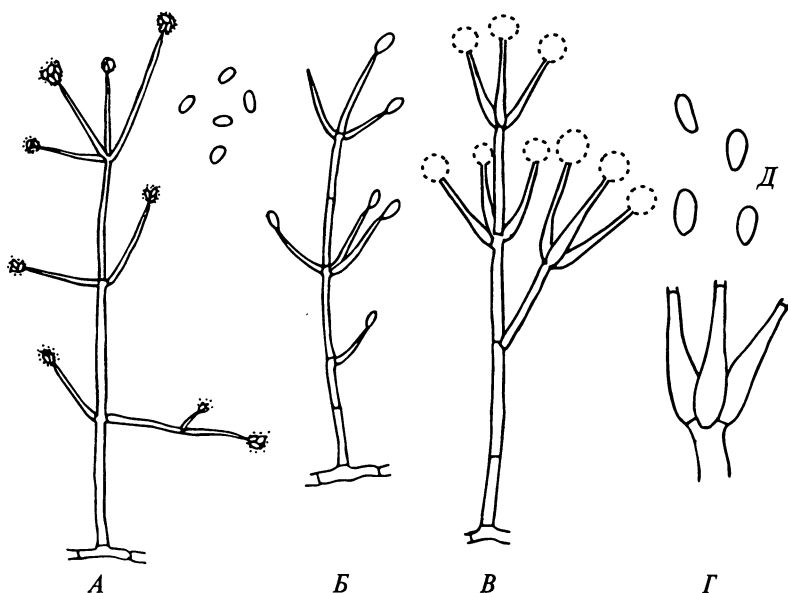


Рис. 167. *Verticillium*:

А, Б, В — конидиеносцы; Г — мутовка фиалид; Д — конидии

заболевание, известное под наименованиями увядание, вертициллез или вилт. У пораженных растений теряется тургор листьев и молодых неодревесневших побегов. Листья желтеют, покрываются коричневатыми пятнами, буреют и опадают. Например, на листьях пораженного хлопчатника развиваются беспорядочно расположенные желтые пятна, которые затем буреют и засыхают. У подсолнечника на листьях образуются неправильной формы бронзово-коричневые пятна, окруженные желтой каймой (гáло). Фитопатоген вначале инфицирует корневую систему и постепенно распространяется вверх по сосудам. Симптомы заболевания проявляются на относительно поздней стадии вегетации: у подсолнечника в период цветения, а у хлопчатника на стадии бутонизации и цветения. В результате заболевания растения теряют листву, засыхают и погибают.

В чистую культуру патоген выделяют из пораженного растения. Фрагмент основания стебля разрезают на достаточно крупные кусочки, которые удобно держать в руке. На поперечном срезе стебля видно потемнение сосудистых пучков. Фрагменты стебля необходимо продезинфицировать с поверхности 4%-м формалином, спиртом или другим дезинфектантом, промыть стерильной водой и стерильным пинцетом разложить в чашки Петри на 2—3 кружка стерильной увлажненной фильтровальной бумаги. Фильтры должны быть хорошо пропитаны водой. Чашки помещают в термостат при температуре 22—24 °С. Через 2—3 дня на срезах появляется нежный белый пушок мицелия с конидиеносцами. Прокаленной на огне посевной иглой кусочек мицелия со среза переносят в чашку Петри на сусло-агаровую среду, подкисленную предварительно 2—3 каплями 50%-й лимонной кислоты и инкубируют в термостате при температуре 22—24 °С. Через 5—7 дней на поверхности питательной среды развивается мицелий белого цвета. Для хранения культуры ее пересевают в пробирки на косяк питательной среды. На занятиях используют культуры, посеянные тремя уколами в чашки Петри.

Препарат для микроскопирования дейтеромицетов лучше приготовить в капле ледяной уксусной кислоты или в молочной кислоте (в воде поверхность конидиеносцев смачивается плохо и образуется большое число воздушных пузырей), в которую помещают фрагмент колонии, снятой препаровальной иглой. При большом увеличении видны длинные прямые бесцветные конидиеносцы с мутовками конидиогенных клеток, на концах которых расположены одиночные или склеенные в легко распадающиеся головки овальные одноклеточные конидии (см. рис. 167).

Род фузариум (*Fusarium*). Виды рода широко распространены в природе, развиваясь как сапротрофы в почве, на растительных остатках или как паразиты растений, вызывающие увядание, гнили корней, стеблей, плодов, полегание сеянцев древесных и кустар-

никовых пород, болезни семян. Фузарии особенно характерны для луговых и окультуренных почв. Особенно опасны фузариозы колосьев культурных злаков (*F. graminearum*, *F. nivale*), так как виды фузариума выделяют токсины (ниваленол, деоксиниваленол, зеараленон и некоторые другие), приводящие к интоксикации человека и животных при использовании в пищу зараженной продукции.

Из этих пораженных субстратов гриб выделяют в чистую культуру, используя предварительное инкубирование в чашках Петри на влажной фильтровальной бумаге.

Во влажной камере через 1—2 дня на поверхности пораженных органов растения, семян или плодов развивается пушистый или паутинистый мицелий или выпуклые беловато-серые или розоватые округлые плотные подушечки, образованные скоплениями конидиеносцев. При инкубировании фрагментов пораженных тканей не следует переувлажнять фильтровальную бумагу, так как в этом случае активно развиваются дрожжи и бактерии, угнетающие развитие фузариума. Выделять гриб в чистую культуру необходимо в первые же сутки, пока не появилась посторонняя микрофлора. Позднее выделение чистой культуры становится практически невозможным.

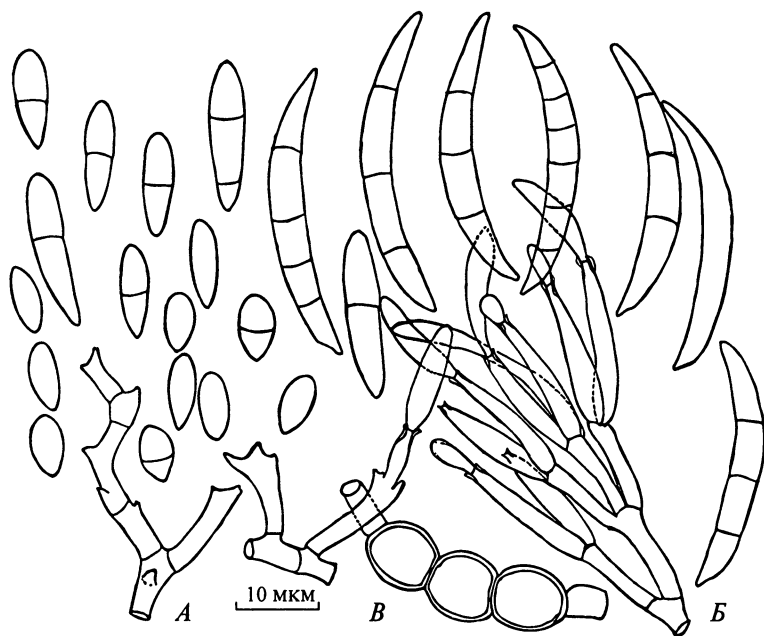


Рис. 168. Спороношение *Fusarium*:

А — микроконидии и конидиеносцы; Б — септированные макроконидии; В — хламидоспоры

У разных видов рода *Fusarium* колонии на питательной среде имеют неодинаковые признаки. Одни могут образовывать пышный воздушный мицелий, другие — рыхлый, ватообразный, у третьих — плотный, пленчатый. Окраска колоний также варьирует от белого до розового или желтого. Мицелий некоторых видов рода окрашивает питательную среду в розовый, карминно-красный, желто-коричневатый или сине-зеленый цвет.

В препарате при большом увеличении микроскопа видны более или менее разветвленные конидиеносцы и типичные для видов рода бесцветные конидии. Они удлиненные, заостренные на концах, лодочковидной формы, септированные, согнутые или серповидные. Это так называемые макроконидии (рис. 168, Б). У многих видов образуются также мелкие, обычно одноклеточные овальные, цилиндрические, каплевидные микроконидии (рис. 168, А), а в клетках мицелия и даже в макроконидиях — толстостенные хламидоспоры (рис. 168, В).

Род альтернэрия (*Alternaria*). Виды рода чрезвычайно широко распространены в природе, развиваясь как сапротрофиты, или они паразитируют на различных растениях, вызывая черную пятнистость листьев и плодов, называемую альтернэриозом. Симптомы поражения заболеванием могут быть разными — от угловато-округлых бурых пятен на листьях, мелких оливково-коричневых, почти черных сливающихся пятен на стручках крестоцветных. Пораженные семена сморщиваются и на их поверхности появляются темные пятна. В чистую культуру их можно выделить с пораженных листьев картофеля, листьев и плодов томата, стручков и из семян капусты и редиса.

У семян, стручков, листьев, помещенных во влажную камеру, через 3—4 дня инкубирования на поверхности пятен образуется черновато-зеленоватый бархатистый конидиальный налет. Его переносят на питательную среду в чашку Петри.

На питательной среде сначала появляются светлые пушистые колонии, которые по мере инкубирования становятся зеленовато-серыми, оливково-черными, бархатистыми или ворсистыми, часто с концентрической зональностью. Питательная среда вокруг колонии часто окрашивается в темный цвет.

Поставив чашку Петри с культурой альтернэрии на

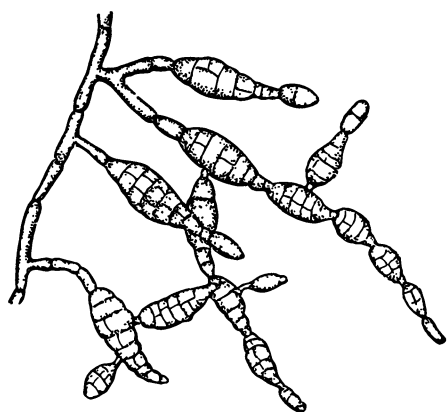


Рис. 169. Конидиеносцы *Alternaria* с цепочками конидий

столик микроскопа и осветив ее сверху лампой, при малом увеличении можно увидеть массу длинных черных легко распадающихся цепочек, образованных из нескольких конидий. Для детального рассмотрения спор необходимо приготовить препарат. Препаровальной иглой споры снимают с колонии и помещают в каплю воды и накрывают покровным стеклом. При малом увеличении среди темноокрашенного септированного мицелия видны короткие цепочки и отдельные конидии.

При большом увеличении видно, что конидиеносцы ответвляются от мицелия и представляют собой простые или слаборазветвленные веточки из нескольких клеток; они мало отличаются от вегетативного мицелия. На них образуются обратнобулавовидные оливково-коричневатые или бурые многоклеточные конидии с 3—9 поперечными и несколькими продольными перегородками (септами). Такие конидии напоминают кирпичную кладку и потому их называют муральными (от французского слова «mur», означающего «стена»). Конидии обычно имеют более или менее оттянутый носик (рис. 169).

КЛАСС ЦЕЛОМИЦЕТЫ (COELOMYCÉTÉS)

К этой группе относятся грибы, у которых короткие конидиеносцы расположены плотным палисадным слоем на плотном мицелиальном сплетении, образующем ложе (*ацервула*), или развиваются в специальных темноокрашенных споровместилищах — *пикнидах*, имеющих шаровидную или грушевидную форму с узким выводным отверстием наверху. Ранее грибы с такими типами спороношения (ложем и пикнидами) относили к разным порядкам Дейтеромицетов — Меланкониевые (*Melanconiáles*) и Сферопсидные (*Sphaeropsidáles*).

Род коллетотрихум (*Colletótrichum*). Виды рода — патогены, вызывающие пятнистость листьев, стеблей и плодов различных растений, в том числе и культивируемых (виноград, крыжовник, смородина, фасоль, томат и др.). Заболевание, вызванное ими, называют антракнозом. На листьях образуются мелкие хлоротические пятна. Ложа сначала светлоокрашенные, со временем буреющие, снабженные темноокрашенными щетинками, расположенными по периферии ложа, сливающиеся и иногда охватывающие всю поверхность листовой пластинки. Первые симптомы заболевания появляются в конце июня — начале июля, достигая наибольшего развития во второй половине лета, когда сильно пораженные листья могут скручиваться, засыхать и преждевременно опадать. На поверхности ложа образуются мелкие полупрозрачные вздутия, разрывающиеся по мере развития и освобождающие беловатые или розоватые скопления конидий. Материал для

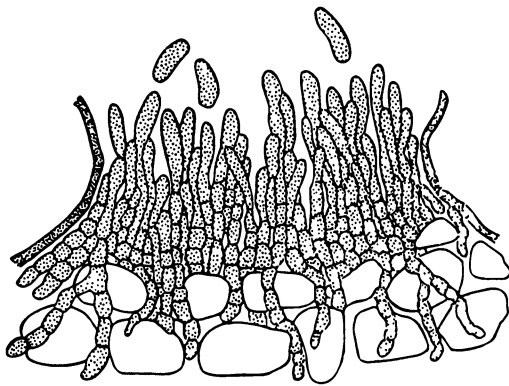


Рис. 170. *Colletotrichum*. Разрез через ложе с палисадным слоем конидиеносцев с конидиями

практических занятий следует собирать в момент максимального развития симптомов заболевания.

Для приготовления препарата лист с симптомами антракнозной пятнистости разрезают на полоски шириной около 0,5 см, складывают их стопкой и режут лезвием безопасной бритвы в бузине или пенопласте. Срезы переносят в каплю воды на предметном стекле. При малом увеличении отбирают наиболее удачные тонкие срезы. Удаляют непригодные для микрофотографирования толстые срезы и фрагменты пенопласта (бузины). Вместо воды лучше использовать раствор КОН. Отобранные срезы закрывают покровным стеклом и микрофотографируют.

На срезах можно обнаружить споронии, находящиеся на разных стадиях развития. Под эпидермисом листа расположено сплетение мицелия, образующего плоское ложе с находящимся на нем палисадным слоем коротких конидиеносцев и щетинок по краю споронии. Вначале спорония закрыта эпидермисом, а затем под давлением развивающихся конидиеносцев и образующихся конидий разрывается, обнажая массу бесцветных одноклеточных прямых или слабосогнутых (аллантаидных) продолговатых спор (рис. 170).

Род септория (*Septoria*). Это крупный род, включающий около 1500 фитопатогенных видов, поражающих различные растения. Они вызывают появление белых пятен, окруженных темной каймой на пораженных листьях. Заболевание, вызываемое этими грибами, называют септориозом. Виды рода септория поражают злаковые, семечковые, косточковые культуры, а также многие дикорастущие растения.

Для изучения характерных особенностей морфологии можно использовать вид *S. aegopódii* Lasch, паразитирующий на листьях сныти — широкораспространенном сорном зонтичном растении.

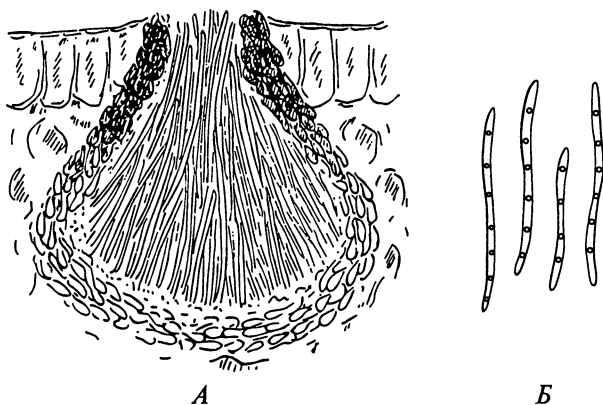


Рис. 171. *Septoria aegopodii*:

А — пикнида, заполненная спорами; Б — конидии

Пораженные листья, собранные в августе — сентябре, длительное время хорошо сохраняются в гербарии.

Пораженный лист предварительно размачивают в воде (если он взят из гербария) и, как в предыдущем случае, готовят поперечные срезы, которые можно рассматривать в воде или в КОН.

На срезе видны погруженные в ткань листа и прикрытые эпидермисом шаровидные или линзовидные пикниды, одетые оболочкой из темноокрашенных клеток с верхушечным отверстием (его видно, если срез прошел точно по центру пикниды). Стенки внутренней полости пикниды выстланы слоем очень коротких бесцветных конидиеносцев, на которых образуются длинные нитевидные прямые или согнутые септированные конидии, называемые также *пикноспорами* (рис. 171).

Род фомы (*Phoma*). *P. betae* Frank паразитирует на корнях, листьях, черешках, стеблях и семенах сахарной и столовой свеклы. Фитопатоген вызывает заболевание с разными симптомами, включая сердцевинную гниль, пятнистость листьев, точечность стеблей и семенных клубочков. Совместно с другими грибами *P. betae* вызывает заболевание, известное под названием «корнеед», или «черная ножка», у всходов свеклы.

Для практических занятий наиболее удобно собирать пораженные листья и стебли свеклы, которые сохраняют в гербаризированном или заспиртованном виде. Заболевание проявляется в первую очередь на нижних стареющих листьях. На поверхности листовой пластинки образуются крупные округлые желтоватые пятна (некрозы) с концентрической зональностью (рис. 172, А). На пятнах развиваются мелкие черные пикниды, погруженные в ткань растения или развивающиеся поверхностно (рис. 172, Б). Особенно обильны они на стеблях, покрывая их поверхность многочис-

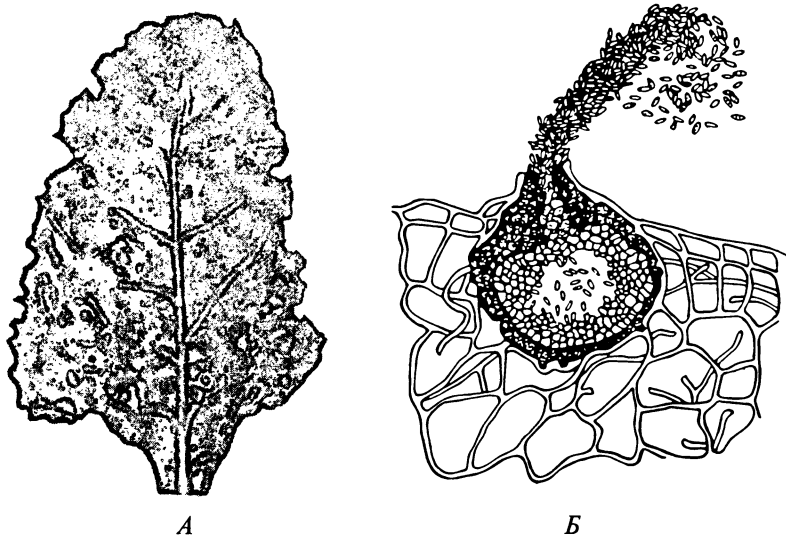


Рис. 172. *Phoma betae*:

А — пораженный лист свеклы; *Б* — разрез пикниды в ткани листа свеклы с конидиями

ленными мелкими черными точками, что дало название заболеванию «точечность стеблей».

При изготовлении препаратов необходимо, чтобы срезы прошли через черные точки — пикниды гриба. На срезе видны одиночные почти шаровидные погруженные пикниды. Оболочка пикниды образована несколькими слоями темноокрашенных клеток. В полости пикниды видны многочисленные бесцветные пикноспоры продолговатой формы, образующиеся на очень коротких конидиеносцах, выстилающих внутренние стенки пикниды. Созревшие споры заполняют полость и выдавливаются наружу через отверстие на вершине (рис. 172, *Б*). Гриб можно выделить в чистую культуру.

Род аскохита (*Ascochyta*). Пятнистость листьев, плодов гороха и других бобовых растений вызывает *A. pisi* Libert. На пораженных листьях образуются крупные округлые или овальные светло-коричневые пятна, окруженные темно-каштановой каймой. На черешках листьев и стеблях пятна более вытянутые, как и на поверхности бобов (рис. 173, *А*). Центральная часть пятна всегда более светлая и здесь расположены многочисленные пикниды.

Препарат можно приготовить как из гербарного (сухого), так и из спиртового материала. Срезы должны пройти через центр пикнид. Препарат монтируют в воде или в 5—10%-м КОН. При малом увеличении видны шаровидные или приплюснуто-шаровидные

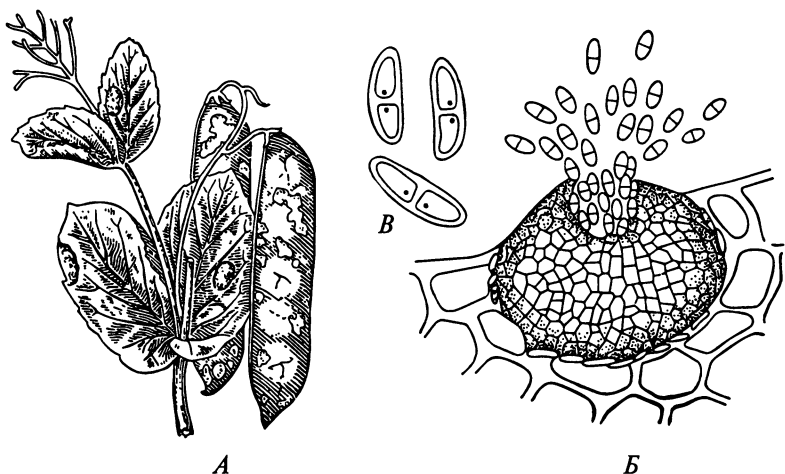


Рис. 173. *Ascochyta pisi*:

А — пятна поражения на листьях и створках бобов; *Б* — разрез пикниды;
В — конидии

светло- или темно-коричневые пикниды, почти погруженные в ткань растения со слегка выступающей верхушкой, где находится выходное отверстие (рис. 173, *Б*). Оболочка пикниды образована из нескольких слоев многоугольных клеток, темнее окрашенных на вершине пикниды. Внутренняя часть оболочки пикниды выстлана тесным слоем коротких конидиеносцев. Пикноспоры видов этого рода двухклеточные, продолговатые, короткоцилиндрические, закругленные на концах, прямые или слегка изогнутые, со слабой перетяжкой в месте поперечной перегородки (рис. 173, *В*). Масса зрелых конидий выходит наружу через верхушечное отверстие. На занятиях можно использовать также другой вид — *A. betae* Prill. et Delacr., поражающий черешки листьев и клубочки свеклы.

ЛИХЕНИЗИРОВАННЫЕ ГРИБЫ (LICHENES)

Лихенизированные грибы, или лишайники, представляют своеобразную группу симбиотрофных организмов, образованных автотрофным фотобионтом (водорослью) и гетеротрофным микобионтом (грибом). Оба компонента составляют единый симбиотрофный организм, отличающийся морфологически, анатомически и физиолого-биохимически от свободноживущих грибов и водорослей. У подавляющего большинства лишайников микобионт относится к аскомицетам (дискомицетам и перитециальным грибам). У небольшого числа видов микобионт принадлежит к базидиомицетам из рода *Thelephora* (семейство Thelephoraceae). Микобионты лишайников видоспецифичны. Водоросль одного вида может быть фотобионтом разных видов лишайников. Фотобионты лишайников относятся, в основном, к зеленым водорослям, в меньшей степени — к цианобактериям и очень редко к желтозеленым водорослям. Из зеленых водорослей чаще встречаются коккоидные формы (например, *Trebouxia*), могут быть также представители родов с многоклеточными талломами (*Trentepohlia*, *Cladophora* и некоторые другие). Требуksия характеризуется центральным звездчатым, слегка лопастным хлоропластом. Трентеполия в лишайнике не имеет оранжево-красной окраски и содержит зеленые хлоропласты, но с многочисленными мелкими капельками гематохрома. Ее нити обычно распадаются на отдельные клетки или представлены короткими цепочками клеток. Из цианобактерий (синезеленых водорослей) наиболее часто в состав лишайников входит *Nostoc*. В талломе лишайника его нити обычно короче, чем у свободноживущих видов, либо они распадаются на отдельные клетки или образуют небольшие скопления.

Некоторые лишайники имеют народные, бытовые наименования, например, «олений мох», «исландский мох», «дубовый мох». Однако от мхов они отличаются не только внешне, но и анатомическим строением таллома. Лишайники — симбиотрофные организмы, в отличие от мхов они не имеют характерной зеленой окраски, а их вегетативное тело не дифференцировано на органы — листья, стебель, корень. Таллом лишайников (слоевище) достаточно разнообразен по внешнему виду. Выделяют три основных морфологических типа таллома: накипный (корковый), листоватый и кустистый, но существуют и переходные формы.

Слоевидные накипные лишайники представлено тонкой гладкой, зернистой или порошковидной корочкой, настолько плотно растущей в субстрат (почва, кора дерева, камень), что отделить его невозможно. Образцы таких лишайников можно собрать вместе с частью субстрата (например, срезать ножом участок коры, отбить зубилом кусок камня).

Листоватые лишайники образуют таллом в виде мелких чешуек, но чаще он представлен розетковидными, часто сильно изрезанными пластинками разной величины. К субстрату такие лишайники прикрепляются всей нижней поверхностью таллома или специальными прикрепительными структурами, к которым относят ризоиды, ризины и гомф. Ризоидами называются гифы микобионта, отходящие от нижней коры, ризинами — пучки гиф, отходящие от сердцевины и обеспечивающие прикрепление таллома в нескольких точках, а гомфом — пучок гиф, также отходящих от сердцевины, но обеспечивающих прикрепление таллома в одной точке. Такие лишайники, хотя и не всегда, можно легко и без повреждения отделить от субстрата.

У кустистых лишайников таллом образуется либо в виде тонких разветвленных свисающих нитей, либо в виде более толстых округлых ветвящихся и прямостоячих кустиков. У некоторых видов кустики таллома представлены разветвленными мягкими плоскими, часто желобообразно свернутыми лентами. Слоевидные кустистых лишайников прикрепляется к субстрату только в одной точке — основанием кустика с помощью гомфа.

По анатомическому строению таллом лишайников разделяется на два типа: гомеомерный — с равномерным распределением микобионта и фотобионта (цианобактерии) в толще таллома и гетеромерный, в котором выделяются отдельные слои, хорошо различимые на поперечных срезах: верхняя кора, представленная гифами микобионта, под ней слой фотобионта — альгальная зона или гонидиальный слой (преимущественно зеленые водоросли), затем слой микобионта — сердцевина или медула, а под ним также представленная гифами микобионта нижняя кора (у некоторых видов отсутствующая).

При изготовлении срезов через таллом лишайников их необходимо предварительно размочить в воде (если используют сухой гербарный материал). Фрагмент таллома закладывают в сердцевину бузины или мелкозернистый пенопласт и режут половинкой безопасной бритвы. На практических занятиях можно использовать постоянные препараты, заключенные в глицерин-желатину, канадский бальзам или среду на основе поливинилового спирта, которые сохраняются в течение нескольких лет.

Гомеомерный таллом. Анатомическое строение таллома гомеомерного типа можно продемонстрировать на примере лишайников рода **коллема** (*Colléma* sp.). Виды коллемы развиваются на раз-

ных субстратах — на коре деревьев, на почве, камнях, известняковых скалах, особенно в южных регионах. Они образуют небольшие коричневато-черные талломы в виде розеток, подушечек или чешуек с приподнимающимися извилистыми лопастями. При высыхании они превращаются в тонкие корочки, становятся хрупкими и ломкими, но при смачивании водой разбухают и ослизняются, значительно увеличиваясь в размерах.

При большом увеличении микроскопа на поперечном срезе видны тонкие погруженные в слизистый матрикс разветвленные беспорядочно распределенные гифы микобионта, среди которых равномерно по всей толщине таллома наблюдаются короткие изогнутые цепочки синезеленой водоросли *Nóstoc*, окруженные выделяемой ею слизью. Наружная, верхняя сторона слизи матрикса окрашена темнее, чем нижняя. На поперечном срезе невозможно выделить отдельные дифференцированные слои таллома.

Коллему можно заменить лишайником из рода **лептогиум** (*Leptógium* sp.). В отличие от таллома *Colléma* у *Leptógium* заметно некоторое усложнение анатомического строения. На верхней и нижней стороне слоевища уже развивается коровый слой, образованный одним рядом округлых, плотно соединенных друг с другом клеток гиф микобионта. От нижней коры отходят многочисленные однорядные гифы — ризоиды, прикрепляющие лишайник к субстрату.

Можно взять, например, вид *L. saturninum* (Discs.) Nyl., который встречается в сырых и тенистых овражистых смешанных лесах на коре деревьев и кустарников. Он образует свинцово-серые листоватые слоевища с густо расположенными на нижней стороне

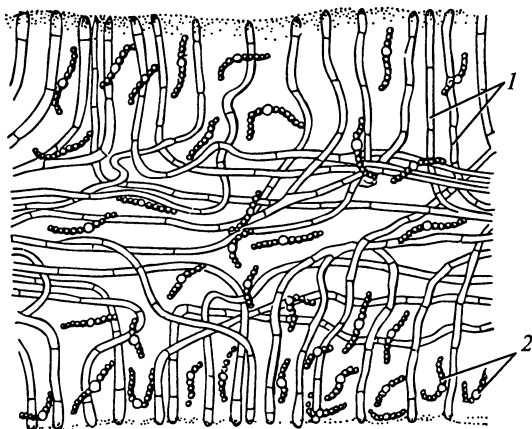


Рис. 174. *Collema*. Разрез гомеомерного таллома:

1 — гифы гриба (микобионта); 2 — нити синезеленой водоросли (фотобионта)

беловатыми ризинами. Во влажную погоду и после дождей лишайник сильно набухает, увеличивается в объеме, становясь студенистым. В сухую погоду он превращается в твердую хрупкую корочку сероватого цвета.

На поперечном срезе видно, что основная часть гомеомерного таллома образована рыхло переплетенными гифами гриба, погруженными в плотную слизь, и беспорядочно расположенными среди них цепочками *Nostoc*, состоящими из вегетативных клеток и гетероцист (рис. 174).

Гетеромерный таллом. Анатомическое строение лишайника гетеромерного типа прекрасно видно на поперечных срезах листоватых лишайников, относящихся к родам **ксантория** (*Xanthoria* sp.) или **фисция** (*Phycia* sp.). На достаточно тонких срезах даже при малом увеличении микроскопа различаются отдельные неоднородного строения по-разному окрашенные слои. В верхней части таллома видна узкая окрашенная полоса — верхний коровый слой, под которым располагается широкий бесцветный слой, образованный гифами микобионта. Его подстиляет ярко-зеленая фрагментарная полоска, состоящая из скоплений водорослей, а под ней расположена широкая зона переплетенных бесцветных гиф гриба (сердцевина), переходящая в тонкий темный слой нижней коры. При большом увеличении микроскопа видно, что верхняя кора образована несколькими слоями мелких округлых клеток (плектенхимой), из которых самый верхний слой окрашен. Далее располагается рыхлый слой бесцветных гиф и непосредственно под корой находится прерывистый слой из групп одноклеточных шаровидных зеленых водорослей (фотобионт). Это альгальная зона. Ниже находится еще более рыхлый сердцевинный слой гиф микобионта с большими пустыми промежутками, заполненными воздухом. Снизу таллом подстиляется нижней корой. От нее отходят однорядные гифы гриба (ризоиды или ризины) для прикрепления таллома к субстрату (рис. 175).

У кустистых лишайников цилиндрические веточки таллома анатомически организованы по гетеромерному типу. На поперечном срезе таллома **уснеи** (*Usnea* sp.) хорошо видно несколько концентрически расположенных слоев: плотная верхняя кора на

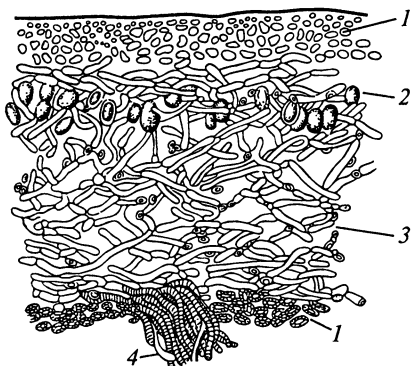


Рис. 175. Разрез гетеромерного таллома:

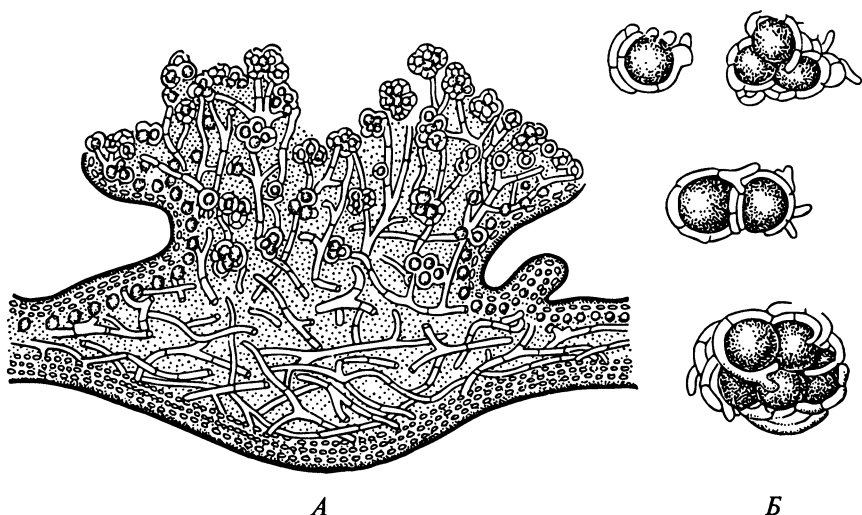
1 — верхняя и нижняя кора; 2 — водоросли (фотобионт); 3 — сердцевина из рыхлого переплетения гиф гриба; 4 — ризины

периферии, слой водорослей, рыхлая сердцевина, а также плотный центральный тяж из длинных клеток параллельно расположенных гиф. Он выполняет механическую функцию, придавая прочность тонкому, иногда очень длинному таллому, и предохраняет его от разрыва.

У лишайников существуют разные способы размножения. Наиболее эффективно вегетативное размножение, которое осуществляется кусочками талломов (фрагментацией) и с помощью специальных структур — соредиев и изидиев. Соредии представлены клетками водорослей, оплетенных гифами гриба. Они в огромном количестве развиваются под верхней корой. Под давлением массы соредиев в местах их скопления кора разрывается и соредии выходят на поверхность таллома, образуя крупные скопления — сорали. Участки слоевища с соралиями беловатой, сероватой, зеленоватой или желтоватой окраски обильно порошатся в сухую погоду. Сорали у листоватых лишайников могут формироваться по всей верхней поверхности или по краям лопастей. У некоторых лишайников соредии могут образовывать более или менее равномерный мухнистый или зернистый налет на значительной части поверхности слоевища.

Для приготовления препарата концом препаровальной иглы или скальпеля аккуратно снимают налет соредиев в каплю воды на предметном стекле, накрывают покровным стеклом и слегка надавливают его иглой. Избыток жидкости удаляют фильтровальной бумагой. При малом увеличении микроскопа находят скопления округлых серо-зеленых клубочков, которые затем рассматривают при большом увеличении. Каждый клубочек состоит из одной или нескольких клеток зеленой водоросли, плотно окутанных гифами гриба (рис. 176). Соредии распространяются ветром или каплями дождя. Попав на соответствующий субстрат, при благоприятной влажности и температуре они развиваются в новый таллом лишайника.

Изидии образуются на верхней поверхности слоевища лишайника и имеют вид небольших палочковидных разветвленных коралловидных или бугорчатых выростов, включающих и гифы гриба, и клетки водоросли, покрытых корой. Изидии легко отделяются от слоевища лишайника целиком и, так же как соредии, в дальнейшем развиваются в новый лишайник. Каждый из симбионтов лишайника может размножаться самостоятельно. Зеленые коккоидные водоросли образуют автоспоры или делятся простым делением. Микобионт способен к обычному вегетативному росту, что приводит к увеличению размеров таллома, а также размножается половым путем с образованием плодовых тел — апотециев, перитециев или псевдотециев, в сумках которых образуются аскоспоры, активно из них выбрасываемые. Однако в этом случае для формирования лишайника необходимо, чтобы такие споры



А

Б

Рис. 176. Строение сорелей:

А — сорель; Б — отдельные соредии

или образовавшиеся из них гифы встретили соответствующие водоросли.

Апотеции. На поверхности дискомицетного лишайника часто образуются плодовые тела микобионта — апотеции, обычно дисковидной или блюдцевидной формы или в виде выпуклых подушечек около 1 мм в диаметре. Они могут быть поверхностными или слегка погруженными в слоевище, у некоторых лишайников расположены по краям или на концах лопастей и ветвей таллома. Окраска апотециев у разных видов лишайников может быть неодинаковой.

Выделяют два разных типа апотециев — леканоровые и лецидеевые, различающиеся как по внешнему виду, так и по анатомическому строению.

Леканоровые апотеции характерны для рода *Lecanóra*. На срезе, проходящем перпендикулярно к поверхности апотеция, виден выступающий периферический валик (слоевищный край), образованный гифами микобионта, в который заходят клетки симбиотической водоросли. Этот край по окраске совпадает с цветом таллома.

Верхнюю часть апотеция занимает гимениальный слой (теций), образованный булавовидными сумками с 8 овальными окрашенными или бесцветными спорами и тонкими парафизами, которые впоследствии растворяются и исчезают (рис. 177). На поверхности теция располагается эпитеций, имеющий вид тонкого слоя, сформированного окрашенными булавовидно расширенными верхушками парафиз, и защищающий гимений. Под гимением нахо-

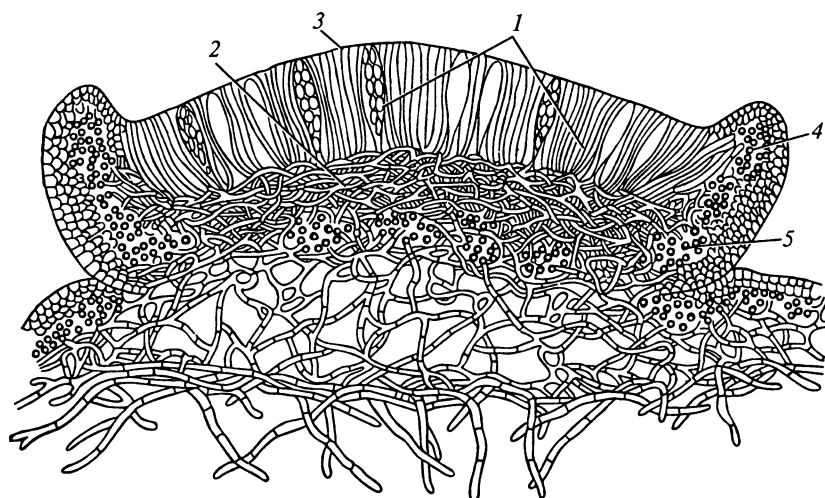


Рис. 177. Разрез леканорового апотеция:

1 — теций; 2 — гипотеций; 3 — эпитеций; 4 — слоевищный (талломный) край с водорослями; 5 — слой фотобионта

дится субгимениальный слой (гипотеций), из плотно переплетающихся гиф, от которых отрастают сумки и парафизы. По краям апотеций охвачен амфитецием, содержащим водоросли и спускающимся вниз к слоевищу, а вверху образующим валик, выступающий над диском апотеция.

Лецидеевые апотеции свойственны многочисленным видам широко распространенного рода корковых лишайников лецидея (*Lecidea*). Таллом этого лишайника представлен однородной гладкой, зернистой или бугорчатой корочкой или реже имеет вид сросшихся чешуек. Встречается на камнях.

У корковых лишайников отсутствует нижняя кора, а таллом плотно срастается с субстратом, прикрепляясь к нему гифами сердцевинного слоя. Апотеции округлой или неправильной угловатой формы от взаимного сдавливания, погружены в таллом или расположены на его поверхности в виде выпуклых образований. Иногда они сильно перетянуты снизу или сужены в короткую ножку.

У лецидеевых апотециев также есть эпитеций, теций и гипотеций. Кроме того, у них хорошо развит слой из темноокрашенных гиф гриба, подстилающий гипотеций снизу и охватывающий теций с боков. Он формирует оболочку апотеция, называемую эксципулом. Верхние концы гиф эксципула выступают наружу и образуют собственный край апотеция, сходный по окраске с его диском. Край лецидеевого апотеция не содержит клеток водорослей (рис. 178). Эксципул обособляет апотеций от слоевища, и фотобионт не входит в него и не развивается под ним.

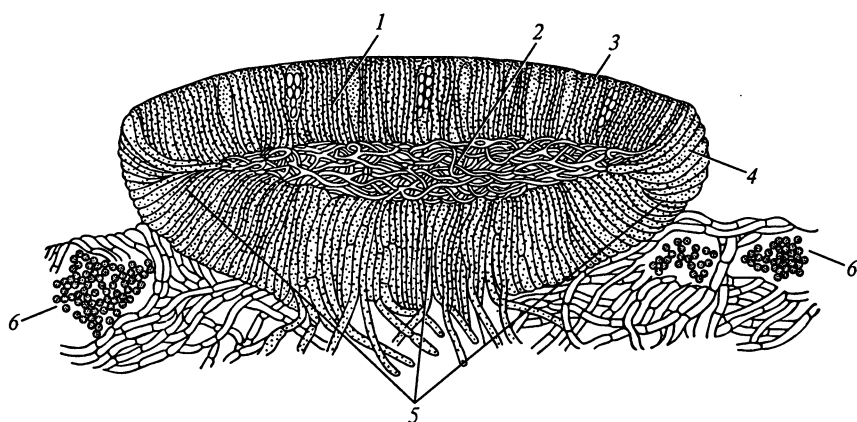


Рис. 178. Разрез лецидеевого апотеция:

1 — теций; 2 — гипотеций; 3 — эпитеций; 4 — собственный край апотеция (без водорослей); 5 — эксципул апотеция; 6 — слой водорослей (фотобионта)

У лишайников с участием пиреномицетных грибов микобионт размножается с образованием перитециев, погруженных в таллом, с выступающим наружу устьищем.

С внешним видом и анатомическим строением таллома можно ознакомиться на примере отдельных видов листоватых и кустистых лишайников из разных родов, широко распространенных в лесах умеренной климатической зоны. Накипные лишайники также часто встречаются на коре лиственных деревьев, но из них сложнее изготавливать препараты.

Род графис (*Gráphis*). Слоевище накипное. Плодовые тела в виде сильно изогнутых длинных ветвящихся штрихов. Споры разделены поперечно на 6—10(16) клеток, бесцветные. *G. scrípta* (L.) Ach. — наиболее часто встречающийся вид этого рода. Он широко распространен на гладкой коре лиственных деревьев — рябины, липы, черемухи, клена, ольхи. Таллом лишайника имеет вид неправильной формы пятен серовато-зеленоватых или серовато-беловатых, похожих на мазки краски, и полностью срастается с корой. Таллом иногда слабо заметен, и о его существовании можно судить только по некоторому изменению окраски коры. На поверхности таллома развиваются полупогруженные черные неправильно разветвленные извилистые апотеции, образующие узор, похожий на восточные письма (рис. 179). Погруженный в кору деревьев таллом лишайников называют гипофлеоидным.

Род ксантория (*Xanthória*). Слоевище листоватое, рассеченное на лопасти, оранжево-желтое или оранжевое. Лишайники этого рода образуют париетиновую кислоту, которая с КОН дает яркое пурпурно-красное окрашивание таллома. Этот признак хорошо от-

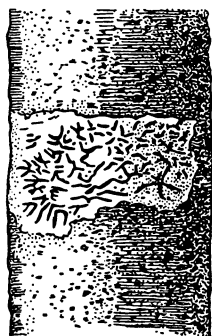


Рис. 179. Накипный (корковый) таллом *Graphis scripta* с черными извилистыми апотециями

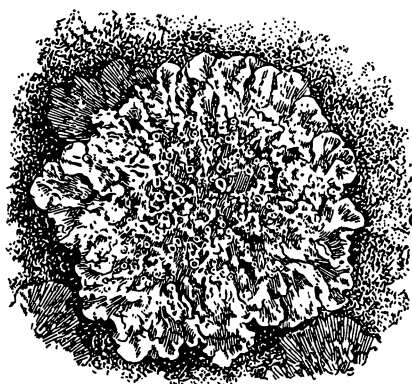


Рис. 180. Листоватый таллом *Xanthoria parietina* с апотециями

личает виды *Xanthoria* от других видов лишайников с желтым и оранжевым талломом и обычно применяется при идентификации лишайников. Степень проявления окраски таллома связана с количеством париетиновой кислоты, которая интенсивнее образуется на ярком солнечном свете. Поэтому ярче окрашены талломы, растущие в верхней части кроны деревьев, где сильнее освещение. В затененных местообитаниях талломы часто приобретают бледный желтоватый цвет или становятся зеленоватыми. У видов, встречающихся на севере европейской части России, всегда имеются многочисленные апотеции.

X. parietina (L.) Th. Fr., или «стенную золотянку», наиболее часто находят на коре осин и тополей. Он также может развиваться на обработанной древесине — на заборах, крышах, на стенах построек (отсюда латинский видовой эпитет *parietina*, означающий «стенная», «постенная»). Этот лишайник хорошо заметен и имеет вид почти правильных оранжево-желтых розеток диаметром 3—5 см, образованных распростертым листоватым талломом с плоскими, на концах выемчато изрезанными лопастями, прикрепленными ризинами к субстрату. Поверхность лишайника покрыта многочисленными яркоокрашенными дисковидными несколько выступающими апотециями (рис. 180).

Род гипогимния (*Hypogymnia*). Слоевище листоватое, рассеченное на лопасти, у многих видов внутри полое. На нижней его стороне нет ни ризоидов, ни ризин. *H. physodes* (L.) Nyl. — один из наиболее повсеместно распространенных лишайников, растущих на коре стволов, ветвей лиственных (береза, осина и др.) и хвойных деревьев (ель, сосна). Таллом его при развитии на стволах деревьев представляет собой округлые или сильно вытянутые вдоль ветвей розетки, неплотно прирастающие к субстрату, в сухом состоянии окрашенные в пепельно-серо-зеленоватый цвет

и приобретающие зеленовато-серую окраску после дождя. Более или менее узкие лопасти слоевища внутри полые, плотно прилегают друг к другу. Концы лопастей с несколько вздутыми верхушками обычно приподнимаются над талломом и слегка завернуты на верхнюю сторону. Нижняя сторона слоевища голая, без ризоидов, морщинистая, черная или коричневатая, светлеющая к краям. На нижней стороне завернутых лопастей образуются беловатые или зеленоватые порошащиеся сорали с многочисленными соредиями, которыми преимущественно и размножается *H. physodes*. Апотечии формируются очень редко.

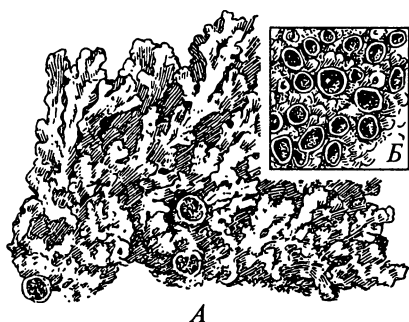


Рис. 181. *Physcia pulverulenta*. Листоватый таллом (А) с апотечиями (Б)

Род фисция (*Physcia*). *P. pulverulenta* (Schreb.) Hampe¹ — чрезвычайно распространенный листоватый лишайник. Таллом имеет почти правильную округлую форму диаметром до 12 см, часто встречается на коре стволов осин. Окраска лишайника оливковая или оливково-коричневая, слоевище плотно прилегает к субстрату и образовано плоскими, узкими или довольно широкими разветвленными лопастями. Сверху они часто покрыты обильным сизоватым налетом (латинское название вида *pulverulenta* означает «покрытая пылью»). Этот налет придает лопастям лишайника пепельно-серый оттенок. Нижняя сторона таллома почти черная с частыми темно-серыми или черными ризинами. На верхней стороне таллома в значительном числе образуются крупные (2—4 мм в диаметре) сидячие апотечии с черновато-коричневым диском. Апотечий окаймлен довольно толстым серовато-коричневым слоевищным краем (рис. 181).

Род кладония (*Cladonia*). Широко распространенные виды рода растут на песчаных почвах, на пнях, у основания стволов, среди мхов и иногда на скалах. Для многих характерно формирование первичного и вторичного слоевища. Первичное слоевище редко выражено в виде бугорков, образующих налипную корочку, и обычно представлено мелкими или довольно крупными листоватыми чешуйками, прикрепленными к субстрату с помощью гиф

¹ В настоящее время многие авторы признают разделение рода *Physcia* на несколько родов. В частности, виды, характеризующиеся буровой (а не серой) окраской таллома, отсутствием лишайникового вещества атранорина и еще рядом признаков, относят к роду **фискония** (*Physcönia*). Тогда данный вид должен называться *Physcönia pulverulenta* (Hoffm.) Poelt.

или ризоидов. На первичном талломе развиваются разнообразной формы образования вторичного слоевища. Они называются подециями и имеют вид вертикально стоящих выростов таллома. У разных видов *Cladonia* подеции имеют неодинаковую форму. Они могут быть палочковидными или притупленно-шиловидными, расширенными вверху в виде бокальчика (сцифы), в виде кустика с более или менее разветвленными (у некоторых видов очень сильно) округлыми веточками. Полностью сформированные подеции полые внутри и у многих видов покрыты порошащимся соредиозным налетом. У многих видов на поверхности подециев образуются короткие листовидные чешуйки, похожие на чешуйки первичного таллома, называемые филлокладиями. Сцифовидные подеции довольно часто пролиферируют, т. е. из их центра или по краям развиваются новые подеции. На концах ветвей шиловидных и по краям бокаловидных подециев образуются апотеции, окрашенные в красный, светло- или темно-коричневый цвета.

В умеренной зоне и северных регионах наиболее широко распространены следующие виды рода: *C. rangiferina* (L.) Web. emend. Vain., *C. arbuscula* (L.) Hoff., *C. stellaris* (L.) Rabh., известные под названием «оленьего мха», или «ягеля» (рис. 182). В арктической тундре эти лишайники покрывают огромные пространства и представляют основную кормовую базу северных оленей. В лесах умеренной климатической зоны они часто встречаются на сухих песчаных склонах, в сосняках, называемых борами-беломошниками, где они растут на почве, образуя плотные обширные дерновинки, сухие, хрустящие под ногами в засушливую погоду и мягкие в дождливую. Кустики, формирующие дерновинки, представляют собой подеции, сильно разветвленные от самого основания и заканчивающиеся короткими тонкими веточками.

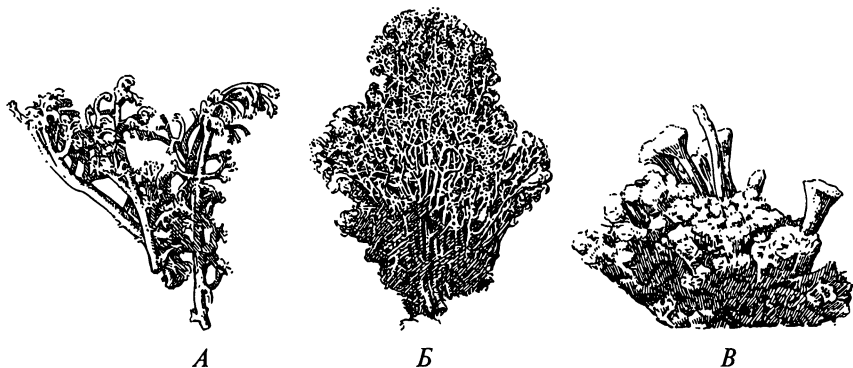


Рис. 182. Кустистые талломы видов рода *Cladonia*:

А — *C. rangiferina*; Б — *C. stellaris*; В — *C. fimbriata*

Подцепии у *C. rangiferina* и *C. arbuscula* оканчиваются поникающими в одну сторону концевыми веточками. Они окрашены в пепельно-серый цвет, иногда со слабо-коричневатым оттенком у *C. rangiferina* и зеленовато-серый цвет у *C. arbuscula*.

C. stellaris образует зеленовато-серые прямостоячие подцепии, в верхней части сильно разветвленные на веточки, звездчато расходящиеся в разные стороны и не буреющие на концах. Подцепии этого вида рода *Cladonia* образуют кустики в верхней части куполовидной формы.

В основании стволов деревьев и пней часто встречается еще один распространенный вид *C. fimbriata* (L.) Sandst. У этого лишайника развиваются довольно крупные, часто изрезанные по краям узорчатые чешуйки первичного слоевища, на котором расположены прямостоячие серовато-зеленоватые бокаловидные и не пролиферирующие подцепии.

Род уснея (*Usnea*). В старых хвойных лесах, в тайге распространены так называемые «бородатые лишайники», свисающие с ветвей деревьев длинными серовато-зеленоватыми тонкими сильно разветвленными прядями. Кустики видов *Usnea* могут быть также прямостоячими. Они прикрепляются к ветвям своим основанием — гомфом. Веточки таллома в сечении округлые, цилиндрические или округло-угловатые, сильно разветвленные. У многих видов этого рода веточки несут дополнительные короткие боковые ответвления, называемые фибриллами, отходящими под прямым углом (рис. 183). Виды рода *Usnea* отличаются от других «бородатых лишайников» плотным прочным бесцветным центральным тяжем, имеющим вид беловатого стержня, заметного при растрескивании слоевища. Он хорошо виден при продольном растягивании крупных основных веточек таллома.

Род эверния (*Evernia*). Слоевище кустистое, в виде очень мягких плоских лопастей. Лишайник *E. prunastri* (L.) Ach. обычно называют «дубовым мхом». Это один из широко распространенных лишайников, растущих на коре стволов и ветвей лиственных деревьев. Талломы *E. prunastri* в отличие от других дорзовентральных лишайников характеризуются мягкими на ощупь несколько повисающими кустиками, прикрепляющимися своим основанием к субстрату. Слоевище его образовано плоскими довольно широкими дихотомически разветвленными лопастями (рис. 184). Верхняя сторона лопастей беловато- или серо-зеленоватой окраски, снизу они более светлые с розоватым оттенком. Края лопастей слоеви-



Рис. 183. Кустистое свисающее слоевище *Usnea*

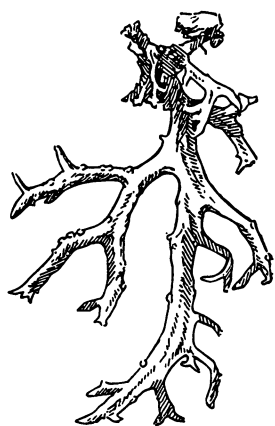


Рис. 184. Кустистый таллом *Evernia prunastri*

ща обычно завернуты на нижнюю сторону и покрыты обильными серовато-белыми или беловатыми сораями с многочисленными соредиями, которые легко распространяются ветром в сухую погоду. В этом можно убедиться, если слегка потрепать кустик *E. prunastri*, и тогда видно, что от него отделяется беловатая пыль.

Образцы всех типов лишайников (листоватых, кустистых и особенно корковых) необходимо собирать вместе с фрагментом субстрата. Лишайники, растущие на коре и ветвях, отделяют с помощью ножа или секатора, а с камней отбивают зубилом и молотком. Талломы напочвенных лишайников легко отрываются руками. Собранные образцы лишайников помещают в отдельные конверты или в коробки. Чтобы сухие

слоевища в конвертах не ломались, их следует предварительно немного увлажнить.

Образцы лишайников перед хранением следует тщательно высушить для предотвращения плесневения и порчи. Лишайники, собранные в сухую погоду, хорошо высушают в естественных условиях, сохраняя форму и окраску.

СПИСОК НАИБОЛЕЕ УПОТРЕБЛЯЕМЫХ РЕАКТИВОВ И КРАСИТЕЛЕЙ

Ацетформол. Фиксирующая жидкость, состоящая из спирта 50°-го — 100 мл, формалина 40%-го; — 7 мл, ледяной уксусной кислоты — 7 мл.

Жавелевая вода. Смесь 2 растворов: 20 г хлористой извести в 100 мл воды и 25 г углекислого калия в 100 мл воды. Через сутки растворы сливают вместе и фильтруют. Используют для просветления микроскопических препаратов.

Едкая щелочь (КОН). Обычно используют в виде 5—10%-го раствора. Способствует набуханию слизей, восстановлению формы оболочек спор и клеток в препаратах, изготовленных из гербарных материалов. Применяют так же, как просветляющее средство. Для тех же целей можно использовать 10%-й водный раствор аммиака.

Хлоралгидрат. Используют как просветляющий препараты раствор, состоящий из 8 ч. хлоралгидрата и 5 ч. воды.

Хлор-цинк-йод. Используют как реактив на клетчатку. Йодистый калий растворяют в крепком растворе хлористого цинка при добавлении металлического йода (30 г хлористого цинка растворяют в 14 мл воды, добавляют 5 г йодистого калия и 1 г металлического йода). Реактив окрашивает клетчатку в фиолетовый цвет.

Йод. Применяют в виде раствора Люголя (1 г кристаллического йода, 2 г йодистого калия и 300 мл воды). Для этого сначала готовят раствор йодистого калия в воде и в него добавляют кристаллический йод. Для использования в виде реактива Мельцера 1,5 г KI растворяют в 20 мл дистиллированной воды, добавляют 0,5 г кристаллического йода и после растворения вносят 20 мл хлоралгидрата.

Осмиевая кислота. Используют как 1%-й водный раствор, который хранят в склянке из темного стекла. Применяют как фиксатор в виде раствора или паров. Служит реактивом на жиры. Следует иметь в виду, что осмиевая кислота — сильно ядовитое соединение!

Метиленовый синий. Применяют для окрашивания клеточных оболочек, слизей, дубильных веществ в виде 1%-го водного раствора. Некоторые объекты можно микроскопировать непосредственно в красителе.

Хлопчатобумажный синий. 0,05 г хлопчатобумажного синего (или анилинового синего) растворяют в 30 мл молочной кислоты. Используют для обнажения мицелия в тканях растений, а также цианофильной ornamentации оболочек спор. После окраски препарат дифференцируют молочной кислотой и в ней же микроскопируют.

Оранжевый. Обычно используют в виде 1%-го спиртового раствора или 1%-го раствора в гвоздичном масле. Цитоплазматический краситель, хорошо окрашивающий также клеточные стенки у растений и дающий фон в препаратах, окрашенных другими красителями.

Тионин. Применяют для окрашивания гиф мицелия в тканях растений в комбинации с оранжем. 0,1 г тионина растворяют в 3—5%-м растворе фенола в дистиллированной воде. В течение 5 мин интенсивно окрашивает мицелий в темно-фиолетово-пурпурный цвет. Избыток красителя удаляют спиртовым раствором оранжа, одновременно докрашивающего стенки клеток растений в оранжевый цвет.

Эозин. Обычно применяют в виде 0,2%-ых водных растворов. Окрашивает цитоплазму как общий краситель и интенсивно красит ядра и пиреноиды.

Флоксин В. Используют в виде 1%-го водного раствора для окрашивания цитоплазмы.

Конго красный. Применяют 1%-й раствор в 10%-м аммиаке или в 2%-м едком калии. Дифференцированно окрашивает слои сумок, особенно у представителей семейства *Thelebolaceae*.

Нейтральный красный. Используют в виде слабых водных растворов (1:1000 и 1:10 000) для прижизненной окраски клеток.

Гематоксилин Гайденайна. Используют 1%-й водный раствор гематоксилина и 2—4%-й раствор железо-аммонийных квасцов, действующих перед окраской как протрава и после окраски как дифференциатор. Окрашивает ядра.

Гематоксилин Делафильда. Для получения красного водного раствора требуется тщательное приготовление и длительное созревание. 1 г гематоксилина растворяют в 6 мл насыщенного водного раствора аммонийных квасцов. Затем раствор необходимо выдержать одну неделю. После этого добавляют по 25 мл глицерина и метилового спирта и через 4 ч смесь фильтруют. Окрашивание занимает от 5 до 30 мин, после чего окрашенный препарат дифференцируют подкисленным спиртом.

Судан III. Используют спиртовой приготовленный раствор. Для этого 0,1 г красителя растворяют в 20 мл 95%-го спирта, затем добавляют 20 мл глицерина. Окрашивает жиры, смолы, эфирные масла в красный цвет.

Сулема-бромфеноловый синий. 10 г сулемы и 100 мг бромфенолового синего растворяют в 1000 мл дистиллированной воды. Окрашенный препарат промывают в 0,5%-м растворе уксусной кислоты, помещают в водопроводную воду и микроскопируют. Применяют для окрашивания белковых включений в клетке, а также ядер и пиреноидов. Живой или фиксированный материал, не содержащий осмиевой кислоты, окрашивается в течение 15 мин.

Метод Гутштейна. Препарат в течение 20—30 мин протравливают 5—10%-м водным раствором таннина с последующим быстрым промыванием в водопроводной воде и окрашивают раствором кристаллвиолетта. Применяют для окрашивания оболочек.

Хромово-уксусная смесь. 5 г хромовой кислоты, 1 мл ледяной уксусной кислоты, 1 мл дистиллированной воды; или 70 мл 1%-й хромовой кислоты, 5 мл ледяной уксусной кислоты и 90 мл дистиллированной воды. Применяют для фиксирования водорослей.

Купфер-лактофенол. К 96 мл раствора лактофенола (20 г карболовой кислоты, 40 мл глицерина, 20 мл молочной кислоты, 20 мл дистиллированной воды) добавляют 2 г кристаллической хлористой меди и 2 г уксуснокислой меди. Используют как фиксатор, долго сохраняющий зе-

леную окраску водорослей. Раствор добавляют к водной пробе водорослей в количестве 5—10 %.

Монтировочные среды для постоянных препаратов

Глицерин-желатина. 1 вес. ч. бесцветной желатины смешивают с 6 ч. воды, добавляют 7 ч. чистого глицерина и на 100 ч. смеси прибавляют 1 г фенола или тимола. Смесь при постоянном помешивании нагревают на водяной бане до полного расплавления желатины, затем фильтруют на горячей воронке.

Полифеноловый спирт в молочной кислоте. 15 г порошкообразного поливинилового спирта растворяют в 100 мл дистиллированной воды на водяной бане при температуре 80°C и постоянном помешивании стеклянной палочкой до получения гомогенной прозрачной массы консистенции клейстера. В раствор добавляют 39,2 мл молочной кислоты, затем 39,2 мл фенола. Смесь в горячем виде необходимо профильтровать через марлю. Для спор с окрашенным экзоспорием лучше использовать другой вариант среды: 1,66 г поливинилового спирта аналогичным образом растворяют в 10 мл дистиллированной воды при 80°C, добавляют 10 мл молочной кислоты и 1 мл глицерина. (Пропорции составных частей можнократно увеличивать до получения необходимого объема конечного реактива.)

ПРИЛОЖЕНИЕ 2

ОБЫЧНЫЙ КОНСЕРВАНТ ДЛЯ ХРАНЕНИЯ ОБРАЗЦОВ

Формальдегид (40%-й) — 5%-й раствор в воде — 25 мл
Спирт этиловый (95%-й) — 150 мл и вода — 1000 мл

ПИТАТЕЛЬНЫЕ СРЕДЫ ДЛЯ ЛАБОРАТОРНОГО КУЛЬТИВИРОВАНИЯ ГРИБОВ

Сусло-агар

Пивное сусло (неохмеленное) м 200 мл
Вода (дист.) — 800 мл
Агар-агар — 17—20 г/л

Среда Чанека

NaNO ₃ — 2 г	FeSO ₄ ·7H ₂ O — 0,01 г
K ₂ HPO ₄ — 1 г	Сахароза — 30 г
MgSO ₄ ·7H ₂ O — 0,5 г	Агар-агар — 17—20 г
KCl — 0,5 г	Вода (дист.) — 1 г

Картофельно-глюкозный агар

Картофель — 200 г	Агар-агар — 17—20 г
Глюкоза — 20 г	Вода — 1 л

Способ приготовления. Очищенный и нарезанный ломтиками картофель кипятят в течение 1 ч в 500 мл воды. Одновременно в 500 мл воды расплавляют агар. Картофельный отвар фильтруют и добавляют в расплавленный агар, общий объем доводят до 1 л и вносят глюкозу.

Овсяный агар

Овсяная мука — 75 г

Агар-агар — 17–20 г

Вода (дист.) — 1 л

Способ приготовления. Овсяную муку в воде медленно нагревают в течение 1 ч на водяной бане. Агар расплавляют отдельно и добавляют, фильтруя через марлю, к отвару овсяной муки. Приготовленные среды разливают по колбам, стерилизуют в течение 20 мин при давлении в 101,3 кПа в автоклаве, охлаждают, стерильно разливают в стерильные чашки Петри и на уже застывшую среду высевают культуры гриба.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гарибова Л. В. Обзор и анализ современных систем грибов. — Петрозаводск: Корельский научный центр РАН, 1999.

Горбунова Н. П. Альгология. — М.: Высшая школа, 1991.

Дьяков Ю. Т. Введение в микологию и альгологию. — М.: Изд-во МГУ, 2000.

Жизнь растений: В 7 т. — М.: Просвещение, 1976. — Т. 2.

Жизнь растений: В 7 т. — М.: Просвещение, 1977. — Т. 3.

Курс низших растений / Под общ. ред. чл.-кор. АН СССР М. В. Горленко. — М.: Высшая школа, 1981.

Мюллер Э., Леффлер В. Микология. — М.: Мир, 1995.

Протисты. Ч. 1. Руководство по зоологии / Под общ. ред. акад. РАН, проф. А. Ф. Алимova. — СПб.: Наука, 2000.

Саут Р., Уиттик А. Основы альгологии. — М.: Мир, 1990.

Alexopoulos C. J., Mims C. W., Blackwell M. Introductory Mycology (4th ed.). — New York, Chichester, Brisbane, Toronto, Singapore. John Willey and Sons. Inc., 1996.

Kendrick B. The Fifth Kingdom. 3rd ed. Focus publishing. R. Pullins Company, Newburport MA 01950, 2000.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	3
Введение	4
Водоросли	7
Отдел Цианобактерии (Cyanobactéria), или Синезеленые водоросли (Cyanóphyta)	10
Порядок Хроококковые (Chroococccáles)	11
Порядок Осцилляториевые (Oscillatoriales)	13
Порядок Ностоковые (Nostocáles)	14
Отдел Эвгленовые водоросли (Euglenóphyta)	16
Отдел Динофитовые водоросли (Dinóphyta)	18
Отдел Охрофитовые водоросли (Ochróphyta)	21
Класс Золотистые водоросли (Chrysophýceae)	22
Класс Синуровые водоросли (Synurophýceae)	24
Класс Трибофициевые, Желтозеленые водоросли (Tribophýceae, Xanthophýceae)	25
Порядок Трибонемовые (Tribonematáles)	25
Порядок Ботридиевые (Botrydiáles)	27
Порядок Вошериевые (Vaucheriáles)	28
Класс Диатомовые водоросли (Bacillariophýceae, Diatomophýceae)	30
Порядок Навикуловые (Naviculáles)	32
Порядок Цимбелловые (Cymbelláles)	33
Порядок Ахнантовые (Achnantháles)	35
Порядок Бациллариевые (Bacillariáles)	35
Порядок Табеллариевые (Tabellariáles)	36
Порядок Фрагилариевые (Fragilariáles)	36
Порядок Талассиозировые (Thalassiosiráles)	38
Порядок Мелозировые (Melosiráles)	38
Порядок Хетоцеровые (Chaetocerotáles)	39
Класс Бурые водоросли (Phaeophýceae, Fucophýceae)	40
Порядок Эктокарповые (Ectocarpáles)	40
Порядок Сфацелариевые (Sphaecelariáles)	42
Порядок Диктиотовые (Dictyotáles)	43
Порядок Ламинариевые (Laminariáles)	46
Порядок Фукусовые (Fucáles)	50
Отдел Красные водоросли (Rhodóphyta)	53
Класс Собственно красные водоросли (Rhodophýceae)	55
Порядок Бангиевые (Bangiales)	55
Порядок Батрахоспермовые (Batrachospermáles)	57

Порядок Анфельциевые (Ahnfeltiáles)	59
Порядок Церамиевые (Ceramiáles)	60
Отдел Зеленые водоросли (Chloróphyta)	66
Класс Собственно зеленые водоросли (Chlorophýceae)	67
Порядок Вольвоксовые (Volvocáles)	67
Порядок Хлорококковые (Chlorococcáles)	72
Порядок Эдогониевые (Oedogoniáles)	76
Порядок Хетофоровые (Chaetophoráles)	79
Класс Требуксиевые (Trebouxiophýceae)	81
Класс Ульвовые (Ulvophýceae)	82
Порядок Улотриксковые (Ulothricháles)	83
Порядок Ульвовые (Ulváles)	84
Порядок Бриопсидовые (Bryopsidáles)	86
Порядок Дазикладовые (Dasycládales)	89
Порядок Сифонокладовые (Siphonocládales)	90
Класс Трентеполиевые (Trentepohliophýceae)	93
Класс Харовые (Charophýceae)	95
Порядок Зигнемовые (Zygnematáles)	95
Порядок Десмидиевые (Desmidiáles)	100
Порядок Харовые (Charáles)	105
Миксомицеты	110
Отдел Настоящие слизевики (Мухомысцота), или тип Mycetozóa ..	110
Класс Миксогастровые, или Собственно слизевики (Мухогастеромысцетес, Мухомысцетес, Мухогастрида)	110
Отдел Плазмодиофоровые (Plasmodiophoromycota), или тип Plasmodiophorida	119
Отдел Оомицеты (Oomýcota)	121
Класс Оомицеты (Oomýcetes)	121
Порядок Сапролегниевые (Saprolegniáles)	121
Порядок Пероноспоровые (Peronosporáles)	124
Царство Грибы Мысцота (Мысцетес, Мысцопхита, Фунги)	130
Отдел Зигомицеты (Zygomýcota)	133
Отдел Сумчатые грибы, или Аскомицеты (Ascomýcota)	139
Класс Тафриномицеты (Taphrinomýcetes)	141
Порядок Тафриновые (Taphrináles)	141
Класс Сахаромицеты (Saccharomýcetes), или Гемияскомицеты (Hemiascomycetés)	143
Порядок Сахаромицетовые (Saccharomycetáles)	143
Класс Эвротииомицеты (Eurotiomýcetes)	145
Порядок Эвротиевые (Eurotiáles)	145
Класс Сордариомицеты (Sordariomýcetes)	150
Порядок Сордариевые (Sordariáles)	150
Порядок Гипокрейнные (Hypocreáles)	152
Класс Дотидеомицеты (Dothideomýcetes)	155
Порядок Плеоспоровые (Pleosporáles)	155
Дискомицеты	158
Класс Пезизомицеты (Pezizomýcetes)	159
Порядок Пезизовые (Pezizáles)	159
Класс Леотииомицеты (Leotiomýcetes)	166

Порядок Ритисмовые (<i>Rhytismatales</i>)	166
Порядок Леоциевые (<i>Leotiáles</i>), или Гелоциевые (<i>Helotiáles</i>)	167
Класс Эризифомицеты (<i>Erysiphomycètes</i>)	169
Отдел Базидиальные грибы (<i>Basidiomycóta</i>)	174
Класс Урединиомицеты (<i>Urediniomycètes</i>), или Телиомицеты (<i>Teliomycètes</i>)	175
Порядок Ржавчинные (<i>Uredináles</i>)	175
Класс Устилагиномицеты (<i>Ustilaginomycètes</i>), или Устомицеты (<i>Ustomycètes</i>)	183
Порядок Головневые (<i>Ustilagináles</i>)	183
Семейство Устилагиновые, или Собственно головневые (<i>Ustilagináceae</i>)	184
Семейство Тиллециевые (<i>Tilletiáceae</i>)	186
Порядок Экзобазидиальные (<i>Exobasidiáles</i>)	188
Класс собственно Базидиомицеты (<i>Basidiomycètes</i>)	189
Подкласс Гетеробазидиомицеты (<i>Heterobasidiomycetidae</i>)	189
Порядок Аурикуляриевые (<i>Auriculariáles</i>)	189
Порядок Дакримицетовые (<i>Dacrymycetáles</i>)	190
Подкласс Гомобазидиомицеты (<i>Homobasidiomycetidae</i>)	191
Афиллофороидные базидиомицеты	191
Трутовые грибы	192
Агарикоидные базидиомицеты	195
Порядок Болетовые (<i>Boletáles</i>)	195
Порядок Агариковые (<i>Agaricáles</i>)	195
Гастероидные базидиомицеты	203
Порядок Дождевиковые (<i>Lycoperdáles</i>)	204
Порядок Гнездовковые, или Нидуляриевые (<i>Nidulariáles</i>)	207
Порядок Весёлковые, или Фаллусовые (<i>Phalláles</i>)	208
Анаморфные, или Митотические грибы, или Дейтеромицеты (<i>Deuteromycóta</i>)	210
Порядок Гифомицеты (<i>Hyphomycetáles</i> , <i>Hypháles</i> или <i>Moniliáles</i>)	210
Класс Целомицеты (<i>Coelomycètes</i>)	215
Лихенизированные грибы (<i>Lichenes</i>)	220
Приложения	233
Список литературы	236

Учебное издание

**Барсукова Татьяна Николаевна,
Белякова Галина Алексеевна,
Прохоров Владимир Петрович,
Тарасов Константин Львович**

Малый практикум по ботанике. Водоросли и грибы
Учебное пособие

Редактор *Н. А. Соколова*
Технический редактор *Н. И. Горбачева*
Компьютерная верстка: *Р. Ю. Волкова*
Корректоры *Л. А. Богомолова, В. А. Жилкина*

Диaposитивы предоставлены издательством

Изд. № А-1403-І. Подписано в печать 04.04.2005. Формат 60×90/16.
Бумага тип. № 2. Гарнитура «Таймс». Печать офсетная. Усл. печ. л. 15,0.
Тираж 3000 экз. Заказ № 14749.

Издательский центр «Академия».

Санитарно-эпидемиологическое заключение № 77.99.02.953.Д.004796.07.04 от 20.07.2004.
117342, Москва, ул. Бутлерова, 17-Б, к. 360. Тел./факс: (095)334-8337, 330-1092.

Отпечатано в ОАО «Саратовский полиграфический комбинат».
410004, г. Саратов, ул. Чернышевского, 59.

**МАЛЫЙ
ПРАКТИКУМ
ПО БОТАНИКЕ**

**ВОДОРОСЛИ
И ГРИБЫ**

ISBN 5-7695-2173-2



9 785769 521737

Издательский центр «Академия»