

Н.П.Горбунова

АЛЬГОЛОГИЯ

Допущено Государственным комитетом СССР

по народному образованию

в качестве учебного пособия

для студентов

высших учебных заведений,

обучающихся по специальности

«Ботаника»



Москва

«Высшая школа» 1991

ББК 28.591
Г67
УДК 582.26

Рецензенты:

кафедра ботаники Горьковского государственного университета
им. Н. И. Лобачевского (зав. каф. доц. Г. А. Юлова); докт. биол.
наук Н. П. Масюк. (Институт ботаники им. Н. Г. Холодного
АН УССР)

Горбунова Н. П.

Г 67 Альгология: Учеб. пособие для вузов по спец.
«Ботаника» – М.: Высш. шк., 1991.—256 с.: ил.
ISBN 5-06-000641-7

Рассмотрены морфология, ультраструктура, онтогенез, систематика,
филогения и экология водорослей. Приведены новые данные о цитологии,
жизненном цикле и систематике, обусловленные применением электронной
микроскопии и новыми принципами культивирования водорослей. Обо-
бщены сведения по родам водорослей.

Г $\frac{1906000000(4309000000) - 248}{001(01) - 91}$ 13 – 91

ББК 28.591
582

Учебное издание

Горбунова Нина Павловна

АЛЬГОЛОГИЯ

Редактор *Н.А. Соколова*
Младшие редакторы *Е.В. Бурова* и *Е.И. Попова*
Художник *В.Н. Хомяков*
Художественный редактор *Т.А. Коленкова*
Технические редакторы *Л.А. Муравьева*, *Г.А. Фетисова*
Корректор *С.К. Завьялова*

ИБ № 8176

Изд. № Е-568. Сдано в набор 26.07.90. Подп. в печать 22.03.91. Формат 60×88¹/₁₆. Бум.
офс. № 2. Гарнитура Таймс. Печать офсетная. Объем 15,68 усл. печ. л. 15,68 усл. кр.-отт.
17,97 уч.-изд. л. Тираж 5200 экз. Цена 1 р. 50 к.

Издательство «Высшая школа», 101430. Москва, ГСП-4. Неглинная ул., д. 29/14
Отпечатано с диапозитивов ордена Октябрьской Революции и ордена Трудового Крас-
ного Знамени МПО «Первая Образцовая типография» Госкомпечати СССР, 113054,
Москва, Валуевская, 28 в Московской типографии № 8 Госкомпечати СССР, 101898,
Москва, Центр, Хохловский пер., 7. Тип, зак. 1210.

ISBN 5-06-000641-7

© Н.П. Горбунова, 1991

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	4
Введение	5
Глава 1. Систематика водорослей	11
Глава 2. Морфология	15
Глава 3. Цитология эукариотических водорослей	17
Глава 4. Размножение	41
Глава 5. Отдел синезеленые водоросли	54
Отдел прохлорофитовые водоросли	71
Глава 6. Отдел красные водоросли	72
Глава 7. Отдел золотистые водоросли	96
Глава 8. Отдел желтозеленые, или разножгутиковые, водоросли	113
Глава 9. Отдел диатомовые водоросли	122
Глава 10. Отдел бурые водоросли	139
Глава 11. Отдел динофитовые водоросли	162
Глава 12. Отдел криптофитовые водоросли	179
Глава 13. Отдел рафидофитовые водоросли	183
Глава 14. Отдел эвгленофитовые водоросли	184
Глава 15. Отдел зеленые водоросли	189
Указатель латинских названий	253

*Светлой памяти профессоров и преподавателей
Московского университета:*

*Л.И. Курсанова, К.И. Мейера,
Н.И. Цешинской, Н.А. Комарницкого,
М.А. Пешкова*

посвящается автором

ПРЕДИСЛОВИЕ

Как показывает название, водоросли живут преимущественно в воде (покрывающей 3/4 поверхности Земли), хотя некоторые из них встречаются в наземных условиях; на почве и в ее толще, на коре деревьев и т. п. Распространенные по всему земному шару, они играют колоссальную роль в жизни природы, которая в первую очередь определяется их особенностями как фотоавтотрофных организмов. В воде они являются основными создателями органического вещества, поэтому все животное население водоемов обязано своим существованием водорослям — первому звену пищевых цепей. Другое очень важное значение водорослей состоит в том, что в процессе фотосинтеза они выделяют свободный кислород, необходимый для дыхания водных организмов, как животных, так и растительных. Следовательно, в водной среде водоросли определяют уровень биологической продуктивности водоемов. Наземные водоросли важны как пионеры растительности на бесплодных, каменистых участках суши, как накопители первичного гумуса, подготавливающие возможность поселения других растений. Повышая содержание кислорода, улучшая структуру и накапливая в почвах связанный азот, водоросли способствуют и повышению их плодородия.

Повсеместное распространение водорослей в природе и массовое развитие в разных местообитаниях определяет большую роль их в практической деятельности человека, роль неуклонно возрастающую. Положительная роль обусловлена участием в создании плодородия почв, азотфиксацией, осуществляемой синезелеными водорослями. Существуют съедобные водоросли — источники белков, жиров, углеводов, а также водоросли, идущие на изготовление лекарственных и биологически активных веществ и т. д. Отрицательное значение водорослей связано с цветением воды в водохранилищах и каналах, засорением агрегатов электростанций, фильтров водопроводных систем, замором рыб. Встречаются токсические водоросли.

Колоссально возросло и теоретическое значение водорослей в качестве объектов исследования при решении физиологических, биохимических, биофизических, экологических и общепроизводственных проблем; они являются также объектами космических исследований. Таким образом, альгологические знания становятся необходимыми для специалистов самых разных областей народного хозяйства.

Между тем наблюдается острый дефицит в отечественной учебной альгологической литературе, особенно такой, которая отражала бы современное состояние этой науки.

Стремительное развитие электронной микроскопии и прогресс в культивировании водорослей в 40–50-х годах внесли принципиальные изменения в представления о цитологии, онтогенезе и систематике водорослей. Эта новая информация пока слабо отражена в тех немногочисленных изданиях по водорослям, которые у нас имеются.

Предлагаемое учебное пособие преследует цель восполнить этот пробел. Изложение материала как в общей, так и в специальной части (при описании отдельных родов) основано на обобщении данных последних десятилетий.

Автор

ВВЕДЕНИЕ

Альгология¹ (иначе фикология)—наука о водорослях. Крупные, главным образом морские, водоросли были известны человеку с древнейших времен, и в приморских странах, особенно в Китае, Японии, они издавна использовались в хозяйстве человека. Однако начало альгологии как науки можно датировать только серединой XVIII в., точнее 1753 годом, когда К. Линней в своем 24 классе *Cryptogamia* выделил порядок *Algae* (водоросли). В линнеевском понимании порядок *Algae* включал печеночные мхи, лишайники, губки и собственно водоросли. Среди последних он различал всего четыре рода: *Chara*, *Fucus*, *Ulva* и *Conferva*. Огромный авторитет Линнея в какой-то мере затормозил развитие альгологии, так как еще на протяжении более 50 последующих лет открываемые многочисленные новые виды водорослей относились ботаниками-альгологами все к тем же четырем родам Линнея. Только в начале XIX в. появляются описания новых родов, и с 1800 по 1875 г. рядом авторов, среди которых отец и сын Агарды (К.А. Agardh, I.G. Agardh), немецкий исследователь Кютцинг (F. Kützing), известный своим 20-томным атласом, содержащим до 2 тыс. таблиц с изображениями морских и пресноводных водорослей и др.,— было описано подавляющее большинство известных в настоящее время родов водорослей. Имена этих авторов стоят после соответствующих родовых названий. Установление большого количества новых родов вызвало необходимость группирования их в таксономические единицы более высокого ранга. Первые попытки сгруппировать роды в семейства и порядки базировались исключительно на внешних признаках таллома: так, нитчатые водоросли (тогда их называли членистыми) группировались вместе независимо от их окраски. Первым, кто выдвинул окраску таллома в качестве фундаментального признака для установления больших таксономических групп, был английский ученый В. Гарвей (W.H. Harvey), установивший в 1836 г. такие крупные ряды, как *Chlorospermeae* — зеленые водоросли, *Melanospermeae* — бурые водоросли, *Rhodospermeae* — красные водоросли, позднее переименованные соответственно в *Chlorophyceae*, *Phaeophyceae*, *Rhodophyceae*. Как известно, этот признак пигментации не утратил своего значения и в наши дни,

¹ От лат. *alga* — водоросль и греч. *logos* — наука.

так что различные крупные группы водорослей распознаются в первую очередь по набору пигментов, что и отражено в их наименованиях. В гарвеевском понимании *Chlorophyceae* включали, помимо зеленых, синезеленые и разножгутиковые, или желтозеленые водоросли, позднее выделенные в самостоятельные классы *Cyanophyceae* и *Heterocontae* (*Xanthophyceae*). Диатомовые водоросли (*Bacillariophyceae*) еще во времена Гарвея рассматривались как отдельная группа — класс *Bacillariophyceae*, сначала включавший и десмидиевые водоросли, впоследствии отнесенные к зеленым водорослям.

В начале XIX в. альгология, как и вся ботаника, носила чисто описательный характер. Однако в середине XIX в. наряду с чисто описательной классификаторской ботаникой¹ начинает бурно развиваться новое направление, заключающееся в изучении клеточного строения растений и особенно их онтогенеза направление, которому его приверженцы дали наименование «научной ботаники». 40 — 50-е годы прошлого века знаменуются крупнейшими открытиями в области онтогенеза водорослей важная составная часть которого — бесполое и половое размножение. Лишь в середине XIX в. было твердо установлено значение зооспор как нормальных элементов размножения водорослей. Впервые зооспоры наблюдались у вошерии (*Vaucheria*): в 1807 г. Трентеполем (*Trentepohl*) и в 1843 г. Ф. Унгером (*F. Unger*), но были истолкованы не как клетки бесполого размножения, а как «превращение растения в животное».

Аналогичная ситуация имела место и при истолковании феномена полового воспроизведения. Еще в конце XVIII в. у спирогиры (*Spirogyra*) впервые наблюдалось образование зигот, а в 1803 г. Ж. Воше (*J. Vaucher*) то же самое отметил у спирогиры, а также выявил половые органы у водоросли, названной по его имени вошерией. Тем не менее вплоть до середины XIX в. господствовало мнение, что половой процесс у водорослей отсутствует, причем это выдвигалось даже как характерный для талломных растений признак. Переворот в таком подходе наступил только в 1854 — 1855 гг. после появления замечательных работ французского альголога Ж. Тюрэ (*G. Thuret*) и немецкого — Н. Прингсгейма (*N. Pringsheim*). В 1854 г. Тюрэ экспериментально доказал оплодотворение у рода фукус (*Fucus*): он выяснил, что яйцеклетка у фукуса развивается в ооспору только в том случае, если она соединяется со сперматозоидом. За этим последовало наблюдение Прингсгейма в 1855 г. над процессом проникновения сперматозоида в яйцо *Vaucheria sessilis*, а спустя год он же увидел слияние сперматозоида с яйцом у зеленой водоросли эдогонима (*Oedogonium*). Таким образом было неопровержимо доказано слияние различных в половом отношении — мужских и женских — клеток и возникновение

¹ Эколого-флористические работы по отдельным регионам продолжают и в настоящее время; в СССР они даже преобладают.

зигот как прямого следствия этого полового акта. Ряд авторов, в том числе А. де-Бари (A. De Bary), подтвердили наблюдения Прингсгейма над половым процессом у вошерии и эдогониума. В 1856 г. Ф. Кон (F. Cohn) обнаружил оогамия у вольвокса (Volvox), а в 1867 г. Э. Борнэ и Ж. Тюрэ (E. Bornet, G. Thuret) описали строение половых органов и половой процесс у красных водорослей.

Новый шаг вперед в изучении полового воспроизведения у водорослей опять связан с именем Н. Прингсгейма, который в 1870 г. описал у пандорины (*Pandorina morum*) половой процесс в виде слияния гамет одинакового размера. Это окончательно поколебало господствующую долгое время точку зрения, что половой процесс обязательно связан с морфологической дифференцировкой гамет на мужские и женские. После открытия изогамии у пандорины, а спустя год К. Крамером (C. Cramer, 1871) — у улотрикса (*Ulothrix*) конъюгация у спирогиры и других конъюгат окончательно признана в качестве полового процесса. Вскоре (1876—1879) у кутлериальных (*Cutleriales*) был обнаружен половой процесс, связующий изогамия и оогамия и заключающийся в копуляции макро- и микрогамет,— гетерогамия.

В России онтогенетическое направление в изучении водорослей успешно развивалось И. Н. Горожанкиным и его многочисленными учениками¹.

В конце XIX в. было установлено, что важнейшим этапом полового процесса является слияние ядер, т. е. кариогамия, после чего возник интерес к наблюдениям за поведением ядер при половом процессе. В 70—80-е годы XIX в. в альгологии начал быстро распространяться цитологический метод исследования. Первым слияние ядер в зиготе спирогиры наблюдал Ф. Шмитц (Fr. Schmitz, 1879). Он также установил многоядерность клеток кладофоры (*Cladophora*) и некоторых сифоновых водорослей. В России цитологический метод к изучению онтогенеза у водорослей впервые применил ученик И. Н. Горожанкина Л. И. Курсанов. Поскольку половой процесс сопровождается слиянием ядер и удвоением числа хромосом, в цикле развития водорослей с половым размножением неизбежен процесс возникновения гаплоидных ядер из диплоидных, и в конце прошлого века начались и до сих пор продолжают исследования по обнаружению момента редукционного деления в жизненном цикле той или иной водоросли. На протяжении второй половины прошлого века вырабатывается и принятая в настоящее время терминология (зооспоры, гаметы, изо- и оогамия, ооспора, спорофит, гаметофит и пр.).

Большой материал, накопленный в ходе изучения цитологии и онтогенеза водорослей, подготовил почву для перехода альгологии

¹ Содержание этих работ приводится ниже при описании соответствующих родов

в новый период ее истории, который начинается с самых первых лет XX в. В области систематики он знаменуется, во-первых, разработкой учения о происхождении различных групп водорослей из разных групп окрашенных жгутиковых и, во-вторых, объяснением явления параллелизма в развитии отдельных классов и типов водорослей. Разработка того и другого вопроса неразрывно связана с именем чешского альголога А. Пашера (A. Pascher), который, по существу, создал современную систематику водорослей.

До начала XX в. все передвигающиеся с помощью жгутиков окрашенные одноклеточные и колониальные организмы относили к отдельному классу Flagellatae среди Protozoa или же выделяли в отдельный тип или класс Flagellatae. Исключение составляли лишь зеленые жгутиконосцы —вольвокальные, которые еще Л. Рабенхорст (L. Rabenhorst, 1863) включил в систему зеленых водорослей. Кроме того, когда из зеленых водорослей был выделен класс желтозеленые, то к нему были отнесены и некоторые пигментированные разножгутиковые подвижные формы. Между тем еще в конце XIX в. Г. Клебсом (G. Klebs) и др. была продемонстрирована гетерогенность группы окрашенных жгутиконосцев, включающей несколько различных линий или рядов, постоянно различающихся числом и расположением жгутиков, природой пигментов, формой, в которой накапливаются в клетке продукты фотосинтеза, и другими менее константными и потому менее важными признаками. Ф. Ольтманнс (F. Oltmanns, 1904) ликвидирует единый класс Flagellatae, разбивая его на четыре класса, которые он поместил среди водорослей подчеркивая этим филогенетические связи жгутиконосцев с водорослями. Полную ясность в понимание отношений между жгутиконосцами и водорослями внес А. Пашер (A. Pascher, 1914, 1931), который разработал учение о происхождении различных групп водорослей¹ от различно окрашенных жгутиконосцев. Одно из самых веских доказательств такого происхождения, помимо сходства в строении и химизме клетки,— существование подвижных (жгутиковых) репродуктивных стадий у неподвижных в Вегетативном состоянии водорослей. В целом это было установлено в ходе онтогенетических исследований водорослей еще в середине XIX в. Так, зооспоры неподвижных зеленых водорослей подчас неотличимы от жгутиконосцев зеленого цвета; зооспоры разножгутиковых водорослей имитируют жгутиконосцев с неравными и неодинакового строения жгутиками; зооспоры золотистых неподвижных водорослей очень сходны с одноклеточными жгутиконосцами, имеющими золотистую окраску; наконец, зооспоры динофитовых водорослей, неподвижных, нитчатых или иной формы весьма напоминают своеобразных жгутиконосцев, у которых на теле имеются

¹ Однако необходимо помнить, что современные жгутиковые сами являются продуктом длительной эволюции и, несомненно, построены гораздо сложнее, чем те первичные жгутиконосцы, которые и стали предками большинства водорослей.

ложбинки или бороздки (поперечная и продольная). Факты подобного рода привели к тому, что во всех современных системах отдельные группы окрашенных жгутиковых включены в отделы водорослей в качестве самых примитивных их представителей¹.

К ранее указанным классам водорослей Пашер добавил еще ряд классов: Chrysophyceae, Dinophyceae, Cryptophyceae, Euglenophyceae, исходные формы которых — подвижные жгутиковые, различно окрашенные организмы, прежде объединяемые в одну таксономическую группу. Таким образом, Пашер заложил основы современной систематики водорослей. (Об объяснении им параллелизма в развитии отдельных классов водорослей см. гл. 2.)

С 1945 г. начинается современный период в истории альгологии. Для этого периода характерно, во-первых, использование электронной микроскопии для изучения ультраструктуры водорослей, а, во-вторых, бурное и чрезвычайно продуктивное развитие методов искусственного выращивания как пресноводных, так и морских водорослей в условиях лаборатории. Именно этими факторами объясняется «взрыв» информации, относящейся к ультраструктуре, а также к вопросам размножения и циклов развития самых разных водорослей, нередко побуждающей пересматривать давно установившиеся представления. Новая информация по ультраструктуре водорослей в свою очередь тесно коррелирует с усовершенствованием методов электронной микроскопии. Первый «взрыв» информации такого рода наблюдался в конце 40-х и начале 50-х годов, когда для изучения жгутиковых различных водорослей был применен недавно разработанный метод напыления. Следующий «взрыв» информации в конце 50-х годов связан с усовершенствованием микроскопической техники и внедрением ультрамикротомов для получения ультратонких срезов, позволяющих изучать детали внутреннего строения клетки. С середины 60-х годов введение техники замораживания—скалывания сделало также возможным изучение поверхностей клеток, стенок мембран и органелл. В последние годы большое развитие получила сканирующая электронная микроскопия, ставшая важным орудием исследования панцирей диатомовых водорослей, изучения поверхностей клеток десмидиальных, динофлагеллят и многих других водорослей. Один и тот же объект нередко изучается комплексно, с привлечением всех вышеназванных методов. Если первые два десятилетия исследования тонкой структуры водорослей носили описательный характер, то в последнее время данные электронной микроскопии широко используются для расшифровки функций клетки и органелл.

Важно отметить, что полученные в ходе этих исследований данные отражены в предлагаемом пособии. Однако небольшой объем пособия позволяет сделать это только в отношении

¹ При этом окрашенные жгутиковые (Flagellatae) как особая систематическая группа (прежде они трактовались как особый тип) отпадают.

сравнительно немногих, самых широко распространенных к известным родов. По этой же причине соответствующий иллюстративный материал, который можно найти в любом ботаническом курсе, в частности в «Курсе низших растений» (1981), не приводится.

В предисловии указывалось на значение водорослей в качестве объектов исследований при решении физиологических, биохимических, общебиологических и других проблем. Ниже достаточно подробно приводятся результаты некоторых исследований, полученных на альгологических объектах и представляющих общебиологический интерес (работы по химической природе аттрактантов, дифференцировке клеток, регенерации талломов, получению вегетативных гибридов и др.). Изложение же работ физиологических, биохимических, генетических выходит за рамки настоящего учебного пособия¹.

Данные по распространению, экологии, практическому использованию водорослей излагаются в систематической части при описании соответствующих таксонов.

¹ Интересующимся можно порекомендовать сводки «*Algal Physiol. and Biochem.*» (1974) и «*The Genetics of Algae*» (1976).

Глава 1

СИСТЕМАТИКА ВОДОРΟΣЛЕЙ. КЛАССЫ, ОТДЕЛЫ ВОДОРΟΣЛЕЙ

К началу XX в. различали следующие классы водорослей (по А. Пашеру):

Синезеленые водоросли — Cyanophyceae

Красные водоросли — Rhodophyceae

Зеленые водоросли — Chlorophyceae

Золотистые водоросли — Chrysophyceae

Желтозеленые, или Разножгутиковые, водоросли — Xanthophyceae, или Heterocontae.

Диатомовые водоросли — Bacillariophyceae, или Diatomeae.

Бурые водоросли — Phaeophyceae

Динофициевые водоросли — Dinophyceae

Криптофициевые водоросли — Cryptophyceae

Эвгленофициевые водоросли — Euglenophyceae

Каждый класс характеризуется специфическим набором пигментов, запасным продуктом, откладывающимся в клетке в процессе фотосинтеза, и если есть жгутики, то их строением. Эти постоянные различия между большими группами водорослей побудили рассматривать их как самостоятельные по своему филогенезу группы, не связанные родством, и отказаться от понятия водоросли — Algae как определенной таксономической единицы (класса, типа). Таким образом, название Algae так же, как Flagellatae, утратило свое прежнее значение определенной таксономической единицы (в линееневском понимании—порядок) и сохранилось лишь как биологическое понятие для обозначения низших растений, содержащих в подавляющем большинстве хлорофилл, способных к фотоавтотрофному питанию и живущих преимущественно (но не всегда) в воде.

Что касается классов, то большинство современных авторов следует системе А. Пашера. Пашеровская концепция классов, которая выдвигала требование единообразия таких признаков, как пигментация, характер запасных продуктов, строение монадных клеток, и допускала неограниченные вариации в строении таллома, сохранилась и до настоящего времени. Принятие этой концепции не препятствует объединению и расчленению конкретных классов си-

системы Пашера в соответствии с новыми данными по биохимии и цитологии водорослей. И в последние два десятилетия был установлен целый ряд новых классов, например, из зеленых водорослей выделен класс *Prasinophyceae*, из желтозеленых — класс *Eustigmatophyceae*, из золотистых — *Haptophyceae* и др. Однако основные классы системы Пашера остались прежними. Что же касается распределения этих классов по стволам, или отделам, то тут мнения разных авторов сильно расходятся, и современные системы водорослей различаются главным образом по числу и объему стволов, или отделов. Число последних варьирует от 4 до 10—12. Эти колебания определяются тем, какое место в системе занимают харовые водоросли, каким образом группируются классы, характеризующиеся желто-бурой окраской, и отношением авторов к синезеленым водорослям. Согласие достигнуто относительно красных водорослей, которые, по мнению большинства авторов, невозможно поместить в один отдел ни с одним из других классов водорослей. Они составляют отдел *Rhodophyta* Эвгленофициевые водоросли также во многих системах относят к отделу *Euglenophyta*. Окрашенные в зеленый цвет водоросли с крахмалом в качестве запасного продукта в одних системах распределяются между двумя отделами: *Chlorophyta* и *Charophyta* как это делал и Пашер (A. Pasher, 1931), однако многие авторы включают харовые водоросли в качестве класса, а в некоторых системах как порядок в отдел *Chlorophyta*, а в системах последних лет (B. Fott, 1971; Д. К. Зеров, 1972) большой ствол *Chlorophyta* объединяет не только все окрашенные в зеленый цвет водоросли, но и высшие растения.

Еще большее разнообразие наблюдается в системах разных авторов относительно группирования классов водорослей, имеющих золотисто-бурую окраску. Еще в 1914 г. Пашер впервые обратил внимание на ряд сходных признаков у золотистых, желтозеленых и диатомовых водорослей. Эти сходные признаки следующие: 1) состав пигментов с преобладанием ксантофиллов над хлорофиллами; 2) запасные продукты: хризоламинин, масло, отсутствие крахмала; 3) оболочки, состоящие из двух и более частей; 4) частое окремнение клеточных покровов; 5) сходство монадных клеток; б) образование особых эндоплазматических цист. На основе сходства этих признаков Пашер считал эти группы родственными и объединил их в один большой отдел *Chrysophyta*, что было принято в большинстве систем зарубежных авторов. Однако Ф. Э. Фрич (F. E. Fritsch, 1935, 1945) воздерживается от установления отделов и каждый из приводимых им 11 классов предпочитает рассматривать как отдельный эволюционный ряд. Того же, по существу, придерживаются и в русской альгологической литературе, где почти каждому из указанных выше классов соответствует отдел. Наоборот, в зарубежной литературе последних лет наблюдается тенденция к еще большему укрупнению отделов и соответственно

уменьшению их количества. Так, в ряде систем к классам отдела Chrysophyta (по Пашеру) добавили еще классы Phaeophyceae, Dinophyceae, Cryptophyceae, Rhaphidophyceae, создав крупный таксон Chromophyta. Общий признак входящих сюда классов — отсутствие хлорофилла *b*; имеется только хлорофилл *a* и в большинстве случаев *c*. Это сходство пигментов коррелирует со сходством субмикроскопического строения фотосинтезирующего аппарата, жгутики в этих группах также обнаруживают сходное строение. Большой таксон Chromophyta некоторыми альгологами принимается (М. Chadeffaud, 1960; В. Fott, 1971). другие эту группу отвергают.

Классы Dinophyceae и Cryptophyceae Пашер объединил в отдел Rungophyta, что принято в русской альгологической литературе, но не прижилось в иностранной, где чаще всего различают два отдела: Dinophyta и Cryptophyta

Наконец, необходимо остановиться на положении синезеленых водорослей. Как уже отмечалось, синезеленые водоросли были выделены из зеленых и во многих системах до сих пор фигурируют в качестве класса Cyanophyceae, составляющего отдел Cyanophyta. равноценный другим отделам водорослей. Однако последнее время синезеленые водоросли во многих руководствах стали сближать с дробянками и противопоставлять царство прокариот (Procaryota) царству эукариот (Eucaryota), куда относятся все остальные отделы водорослей¹. Эта точка зрения не нова. Сходство в организации клетки очень давно побудило исследователей к сближению синезеленых водорослей с бактериями. Еще Ф. Кон (F. Cohn, 1854) в середине прошлого столетия относит бактерии к растительному царству и объединяет их в одну группу с синезелеными водорослями под общим названием Schizophyta. Несколько позднее К. Нэгели (C. Nägeli, 1857), основываясь на отсутствии хлорофилла у бактерий, выделяет их в самостоятельную группу Schizomycetes, и большинство последующих авторов (А. Pascher, 1931; М. Chadeffaud, 1960; Н.С. Bold, 1973 и др.) также рассматривают синезеленые водоросли и бактерии как две самостоятельные и группы одинакового ранга (отдела).

Наряду с такой трактовкой синезеленых водорослей и бактерий как самостоятельных отделов, объединяемых в группу Procaryota, в последние годы у бактериологов наметилась тенденция придавать еще большее значение сходству ультраструктуры у этих двух групп, незаслуженно пренебрегая такими важными и существенными раз-

¹ Для прокариот в первую очередь характерно отсутствие в клетке обособленных, одетых элементарными мембранами ядра, митохондрий, хлоропластов. Клеткам эукариот присущи хорошо оформленные ядро, пластиды, митохондрии, отграниченные от основной цитоплазмы системой элементарных мембран.

личиями между этими организмами, как: 1) более высокий уровень морфологической дифференциации таллома синезеленых водорослей; 2) наличием у них системы, в принципе аналогичной таковой у эукариотических водорослей и существенно отличающейся от пигментной системы фотосинтезирующих бактерий; 3) кислородный (т. е. сопровождающийся выделением кислорода) фотосинтез синезеленых. К этому можно добавить еще полное отсутствие жгутиковых стадий у этих водорослей в отличие от бактерий.

Синезеленые водоросли стали называть синезелеными бактериями — цианобактериями и в некоторых системах низвели их до ранга класса (класс синезеленые фотобактерии в отделе *Photobacteria* наряду с классами красные и зеленые фотобактерии) или даже порядка *Cyanobacteriales* в классе *Photobacteria*.

На основании принадлежности синезеленых водорослей наряду с бактериями к прокариотам (*Procaryota*) многие бактериологи сделали вывод о синонимичности терминов *Procaryota* и *Bacteria* и выдвинули требование подчинить номенклатуру *Cyanophyta* правилам Международного кодекса номенклатуры бактерий (R.I. Stanier et al., 1978).

Против этих предложений выступили многие альгологи, в том числе и русские, например Н. В. Кондратьева (1981), подчеркивающие вышеперечисленные существенные различия между этими двумя группами, и то, что синезеленые водоросли до сих пор подчинялись Международному кодексу ботанической номенклатуры, по которому создание нового таксона в случае водорослей базируется на латинском описании, сопровождаемом рисунками и фотографиями. Подчинение же *Cyanophyta* кодексу номенклатуры бактерий означало бы необходимость описания новых таксонов синезеленых водорослей (и пересмотр более 2000 уже описанных таксонов) на основании чистых — аксеничных культур. Последние известны сейчас для сравнительно очень немногих синезеленых водорослей. Кроме того, использование штаммов *Cyanophyta* (как того потребовал бы кодекс номенклатуры бактерий) в качестве номенклатурных типов видов, затрудняется способностью многих синезеленых водорослей при определенных условиях задерживать свое развитие на промежуточных стадиях, а также вероятностью появления мутаций под воздействием экстремальных факторов, используемых при очистке культур. Адаптация бактериологического кодекса к синезеленым водорослям сделала бы невозможным какое-либо экологическое исследование их в природе.

В дальнейшем изложении мы принимаем, что царство прокариот (*Procaryota*) имеет три ветви (одела): I. *Schizophyta*, II. *Cyanophyta*, III. *Prochlorophyta*.

Более частные вопросы классификации будут рассмотрены ниже при описании соответствующих отделов.

Глава 2

МОРФОЛОГИЯ (СТУПЕНИ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ ТАЛЛОМОВ ВОДОРΟΣЛЕЙ)

Как известно, во многих классах (и отделах) водорослей (зеленые, желтозеленые, золотистые, динофитовые) простейшие представители --это одноклеточные жгутиковые формы.

В дальнейшей эволюции этих отделов наблюдается замечательный параллелизм, который выражается в том, что в разных, самостоятельных по своему происхождению отделах водорослей наблюдаются аналогичные типы или ступени морфологической дифференциации таллома. Эти ступени следующие:

1. *Монадная организация* характеризуется активной подвижностью с помощью жгутиков. Она присуща прежде всего одноклеточным жгутиконосцам, которые являются начальными звеньями эволюции многих отделов водорослей. Разновидность монадной организации - подвижные (с помощью жгутиков) колонии и ценобии¹. У выше организованных водорослей монадной структурой обладают лишь клетки, служащие для размножения — бесполого (зооспоры) и полового (гаметы).

2. *Ризоподимальная (амебоидная) организация* наблюдается у некоторых лишенных твердой оболочки форм, которые развивают цитоплазматические отростки — ризоподии.

3. *Пальмеллоидный, или капсальный, тип организации* представлен неподвижными, одетыми оболочками или голыми клетками, погруженными в общую слизь. Такие слизистые талломы имеют различные размеры и очертания.

4. *Коккоидная организация* характеризуется неподвижными, одетыми оболочками клетками, одиночными или соединенными в колонии и ценобии.

5. *Нитчатая ступень организации* представлена клетками, соединенными в нити, простые или разветвленные. Клетки нити непрерывно делятся поперечными перегородками, обуславливая этим ее нарастание в длину.

6. *Гетеротрихальная или разнонитчатая организация* сложнее предыдущей и характеризуется двумя системами нитей: стелющимися по субстрату и отходящими от них вертикальными нитями.

7. *Пластинчатая (тканевая) организация* также легко выводится из нитчатой: в результате делений клеток нити не только в поперечном, но и в продольных направлениях возникают талломы в виде паренхиматозных пластинок.

¹ Ценобиями называют колонии, в которых число клеток определяется на ранних стадиях развития и не меняется до следующей репродуктивной фазы.

8. *Сифональная, или сифоновая, организация* отличается отсутствием поперечных клеточных перегородок, так что талломы часто крупных размеров и со значительной внешней дифференцировкой формально представляют собой одну клетку с непрерывной вакуолью клеточного сока и обычно большим количеством клеточных ядер. В этом случае часто говорят о неклеточном строении.

9. *Сифонокладальная организация* отличается от сифоновой тем, что сифоновый вначале таллом рано или поздно делится на многоядерные участки, или сегменты.

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

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

Удивительное на первый взгляд явление параллелизма в эволюции разных отделов водорослей объясняется довольно просто. Многократно на многочисленных примерах из разных отделов водорослей было показано, что монадная, т. е. снабженная жгутиками, клетка довольно легко может терять их и временно переходить в одних случаях в ризоподиальное, в других — в пальмеллоидное, в третьих - — в коккоидное состояние. Обычно из этих временных состояний возврат к исходной монадной форме более или менее легкий. Если же эти преходящие случайные состояния продлеваются во времени, так что на них будет приходиться большая часть жизненного цикла, а к монадному состоянию организм будет возвращаться только в момент размножения, то получатся соответственно ризоподиальный, пальмеллоидный и коккоидный типы талломов. Нитчатый таллом также без труда можно вывести из монадного: такой переход каждый раз можно наблюдать при прорастании зооспоры в нить, а из нити легко может возникнуть пластинчатый таллом. Таким образом, монадная организация — исходная для всех остальных типов организации талломов водорослей. Поскольку начальные ступени эволюции во многих отделах водорослей представлены довольно сходно устроенными монадами¹ (различающимися, однако, по окраске, продуктам метаболизма и строению жгутиков), параллельный ход эволюции в разных отделах водорослей объясняется параллельным развитием из монадной остальных типов морфологической организации таллома. Усложнение стро-

¹ Некоторые отделы, однако, совсем лишены жгутиковых стадий (красные, синезеленые водоросли), и для них невозможно установить родство со жгутиковыми.

ения и переход к многоклеточности сопровождались потерей подвижности в вегетативном состоянии. Исходная монадная организация сохранялась только у репродуктивных клеток, и то не всегда. При этом подвижная монадная стадия, все более сокращаясь, удержала основные черты родоначальной формы. Вот почему монадные репродуктивные клетки водорослей из разных отделов столь полно воспроизводят признаки, присущие одноклеточным монадным представителям данного отдела.

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

Глава 3

Цитология эукариотических водорослей¹

Протопласт как совокупность живых компонентов клетки (ядра, цитоплазмы, пластид, митохондрий, вакуолей) лишь у сравнительно немногих более примитивных водорослей ограничен снаружи только цитоплазматической мембраной (клеточной мембраной, плазмалеммой). Такие клетки называют «голыми». Голыми являются, как правило, репродуктивные клетки водорослей—зооспоры и гаметы (исключение представляют многие вольвокальные, монадные клетки которых, как вегетативные, так и репродуктивные, одеты клеточной оболочкой).

КЛЕТОЧНАЯ ОБОЛОЧКА

У большинства водорослей протопласты полностью окружены клеточными стенками (оболочками).² Как и у высших растений, клеточная оболочка водорослей всегда образуется снаружи от плазмалеммы, защищает протопласт и служит как бы наружным скелетом клетки. Оболочка состоит из двух компонентов: аморфного слизистого матрикса и погруженного в него фибриллярного опорного (скелетного) компонента. В состав матрикса входят гемицеллюлозы и пектиновые вещества, образуемые аппаратом Гольджи внутри клетки и выделяемые через плазмалемму путем экзоцитоза. Что касается химического состава фибриллярного

¹ Описание прокариотной клетки будет дано при рассмотрении соответствующих групп.

² Клеточная оболочка и клеточная стенка — синонимы, одинаково широко употребляемые в литературе

компонента клеточных стенок, а в отличие от высших растений, где фибриллы представлены целлюлозой, у водорослей наблюдается большее разнообразие полисахаридов образующих скелетные фибриллы. «Создается впечатление, что природа экспериментировала с разнообразными типами полисахаридов до тех пор, пока отбор не показал, наконец, что именно цепи целлюлозы (β -1,4-полиглюкан) могут служить наилучшим материалом для укрепления клеточных оболочек в борьбе растений за переход к наземному образу жизни» (А. Фрей-Висслинг К. Мюлеталер, 1968). К настоящему времени у водорослей на молекулярном и ультраструктурном уровне детально описаны три главных типа скелетных полисахаридов: целлюлоза, маннан и ксилан.

Целлюлоза обнаружена у многих зеленых водорослей (тетраспора, хлорелла, анкистродесмус, сценедесмус, педиаструм, улотрикс, ульва, монострома, энтероморфа, эдогониум, кладофора, хетоморфа, валония и др.), у желтозеленых (трибонема, вошерия), динофитовых (пироцистис), в небольших количествах — у красных (гриффитсия и др.) и бурых (ламинария, пельветия, аскофиллум).

Ряд зеленых водорослей с сифоновой организацией таллома не содержит в стенках целлюлозы. Главные составные части клеточных стенок у них — ксилан или маннан. Так, ксилан обнаружен в клеточных стенках бриопсиса, каулерпы, галимеды, удотеи, а маннан — у ацетабулярии и кодиума. Это различие в химическом составе оболочек пытались использовать для установления родственных связей в пределах этой группы зеленых водорослей. Предлагалось делить их на «ксилановую» и «маннановую» группы. Однако позднее ксилан и маннан были обнаружены в стенках одних и тех же водорослей на разных стадиях их жизненного цикла: спорофиты дербезии, бриопсиса, псевдобриопсиса содержали маннан, а гаметофиты — ксилан и целлюлозу. В ряде случаев состав микрофибрилл точно не установлен.

Фибриллы — скелетные волокна — ориентированы в матриксе по-разному. Они могут быть рассеяны по нему беспорядочно или же они располагаются параллельно друг другу. И то и другое расположение микрофибрилл может встречаться в пределах одной систематической группы, в разных частях одного и того же таллома и даже в разных слоях клеточной стенки одной и той же клетки.

Например, среди зеленых водорослей беспорядочное расположение фибрилл наблюдается у родов, клеточные стенки которых характеризуются обильным аморфным матриксом (ульва, энтероморфа, улотрихальные, хетофоральные, эдогонические, спирогира, педиаструм и др.). У сифонокладальных (кладофора, хетоморфа, валония) стенка содержит лишь небольшие количества аморфного материала. Она состоит из многочисленных ламелл, в которых фибриллы ориентированы более или менее параллельно друг другу. В соседних ламеллах (слоях) фибриллы располагаются почти под прямым углом.

Первый слой новой стенки, образующийся на остановившихся зооспорах этих водорослей, состоит из беспорядочно расположенных микрофибрилл.

Помимо скелетных полисахаридов, матрикс клеточных стенок может содержать инкрустирующие вещества — кремнезем, спорополленин, карбонат кальция. Есть данные о присутствии в клеточных стенках протеинов (например, у хламидомонады, хлорококка). В 1972 г. у ряда видов хлореллы, сценедесмуса, прототеки в их оболочках впервые был обнаружен спорополленин — чрезвычайно стойкое по отношению к ферментам вещество, характерное для оболочек спор и пыльцевых зерен высших растений. За последние годы число водорослей, в оболочках которых найден спорополленин, заметно возросло. Он обнаружен в клеточных стенках *Phycopeltis epiphiton*, ряда видов требуксии, в стенках цист гематоккока, в стенках зигот спирогиры. У некоторых водорослей (кладофора, питофора, эдогониум) имеется хитин в виде тонкого наружного слоя. Оболочка может быть цельной или состоять из двух и более частей, может быть пронизана порами, нести различные выросты. Примеры будут приведены при описании соответствующих родов.

Формирование новых оболочек исследовалось с применением различных методов электронной микроскопии (на ультратонких срезах, путем исследования реплик — отпечатков плазмалеммы). Объектами служили голые, одетые только цитоплазматической мембраной естественные стадии развития разных водорослей: цисты ацетабулярии, только что оплодотворенные яйцеклетки фукуса, синзооспоры вошерии, зооспоры педиаструма, кладофоры, хетоморфы; автоспоры хлореллы, ооцистиса, сценедесмуса. В других исследованиях по регенерации стенки использовались искусственно полученные протопласты (например, у хламидомонады). Результаты этих исследований несколько противоречивы; по-видимому, сборка клеточных стенок происходит неодинаково у разных водорослей, и в этот процесс вовлечены разные органеллы.

В ряде случаев констатируется участие в синтезе клеточных стенок аппарата Гольджи (*Acetabularia mediterranea*, *Vaucheria fontinalis*, *Fucus vesiculosus*, *F. distichus*, *F. inflatus*). Напротив, при изучении регенерации клеточной стенки протопластами *Chlamydomonas smithii*, полученными под воздействием гаметного автолизина, активность аппарата Гольджи на срезах протопластов, регенерирующих клеточную стенку, не отличалась от таковой клеток, обладающих стенкой.

Высокая степень упорядоченности целлюлозных микрофибрилл, их правильная ориентация в оболочках таких водорослей, как кладофора, хетоморфа, послужила основой для гипотезы «упорядоченных гранул» биосинтеза целлюлозы, при котором гранулы энзима, расположенные определенным образом, осуществляют все процессы от полимеризации глюкозы до ориентации микрофибрилл

в ламеллах стенки. В пользу этой гипотезы свидетельствуют данные по изучению плазмалеммы методом отпечатков в процессе биосинтеза микрофибрилл на голых зооспорах кладофоры и хетоморфы. Вскоре (через 24—48 ч) после остановки зооспор возникает оболочка. При этом на плазмалемме этих голых клеток видны гранулы с той же ориентацией, что и микрофибриллы в зрелых оболочках клеток этих водорослей. Был сделан вывод, что эти гранулы плазмалеммы участвуют в биосинтезе целлюлозных микрофибрилл. Сходные данные были получены для автоспор *Oocystis ariculata* — водоросли, также имеющей упорядоченную текстуру микрофибрилл в оболочке зрелых клеток. Исследование реплик плазмалеммы голых автоспор этой водоросли показало, что снаружи плазмалемма несет спаренные ряды мелких гранул, соединяющиеся в широкие полосы. На конце рядов может находиться более крупная гранула. Между полосами гранул располагаются отдельные гранулы разного диаметра. Ориентация полос гранул точно соответствует ориентации микрофибрилл в оболочке.

С внутренней стороны плазмалемма несет отдельные гранулы. Было высказано предположение, что полосы гранул являются местом синтеза целлюлозных микрофибрилл, которые вставляются в глубокую выемку между парами рядов гранул. С другой стороны, из анализа электронных микрофотографий кортикального слоя цитоплазмы и клеточной стенки *Oocystis solitaria* сделан вывод, что упорядоченная организация микрофибрилл обусловлена микротрубочками, сосредоточенными в примембранном слое цитоплазмы. В пользу этой гипотезы свидетельствуют опыты с ингибиторами, действующими на микротрубочки, например с колхицином. Обработка клеток колхицином приводит к деполимеризации микротрубочек и нарушает ориентацию микрофибрилл. У водорослей (особенно с монадной организацией), помимо цитоплазматической мембраны и клеточных стенок, наблюдается большое разнообразие клеточных покровов. Эти покровы можно распределить на две группы: формирующиеся под цитоплазматической мембраной и находящиеся снаружи от нее. К первым относятся: перипласт криптофитовых, пелликула эвгленофитовых и тека динофлагеллат; ко вторым — различного рода чешуйки, образующие покров снаружи от цитоплазматической мембраны, особенно характерные для золотистых и гаптофициевых водорослей, но встречающиеся и у зеленых. Особые покровы — панцири диатомовых водорослей, неполные оболочки—домики золотистых, эвгленофитовых водорослей.

ЦИТОПЛАЗМА

Цитоплазма — часть клетки, остающаяся после удаления различных в световом микроскопе органелл (ядра, пластид, митохондрий, вакуолей). Основная плазма — мелкогранулированный матрикс—содержит ультраструктурные органеллы цитоплазмы: плаз-

малемму, эндоплазматическую сеть, аппарат Гольджи, микротрубочки и пр. (см. рис. 5).

Мембраны. Электронный микроскоп показывает, что цитоплазма пронизана многочисленными мембранами, имеющими на срезе вид двойных темных линий, заключающих светлое промежуточное пространство. Снаружи клетка ограничена такой типичной элементарной мембраной—плазмалеммой, которая в живой клетке обладает свойством полупроницаемости и выполняет барьерную функцию. Все клеточные органеллы ограничены такой элементарной мембраной. Ядра, пластиды, митохондрии отделены от основной плазмы оболочками, состоящими из двух (в случае пластид и большего числа) мембран.

Внутри клетки цитоплазма отграничена от вакуолей вакуолярной мембраной—*тонопластом*, имеющим ту же природу, что и плазмалемма. Наряду с перечисленными стабильными мембранами, отграничивающими клетку от наружной среды и органеллы от основной плазмы, существует еще чрезвычайно изменчивая внутренняя система мембран — *эндоплазматическая сеть*. Эта система образована ограниченными элементарной мембраной плоскими полыми цистернами и трубочками связанными в сеть. Наружная поверхность эндоплазматической сети часто (но не всегда) покрыта рибосомами. Соответственно различают шероховатую и гладкую эндоплазматическую сеть, которая может встречаться в одной и той же клетке. Эндоплазматическая сеть играет роль в передвижении и распределении веществ внутри клетки. Рибосомы, связанные с мембранами шероховатой эндоплазматической сети, осуществляют синтез белка.

Аппарат Гольджи. Аппарат Гольджи (см. рис. 5) состоит из *диктиосом*, одной (в мелких клетках) или многих (в более крупных клетках многоклеточных водорослей, например в ризоидах хары, их насчитывается более 25 000). Каждая диктосома представляет собой стопку плоских блюдцевидных цистерн, ограниченных элементарной мембраной. Число цистерн в стопке, т. е. приходящихся на одну диктиосому варьирует от 3—7 до 30. От краев цистерн, большей частью вздутых, отшнуровываются мелкие пузырьки — везикулы Гольджи. Вся органелла носит полярный характер; в ней имеются проксимальный, или формирующий, полюс (расположенный ближе к ядру) и дистальный, или секретирующий, полюс (удаленный от ядра), где цистерны образуют обильные пузырьки и фрагментируются. Таким образом цистерны постоянно перемещаются от формирующего полюса к секретирующему. Образование новых цистерн Гольджи, по-видимому, происходит за счет слияния пузырьков, которые отпочковываются от эндоплазматической сети или наружной мембраны ядерной оболочки. Если основной функцией эндоплазматической сети является полимеризация аминокислот в специфические полипептиды, то в аппарате Гольджи из простых сахаров синтезируются олигомерные углеводы. По мере созревания цистерн

диктиосомы (от проксимального ее полюса к дистальному) водянистая жидкость эндоплазматической сети или перинуклеарного пространства, как правило, обогащается углеводами, что можно выявить гистохимически. Функции аппарата Гольджи многообразны. Он участвует в образовании матрикса клеточной оболочки. В результате слияния пузырьков Гольджи возникает клеточная (срединная) пластинка, принимающая участие в цитокинезе многих зеленых водорослей. Срединная пластинка представляет собой полужидкий слой из гемицеллюлозы и пектиновых веществ, составляющий матрикс клеточной оболочки, в котором позднее появляются фибриллы целлюлозы. Синтез фибрилл, как правило, осуществляется плазмалеммой. Мембраны жё пузырьков Гольджи преобразуются в плазмалемму. Аппарат Гольджи поставляет также материал матрикса для растяжения клеточной стенки. Пузырь, где откладывается кремнезем и в котором формируется новая створка диатомовых водорослей, также возникает за счет слияния пузырьков Гольджи. То же относится и к мембране — силиколемме, окружающей пузырь, в котором закладывается кремнеземная оболочка эндоплазматических статоспор золотистых водорослей. В цистернах аппарата Гольджи наблюдаются не только растворенные вещества, но и оформленные чешуйки составляющие клеточный покров многих монадных золотистых и некоторых зеленых водорослей. Чешуйки выделяются на поверхность клетки путем экзоцитоза — при слиянии мембраны цистерны, содержащей готовую чешуйку, с плазмалеммой. В этой связи заслуживают внимания данные Р. Броуна с сотрудниками (R. M. Brown et al., 1970), относящиеся к гаптофициевой водоросли — *Pleurochrysis schlerffeli*. На поперечном разрезе через зрелую вегетативную клетку этой водоросли можно видеть, что клеточный покров образован многими слоями рыхло расположенных чешуек, погруженных в материал, по-видимому, пектиновой природы (рис. 1.). На тангентальном срезе клетки чешуйки представляются в плане: их остов образован целлюлозными микрофибриллами, из которых одни располагаются концентрическими кругами, другие — расходятся радиально из центра чешуек. Эти чешуйки формируются в цистернах аппарата Гольджи. Процесс начинается в проксимальных (расположенных ближе к ядру) цистернах: центральная расширенная часть таких цистерн является местом полимеризации глюкозных мономеров в кристаллическую сеть целлюлозных цепей. В дистальных (расположенных ближе к поверхности клетки) цистернах можно видеть уже зрелые чешуйки; их остов образован сетью целлюлозных микрофибрилл, одна часть которых расположена концентрическими кругами, а другая расходится из центра по радиусам. Мембраны самых наружных цистерн с уже готовыми чешуйками, по-видимому, сливаются с цитоплазматической мембраной, принимая, таким образом, участие в выделении готовых элементов клеточного покрова на поверхность клетки, где они располагаются наподобие черепиц. Подсчитано, что

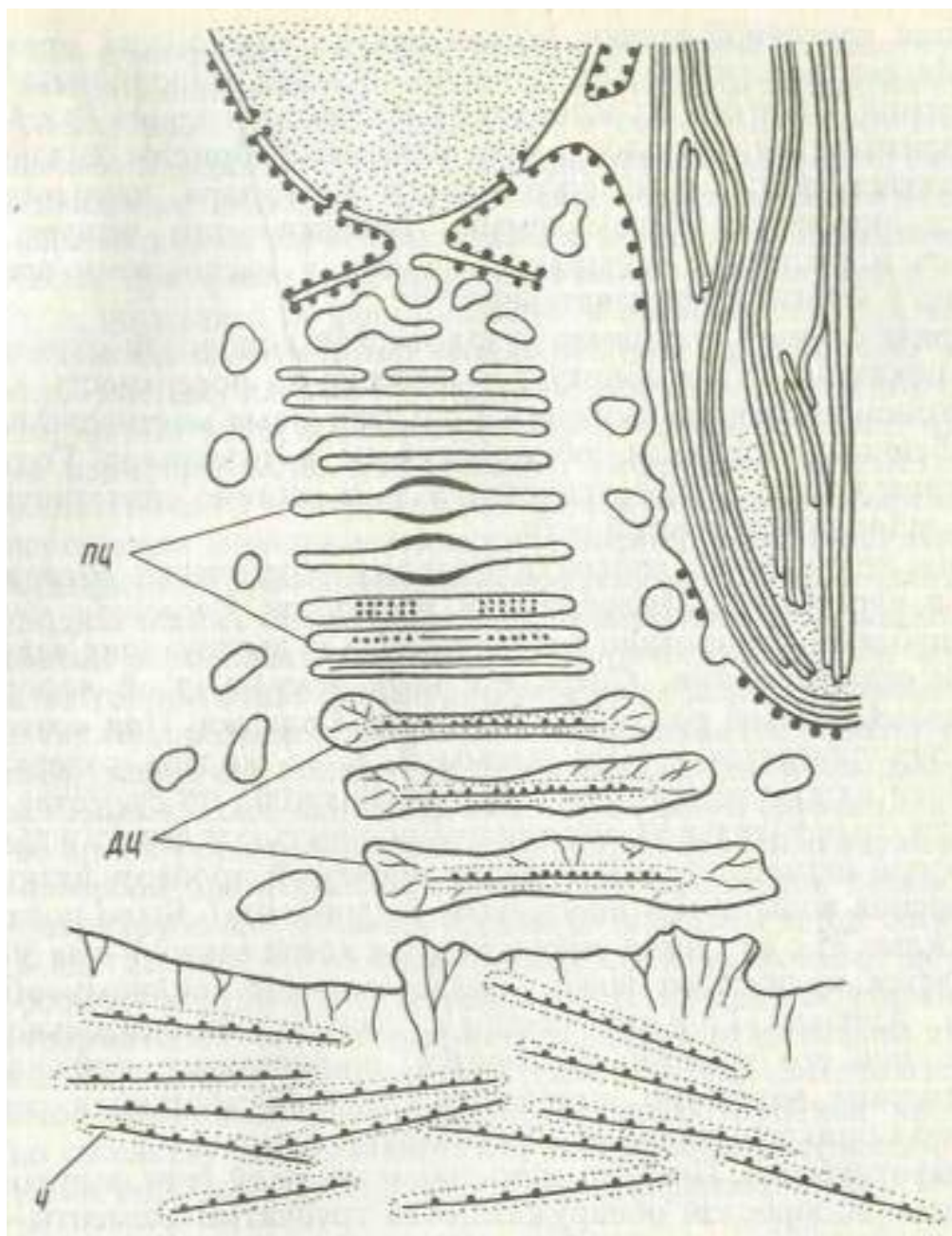


Рис. 1. Схема формирования чешуек *Pleurochrysis scherffeli*. Центральная расширенная часть в проксимальных (расположенных ближе к ядру) цистернах аппарата Гольджи является местом полимеризации глюкозных мономеров в кристаллическую сеть целлюлозных цепей. В дистальных (расположенных ближе к поверхности клетки) цистернах уже находятся зрелые чешуйки; мембраны самых наружных цистерн с уже готовыми чешуйками сливаются с плазмалеммой. Выделяя чешуйки на поверхность клетки:

пц — проксимальные цистерны, дц — дистальные цистерны с чешуйками, ч — чешуйки на поверхности клетки

у *Pleurochrysis scherffeli* аппарат Гольджи каждые две минуты продуцирует одну чешуйку. Таким образом, скорость продукции чешуек достаточно велика, что, возможно, связано с большой потерей рыхло расположенных чешуек

Было доказано, что основной строительный полисахарид чешуек плеврохризиса — целлюлоза. Этим было продемонстрировано, что аппарат Гольджи участвует не только в синтезе аморфного

матрикса клеточной стенки, но и в синтезе целлюлозы, принимая на себя морфогенетические функции, обычно выполняемые плазмалеммой. До этого исследования клеточного покрова *P. scherffeli* общепризнанным считалось, что опорные фибриллы целлюлозы образуются всегда вне протопласта благодаря направленной наружу активности плазмалеммы. Возникновение чешуек, кокколитов в цистернах аппарата Гольджи к настоящему времени описано у многих представителей.

В ряде случаев, например у золотистой водоросли охромонас, было показано, что в сборку и выведение на поверхность клетки мастигоном вовлечены пузырьки Гольджи. Сами мастигономы, будучи белковой природы, образуются не в пузырьках Гольджи, а в перинуклеарном пространстве, т. е. в системе синтезирующей белок эндоплазматической сети.

Одна из функций аппарата Гольджи регуляция содержания воды в клетке. У рафидофитовой водоросли *Vacuolaria virescens* было продемонстрировано возникновение пульсирующих вакуолей из аппарата Гольджи. Сократительная вакуоль этой водоросли представляет собой разбухшую цистерну Гольджи. При «сокращении» она сливается с плазмалеммой, и ее жидкое содержимое удаляется из клетки путем экзоцитоза. Вакуоль, по существу, и не является сократительной, так как она полностью исчезает и заменяется новой цистерной. Это процесс, обратный процессу активного поглощения воды путем пиноцитоза (эндоцитоза). Было показано, что каждые 75 с из клетки выталкивается новая вакуоль и за 30 мин выделяется количество воды, соответствующее полному объему клетки. Аппарат Гольджи связан с секреторной деятельностью клетки, при его участии образуются, по-видимому, трихоцисты, эджектосомы, возможно, выделяется клейкая субстанция, способствующая прикреплению спор к субстрату, и т. д.

Микротрубочки. Помимо эндоплазматической сети, в цитоплазме клеток водорослей обнаруживаются трубчатые элементы — цитоплазматические микротрубочки. Их следует отличать от микротрубочек, составляющих аксоному ресничек и жгутиков. В отличие от последних образование цитоплазматических микротрубочек поддается действию колхицина, они исчезают из цитоплазмы при низкой температуре и высоком гидростатическом давлении (все эти воздействия не оказывают влияния на микротрубочки аксономы жгутиков). Цитоплазматические микротрубочки — крайне динамические клеточные структуры: они то появляются, то исчезают, уменьшаются или увеличиваются в числе, перемещаются из одной части клетки в другую. Стенки микротрубочек образованы глобулярными макромолекулами. Хотя цитоплазматические микротрубочки пока не удается выделить из цитоплазмы и анализировать, на них обычно распространяются данные, полученные в отношении микротрубочек жгутиков, поддающихся изолированию и биохимическому анализу. Принимается, что цитоплазматические микротру-

бочки, как и микротрубочки жгутиков, образованы белками тубулинами, по аминокислотному составу напоминающими актин мышц. Цитоплазматические трубочки различаются по положению в клетке и назначению: одни участвуют в образовании ядерного веретена (так называемые «волокна» митотического веретена не что иное, как волокнистые элементы, возникающие в результате агрегации микротрубочек при фиксации); другие связаны с цитокинезом — участвуют в образовании фрагмопласта и фикопласта; третьи, собственно цитоплазматические микротрубочки, представляют собой скелетную систему клетки. Последняя особенно свойственна голым клеткам, форма которых определяется микротрубочками, образующими периферический микроскелет. Например, асимметричная форма клетки голой золотистой водоросли охромонаса определяется присутствием цитоплазматических микротрубочек: при высоком гидростатическом давлении или обработке колхицином (воздействиях, подавляющих образование цитоплазматических микротрубочек) клетки охромонаса принимают сферическую форму. Своеобразная тетраэдрическая форма зооспор золотистой водоросли гидруруса также определяется системой микротрубочек. Микротрубочки ответственны не только за поддержание, но и за изменение формы голых клеток, например зооспор водяной сеточки, педиаструма во время формирования их дочерних ценобиев, а также в процессе инверсии при образовании дочерних сфероидов вольвокальных. Микротрубочки, локализованные на переднем конце сперматозоидов эдогонииума, возможно, наряду со жгутиковыми корнями и фиброзным кольцом ответственны за те изменения формы кончиков сперматозоидов, которые наблюдаются перед самым процессом плазмогамии. В ряде случаев (гименомонас, дихотомосифон, вольвокс, эдогонийум, хламидомонада) микротрубочки наблюдались по соседству с хлоропластами, текальными цистернами у динофитовых водорослей, пелликулой эвгленовых и пр.

ЖГУТИКИ

Строение жгутиков. Монадные клетки снабжены жгутиками. Жгутики всех водорослей имеют единый план строения.

Жгутик можно подразделить на наружный и внутренний—экстра- и интрацеллюлярный отрезки. Наружный отрезок, или свободная часть жгута, в свою очередь, состоит из трех частей: кончика, главного стержня и переходной зоны. Внутренний — интрацеллюлярный — отрезок охватывает основание жгута (базальное тело) и корни жгута.

Свободная часть жгута всегда одета жгутиковой мембраной, которая не что иное, как приподнятая (выпяченная) цитоплазматическая мембрана. Так, у бурой водоросли диктиоты единственный жгутик (второй редуцирован) несколько раз свернут по спирали вокруг молодого сперматозоида. На срезе через такой

сперматозоид под мембраной, одевающей клетку, можно видеть микротрубочки жгута, характерным образом расположенные $(9 - 9 + 2)$, без какой-либо собственной мембраны. После освобождения сперматозоида первоначально закрученный по спирали жгутик разматывается, приподнимая при этом цитоплазматическую мембрану клетки, которая на этой стадии должна быть в очень лабильном состоянии. Наоборот, при втягивании жгутиков, например при остановке синзооспор вошерии, их мембрана становится частью цитоплазматической мембраны. Кнаружи от жгутиковой мембраны находится чехол — слой материала, покрывающего жгут на большем протяжении его длины.

Под мембраной жгута находится матрикс, образованный белками. Весь жгутиковый аппарат пронизан пучком белковых фибрилл или микротрубочек — аксономой, поперечный разрез которой выглядит неодинаково на разных уровнях жгута: в его кончике, главном стержне, переходной зоне и базальном теле (рис. 2).

На поперечном срезе главного стержня видно типичное для всех водорослей (и вообще эукариотических растительных и животных организмов) расположение микротрубочек или фибрилл: кольцо из девяти пар (дублетов) микротрубочек окружает две одинарные центральные микротрубочки структура $(9 - 9) + 2$. Каждый дублет образован «А» и «В» микротрубочками, «А» трубочка каждого дублета снабжена двумя короткими выступами — боковыми «руками», обращенными к следующему дублету, и радиальным тяжем (спицей), соединяющим периферический дублет с центральными микротрубочками, которые могут быть заключены в общий чехол. Кроме того, имеются интердублетные соединения — тяжи, соединяющие дублеты, и ряд дополнительных образований.

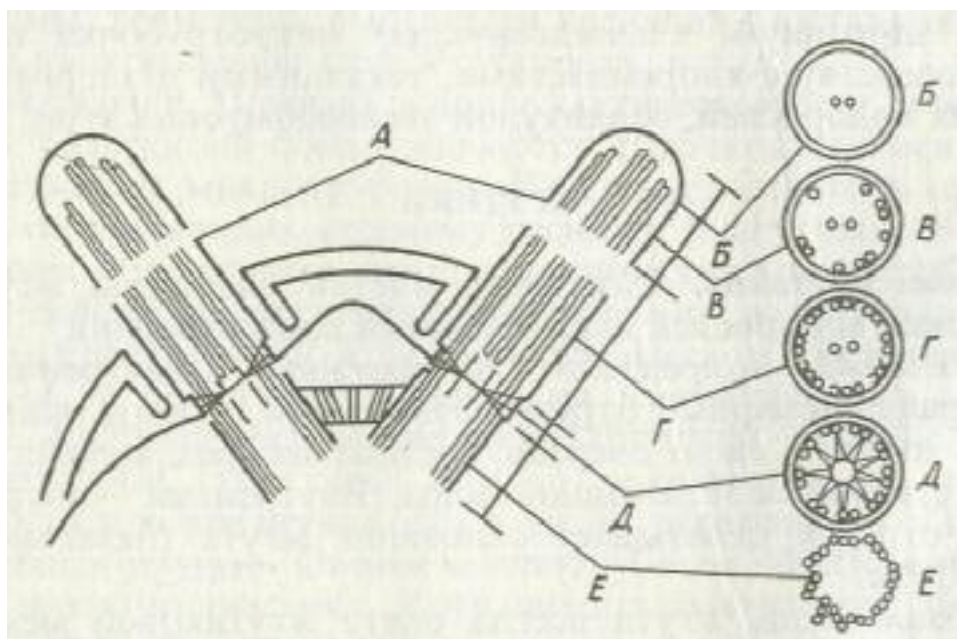
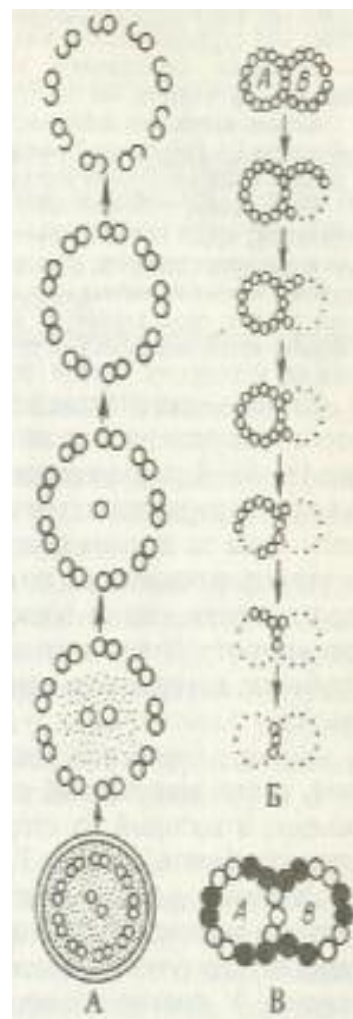


Рис. 2. Схема электронно-микроскопического строения жгутиков *Chlamydomonas*. А — продольный разрез жгутиков, Б, В — поперечный разрез через кончик жгута, Г — поперечный срез через стержень жгута, Д — переходная зона, Е — поперечный разрез через основание жгута — базальное тело (см. текст)

Рис. 3. Схема строения дублетов в жгутике *Chlamydomonas reinhardtii*: А — последовательность растворения микротрубочек жгутика: удаление мембраны жгутика оставляет нетронутой аксонему, содержащую девять наружных дублетов и две центральные трубочки (9+2). При обработке аксонемы возрастающими концентрациями саркозила удаляется одна из центральных трубочек, затем растворяется оставшаяся центральная трубочка, часто вместе с наружной частью трубочки В. Б — интактные наружные дублеты растворяются в такой последовательности (сверху вниз): наружная часть трубочки В, оставшаяся часть трубочки В, наружная часть трубочки А. А — остаток трубочки А, за исключением трех первичных нитей, составляющих перегородку между трубочками А и В. В — схема, иллюстрирующая гипотетическое расположение тубулина 1 (белые субъединицы) и тубулина 2 (черные субъединицы) в наружном дублете



Тонкая структура микротрубочек, составляющих наружные дублеты жгутиков и ресничек, стала объектом многочисленных исследований. Подробно были изучены и жгутиков простейшей монадной зеленой водоросли хламидомонасы. Дублеты образованы субъединицами — первичными нитями, в свою очередь состоящими из одного ряда сферических субъединиц. Каждый дублет содержит 23 первичные нити: микротрубочка «А» образована 13 первичными нитями, из которых 3 расположены медианно, создавая перегородку между просветами «А» и «В» микротрубочек. «В» микротрубочка включает 10 первичных нитей (рис. 3, В).

Г. Витман с соавт. (G. Witman et al., 1972) разработали методы изоляции жгутиков хламидомонасы и их фракционирования на мембрану, мастигонемы (волосовидные образования, прикрепленные к жгутиковой мембране), матрикс и компоненты аксонемы. Наружные дублеты затем были разделены на «А» и «В» микротрубочки и выделена перегородка между ними, образованная тремя первичными нитями. Каждый из компонентов был изучен электронно-микроскопически и биохимически. Изолированные мастигонемы образованы эллипсоидными субъединицами, соединенными конец к концу, и содержат один гликопротеин. Фракция матрикса включает ряд белков. Изолированные аксонемы удерживают сначала интактную (9+2) структуру, а дальнейшее их фракционирование осуществляется путем нагревания или под действием детергента. Возрастающие концентрации детергента саркозила растворяют микротрубочки аксонемы в следующем порядке: одна из двух центральных микротрубочек, вторая центральная микротрубочка и наружная

стенка «В» микротрубочки дублета, остальные части «В» микротрубочки, наружная стенка «А» трубочки, остаток «А» трубочки, за исключением трех первичных нитей, составляющих «перегородку» между просветами «А» и «В» микротрубочек (рис. 3, А, Б).

Анализ наружных дублетов показал, что они образованы двумя белками — тубулином 1 и тубулином 2 соответственно с молекулярной массой 56 000 и 53 000

Как в микротрубочках «А», так и в микротрубочках «В» присутствуют оба тубулина (1 и 2), в трех же первичных нитях, образующих стенку между просветами «А» и «В» микротрубочек, обнаружен только тубулин 1. В остальных частях микротрубочек каждая первичная нить содержит только один из тубулинов и они чередуются парами: пары первичных нитей, образованных тубулином 1, перемежаются с парами нитей, содержащими тубулин 2 (рис. 3, В).

Кончик — это участок жгута, тупой или слегка заостренный, у которого нарушается описанное для главного стержня жгута нормальное $(9 - 9) + 2$ расположение микротрубочек. По мере приближения к кончику утрачивается материал матрикса и периферические дублеты один за другим постепенно теряют одну из микротрубочек, становясь одинарными, но сохраняя при этом изначальное круговое расположение. Затем постепенно сокращается число периферических микротрубочек, пока не останутся только центральные микротрубочки, которые сохраняются почти до самого кончика жгута (см. рис. 2).

У гамет бурой водоросли эктокарпуса оба жгутика несут длинный, часто закрученный спирально терминальный придаток — *акронему*, в который из стержня жгута переходят две центральные микротрубочки (см. рис. 31, А, В).

Переходная зона — между свободной частью жгута и базальным телом — внешне легко отличается от стержня, так как здесь жгутик перетянут: жгутиковая мембрана плотно подходит к дублетам аксонемы. У проксимального — морфологически нижнего конца наружной части жгута находится базальный диск, у которого оканчиваются две центральные микротрубочки. Периферические дублеты продолжают ниже базального диска, где к ним вскоре добавляются дополнительные микротрубочки, превращающие дублеты в триплеты базального тела (см. рис. 2).

Базальное тело, находящееся в основании каждого жгутика, расположено в цитоплазме вблизи поверхности клетки и представляет собой короткий цилиндр, по периферии которого располагается девять триплетов микротрубочек. Триплеты соединяются друг с другом тонкими нитями между «А» и «С» — микротрубочками соседних триплетов (см. рис. 2). По-видимому, жгутики всех водорослей имеют «корни», прикрепленные обычно к их базальным телам, закрепляющие эти тела в протопласте. Обычно корни бывают двух типов: группы исчерченных полосатых волокон и группы микротрубочек. Ориентация корней по отношению к базальным телам и в клетке различна. Например, у хламидомонады базальные тела двух жгутиков связаны друг с другом широким полосатым корнем, от которого отходят четыре четырехчленных микротруб-

чатых корня, идущих назад в клетку непосредственно под цитоплазматической мембраной.

Такая комбинация исчерченных и трубчатых корней встречается часто.

Совсем иной тип «корневой системы» у представителей прازیнофициевых, хризифитовых, рафидофитовых водорослей. У этих организмов широкая исчерченная лента — ризопласт (см. рис. 19) — тянется непосредственно от базальных тел к ядру, где она, по видимому, прикрепляется к ядерной оболочке.

В некоторых группах водорослей, например зеленых, особенностям жгутиковых корней в последнее время придается важное значение в связи с выявлением родственных отношений между видами и родами.

При едином общем плане строения жгутики разных водорослей могут отличаться в деталях, причем эти различия весьма константны и характерны для больших групп — отделов.

Эти постоянные различия касаются как особенностей тонкого строения жгута, так и таких признаков, как число жгутиков, место прикрепления, длина, характер поверхности и пр. Так, у диатомовых водорослей в жгутике сперматозоидов отсутствуют центральные микротрубочки и вместо обычного строения $(9 - 9) + 2$ трубочки расположены по формуле $(9 - 9) + 0$, а у зеленой водоросли голенкинии в стержне жгутика сперматозоида имеется только одна центральная микротрубочка $(9 - 9) + 1$.

Особенно варибельной оказалась переходная зона, которая у зеленых водорослей характеризуется так называемым звездчатым телом (см. рис. 2). У золотистых водорослей между периферическими дублетами и центральными трубочками в этой зоне имеется спиральное тело, а у динофитовых переходная зона благодаря диафрагмам разделена на камеры.

Число жгутиков может варьировать от одного до многих, хотя преобладают двужгутиковые формы; прикрепление их к клетке — к концу (терминальные) или сбоку (латеральные).

Если у двужгутиковых клеток оба жгутика одинаковой длины, то они изоконтные, если разной длины, — то гетероконтные. Одинакового строения жгутики называют изоморфными, различающиеся по форме — гетероморфными. В последнем случае один из жгутиков (обычно более короткий) может быть гладким, а другой несет прикрепленные к его мембране волосовидные образования — *мастигонемы*. Мастигонемы имеют сложное и разнообразное строение и расположение. Поверхность жгутиков бывает покрыта различной формы чешуйками или шипами.

Регенерация жгутиков. Перед клеточным делением у одних монадных форм (хламидомонада, охроманас) старые жгутики сбрасываются; при этом связь с базальным телом прерывается у проксимального конца переходной зоны в месте превращения триплетов в дублеты. В других случаях (например, у дюналиеллы) половина

старого кинетического (жгутикового) аппарата может переходить к дочерним клеткам, а отсутствующие половинки образуются заново. Жгутики не способны делиться и всегда берут начало от базальных тел, репликация которых предшествует клеточному делению: от дистального конца базального тела вырастает стержень жгута, приподнимающий плазмалемму, которая по мере вытягивания жгутика также вытягивается и превращается в его мембрану. При репликации базальных тел формирование нового базального тела индуцируется уже имеющимся, по соседству с которым образуются девять новых триплетов микротрубочек. Базальные тела гомологичны, а в некоторых случаях идентичны с *центриолями* — центрами, от которых во время митоза у многих (но далеко не у всех) водорослей расходятся нити веретена. Центриоли располагаются парами, образуя *диплосому* с осями, ориентированными под прямым углом друг к другу, в особом участке гомогенной основной цитоплазмы — центросфере, где нет ни рибосом, ни эндоплазматической сети, ни каких-либо иных клеточных органелл. Центриоли, как и базальные тела, образованы девятью триплетами микротрубочек, расположенными по кругу. При возникновении из единичной центриоли диплосомы (во время поздней телофазы или даже интерфазы) в гомогенной центросфере перпендикулярно к оси имеющейся центриоли появляются девять очень коротких триплетов микротрубочек, которые растут, пока не достигнут длины трубочек материнской центриоли. Никаких контактов между двумя системами микротрубочек обнаружить нельзя — между ними всегда сохраняется расстояние. По-видимому, как и в случае репликации базального тела, каждая существующая центриоль является центром дифференцировки микротрубочек. Во время митоза центриоли расходятся в противоположные стороны, образуя полюса ядра, к которым сходятся нити веретена. Центриоли могут располагаться вне ядра или же при образовании в оболочке ядра полярных отверстий они вместе с микротрубочками проникают внутрь ядра. Центриоли встречаются не только у монадных форм и водорослей, жизненный цикл которых включает репродуктивные подвижные клетки, они были обнаружены и у водорослей, лишенных подвижных стадий (кирхнериелла, тетраэдрон, сценедесмус и др.). В одних случаях центриоли мигрируют от ядра к поверхности клетки и начинают функционировать в качестве базальных тел, например у хорды. У хары в вегетативных клетках центриоли отсутствуют, однако имеются в клетках сперматогенных нитей, где они связаны с веретеном, а позднее принимают участие в образовании жгутиков. Во многих других случаях базальные тела функционируют во время митоза в качестве центриолей (так базальные тела жгутиков зооспор сцигеоклониума после оседания зооспор мигрируют к ядру).

Псевдоцилии. У зеленых водорослей с пальмеллоидной структурой клетки многих представителей несут неподвижные отростки — псевдоцилии. Электронно-микроскопическое исследование по-

казало, что эти структуры — производные жгутиков, базальные тельца и корневые системы которых почти идентичны таковым хламидомонады; переходная зона также имеет звездчатый узор, характерный для жгутиков зеленых водорослей. Однако свободная часть органеллы не имеет центральных микротрубочек, и «В» трубочки периферических дублетов большей частью очень коротки. Таким образом, под мембраной псевдоцилий микротрубочки имеют расположение 9×0 вместо характерного для типичных жгутиков $(9 \times 9) + 2$.

Гаптонема. Ряд золотистых водорослей (род хризохромулина кокколитофоридовые), помимо двух жгутиков, обладает особой органеллой — *гаптонемой*. Это расположенный между двумя жгутиками обычно более короткий отросток; он может находиться в скрученном или выпрямленном состоянии. У одного из видов хризохромулины с помощью цейтраферной киносъемки удалось определить скорость скручивания гаптонемы (этот процесс, оказалось, занимает менее $1/50$ с) и ее вытягивания (длится от 2 до 10 с). Существует мнение, что гаптонема может служить для временного прикрепления клетки к субстрату. С другой стороны, у видов с очень длинной гаптонемой она может служить приспособлением, облегчающим парение в толще воды, как и всякий вырост клетки. На эту мысль наводят наблюдения за поведением гаптонемы: если клетка движется с помощью жгутиков, гаптонема свернута, если же жгутики перестают работать, гаптонема оказывается далеко вытянутой.

Как и в жгутиках, внутри гаптонемы проходят микротрубочки, расположение которых иное. Гаптонема, как правило, содержит лишь один круг из 5—8 простых микротрубочек. Центральные микротрубочки полностью отсутствуют. У вхождения гаптонемы в клетку (у ее основания) добавляются еще 2—3 микротрубочки, так что число их достигает 9. Кроме того, в отличие от жгутиков кольцо трубочек гаптонемы окружено тремя концентрическим обертками, из которых самая наружная служит продолжением плазмалеммы клетки. Очевидно, микротрубочки — это те структурные элементы, которые обуславливают движение как жгутиков, так и гаптонемы; корней у гаптонемы нет.

ХЛОРОПЛАСТЫ

В клетках эукариотических водорослей из органелл особенно заметны *хроматофоры* (*хлоропласты*)¹ — носители окраски, которые в отличие от хлоропластов высших растений чрезвычайно разнообразны по форме (см. рис. 5). Хроматофоры, занимающие в клетке в большинстве случаев постенное положение (париеталь-

¹ Термин «хлоропласты» сейчас широко распространен, однако в более старой литературе обычно приводится термин хроматофор.

ные хроматофоры), могут быть чашевидными (большинство видов хламидомонады), в виде кольца, опоясывающего клетку (улотрикс), в виде полого цилиндра, продырявленного многочисленными отверстиями (эдогониум), одной или многих идущих по спирали лент (спирогира), одной-двух крупных парietальных пластинок (пенна-тофициевые диатомеи). У многих водорослей хлоропласты многочисленные и имеют вид зерен или дисков, сосредоточенных в постенной цитоплазме (зеленые водоросли, имеющие сифоновую организацию, харофициевые, центрофициевые диатомовые, динофитовые, бурые, красные водоросли). Реже хроматофор занимает в клетке центральное положение, тогда чаще всего он состоит из массивной центральной части, от которой к периферии клетки отходят лопасти или гребни (зигнема и большинство десмидиальных).

Среди зеленых водорослей, обладающих сифоновой организацией, различают две большие группы. Водоросли, относящиеся к первой группе (кодium, бриopsis, дербезия), обладают только одним типом пластид — хлоропластами. Это гомопластидные формы. Вторая группа (дихотомосифон, каулерпа, галимеда, удотеа) гетеропластидная. У них, помимо хлоропластов, имеются амилопласты. Гомопластидия, гетеропластидия, так же как морфология и положение в клетке пластид, — важные таксономические признаки.

Субмикроскопическое строение хлоропластов водорослей в основных чертах сходно. У эукариотических водорослей хлоропласты ограничены оболочкой, под которой находится тонкозернистый материал матрикса (стромы), заключающий уплощенные, одетые мембраной мешочки, или пузыри, — *тилакоиды*, или диски, содержащие хлорофилл и каротиноиды.

Кроме того, в матриксе хлоропласта находятся рассеянные хлоропластные рибосомы, фибриллы ДНК, липидные гранулы и особые включения — *пиреноиды*. Однако в деталях тонкого строения, касающихся оболочки, расположения тилакоидов и фибрилл ДНК, места образования и отложения зерен запасных полисахаридов и формы пиреноидов, хлоропласты водорослей обнаруживают весьма постоянные различия, что и позволяет использовать их наряду с набором пигментов, продуктами запаса и строением жгутикового аппарата в качестве таксономических признаков, характеризующих большие группы — отделы водорослей.

Оболочка хлоропласта — перманентная структура, всегда присутствующая даже в тех случаях, когда тилакоидная система не дифференцируется. Например, у хлоропластных мутантов хламидомонасы, не способных образовывать хлорофиллы в темноте, тилакоидная система не наблюдается, а оболочка хлоропласта всегда присутствует. Бесцветная водоросль политома содержит пластиду без ламелл, но с оболочкой.

У зеленых и красных водорослей оболочка хлоропласта образована только двумя параллельными мембранами, у динофитовых и эвгленофитовых водорослей — тремя, а у золотистых, желто-

зеленых, диатомовых, криптофитовых, рафидофитовых и бурых водорослей, вокруг одетых четырехмембранной оболочкой хлоропластов, имеется сложная система мембран, находящаяся в прямой связи с мембраной ядра, — хлоропластная эндоплазматическая сеть. Расположение тилакоидов в матриксе хлоропласта также неодинаково в разных отделах водорослей, при этом хлоропласты водорослей со сходными пигментами характеризуются и сходным расположением тилакоидов (рис. 4).

Наиболее простое расположение наблюдается у красных водорослей, у которых тилакоиды лежат в матриксе поодиночке (рис. 4, *A, B*). У остальных эукариотических водорослей тилакоиды группируются, образуя ламеллы, причем число тилакоидов, входящих в состав одной ламеллы, постоянно в пределах больших групп, объединяющих родственные водоросли. Есть водоросли (криптофитовые), у которых тилакоиды соединяются по два (рис. 4, *B*). У золотистых, желтозеленых, диатомовых, бурых, динофитовых и эвгленофитовых водорослей тилакоиды располагаются преимущественно по три (рис. 4, *Г*). Обычно между соседними тилакоидами внутри ламеллы имеются промежутки. У зеленых водорослей наиболее переменное расположение тилакоидов: число их в ламеллах может колебаться от 2 до 6, а иногда до 20, в таких случаях стопки тилакоидов так тесно прижаты друг к другу, что пространство между соседними тилакоидами исчезает и тогда эти стопки называют *гранами* (рис. 4, *Е*). Помимо зеленых водорослей, граны имеются у эвгленофитовых. В хлоропластах золотистых, желтозеленых, диатомовых и бурых водорослей с трехтилакоидными ламеллами находятся так называемые периферические

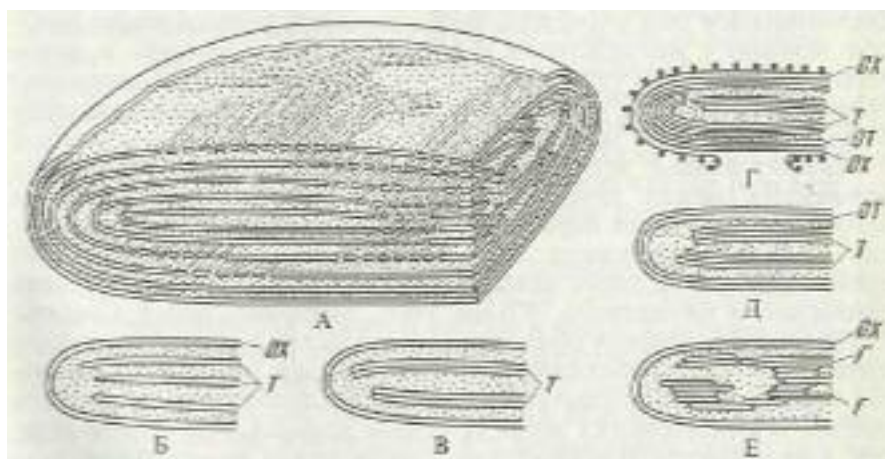


Рис. 4. Схема расположения тилакоидов в хлоропластах водорослей. *A* — модель хлоропласта красной водоросли; *B* — одиночное расположение тилакоидов в хлоропластах красных водорослей; *В* — двухтилакоидные ламеллы криптофитовых; *Г, Д* — трехтилакоидные ламеллы в хлоропластах бурых и динофитовых водорослей; *Е* — граны зеленых водорослей:

ох — оболочка хлоропласта, т — тилакоиды, от — опоясывающий тилакоид, г — граны

(опоясывающие) ламеллы, расположенные параллельно оболочке хлоропласта и окружающие остальные ламеллы, пересекающие хлоропласт (рис. 4, Г, Д). Среди красных водорослей у одних опоясывающие тилакоиды имеются, у других — отсутствуют. У зеленых, эвгленовых водорослей опоясывающие ламеллы в хлоропластах не обнаружены.

Хлоропласты водорослей из разных отделов различаются и по расположению в них *генофоров*. Генофоры — это электронно-прозрачные участки, содержащие фибриллы ДНК. Их существование впервые было продемонстрировано в 1962 г. у хламидомонад. В хлоропластах *Ch. reinhardtii*, *Ch. eugametos*, *Ch. moewusii* наблюдались области, которые окрашивались, но Фельгену, так же интенсивно, как и ядро. Обработка клеток дезоксирибонуклеазой снимала положительную реакцию Фельгена, а также восприимчивость к окраске акридиноранжем как в хлоропласте, так и в ядре. Электронные микрофотографии вскрыли в этих участках хлоропласта, обнаруживающих положительную реакцию Фельгена, присутствие чувствительных к ДНК-азе фибрилл. Позднее и у других водорослей было доказано существование хлоропластной ДНК. У красных водорослей, например у *Laurencia spectabilis*, электронно-прозрачные участки, содержащие фибриллы ДНК, как и у хламидомонад, рассеяны беспорядочно по матриксу хлоропласта. Такое же беспорядочное расположение генофоров в хлоропластах свойственно и динофитовым водорослям. Напротив, у исследованных бурых водорослей (хорда, фукус, алария, сфацелария, эгрегия) кольцевидный генофор располагается под опоясывающей ламеллой. Такое же локализованное под опоясывающей ламеллой расположение генофора описано у желтозеленых и диатомовых водорослей. У золотистых водорослей существование хлоропластной ДНК доказано ауторадиографически, у эвгленовых — как ауторадиографически, так и с помощью методов экстракции.

Только у зеленых водорослей крахмал откладывается в матриксе хлоропласта между ламеллами и вокруг пиреноида, у зеленых водорослей, лишенных пиреноида, крахмал откладывается, как правило, в строме хлоропласта. Лишь у некоторых дазикаладальных (без пиреноидов) крахмальные зерна обнаружены как в хлоропластах, так и свободно в цитоплазме. Кроме того, выявлено, что у *Caulerpa prolifera* при разрушении оболочки амилопластов крахмал переходит в цитоплазму. У зеленых сифоновых водорослей, помимо хлоропластов, имеющих амилопласты, крахмал откладывается в обоих типах пластид: в амилопластах зерна крахмала крупнее, чем в хлоропластах. Амилопласты отличаются от хлоропластов по ультраструктуре. Все тело амилопласта обычно заполнено одним (редко двумя) крупным крахмальным зерном, тилакоиды практически отсутствуют. У всех остальных водорослей запасные вещества (хризоламинарин, ламинарин, крахмал динофитовых водорослей, парамилон, багрянковый крахмал) откладываются вне хлоропласта — в цитоплазме.

Хлоропласты эукариотических водорослей содержат особые включения — *пиреноиды*. Это не означает, что пиреноиды встречаются у всех представителей данного отдела. Так, среди зеленых водорослей пиреноиды отсутствуют у всех дазикаладальных, у ряда гетеропластидных бриопсидальных (галимеда, улотеа, большинство видов каулерпы). Среди бурых водорослей пиреноид имеется у видов с изогамным и гетерогамным половым процессом, у более высокоорганизованных форм с оогамным половым процессом пиреноид, как правило, отсутствует. В ряде случаев пиреноиды приурочены лишь к какой-либо стадии жизненного цикла. Например, у некоторых фукальных пиреноид встречается в хлоропластах яйцеклеток, но отсутствует в пластидах вегетативных клеток; наоборот, у эустигматофициевых пиреноиды имеются в пластидах вегетативных клеток, но не зооспор. Пиреноиды могут находиться как внутри хлоропласта, так и выдаваться за его пределы (сидеть на одной или многих ножках), но и в последнем случае они заключены в оболочку хлоропласта. Пиреноид имеет гранулярную белковую строю, в которую у одних видов ламеллы внедряются, а у других этого не наблюдается. Расположение тилакоидов в строю пиреноида неодинаково.

У зеленых водорослей матрикс пиреноида отделяется от матрикса собственно хлоропласта гранулами или пластинками крахмала.

Подобно ядру и митохондриям, хлоропласты, содержащие свои собственные ДНК, являются самовоспроизводящимися органеллами, которые размножаются путем деления. В ряде случаев передача потомству пластидного аппарата осуществляется только через одну из гамет, например у зигнемы и других конъюгатофициевых. У этих водорослей наблюдается физиологическая анизогамия, при которой хлоропласты мужской (отдающей свое содержимое) гаметы отмирают. У эдогонииума передача хлоропласта также происходит через яйцеклетку, так как хлоропласт сперматозоида крайне редуцирован. То же относится к вошерии, сперматозоиды которой лишены хлоропласта.

Во многих случаях наблюдаются перемещения хлоропластов в клетке. Так, при высокой интенсивности света хлоропласт мезотенииума поворачивается боковой частью к свету. В клетках мужоции изменение ориентации хлоропластов от фронтальной к профильной также обусловлено светом, причем имеет значение не только его интенсивность, но и спектральный состав. Вызываемая светом миграция хлоропластов наблюдалась и у *Eremosphaera viridis*: при низких и средних интенсивностях света хлоропласты располагаются по периферии клетки, в темноте и на ярком свете они собираются вокруг крупного центрального ядра, образуя плотную сферу, у *Dictyota dichotoma* также отмечено движение хлоропластов, вызванное снегом. На слабом свете хроматофоры располагаются вдоль клеточных стенок, которые перпендикулярны к направлению

света. При ярком же освещении они перемещаются на боковые стенки, параллельные световому лучу. Такова же реакция хроматофоров коровых клеток *Fucus vesiculosus*, где расположение пластид определяется направлением падающего света.

ГЛАЗОК — СТИГМА

Монадные клетки обычно имеют кирпично-красный *глазок*, или *стигму*, представленный рядами осмиофильных гранул, содержащих пигмент астаксантин (гематоксин). У водорослей разных групп глазки в деталях различаются; в большинстве случаев они являются частью хлоропласта. Число рядов гранул варьирует от 1—2 до 9 (у колониальных вольвокальных). Если слой гранул только один, то они располагаются непосредственно под оболочкой хлоропласта, а если слоев много, то слои разъединяются одним вздутым тилакоидом. В каждом слое гранулы тесно упакованы и имеют гексагональные очертания. У организмов с однослойными глазками на тангентальном срезе через клетку, а также при применении техники замораживания—скалывания можно достаточно точно подсчитать число гранул. Например, у *Chlamydomonas eugametos* глазок образован 800 гранулами. Глазок в женских гаметах бриопсиса (мужские гаметы лишены глазка) содержит около 3000 гранул. В многослойном глазке *Volvox aureus* на вертикальном срезе подсчитано примерно 100 гранул, и таким образом весь глазок (9 слоев) может содержать приблизительно 1000 гранул. У эвгленофитовых, эвстигматофициевых водорослей стигма находится вне пластиды. Среди тех водорослей, у которых гранулы стигмы заключены в оболочку хлоропласта, у одних нет связи глазка со жгутиковым аппаратом (зеленые водоросли), у других (золотистые, желтозеленые, бурые) такая связь есть, и тогда основание заднего жгута, расположенное вблизи глазка, несет характерное вздутие. У эвгленофитовых водорослей глазок располагается вне хлоропласта, но связан со жгутиком. Особенно сложно устроенные глазки встречаются среди динофитовых.

МИТОХОНДРИИ

Митохондрии сильно варьируют по числу и форме (удлиненные, нитевидные, разветвленные, почти округлые, неправильных очертаний) не только у разных водорослей, но и в одной и той же клетке на разных стадиях жизненного цикла (см. рис. 5). Так, у эвглены в фазе клеточного деления митохондрии имеют вид мелких немногочисленных телец, рассеянных в цитоплазме, а во время фазы роста они принимают форму сети, занимающей в клетке периферическое положение. В конце фазы роста в клетках эвглены, хламидомонады образуются гигантские митохондрии за счет слияния более мелких. Перед делением клетки они снова распадаются на нормальные

мелкие митохондрии. Расположение в клетке митохондрий строго не фиксировано: они могут находиться в ней в центре под хлоропластами (центральные митохондрии), по периферии клетки у наружной поверхности хлоропластов (периферические митохондрии); у монадных форм сравнительно крупные митохондрии часто локализованы в непосредственной близости от основания жгутиков. Как и у других растительных и животных организмов, митохондрии водорослей ограничены оболочкой из двух элементарных мембран. Внутренняя мембрана образует складки-*кristы*. число которых, а соответственно и расположение — более тесное или свободное — сильно варьирует. Матрикс митохондрий содержит рибосомы и электронно-прозрачные участки, в которых находятся фибриллы ДНК. Размножаются митохондрии посредством деления или почкования. Митохондрии являются источниками энергии в клетке, ее дыхательными центрами.

ВАКУОЛИ

В цитоплазме находятся отграниченные от нее элементарной мембраной — *монопластом* — и наполненные гомогенной жидкостью полости — вакуоли. Они бывают разных типов. Взрослые клетки водорослей, одетые клеточной оболочкой, как и клетки высших растений, содержат центральные вакуоли с клеточным соком, занимающие большую часть клетки и оттесняющие цитоплазму с ее включениями к клеточной стенке. В других случаях клетки могут содержать много более мелких вакуолей с клеточным соком. Вакуоли иногда пересекают цитоплазматические тяжи. Особенно крупными вакуолями с клеточным соком отличаются водоросли, имеющие сифоновую организацию таллома. У концов клетки некоторых десмидиальных (кlostериум, пениум, плеуротениум) имеются вакуоли, которые содержат кристаллы гипса, обнаруживающие броуновское движение. В клетках бурых водорослей, особенно меристематических, репродуктивных, вокруг ядра или пластид группируются мелкие вакуоли — *физоды*, включающие фукозан (вещество, обнаруживающее свойства таннина).

В монадных клетках, а также в клетках ризоподиальных и пальмеллоидных форм находятся пульсирующие или сократительные вакуоли, отличающиеся от остальных вакуолей ритмической деятельностью; через правильные интервалы времени они увеличиваются в объеме, воспринимая жидкость из окружающей цитоплазмы (*диастола*), а затем быстро уменьшаются, освобождая содержимое наружу (*систола*). Это органеллы, осуществляющие осморегуляцию, они свойственны в первую очередь пресноводным формам, реже встречаются у морских. В большинстве случаев, если главная вакуоль растянута, то представлена шаровидным пузырем, ограниченным одной мембраной, и окружена многочисленными мелкими

дополнительными везикулами, которые, сливаясь с тонопластом главной вакуоли, изливают в нее свое содержимое. Положение пульсирующих вакуолей в клетке весьма стабильно. Так, у большинства вольвокальных и в подвижных репродуктивных клетках зеленых водорослей на переднем конце клетки наблюдаются две пульсирующие вакуоли, у хлорогониума 12—16, а у гематококка 30—60 сократительных вакуолей рассеяны по клетке беспорядочно; у золотистых водорослей, например у малломонаса, сократительная вакуоль находится в заднем конце клетки. У подвижных динофитовых водорослей сократительные вакуоли отсутствуют, имеются особые органеллы, несущие функцию осморегуляции, — *пузулы*. Они представляют собой впячивание (инвагинацию) цитоплазматической мембраны, глубоко вдающееся от основания жгутикового канала внутрь клетки и тесно соприкасающиеся с вакуолями с клеточным соком (подробнее о различных типах пузул см. гл. 11).

ЯДРО

Клетка эукариотических водорослей содержит одно или много ядер (до нескольких тысяч — в крупных старых клетках красной водоросли гриффитзии). Ядро различной формы (шаровидное, линзовидное, эллипсоидальное и пр.) располагается в постенной цитоплазме глубже хлоропластов (улотрикс, эдогониум и др.), реже в центре клетки; тогда оно заключено в цитоплазматическую обертку и подвешено на цитоплазматических тяжах (спирогира) или находится в цитоплазматическом мостике (пеннатофициевые диатомеи). Ядро окружено ядерной оболочкой, образованной двумя мембранами, из которых наружная связана с мембранами эндоплазматического ретикулума клетки. Между двумя мембранами ядерной оболочки расположена узкая перинуклеарная полость или перинуклеарное пространство, которое в некоторых случаях (например, при формировании мастигонем) может заметно расширяться. Ядерная оболочка, как правило, пронизана многочисленными порами, размеры, строение и расположение которых варьирует (беспорядочное, в прямых рядах, гексагональными группами и пр.). Ядерная оболочка заключает *нуклеоплазму*, в которой находятся *ядрышки* (одно — несколько) и *хроматин*. У большинства водорослей в интерфазном ядре хроматин имеет вид равномерно рассеянного тонкогранулированного материала. Исключение составляют эвгленофитовые и динофитовые, у которых хромосомы остаются спирализованными на протяжении всего ядерного цикла и могут быть различимы и подсчитаны в интерфазном ядре.

Деление ядра. Ядра водорослей делятся, как правило, митотически. Однако в разных группах водорослей было обнаружено большое разнообразие в организации *митотического аппарата* (примеры будут даны при описании соответствующих групп). Здесь лишь укажем основные признаки, по которым различаются митозы в разных группах водорослей. Центриоли встречаются далеко не у всех

водорослей, они описаны у хлорококкальных, рафидофитовых, желтозеленых, бурых.

У золотистых водорослей имеется ризопласт, у красных — так называемые полярные кольца — короткие полые цилиндры, около которых иногда (не всегда) могут собираться микротрубочки. У одних водорослей (клебсормидиум, конъюгатифициевые, харофициевые, золотистые, криптофитовые, диатомовые) веретено открытое, т. е. ядерная оболочка полностью исчезает и отсутствует на протяжении некоторых стадий митотического цикла (с поздней профазы до поздней анафазы — ранней телофазы). У других (эдогониальные, эвгленофитовые, хлоромонадофитовые, желтозеленые, динофитовые) ядерная оболочка остается интактной на протяжении всего митоза (закрытое веретено). У вольвокальных хлорококкальных, ульвовых, бурых, красных водорослей в ядерной оболочке возникают полярные отверстия (полузакрытое веретено). Происхождение микротрубочек веретена или его эквивалента различно: у динофитовых они полностью цитоплазматические, у эвгленофитовых, желтозеленых — полностью внутриядерные, у большинства водорослей (вольвокальные, хлорококкальные, ульвовые, эдогониальные, зигнемальные, рафидофитовые, золотистые, криптофитовые, бурые, красные) — отчасти цитоплазматического, отчасти ядерного происхождения. Кинетохоры описаны у эдогониальных, зигнемальных, рафидофитовых, красных, в остальных группах водорослей они отсутствуют.

Деление клетки. *Цитокинетический аппарат* у водорослей также отличается большим разнообразием. Протопласт может разделяться или путем центрипетального разрастания борозды дробления, или путем образования центрифугально разрастающейся клеточной пластинки. И тот и другой тип деления протопласта может сочетаться с образованием как фрагмопласта — системы микротрубочек, возникающей в плоскости, перпендикулярной к плоскости будущего цитокинеза, так и фикопласта — системы микротрубочек, параллельных плоскости цитокинеза. Оболочка материнской клетки либо участвует в образовании оболочек дочерних клеток, либо не принимает в этом процессе никакого участия. В первом случае дочерние протопласты сохраняют родительскую клеточную стенку, с которой непосредственно связаны новые стенки (так называемый десмосхизис), например, при вегетативном делении клеток у большинства нитчатых водорослей. Во втором случае (этот тип деления называется элевтеросхизис), наблюдающемся, например, при формировании зооспор, гамет вольвокальных, при автоспорообразовании многих водорослей их оболочки возникают независимо от оболочки материнской клетки, которая часто подвергается автолизу. В большинстве случаев цитокинез непосредственно следует за митозом. У водорослей, имеющих сифонокладальную структуру, оба эти процесса разобщены, что приводит к многоядерности клеток.

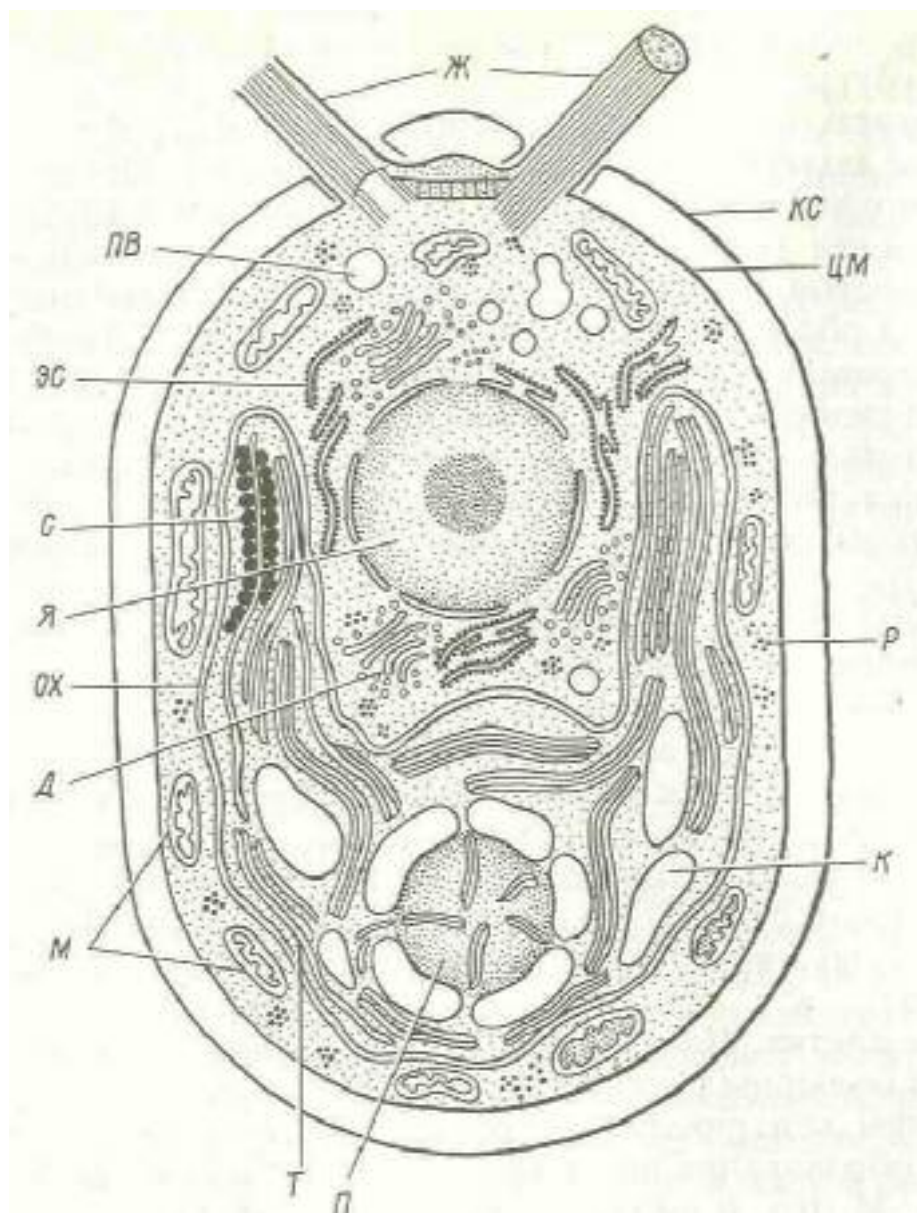


Рис. 5. Схема строения клетки *Chlamydomonas* по электронной микрофотографии: кс — клеточная стенка, пм — цитоплазматическая мембрана, ох — оболочка хроматофора, т — тилакоиды, с — стигма, п — пиреноид, к — крахмал, м — митохондрии, д — диктиосомы, р — рибосомы, эс — эндоплазматическая сеть, я — ядро, пв — пульсирующие вакуоли, ж — жгутик

Особенности цитокинетического аппарата подробно изучались у зеленых водорослей; ему придается немалое филогенетическое значение.

На основе объемной реконструкции серий ультратонких срезов клетки и количественных измерений было установлено, что у *Chlamydomonas reinhardtii* около 40% объема клетки заняты хлоропластом, около 10% — ядром, узкая область цистерн Гольджи охватывает около 1%, митохондрии — 3%, вакуоли — 8%, липидные тельца — приблизительно 0,5%. Сходный морфометрический анализ клетки сделан и для *Chlorella vulgaris*.

На рис. 5 дана схема строения клетки эукариотической водоросли на примере хламидомонады по данным электронной микроскопии.

Глава 4

РАЗМНОЖЕНИЕ

Различают вегетативное, бесполое и половое размножение

ВЕГЕТАТИВНОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ

К вегетативному можно отнести те процессы размножения, при которых части таллома отделяются без каких-либо заметных изменений в протопластах.

Вегетативное деление клеток десмидиальных, диатомовых, многих одноклеточных синезеленых водорослей, продольные деления монадных представителей, распад — диссоциация колоний на две или большее число частей (например, у синуры, диктиосфериума) — примеры вегетативного размножения. Распространенным примером вегетативного размножения нитчатых и более высокоорганизованных форм является фрагментация — разрыв талломов на отдельные участки. Этот способ наиболее обычен среди зеленых водорослей и достигает кульминации у таких родов, как клебсормидиум (нити нередко распадаются на отдельные клетки) и особенно у рода стихококкус, который встречается в виде отдельных клеток (нити даже из нескольких клеток редки). Диссоциация нитей на короткие отрезки или даже отдельные клетки легко происходит у зигнемальных.

Вегетативное размножение широко распространено и среди бурых водорослей. Гаметофиты рода ламинария, происходящие от одной зооспоры, могут распадаться на неограниченно большое число особей. Среди фукальных крупные скопления поддерживаются исключительно путем процесса регенерации участков таллома, то же относится к пелагическим видам рода саргассум.

Лежащая в основе вегетативного размножения способность регенерации целого таллома из отдельных частей или даже клеток экспериментально продемонстрирована и для красных водорослей (гриффитзия, родохортон). Этим объясняется их встречаемость в природе там, где внешние условия не благоприятствуют прорастанию спор.

Более специализированные структуры, служащие для вегетативного размножения, — выводковые почки или пропагулы. Они могут быть одноклеточными, многоклеточными, сифонового строения, обычно содержат обильные запасные вещества и вырастают непосредственно в новый таллом. В качестве примера можно привести многоклеточные выводковые почки бурой водоросли сфацелария с довольно сложной морфологией, различающейся у разных видов: у одних они двухраздельные, у других — трехраздельные. Пропагулы сифонового строения, по форме поразительно похожие на

трехраздельные пропагулы сфацелярии, описаны для зеленой бриопсидальной водоросли дербезии. У другой бриопсидальной водоросли — кодиума — пропагулы в виде легко отделяющихся специализированных веточек. С многоклеточными пропагулами можно сблизить клубеньки харофициевых водорослей, которые образуются у некоторых видов на нижних, погруженных частях таллома и на ризоидах. У ряда сифоновых и сифонокладальных водорослей (брионсис, галицистис, валония) голые участки цитоплазмы — протопласты, вытекающие из таллома при его повреждении, очень быстро (в течение нескольких минут) секретируют новые клеточные стенки и развиваются в соответствующие талломы.

Специализированным типом вегетативного размножения можно считать и образование структур, предназначенных для перенесения периодов, неблагоприятных для обычного вегетативного роста. В этих случаях в клетках утолщаются оболочки, в протопласте накапливаются запасные вещества — жир, крахмал. Такие клетки, называемые акинетами, встречаются у многих нитчатых форм (улотрикс, микроспора, кладофора).

БЕСПОЛОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ

Бесполое размножение осуществляется посредством особых спор. Самый обычный способ бесполого размножения у многих водорослей — посредством *зооспор*, как правило, голых монадных клеток. Из содержимого каждой клетки может сформироваться только одна зооспора (например, у эдогониума) или чаще содержимое клетки делится на две, четыре, восемь и более частей и продуцируется соответствующее количество зооспор. У многих водорослей клетки, в которых формируются зооспоры, специально не дифференцированы, однако у трентеполиевых зеленых водорослей и у всех бурых есть спорангии, образующиеся только во время бесполого размножения и отличающиеся по форме и размерам от обычных вегетативных клеток.

В ряде случаев выяснены (экспериментально) условия внешней среды, стимулирующие переход к зооспорообразованию. Для многих нитчатых зеленых водорослей таким фактором служит повышенное содержание в воде свободной углекислоты. Это объясняет старые наблюдения над массовым зооспорообразованием при перенесении нитей из текучей воды в стоячую, со света в темноту, т. е. в условия, когда в воде накапливается углекислота.

В связи с зооспорообразованием уместно остановиться на возникновении так называемых синзооспор. *Синзооспоры* — образования, соответствующие комплексу двух или многих сросшихся в различной степени зооспор, — наблюдались у разных водорослей, но особенно часто у разножгутиковых. Нередко при выходе из материнской клетки такие зооспоры остаются соединенными по две или по несколько лишь посредством тонких цитоплазматических нитей

и позднее разъединяются. Однако часто зооспоры оказываются связанными своими задними концами гораздо прочнее и на большем протяжении, так что свободными остаются только их передние концы со жгутиками или же, наконец, они образуют сплошную цитоплазматическую массу, из которой выступают пары жгутиков, указывая на число соединившихся зооспор. Такие стадии очень похожи на синзооспоры вошерии, которым они полностью соответствуют.

Синзооспоры часто встречаются у ботридиопсиса, трибонемы, ботридиума и др., однако, как правило, эти водоросли образуют двужгутиковые зооспоры. Эти случайные отклонения стабилизировались лишь у вошерии. Ее крупные многожгутиковые зооспоры уже давно рассматривали как сложную зооспору, образующуюся внутри спорангия, в котором деление спорангиального протопласта на одноядерные двужгутиковые споры не наблюдается.

Синзооспоры имеются также у зеленых (сфероплея, кладофора, хламидомонас и др.) и бурых водорослей (*Ectocarpus siliculosus*).

У значительного числа водорослей вместо зооспор образуются *апланоспоры* — неподвижные, лишенные жгутиков споры. Примерами их могут служить моно- и тетраспоры красных водорослей, тетраспоры диктиотовых из бурых водорослей. В тех случаях, когда апланоспоры, будучи заключенными в оболочку материнской клетки, принимают все отличительные черты этой клетки (характерные очертания, особенности оболочки), их называют автоспорами (например, у многих хлорококкальных из зеленых водорослей).

У ценобиальных (монадных и коккоидных) зеленых водорослей при бесполом размножении образуются дочерние колонии. В ряде групп водорослей бесполое размножение отсутствует: у конъюгатофициевых, харофициевых, многих зеленых водорослей сифонового строения, у всех диатомовых, фукальных из бурых водорослей.

На примере некоторых водорослей удалось глубже проникнуть в механизмы освобождения клеток бесполого размножения и их последующего прикрепления к субстрату. Вот некоторые примеры. Для многих (более 40) видов хламидомонады было показано, что молодые клетки выделяют литический фактор — автолизин спорангиальной стенки, вызывающий лизис клеточной стенки спорангия, что способствует освобождению зооспор. Фермент действует только на спорангиальную стенку, но не на стенки вегетативных клеток и зооспор и обладает групповой специфичностью, т. е. влияет только на морфологически сходные виды, а в некоторых случаях — только на спорангии вида-продуцента.

У вольвокса клетки также образуют и выделяют в окружающую среду ферменты, лизирующие инволюкрум материнского ценобия, облегчая этим освобождение дочерних сфероидов. Из культуральной среды *Chlorella fusca* var. *vacuolata* был выделен фермент (отсутствующий в среде до начала споруляции), разрушающий клеточную стенку материнских клеток автоспор и не действующий

на клеточные стенки самих автоспор. У вошерии в кончике синзооспоры были обнаружены многочисленные везикулы, по-видимому, дериваты диктиосом, содержащие предположительно целлюлазу и другие энзимы, разрушающие полисахариды. Высказано предположение, что они ответственны за разрушение стенки в апикальной области спорангия — необходимое условие выхода синзооспоры. В зооспорах зеленой водоросли *Oedogonium cardiacum*, бурой — *Chorda tomentosa*, тетраспорах красной водоросли *Palmaria palmata* обнаружены обильные везикулы, содержащие клейкий материал, который, возможно, способствует прикреплению спор к субстрату. То же, по-видимому, справедливо и для тетраспор и карпоспор *Ceramium rubrum*.

ПОЛОВОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ

Половое размножение (воспроизведение), сущность которого заключается в слиянии — копуляции двух различных в половом отношении клеток-гамет с образованием зиготы, известно у большинства эукариотических водорослей. Во многих случаях, особенно у водорослей с монадной организацией, обнаружению полового процесса способствовала разработка методов их культивирования в лабораторных условиях. Например, при определенных условиях культивирования в последние годы был описан половой процесс у ряда динофлагеллят, ранее считавшихся лишенными его.

Половое размножение — сложный многоступенчатый процесс, начинающийся с половой дифференцировки клеток — гаметогенеза, включающий слияние гамет (происходящее в несколько этапов и приводящее к образованию зиготы) и завершающийся мейозом.

Условия, вызывающие половой процесс. Переход к половому размножению и дифференцировке гамет зависит не только от внутренних причин, нередко определяемых возрастом водоросли, но и от факторов внешней среды. Среди этих факторов для многих зеленых водорослей ведущую роль играет содержание в среде азота. Истощение в среде азота и наступающее азотистое голодание служит сигналом для начала полового размножения многих видов *Chlamydomonas* (*Ch. reinhardtii*, *Ch. moewusii* var. *rotunda*, *Ch. chlamydogama*, *Ch. eugametos*), *Pandorina morum*, *P. unicocca*, *Chlorococcum echinozygotum*, *Golenkinia minutissima*, *Scenedesmus obliquus*, *Oedogonium cardiacum* и др. Хорошим примером зависимости половой дифференцировки от содержания в среде азота служит зеленая водоросль *Sphaeroplea annulina*. Эта азотолубивая водоросль встречается у нас преимущественно ранней весной в мелких водоемах и уже в мае при понижении содержания в воде азота переходит к половому воспроизведению. В водоемах с более постоянным подтоком азотистых веществ, например на полях орошения Москвы, сфероплея вегетирует иногда почти все лето. В лаборатории также можно поддержать ее в вегетативном состоянии, культи-

вируя в среде со значительным содержанием азота; перенесением же в среду, бедную солями азота, легко можно вызвать половой процесс.

У перечисленных и многих других видов источники азота (нитраты, аммоний, мочевины, глютамин и пр.), поддерживающие рост, препятствуют половой дифференцировке, которая наступает в условиях, неблагоприятных для вегетативного роста. Рост и размножение находятся как бы в антагонистических отношениях друг с другом. В отличие от большинства зеленых водорослей у вольвоксов половое размножение с последующим образованием покоящихся зигот происходит в то время, когда условия среды оптимальны для вегетативного роста. Это объясняется тем, что половой процесс у этого рода сопряжен с продукцией специальных половых ценобиев, в которых и формируются гаметы. В менее оптимальных для вегетативного роста условиях половые сфероиды уменьшались бы в размерах, понижалась бы их витальность. Половая дифференцировка у вольвоксов наступает под действием видоспецифичных половых гормонов — индукторов, выделяемых мужскими ценобиями, появляющимися в популяции спонтанно (см. гл. 15).

Дефицит в среде азота вызывает половой процесс и у многих динофлагеллят.

Для индуцирования полового процесса у десмидиальных водорослей наиболее важными факторами оказываются свет и температура, хотя в некоторых случаях формирование конъюгационных выростов и образование зигот наблюдалось при недостатке в среде азота. Свет и температура являются также решающими факторами среды, оказывающими воздействие на гаметогенез многих бурых водорослей. Так, для многих ламинариальных водорослей было показано, что переход их гаметофитов к гаметогенезу контролируется синим светом достаточно высокой интенсивности при низких (5—10°C) температурах (см. гл. 10). У организмов, приуроченных к водам с высоким содержанием солей, например, у *Dunaliella salina*, понижение концентрации солей в среде вызывает половой процесс.

Формы полового процесса. Форма полового процесса может быть различной. У ряда лишенных клеточной оболочки митозных водорослей сливаются (копулируют) клетки, не отличимые от вегетативных. Такая форма полового процесса называется *хологамией* (например, у зеленой водоросли дуналиеллы). У многих водорослей гаметы, как и зооспоры, образуются внутри материнских клеток и, выйдя из них, копулируют попарно. Если обе сливающиеся митозные гаметы не различаются морфологически, половой процесс называют изогамным — *изогамией*, при копуляции митозных гамет, различающихся по размерам, имеет место *гетерогамия* или *анизогамия*. Более крупные макрогаметы трактуются как женские, более мелкие — микрогаметы — как мужские. При оогамном половом процессе — *оогамии* — более крупные женские гаметы лишены

жгутиков, неподвижны и называются яйцеклетками или яйцами, более мелкие мужские гаметы со жгутиками подвижны и носят название сперматозоидов или антерозоидов.

У красных водорослей яйцеклетки оплодотворяются мужскими клетками, лишенными жгутиков, — спермациями.

У зеленых водорослей за единичными исключениями наблюдается истинная оогамия, для которой характерно оплодотворение яйца внутри оогония — на месте образования (*in situ*) в отличие от примитивной оогамии, когда яйцеклетка покидает оогонии до оплодотворения, осуществляющегося в окружающей среде. Примитивная оогамия, встречающаяся среди зеленых водорослей лишь в виде исключений, является правилом для оогамных бурых водорослей. У центрофициевых оогамных диатомовых наблюдается как истинная, так и примитивная оогамия. Если сливаются протопласты неподвижных клеток, не отличающихся от вегетативных, говорят о *конъюгации*.

Обычно предполагается, что форма полового процесса эволюционировала в следующем направлении: изогамия → анизогамия → оогамия. Эта прогрессивная эволюция началась с возникновения различающихся по размерам гамет у изогамных предковых форм. Образование мелких гамет повышает их нумерическую продуктивность — их число, но за счет редукции количества цитоплазмы. С другой стороны, большая масса цитоплазмы и резервных материалов у более крупных гамет (возникающих в материнских клетках в меньшем числе) необходимы для начального развития будущей зиготы. Таким образом, раз возникший диморфизм гамет даст основу для избирательного слияния между гаметами, различающимися по размерам: гаметы минимальных размеров получают компенсацию в количестве цитоплазмы посредством слияния с более крупными гаметами. Под эти чисто теоретические рассуждения в последнее время была подведена экспериментальная основа.

Л. Визе с соавт. (L. Wiese, W. Wiese, D.A. Edwards, 1979) удалось экспериментально получить фенотипическую анизогамию у трех изогамных гетероталлических видов *Chlamydomonas* (*Ch. reinhardtii*, *Ch. chlamydogama*, *Ch. moewusii*). У этих видов каждый тип спаривания («+» и «-») имеет два пути гаметогенеза, которые индуцируются подбором условий культивирования. Первый путь гаметогенеза заключается в том, что протопласт вегетативной клетки в результате внутриклеточной перестройки непосредственно превращается в одну крупную гамету. При втором способе гаметогенеза в материнской клетке происходят два или три митоза, и образуется 4—8 гамет меньшего размера. Комбинированием совместимых гамет, сформировавшихся разными способами, может быть получена фенотипически анизогамная копуляция. Высказано предположение, что любая мутация, которая зафиксировала бы тот или иной способ гаметогенеза (блокировала бы один путь гаметогенеза в пользу другого), дала бы непосредственно штаммы, производящие исклю-

чительно или микро-, или макрогаметы. Таким образом могли возникнуть уже генетически анизогамные линии. В появившемся в результате мутации анизогамном таксоне при дальнейшей эволюции может быть утеряна подвижность у более крупных гамет. Сначала жгутики еще сохраняются, как у *Ch. suboogama*, полная же их потеря привела бы к настоящей оогамии, как у *Ch. coccifera*, *Ch. pseudogigantea*.

Эволюция формы полового процесса происходила независимо от эволюции таллома. Это впервые продемонстрировал русский альголог И. Н. Горожанкин в конце прошлого века, обнаружив у разных видов хламидомонады (стоящих на одном уровне морфологической дифференцировки таллома) все основные типы полового процесса: наряду с изогамией, преобладающей у одноклеточных вольвокальных, гетерогамия у *Ch. braunii* и оогамия у *Ch. coccifera*.

Гаметогенез. У форм с изогамным и гетерогамным половым процессом в аметогенез в большинстве случаев не связан с формированием каких-либо обособленных морфологических структур: изо- и гетерогаметы возникают в обычных вегетативных клетках, как и зооспоры, но обычно в большем числе и соответственно меньших размеров. Исключение составляют изогамные и гетерогамные бурые водоросли, где гаметы образуются в специальных органах: многогнездных или многокамерных спорангиях, в каждой камере (клетке) которых формируется по одной гамете. Оогамия у монадных и коккоидных форм обычно также не сопряжена с изменением клеток, производящих гаметы: они не отличаются от вегетативных. Наоборот, у водорослей с нитчатой и тканевой организацией таллома яйцеклетки и сперматозоиды развиваются в гаметангиях, как правило, резко отличающихся по форме от вегетативных клеток и носящих специальные названия *оогонии* и *антеридии* (эперматогонии).

Растения, производящие гаметы, могут быть обоеполыми (однодомными) и раздельнополыми (двудомными). В первом случае гаметы разного пола возникают на одном и том же талломе, во втором — на разных. Кроме понятий «однодомность» и «двудомность» существуют понятия «гомоталлизм» и «гетероталлизм». При гомоталлизме половой процесс имеет место в пределах клональной популяции (клон — культура, полученная из одной клетки). При гетероталлизме половой процесс возможен только при смешении клеток из разных клонов противоположного типа спаривания или знака; в случае гетероталлических изогамных форм гаметы разного типа спаривания обозначаются знаками «+» и «-». Понятия «гомоталлический» и «гетероталлический» не всегда совпадают с понятиями «однодомный» и «двудомный». Так, среди вольвоксов имеются гомоталлические и гетероталлические виды, включающие как однодомные, так и двудомные штаммы. Например, внутри клональной популяции могут развиваться особи как однодомные,

с яйцами и сперматозоидами в одном сфероиде, так и двудомные, у которых половые органы находятся в разных индивидах.

Освобождение репродуктивных клеток. Некоторые морские водоросли, обитающие в верхней части литоральной зоны, обнаруживают периодичность в формировании и освобождении репродуктивных клеток как бесполого (спор), так и полового (гамет) размножения. Так, у берегов Англии у водоросли *Dictyota dichotoma* формирование половых органов (антеридиев и оогониев) приурочено к летним месяцам и происходит периодически с двухнедельными интервалами, что соответствует таковым между двумя сизигийными приливами¹ а освобождение гамет — яиц и сперматозоидов — наступает через несколько приливов после наивысшего из последующих квадратурных приливов² и продолжается 7—9 дней. Таким образом, периодичность находится в строгом соответствии с лунным ритмом. Периодичность сохраняется и при культивировании талломов в лаборатории. У одного и того же вида ритм освобождения гамет зависит от географического положения местообитания. Так, у *D. Dichotoma* в Северной Каролине периодичность наблюдалась, но иная, чем у берегов Англии: гаметы освобождались не через двухнедельные интервалы, а через месячные, а у берегов Ямайки половые органы формировались периодически, но период созревания гамет растягивался настолько, что выход их происходил почти непрерывно.

Наряду с полулунным ритмом в освобождении яйцеклеток у *D. dichotoma* была описана и дневная периодичность. При культивировании в условиях смены света (14 ч) и темноты (10 ч) вскоре после начала светового периода наблюдался активный выход яйцеклеток, который продолжался в течение часа, после чего освобождение яиц прекращалось до начала следующего светового периода, когда вновь начиналось освобождение яиц. Дневной выход яиц может быть индуцирован очень слабым кратковременным освещением. Так, 50% яиц зрелого оогония освобождается после 20-секундного освещения белым светом в 1 Лк. Выход яиц зависел также от температуры: если при 20° С максимум освобождения яиц достигается через 25-30 мин после начала дневного светового периода, то при 10° С этот максимум наступал только через 100 мин. Эффект света данной интенсивности также зависит от температуры. Кроме того, вскрытие полностью созревшего оогония может быть ускорено или замедлено путем изменения осмотического давления среды.

Специальное исследование по выяснению влияния некоторых внешних условий на периодичность освобождения гамет: было проведено в Японии над популяциями обычной в прибрежных водах

¹ Два раза в месяц в новолуние и полнолуние происходят наибольшие приливы и отливы, называемые сизигийными.

² В фазе первой и последней четвертей Луны амплитуда приливов и отливов наименьшая (квадратурные приливы и отливы).

водоросли — *Monostroma nitidum*, занимающей второе (после видов порфиры) место в качестве объекта промышленного культивирования. Это культивирование осуществляется обычно двумя методами: на хиби-сетках, расположенных горизонтально на такой глубине, при которой талломы обнажаются во время отлива приблизительно на 4 ч, и на бета-сетках с растениями, постоянно погруженными в морскую воду вблизи ее поверхности. Образование гамет легко распознается невооруженным глазом благодаря желтоватой окраске плодущей части таллома. Были проведены сравнительные наблюдения над талломами, произрастающими поблизости друг от друга, но в различающихся условиях: на прибрежных скалах — в естественных местах обитания, на хиби-сетках и бета-сетках. Период плодоношения (с февраля по июнь) во всех трех случаях был сходным, а периодичность в освобождении гамет оказалась разной. Более четко (с двухнедельными интервалами, во время каждого квадратурного прилива) периодичность была выражена у растений, растущих на скалах. Менее четко она обнаруживалась у талломов на хиби-сетках, а у постоянно погруженных талломов на бета-сетках никакой периодичности не наблюдалось. Продемонстрировано также, что периодичность в образовании гамет зависит от освещения (интенсивность света и продолжительность фотопериода) и температуры.

Периодичность наблюдалась и в спороношении *Ulva pertusa*, в освобождении яйцеклеток у *Sargassum muticum*.

В последние годы в ряде работ прослежена дифференцировка и механизм освобождения сперматиев у красных водорослей на электронно-микроскопическом уровне. Так, у *Ptilota plumosa* сперматогонии, в которых образуются мужские гаметы — сперматидии, обладают ясно выраженной полярностью, заключающейся в том, что клеточное ядро занимает апикальное положение, а в базальной части молодого сперматогония находится одна или несколько вакуолей. В зрелых сперматогониях вакуоли замещаются крупными фиброзными исчерченными вакуолями, занимающими приблизительно половину объема клетки и возникающими, возможно, за счет слияния пузырьков, происходящих от диктиосом. Фиброзные вакуоли содержат мукополисахарид. Вокруг клеточного ядра и окружающей цитоплазмы, по-видимому, образуется новая плазмалемма, не включающая базальных фиброзных исчерченных вакуолей. Таким образом формируется сперматид, который покидает оболочку сперматогония. Одновременно с разрывом клеточной стенки сперматогония опорожняются базальные крупные фиброзные вакуоли, что способствует освобождению сперматид. Сперматид без клеточной оболочки одет тонкой слизистой оберткой, возможно происходящей от матрикса фиброзной вакуоли. Эта обертка играет важную роль во время прилипания сперматид к трихогине. Сходные процессы наблюдаются и при дифференцировке и освобождении сперматид у *Polysiphonia hendryi*. У ламинарии при образовании

сперматозоидов аппарат Гольджи выделяет большое количество слизи, способствующей разрыву антеридия и освобождению сперматозоидов.

У вошерии везикулы, возможно, содержащие целлюлазы, наблюдались в апикальной части оогонияльного клювика, у места, где сперматозоиды входят в оогоний вскоре после того, как клювик образует пору. Такие же везикулы наблюдались вблизи кончика антеридия, где выходят сперматозоиды.

Копуляция. Слияние — спаривание гамет, приводящее к возникновению зигот, происходит в несколько этапов. Первый из этих этапов — образование групп, в которых гаметы разного пола вступают в первоначальный контакт. Если в капле воды или культуральной жидкости наблюдать поведение снабженных жгутиками гамет одного пола (в случае изогамет — одного типа спаривания или одного полового знака «+» или «-»), можно убедиться, что гаметы равномерно рассеяны по всему полю зрения микроскопа. Стоит к капле с такими гаметами добавить гаметы противоположного пола (знака), как сейчас же образуются скопления — группы. Это впервые наблюдалось в конце прошлого века у изогамной бурой водоросли *Ectocarpus siliculosus*, где много гамет одного пола окружают одну гамету противоположного пола. Это было продемонстрировано с применением витального окрашивания гамет противоположных полов в разные цвета. Сходным образом образуются группы гамет у *Chlamydomonas paupera*.

У других водорослей каждая группа содержит по многу гамет обоих полов, что показано у *Dunaliella salina* путем смешения окрашенных в зеленый цвет гамет одного пола (образовавшихся в культуре с избытком азота и фосфора) с окрашенными в оранжевый цвет гаметами противоположного пола (такая окраска возникает в культурах с недостатком в среде азота и фосфора). Среди анизогамных водорослей, например у *Ulva lobata*, микроскопические наблюдения показывают, что в одной группе имеется много гамет обоих размеров.

Образование групп уже давно связывалось с выделением каких-то половых веществ (аттрактантов), хемотаксически привлекающих гаметы противоположного пола. На такой вывод наталкивали и самые ранние наблюдения за половым процессом у водорослей (фукуса, эдогонима).

В ряде случаев присутствие привлекающих половых веществ было продемонстрировано экспериментально, например, у зеленой водоросли *Sphaeroplea annulina*. У нее наблюдается оогамный половой процесс: в одних клетках (оогонияльных) образуется много яйцеклеток, в других (антеридиальных) — колоссальное количество двужгутиковых сперматозоидов золотистого цвета. При созревании половых клеток в стенках оогониев и антеридиев возникают отверстия. Вышедшие сперматозоиды скапливаются у отверстий, ведущих в оогонии, врываются в оогоний и своими движениями приво-

дят в движение яйцеклетки. Если среди нитей сфероплеи со зрелыми оогониями поместить хлопчатобумажные ниточки, они абсорбируют предполагаемый аттрактант и, перенесенные в равномерную суспензию сперматозоидов, привлекают их: сперматозоиды скапливаются вокруг таких ниточек. Выделение аттрактантов гаметам *Tetraspora lubrica* было продемонстрировано иным способом: при добавлении в жидкость из-под гамет одного знака, удаленных центрифугированием, гамет противоположного знака, последние образовывали группы. Такая изоагглютинация наблюдается и у других водорослей.

Делались также попытки установить химическую природу аттрактантов (иначе гамонов). Однако все более ранние попытки оказались тщетными, что в значительной мере объясняется ограниченными в то время возможностями аналитической химии. Лишь в 70-е годы XX в. для нескольких морских бурых водорослей удалось установить точную химическую природу аттрактантов. Это стало возможным только благодаря развитию методов аналитической химии, а также в связи с возможностью культивирования водорослей в условиях лаборатории, позволяющей накопить большую биомассу, необходимую для биохимических исследований.

У некоторых водорослей аттрактанты, по-видимому, отсутствуют. Например, у *Volvox rousseletti* глобоиды сперматозоидов, освободившиеся из мужских ценобиев, плавают в воде быстро, и в присутствии женских могут прикрепиться к ним. Однако специфическое привлечение отсутствует, скорее, имеет место случайное столкновение. Нередко наблюдаются глобоиды сперматозоидов, прикрепленные к вегетативным и мужским сфероидам.

В группах осуществляется первичный контакт гамет и их попарное слияние, начинающееся со слияния их цитоплазм — плазмогамии.

Использование альгологически чистых и аксеничных культур водорослей и развитие методов, позволяющих индуцировать гаметогенез, сделал возможным более тщательное и детальное исследование процессов оплодотворения у водорослей как в световом, так и в электронном микроскопе, а иногда даже с применением микрокинематографии (например, у *Prasiola scipitata*, *Ascophyllum nodosum*, *Halidrys siliquosa*, *Oedogonium cardiacum*). В ряде случаев процесс действительного слияния половых клеток удалось наблюдать при использовании штаммов, специально полученных в условиях культуры и не встречающихся в природе. Так, слияние сперматозоида с яйцеклеткой у вольвокса (*Volvox carteri* f. *nagariensis*) удалось наблюдать у женского мутанта, характеризующегося большим числом яиц и небольшим (по сравнению с диким штаммом) количеством соматических клеток — обилие их затрудняло наблюдение этого процесса. У полученного в культуре женского диплоидного штамма *Oedogonium cardiacum* более крупные, чем у гаплоидного (обычного в природе), оогонии,

в которых, как правило, обнаруживается большее пространство между поверхностью яйца и окружающей оогониальной стенкой, что дает явное преимущество для наблюдения начальных стадий слияния гамет в живом материале. Конкретные примеры плазмогамии и следующего этапа полового слияния — кариогамии будут даны при описании родов, у которых этот процесс подробно исследовался.

В результате полового процесса образуется зигота, содержащая одно копуляционное диплоидное ядро — продукт слияния двух гаплоидных ядер, происходящих из той и другой гаметы. Обычно зигота окружается толстой оболочкой, переполняется запасными продуктами и растворимым в жирах пигментом кирпично-красного цвета — астаксантином. Зигота прорастает или непосредственно после образования, или после более или менее продолжительного периода покоя.

Жизненный цикл. Соотношение диплоидной и гаплоидной фаз в жизненном цикле разных водорослей неодинаково. В одних случаях прорастание зиготы сопровождается редукционным делением копуляционного ядра (*зиготическая редукция*) и развивающиеся при этом растения оказываются гаплоидными. Так, у многих зеленых водорослей (вольвокальные, большинство хлорококкальных, конъюгатофициевые, харофициевые) зигота — единственная диплоидная стадия в цикле развития, вся вегетативная жизнь проходит у них в гаплоидном состоянии, они являются *гаплонтами*.

У других водорослей, наоборот, вся вегетативная жизнь осуществляется в диплоидном состоянии, а гаплоидная фаза представлена лишь гаметами, перед образованием которых и происходит редукционное деление ядра (*гаметическая редукция*). Зигота без редукционного деления ядра прорастает в диплоидный таллом. Эти водоросли — *диплontы*. Таковы многие зеленые водоросли, имеющие сифоновое строение, все диатомовые, из бурых — представители порядка фукальные.

У третьих редукционное деление ядра предшествует образованию зооспор или апланоспор, развивающихся, как правило, на диплоидных талломах (*спорическая редукция*). Эти клетки бесполого размножения вырастают в гаплоидные растения, размножающиеся только половым путем. После слияния гамет зигота развивается в диплоидное растение, несущее только органы бесполого размножения. Таким образом, у этих водорослей имеет место чередование форм развития (генераций): диплоидного бесполого *спорифита* и гаплоидного полового *гаметофита*. Оба поколения могут быть одинаковы морфологически (*изоморфная* смена генераций) или же резко различны по внешнему виду (*гетероморфная* смена генераций). Изоморфная смена генераций характерна для морских видов ульвы, энтероморфы, кладофоры, хетоморфы из зеленых водорослей, для ряда порядков бурых и большинства красных водорослей (несколько усложненная). Гетероморфна смена генера-

ций особенно распространена среди бурых водорослей, но встречается у зеленых и красных. Следует отметить, что у ряда этих водорослей, имеющих смену генераций, помимо двух кардинальных моментов в их жизненном цикле — копуляции (сингамии), сопровождающейся удвоением числа хромосом в копуляционном ядре, и мейоза, приводящего к редукции числа хромосом, — могут происходить и иные процессы: спонтанное умножение числа хромосом, партеногенетическое развитие гамет, явление гетеробластии. В результате способ размножения (бесполое или половое) далеко не всегда коррелирует с плоидностью таллома, т. е. спорофиты могут быть не только диплоидными, но и гаплоидными и тетраплоидными, а гаметофиты обнаруживают не только гаплоидный, но и диплоидный набор хромосом и т. п. Такие сложные циклы развития были установлены, например, у эктокарпуса, ульвы. Кроме того, при определенных внешних условиях из жизненного цикла одной и той же водоросли могут выпадать какие-либо стадии, например, у эктокарпуса происходит репликация спорофита посредством *нейтральных* зооспор, и в некоторых местообитаниях известны только диплоидные талломы этой водоросли.

У одного и того же вида наблюдаются различные жизненные циклы. Так, у зеленой водоросли *Bryopsis hypnoides* встречается как однофазный цикл, так и двухфазное развитие (см. гл. 15), у красных водорослей *Gigartina stellata*, *G. agardhtii* отмечается как половой цикл, так и апомиктическое (без слияния половых клеток) развитие (см. гл. 6). Даже у таких высокоорганизованных форм, как ламинария, где, как правило, регулярная смена спорофита и гаметофита носит облигатный характер, возможны отклонения в жизненном цикле: партеногенетическое (из неоплодотворенной яйцеклетки) развитие спорофитов и апоспорическое (из вегетативных клеток спорофита) развитие гаметофитов.

Жизненные циклы водорослей очень сложны и разнообразны. Особенно это относится к красным водорослям, исследование развития которых позволило обнаружить гораздо больше типов жизненных циклов, чем это было известно ранее. Культуральные исследования позволили установить связи между водорослями, долгое время считавшимися самостоятельными видами и оказавшимися лишь стадиями в жизненном цикле одной и той же водоросли, т. е. значительно умножились известные нам случаи гетероморфной смены генераций. Это относится не только к красным водорослям, но и к зеленым улотрихальным, бриопсидальным.

Наконец, у немногих водорослей, например у водоросли прازیолы (из зеленых) — леманей, батрахоспермума (красные), мейоз происходит в некоторых вегетативных клетках диплоидного таллома (*соматическая редукция*), из которых затем развиваются гаплоидные талломы. Подробнее жизненные циклы будут разбираться при описании соответствующих групп.