

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

Кафедра ботаники и экологии

Биологический факультет

М.В. Степанов

Ботаника

Часть 1. Водоросли

(краткий курс лекций)

Учебное пособие

Саратов

ООО Издательский Центр «Наука»

2017

УДК 561.26/27 (075.8)

ББК 28.591.973

....С - 79

Степанов М.В.

С - 79 Ботаника Часть 1. Водоросли (краткий курс лекций): Учебное пособие для студентов бакалавров биологического ф-та. – Саратов: ООО Издательский Центр «Наука», 2017. - 40 с.

ISBN 978-5-9999-2833-7.....

В учебном пособии в краткой, научной и доступной форме рассмотрены основные вопросы, предусмотренные рабочей программой по дисциплине «Науки о биологическом многообразии :Ботаника» (раздел водоросли). Изложенный материал позволит студентам освоить учебную дисциплину и качественно подготовиться к зачету и экзамену.

Пособие предназначено для студентов обучающихся по направлению подготовки бакалавриата 44.03.01 – Пед. образование, профиль «Биология» дневного отделения биологического факультета.

Рекомендуют к печати:

Кафедра ботаники и экологии биологического факультета
Саратовского Государственного Университета
Кандидат биологических наук, доцент А.М.Петерсон

*Печатается по решению
Методической комиссии биологического факультета
Саратовского государственного
университета*

УДК 561.26/27 (075.8)

ББК 28.591.973

ISBN 978-5-9999-2833-7

© Степанов М.В., 2017

Содержание

Введение.....	4
Общая характеристика водорослей.....	5
Основная линия эволюции морфологического развития талломов водорослей.....	5
Размножение водорослей.....	6
Жизненные циклы водорослей.....	8
Отдел зеленые водоросли – Chlorophyta.....	9
Отдел бурые водоросли – Phaeophyta.....	20
Отдел диатомовые водоросли – Bacillariophyta.....	26
Отдел красные водоросли – Rhodophyta.....	30
Экзаменационные вопросы по разделу «водоросли».....	37
Список использованных и рекомендуемых источников.....	39

Введение

Данное учебное пособие представляет собой первое издание краткого курса лекций по дисциплине «Науки о биологическом многообразии: низшие растения» посвященное водорослям. Традиционно в курсе низших растений изучаются бактерии, актиномицеты, миксомицеты (слизевики), водоросли, грибы, лишайники. В систематическом отношении они представлены обособленными отделами, каждый из которых имеет самостоятельное происхождение, свой ход эволюции и относится по современной систематике к различным царствам.

В данной части приводится общая характеристика водорослей и их отделов, которые традиционно рассматриваются в объеме лекционного курса составленного на основе принятой рабочей программы. В конце каждого отдела водорослей приводится перечень вопросов для самопроверки студентов, а в заключительной части пособия – перечень вопросов, выносимых на экзамен. Пособие предназначено для студентов высших учебных заведений, обучающихся по биологическим специальностям.

Авторы будут благодарны за любые замечания, советы и критику в адрес данного учебного пособия.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВОДРОСЛЕЙ

Водорослями называют группу низших организмов, относящихся к царству растения. Подавляющее большинство водорослей живет в воде. Они отличаются от всех других организмов, прежде всего в морфологическом плане – отсутствием расчлененности их тела на стебли, листья и корни; а в физиологическом плане – для них характерно наличие хлорофилла, благодаря которому, они способны ассимилировать углекислый газ, тем самым питаясь фототрофно. Кроме хлорофилла каждый отдел водорослей характеризуется определенным набором пигментов, которые обуславливают их соответствующую окраску.

ОСНОВНАЯ ЛИНИЯ ЭВОЛЮЦИИ МОРФОЛОГИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ ТАЛЛОМОВ ВОДРОСЛЕЙ

Амебоидная (ризоподиальная) структура наблюдается у одноклеточных организмов, не имеющих твердой клеточной оболочки. Клетка способна выпускать псевдоподии (подобно амебе) и передвигаться. Иногда псевдоподии могут быть длинными и тонкими, и тогда их называют ризоподиями. Отсюда другое название такой структуры – ризоподиальная.

Монадная структура свойственна также одноклеточным формам водорослей и характеризуется наличием у таких клеток одного или нескольких жгутиков, с помощью которых они способны активно передвигаться. Данная структура принимается за первичную и исходную форму, однако имеется достаточно оснований считать ее вторичной, образовавшейся из амебоидной.

Дальнейшим этапом в эволюции было образование форм с **коккоидной структурой** – одноклеточные или колониальные формы, лишенные жгутиков, вследствие чего не способны к активному передвижению. В эволюционном отношении данная структура интересна как ступень давшая начало возникновению многоклеточных талломов. Первая такая структура - **пальмеллоидная**, представляет собой усложненный вариант коккоидной. В данном случае водоросли образуют достаточно крупные, преимущественно прикрепленные к субстрату слизистые тела определенной формы, содержащие внутри множество коккоидных клеток. Однако о пальмеллоидной структуре принято говорить в том случае, когда она является постоянной формой вегетативного роста водорослей. В том случае, когда она является временной стадией, в которую могут переходить многие одноклеточные водоросли (в частности при наступлении неблагоприятных условий), то тогда говорят о пальмеллеидном состоянии. Второй структурой произошедшей от коккоидной

можно считать **нитчатую** – характеризующуюся делением клеток в одном направлении. Нитчатая структура в эволюционном отношении является исходной ступенью для образования более сложных многоклеточных структур (пластинчатая структура). Нити могут быть простыми, не ветвящимися и ветвящимися (**гетеротрихальная, разнонитчатая структура**). Клетки в данных структурах связаны между собой посредством пор и плазмодесм, проходящих через поперечные клеточные оболочки.

Пластинчатая структура имеет вид различной формы пластинок. Возникает в результате нескольких поперечных и одного продольного делений с образованием двухслойного пластинчатого таллома.

Пиком в эволюции является образование **«тканевой» структуры**. Она возникает в результате деления клеток по нескольким направлениям. Однако настоящие ткани у водорослей отсутствуют, и в данном случае наблюдается лишь частичная специализация клеток.

Особыми типами структур являются сифональная и сифонокладальная. **Сифональная (неклеточная) структура** характеризуется отсутствием клеточных перегородок. Изначально одноклеточный организм увеличивается в размере и усложняется в морфологическом плане. Возникновение таких талломов могло идти двумя путями: а) от водорослей с коккоидной и нитчатой структурами; б) в результате усложнения одноклеточного и упрощения многоклеточного таллома.

Сифонокладальная структура сопровождается разделением внутреннего содержимого сифонального таллома (протопласта клетки) на отдельные многоядерные участки создающие впечатление многоклеточности.

РАЗМНОЖЕНИЕ ВОДОРΟΣЛЕЙ

У водорослей различают вегетативное, бесполое и половое размножение.

Вегетативное размножение характеризуется отсутствием заметных изменений в протопластах клеток. У одноклеточных – деление клетки на две половины, у колониальных и ценобиальных – их распад на две и большее количество частей, у многоклеточных – фрагментация (разрыв таллома на отдельные участки). Кроме этого у водорослей имеются специализированные структуры для вегетативного размножения – выводковые почки, которые возникают на поверхности таллома экзогенно и, опадая, прорастают в новое слоевище. Помимо выводковых почек к аналогичным структурам можно отнести клетки - акинеты, предназначенные для перенесения неблагоприятных периодов для обычного вегетативного роста. У таких клеток, как правило, утолщаются оболочки, а в протопласте накапливаются различные запасные вещества.

Бесполое размножение – всегда сопровождается делением протопласта клетки и образованием в ней спор. У водорослей различают зооспоры и апланоспоры. Зооспоры – это активно подвижные клетки с одним или несколькими жгутиками, не имеющие плотной клеточной оболочки. С их помощью водоросли способны расселяться на большие расстояния. Их формирование может происходить как в вегетативных клетках, так и в специально обособленных – спорангиях (зооспорангиях). Количество спор развивающихся в клетке от одной до несколько сотен. Кроме зооспор различают также синзооспоры представляющие собой результат срастания двух и более зооспор между собой.

Апланоспоры, в отличие от зооспор, это неподвижные, лишенные жгутиков клетки, имеющие собственную клеточную оболочку, которая по степени утолщения отличается от материнской. Кроме апланоспор различают автоспоры – апланоспоры, развивающиеся внутри материнской клетки и приобретающие подобную ей форму.

Половое размножение – сложный многоступенчатый процесс, начинающийся с половой дифференцировки клеток – т.е. процесса гаметогенеза, далее включающий в себя слияние гамет, приводящее к образованию зиготы и завершающийся мейозом.

У водорослей половое размножение бывает нескольких типов. В простейшем виде оно представляет собой слияние содержимого двух вегетативных клеток. Слияние содержимого двух монадных клеток называют *холо-* или *гологамией*. Если происходит слияние содержимого двух неподвижных соматических клеток, такой процесс называется *конъюгацией*.

У большинства водорослей, очень часто половое размножение связано с дроблением внутреннего содержимого клеток и образованием в них специализированных половых клеток – гамет. В зависимости от размера гамет участвующих в слиянии, различают следующие формы полового процесса: *изогамия* – слияние двух подвижных гамет одинаковой величины, *гетерогамия* – слияние двух подвижных гамет различной величины (мелкие – мужские, а крупные – женские), *оогамия* – слияние более крупных, лишенных жгутиков неподвижных женских гамет с более мелкими подвижными мужскими гаметами. В последней различают истинную и примитивную оогамии: истинная – наблюдается у большинства зеленых водорослей, когда оплодотворение яйцеклетки происходит внутри оогония; примитивная – когда яйцеклетка покидает оогоний до оплодотворения, которое осуществляется во внешней среде, т.е. вне оогония. Особым типом полового процесса является *автогамия*, встречающаяся у диатомовых водорослей. В данном случае диплоидное ядро клетки мейозом делится на четыре гаплоидных ядра, два из

которых разрушаются, а оставшиеся два сестринских ядра сливаются, восстанавливая диплоидное ядро. Автогамия не сопровождается увеличением числа особей, а таким образом происходит лишь их омолаживание.

Эволюция форм полового размножения происходила в направлении от изогамии через гетерогамии к оогамии, при этом независимо от эволюции таллома, что впервые было продемонстрировано русским альгологом И.Н. Горожанкиным установившим у разных видов хламидомонад стоящих на одном уровне организации (одноклеточном) все основные типы полового процесса – изо -, гетеро - и оогамиию.

При формировании органов размножения водоросли могут быть гомоталличными (мужские и женские гаметы образуются на одной особи) и гетероталличными (на разных). Результатом слияния гаплоидных гамет является диплоидная зигота, при этом она теряет жгутики и покрывается оболочкой. Однако зиготы некоторых водорослей какое-то время сохраняют жгутики и способны, таким образом, к передвижению (планозиготы). В дальнейшем они, могут утолщать клеточную стенку и впадать в период покоя, другие прорастают сразу.

ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ ВОДРОСЛЕЙ

У водорослей органы бесполого и полового размножения могут развиваться как на разных, так и на одном растении (рисунок 1).

В связи с этим, в первом случае различают спорофит (растения, на которых формируются органы бесполого размножения – зооспоры, апланоспоры) и гаметофит (растения, формирующие гаметы). В том случае, когда и те и другие образуются на одном растении, говорят о гаметоспорофите, у которого отсутствует чередование поколений. Однако в жизненном цикле водорослей соотношение гаметофита и спорофита может быть не всегда одинаковым, и у них наблюдается постепенное вытеснение гаметофита и все большее развитие спорофита.

Основными сменами ядерных фаз водорослей являются зиготическая (мейоз происходит перед прорастанием зиготы), спорическая (перед образованием спор), гаметическая (перед образованием гамет) и соматическая (мейоз происходит в вегетативных клетках диплоидного гаметофита) редукции.

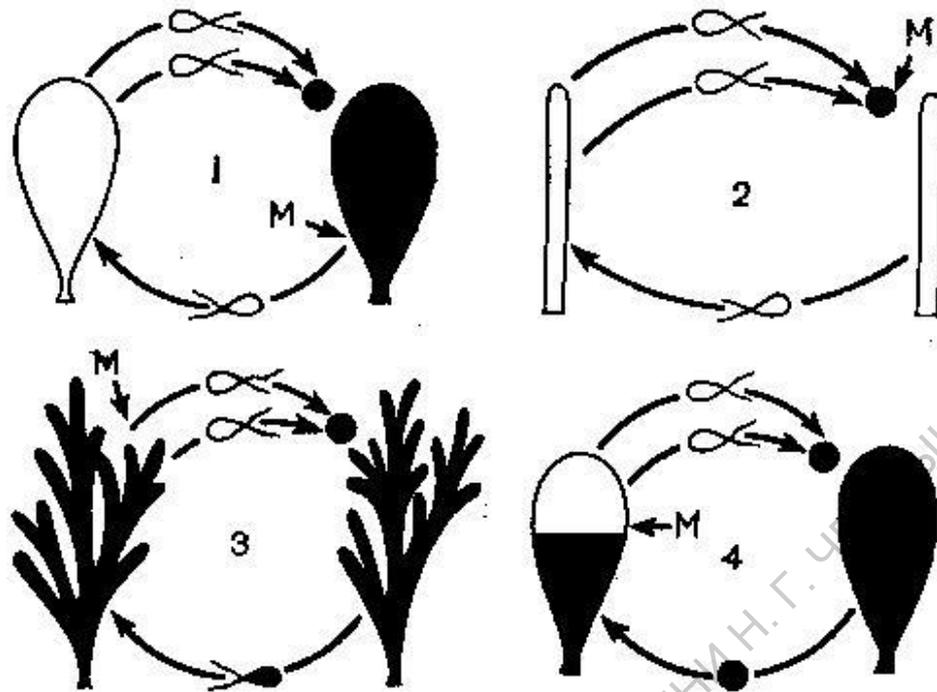


Рисунок 1 Смена ядерных фаз у водорослей (Жизнь растений, 1977)

1 – спорическая редукция; 2 – зиготическая редукция; 3 – гаметическая редукция; 4 – соматическая редукция. Не закрашенная – гаплоидная фаза (п), закрашенная – диплоидная (2п), М – место мейоза.

Вопросы для самоконтроля

1. Основные типы структур талломов водорослей и их эволюция.
2. Вегетативное размножение в зависимости от организации таллома.
3. Специфические структуры, служащие для вегетативного размножения.
4. Особенности бесполого размножения и разнообразие спор.
5. Основные формы полового процесса и их эволюция.
6. Хологамия и конъюгация как примитивные формы полового размножения.
7. Отличительный признак хологамии от изогамии.
8. Основные жизненные циклы водорослей и их эволюция (гаплоидный, гаплоидно-диплоидный и диплоидный типы развития).

ОТДЕЛ ЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРОСЛИ - CHLOROPHYTES

Данный отдел насчитывает около 20000 видов водорослей, распространенных очень широко по всему земному шару. Представители отдела населяют преимущественно пресные и отчасти морские воды, а так же могут встречаться на поверхности почвы, коре деревьев (эпифиты) и в качестве

паразитов и симбионтов. Основными характерными особенностями этого отдела являются – чисто-зеленая окраска слоевищ, сходная с окраской высших растений. Ассимиляционные пигменты у них представлены хлорофиллами *a* и *b*, каротиноидами и ксантофиллами.

Протопласт клетки состоит из цитоплазмы, одного или нескольких хроматофоров у большинства с пиреноидами. В клетке имеется вакуоль с клеточным соком. Клеточная оболочка у большинства целлюлозная, у сравнительно немногих пектиновая или гемицеллюлозная, а у простейших форм она представлена пелликулой – в виде тонкого эластичного слоя цитоплазмы на поверхности клеток. Клетки у них одноядерные или многоядерные. Запасные вещества в клетке – крахмал и масло.

В морфологическом отношении зеленые водоросли характеризуются наибольшим многообразием форм таллома по сравнению с другими отделами. Они могут быть одноклеточными, колониальными, ценобиальными и многоклеточными. У них представлены практически все известные этапы морфологической дифференциации таллома за исключением амебоидной и «тканевой».

Зеленые водоросли имеют вегетативное (различные его варианты), бесполое (зооспорами и апланоспорами) и половое (все известные его типы кроме автогамии) размножение. У некоторых представителей половой процесс утрачен. Зигота у большинства прорастает после периода покоя, и перед ее прорастанием происходит редукционное деление ядра. Лишь преимущественно у морских форм, зигота прорастает без периода покоя и без мейоза.

Класс Собственно зеленые (Chlorophyceae) или равножгутиковые (Isocontae)

Характеризуется бесполом размножением обычно зооспорами с двумя – четырьмя, реже многими, жгутиками одинаковыми по строению и длине. В этом классе представлены все типы полового процесса кроме конъюгации. Отмечены все, кроме ризоподальной, ступени морфологической дифференцировки таллома. Деление класса на порядки осуществляется по строению таллома и типам полового процесса.

Порядок Вольвоксовые (Volvocales)

Представители порядка представлены одноклеточными, колониальными и ценобиальными формами, встречающиеся на мелководьях с пресной, реже соленой водой. Гаметы вольвоксовых одеты оболочками, в отличие гамет большинства других водорослей. Их слияние происходит после того, как они

освободятся от них. К наиболее примитивным представителям порядка относятся одноклеточные формы водорослей.

Род *Хламидомонас* (*Chlamidomonas*) включает в себя водоросли, имеющие на одном конце своей клетки небольшой бесцветный носик, от которого отходят 2 жгутика. Внутри клетки имеется крупный чашевидный хроматофор с пиреноидом, а так же глазок (стигма) и пульсирующие вакуоли. В жизненном цикле хламидомонад зооспоры, гаметы и взрослые особи схожи друг с другом (разница может проявляться лишь в размерах). При наступлении неблагоприятных условий – вегетативные клетки могут терять жгутики и покрываться плотной слизистой оболочкой, переходя, таким образом, в пальмеллевидное состояние в котором и осуществляется размножение.

Вид рода *дюналиелла* (*Dunaliella*), в частности – *дюналиелла солевая* (*Dunaliella salina*) – одноклеточная водоросль, обитающая в водоемах с высокой концентрацией солей (пр. озеро Эльтон) вызывая при этом красное «цветение» воды из-за накопления в клетке каратиноидов придающие ей розово-желтую или кирпично-красную окраску. У нее отсутствует обособленная клеточная оболочка как у выше представленного рода, однако внутреннее строение клетки совпадает с таковым.

Последующие роды представлены колониальными и ценобиальными подвижными формами, движение которых осуществляется биением жгутиков отдельных клеток.

Наиболее просто устроенный представитель этой группы является род *гониум* (*Gonium*) пластинчатые ценобии которого состоят из отдельных клеток, расположенных в один слой и удерживаемые вместе студенистым матриксом. В зависимости от вида, они могут состоять из 4, 8, 16 и 32 клеток, образующих слегка изогнутый щитковидный диск. Половой процесс – изогамия.

Виды рода *пандорина* (*Pandorina*) представляют собой яйцевидные или эллипсоидальные ценобии из 16 или 32 клеток которые в свою очередь является полярными, так как глазки клеток на одном из полюсов крупнее, по сравнению с остальными. Половой процесс – гетерогамия.

Водоросли рода *эвдорина* (*Eudorina*) – представляет собой сферические ценобиальные формы из 16, 32, 64 или 128 клеток. Отличительной особенностью данного рода от двух предыдущих является то, что клетки образующие колонию не одинаковы по размеру и выполняют разные функции. Передний конец колонии образован более мелкими клетками, которые не способны размножаться с образованием колонии. Все это еще больше усиливает полярность колоний. Половой процесс – оогамия.

Наиболее высокоорганизованным представителем порядка являются виды рода *вольвокс* (*Volvox*). Это шаровидные, макроскопические, слизистые

колонии (2-3 мм в диаметре) состоящие из двух типов клеток – мелких вегетативных и более крупных репродуктивных. Вегетативные клетки располагаются в один внешний слой, образуя тело водоросли. Их количество у разных видов может варьировать от 500 до 60000 клеток. Репродуктивные клетки представлены меньшим числом и в них формируются органы полового размножения. Помимо вегетативных клеток в колонии имеют место клетки связанные с бесполом размножением (партеногонидии), которые располагаются в заднем полушарии. Половой процесс – оогамия, при этом яйцеклетки и спермии могут развиваться как в пределах одной колонии, так и разных.

Таким образом, в пределах порядка среди колониальных водорослей происходит увеличение числа клеток и как следствие этого размеров колоний, морфофункциональная специализация клеток, приводящая к их полярности и возрастание половой специализации от изогамии через гетерогамия к оогамии.

Порядок Тетраспоровые (Tetrasporales)

К данному порядку относятся примитивные представители с пальмеллоидной структурой таллома, вегетативные клетки которых на всех стадиях развития, сохраняют пульсирующие вакуоли, а у некоторых также глазок и редуцированные, ставшие неподвижными жгутики - псевдоцилии. Бесполое размножение осуществляется главным образом зооспорами. Половой процесс в виде изогамии или гетерогамии известен у немногих видов.

Род *тетраспора* (*Tetraspora*) – слизистые колонии различной формы, клетки которых расположены по 4 – отсюда и название водоросли. Половое размножение – изогамия, у немногих гетерогамия. Таким образом, тетраспоровые занимают промежуточное положение между вольвоксовыми и хлорококковыми, но ближе к первым и отражают одну из возможностей эволюции подвижных форм в не подвижные.

Порядок Хлорококковые (Chlorococcales)

Данный порядок насчитывает большое число видов. Обычно это одноклеточные или ценобиальные формы, которые в вегетативном состоянии не подвижны, т.е. характеризуются коккоидной структурой таллома. Подвижные стадии представлены лишь зооспорами и гаметамии. В их вегетативных клетках отсутствуют пульсирующие вакуоли, глазки, а также псевдоцилии. Размножаются они исключительно бесполом путем, посредством зооспор и апланоспор. Половое размножение известно у немногих представителей в виде изогамии, гетерогамии, оогамии.

Водоросли рода *хлорелла* (*Chlorella*) - наиболее просто устроенные представители порядка. Вегетативные клетки представляют собой округлую форму, протопласт которых имеет один чашевидный хлоропласт с одним пиреноидом. Снаружи протопласт покрыт хорошо выраженной двухконтурной оболочкой. Размножается хлорелла исключительно автоспорами.

Другой представитель порядка *хлорококкум* (*Chlorococcum*) по внешнему виду напоминающий хлореллу, но отличающийся от последней более крупными размерами клеток, и имеющий глубокочашевидный с небольшой вырезкой толстостенный хлоропласт с одним пиреноидом. Бесполое размножение, как правило, зооспорами, половой процесс происходит путем слияния двужгутиковых изогамет (зигота прорастает после периода покоя)

К колониальным представителям порядка относятся виды рода *сценедесмус* (*Scenedesmus*). Это микроскопические водоросли образующие преимущественно четырехклеточные ценобии с редкими шипами на оболочке (у некоторых видов шипы отсутствуют) и размножающиеся исключительно автоспорами. Другой представитель этой группы род *гидродиктион* (*Hydrodictyon*) – ценобиальная макроскопическая водоросль, состоящая из удлиненных клеток, имеющих вид крупных полых цилиндров. Клетки соединяются своими концами по три, формируя, таким образом, сеточку из шестигранных ячеек. Каждая клетка сначала одноядерная, а затем становится многоядерной. В зрелом состоянии каждая из них содержит хлоропласт с многочисленными пиреноидами и вакуолью. Бесполое размножение – зооспорами, которые, будучи внутри материнской клетки собираются в группы, чаще по шесть, теряют жгутики и формируют дочерние колонии которые впоследствии выходят наружу. Половой процесс изогамный.

В пределах порядка наблюдается большое морфологическое разнообразие колониальных форм, какого нет ни в одном другом отделе водорослей. Их эволюция пошла по пути их усложнения, а развитие, как и вольвоксовых, остановилось на гаплоидном типе развития.

Порядок Улотриховые (Ulotrichales)

Порядок представлен многоклеточными формами, имеющих вид однорядно неразветвленных нитей. Основным представителем является род *улотрикс* (*Ulotrix*) включающий в себя пресноводные и морские водоросли, прикрепляющиеся ко дну посредством бесцветной конической базальной клетки. Вегетативное размножение – распад нитей на отдельные клетки или сегменты, при этом каждый из них развивается в новую нить. Бесполое размножение зооспорами с 4 жгутиками, которые могут образовываться во всех клетках нити. Иногда, (будучи внутри клетки) они могут терять жгутики,

превращаясь, таким образом, в апланоспоры. Гаметы образуются подобно зооспорам, но в отличие от них имеют 2 жгутика. Половой процесс – изогамия (имеет место гомо – и гетероталлизм). У пресноводных форм зигота остается подвижной, но вскоре теряет жгутики, оседает на дно, «одевается» толстой оболочкой и превращается в одноклеточный грушевидный или дубинкообразный спорофит (ранее рассматривавшиеся как самостоятельный род *Codiolum* (*Codiolum*)), который может впадать в период покоя. За это время, происходит накопление запасных веществ, после чего прорастающая зигота претерпевает мейоз с образованием спор (гаплоидно-диплоидный тип развития с гетероморфной сменой генераций).

Таким образом, благодаря периоду покоя у зиготы, пресноводные формы приобретают чередование половой и бесполой форм развития, где нитчатый многоклеточный гаметофит сменяется одноклеточным спорофитом, тогда как у морских форм период покоя зигот отсутствует, в результате чего образуется непосредственно нить, на которой образуются зооспоры.

Порядок Хетофоровые (Chaetophorales)

Данный порядок включает в себя многоклеточных представителей в виде нитей, которые в отличие от предыдущего порядка ветвятся, т. е. характеризуются гетеротрихальной структурой слоевища. При этом водоросли образуют систему вертикальных и стелющихся по субстрату разветвленных нитей. Внутри порядка наблюдается большое морфологическое разнообразие водорослей, так как очень часто вертикальные и стелющиеся структуры не всегда хорошо выражены, и, как правило, та или иная могут редуцироваться или недоразвиваться. Так, в частности у видов рода *стигеоклониум* (*Stigeoclonium*) имеется различная степень развития горизонтальной и вертикальной части слоевища при этом не всегда одинаковая. Именно от этого рода дальнейшая эволюция хетофоровых пошла в двух направлениях: в одном случае эволюционировала вертикальная часть таллома, а горизонтальная редуцировалась, в другом наоборот. Вертикально расположенные ветви обычно заканчиваются многоклеточными волосками из вытянутых бесцветных отмерших клеток. Размножение бесполое – посредством четырехжгутиковых зооспор, половое – изогамия.

Род *трентеполия* (*Trentepohlia*) – водоросли, имеющие одинаковую степень развития вертикальных и стелющихся нитей (за некоторым исключением) и ведущие наземный образ жизни. Основной способ размножения – вегетативный, изредка – бесполой (четырежгутиковыми зооспорами) и половой (двужгутиковыми гаметами, развивающимися партеногенетически).

Порядок Ульвовые (Ulvales)

Представители порядка довольно крупные водоросли с различной степенью развития пластинчатой структуры. По сравнению с улотриксowymi, они характеризуются более полным обособлением гаметофита и спорофита, и в цикле развития, которых обнаруживается изоморфная, реже гетероморфная смена генераций. Однако план строения клеток напоминает таковой у улотриксowych. Типичным представителем порядка является род ульва (*Ulva*) виды которого имеют двухслойный пластинчатый таллом и изоморфную смену генераций.

Порядок Эдогониевые (Oedogoniales)

Данный порядок является одним из своеобразных среди зеленых водорослей, который отличается от всех остальных особым типом клеточного деления связанного с образованием «колпачков», представляющие собой остатки материнских клеточных оболочек. Род *эдогониум (Oedogonium)* включает в себя нитчатые неветвящиеся водоросли, прикрепляющиеся к субстрату посредством базальной клетки. Деление клеток сводится к следующему. Вначале происходит образование так называемого валика близ верхней части клетки, который в свою очередь возникает из внутренней части пограничного слоя с протопластом и опоясывающий клетку. После этого происходит деление ядра и расхождение полуядер по полуклеткам и параллельно с этим образование тонкой поперечной перегородки в середине клетки, которая в дальнейшем соединяется с боковой стенкой материнской клетки. В дальнейшем происходит разрыв клеточной оболочки в области валика, который при этом разглаживается, а стенки его вытягиваются. В результате между участками старой оболочки вставляется цилиндрический кусок новой. Таким образом, вертикальные стенки молодой клетки представляют собой растянувшийся валик. При этом на верхушке вновь образованной клетки остается остаток внешней материнской оболочки, называемый колпачком.

Бесполое размножение осуществляется многожгутиковыми зооспорами, половое размножение – оогамия.

Порядок Сифоновые (Siphonales)

Основной признак порядка – сифональная структура таллома. Типичным представителем порядка является род *каулерпа (Caulerpa)* виды которого являются обитателями тропических морей. Слоевище представлено стелющимися по субстрату ризомами имеющие вид цилиндрических сифонов. При этом ризома очень часто напоминают столоны некоторых наземных

растений. От нижней части ризомов отходят ветвящиеся ризоиды, а вверх вертикальные побеги, выполняющие роль ассимиляторов. Вертикальные побеги у разных видов могут видоизменяться, тем самым увеличивая морфологическое разнообразие талломов. Характерной особенностью каулерпы является разнообразие так называемого внутреннего скелета, который представлен тяжами. Тяжи в свою очередь переплетаются и проходят через всю полость сифона. Они могут располагаться радиально или перпендикулярно поверхности. Образование такого скелета пока остается не ясным, по-видимому, он играет какую-то роль в минеральном питании. Другой особенностью каулерпы является то, что ее стенки состоят из каллозы, а целлюлоза отсутствует. Вегетативное размножение осуществляется фрагментацией, бесполое – отсутствует, половое – гетерогамия. У каулерпы отсутствуют специальные органы размножения – гаметангии. Гаметы могут образовываться непосредственно в ассимиляторах в любой их части. Какие либо перегородки, отделяющие участок образования гамет, отсутствуют. Такое размножение называется голокарпией. Выход гамет осуществляется через папиллы – трубковидные выросты на поверхности слоевища.

Порядок Сифонокладовые (Siphonocladales)

Водоросли имеют сифонокладальную структуру слоевища. Типичными представителями являются виды рода *клагофора* (*Cladophora*). Они представлены кустистыми слоевищами (иногда в виде шаровидных скоплений), состоящими из разветвленных нитей с расположенными в один ряд многоядерными сегментами, которые окружены собственными оболочками. Прикрепление к субстрату осуществляется ризоидами. Помимо вегетативного деления *клагофора* размножается бесполом (четырёхжгутиковыми зооспорами) и половым (изогамия) способами. Кроме этого она характеризуется изоморфной сменой генераций.

Класс Конъюгаты - Conjugatophyceae

Характерными признаками класса является отсутствие жгутиков и половой процесс в виде конъюгации, при которой необходимо сближение клеток на достаточно короткое расстояние. После этого каждая клетка формирует по одному конъюгационному выросту, которые растут навстречу друг к другу с последующим их слиянием и образованием конъюгационного канала, где и происходит передвижение протопластов. У конъюгат половой процесс может быть изогамным, гетерогамным и оогамным в зависимости от скорости их перемещения. Если протопласты клеток передвигаются с одинаковыми скоростями – изогамия, с различными – гетерогамия, а если один

протопласт остается неподвижным, а другой перемещается – оогамия. У нитчатых форм различают лестничную конъюгацию (конъюгация между клетками разных нитей) и боковую (в пределах одной нити). Деление класса на порядки осуществляется по строению таллома и по количеству проростков из зиготы.

Порядок Мезотениевые (Mesotaeniales)

Представители порядка это одноклеточные, колониальные и нитчатые формы. По форме клетки могут быть прямыми или слегка согнутыми, без перетяжек посередине, цилиндрические, эллипсоидальные или веретеновидные. Для наземных форм характерно обильное выделение слизи, которая защищает клетки от высыхания. Зигота у представителей порядка прорастает четырьмя реже двумя проростками.

Внутри порядка наблюдается большое разнообразие хлоропластов и почти каждый род представлен особой его формой. Форма хлоропласта в данном случае является важным систематическим признаком при определении. У видов рода *мезотениум* (*Mesotaenium*) хлоропласт пластинчатый с зазубренными или цельными, иногда с завернутыми внутрь краями. У рода *цилиндроцистис* (*Cylindrocystis*) поверхность хлоропласта увеличивается за счет развития коротких радиальных пластинчатых выростов.

Порядок Десмидиевые (Desmidiiales)

В основном это одноклеточные реже колониальные водоросли. Обычно клетка десмидиевых состоит из двух симметричных половинок, называемых полуклетками. Обе эти клетки соединены между собой более узкой частью – перешейком. Для протопласта клеток десмидиевых характерно наличие вакуолей, которые содержат кристаллики гипса. При прорастании зиготы образуется четыре ядра, из которых в конечном итоге развивается два проростка, в результате редукции пары ядер. Кроме этого отличительной особенностью представителей десмидиевых является наличие пор в клеточной оболочке, через которые происходит активное выделение слизи, благодаря чему клетки способны к передвижению. Так, у рода *кlostридиум* (*Clostridium*) передвижение осуществляется как бы кувырком, так слизь вначале выделяется с одного конца, а другой временно прикрепляется к субстрату. При выделении слизи клетка переворачивается под углом 180° и затем та часть, которая выделяла слизь, прикрепляется к субстрату, а другая, которая была прикреплена, начинает выделять ее. Другой особенностью порядка является вегетативное размножение, при этом сначала происходит деление ядра, которое располагается в области перешейка, затем полуядра расходятся по

полуклеткам. Далее происходит разрыв материнской клетки в области перешейки и на каждой полуклетке на месте разрыва происходит образование пузырька, из которого в дальнейшем формируется новая полуклетка. Таким образом, при вегетативном делении образуются клетки состоящие из одной молодой и старой полуклеток.

Очень разнообразными у десмидиевых являются хлоропласты, у кластридиума он имеет вид осевых конусов с радиальными пластинками, а у рода *космариум* (*Cosmarium*) – в центре имеется один простой хлоропласт с одним периноидом.

Порядок Зигнемовые (*Zygnematales*)

Данный порядок представлен исключительно нитчатыми, неветвящимися формами, которые распространены в пресных водоемах всех континентов. В пределах порядка встречается лестничная и боковая конъюгации. Зигота прорастает одним проростком. Хлоропласты могут быть осевыми пластинчатыми, осевыми звездчатыми, постенными спиральными. Так у видов рода *спирогира* (*Spirogyra*) хроматофоры в виде одной или нескольких лент расположены в постенной цитоплазме и опоясывающие клетку по спирали. У видов рода *зигнема* (*Zygnema*) имеются два осевых звездчатых хроматофора, каждый с крупным центральным пиреноидом. Ядро расположено в цитоплазматическом мостике, соединяющем хроматофоры. Род *мужоция* (*Mougeotia*) характеризуются наличием пластинчатого осевого хроматофора с несколькими пиреноидами. Хроматофор обращен широкой стороной к свету, но при чрезмерном освещении может повернуться на 90° и стать к свету ребром. Такой поворот занимает около 30 мин. Ядро прилегает к одной из сторон хроматофора.

Класс Харовые (*Charophyceae*)

Харовые – главным образом пресноводные организмы, хотя несколько видов встречаются и в солоноватых водах. Это очень древняя группа, что подтверждается ископаемыми находками. Эти водоросли известны с силурийских отложений (435 – 460 млн. лет назад). Данный класс, преимущественно вымерший и в настоящее время представлен единственным порядком с семью родами. Основной его отличительной особенностью является особая морфологическая структура его представителей – харофитная – свойственна только харовым водорослям, которые в некоторых системах рассматриваются в качестве самостоятельного отдела. Она характеризуется крупными многоклеточными слоевищами линейно-членистого строения (различают узлы и междоузлия), состоящая из главного побега с ветвями и

отходящими снизу ризоидами с клубеньками. В плане строения узлы и междоузлия различаются. Каждое междоузлие представлено гигантской многоядерной клеткой, а узел состоит из нескольких мелких, собранных в диск одноядерных клеток. Клеточные стенки состоят из целлюлозы, в наружных слоях которой отлагается карбонат кальция, что приводит к отложению мергеля ($\text{CaCO}_3 + \text{MgCO}_3$) в пресных водоемах. Данная структура является настолько своеобразной, что пути ее возникновения до сих пор остаются не ясными, и в эволюционном отношении она, несомненно, является тупиковой. Половой процесс – оогамия, при этом органы полового размножения многоклеточные развиваются, как правило, на одном растении. Бесполое размножение отсутствует.

Другой особенностью этой группы являются признаки, сближающие ее со мхами. Это, прежде всего то, что репродуктивные структуры харовых, заключены в стерильные покровы, что является уникальным среди водорослей. Кроме этого спермии у харовых с двумя несколько неравными жгутиками, прикрепленными субапикально и покрыты чешуйками. В данном случае, имеется только один жгутиковый корень, обычно связанный с многослойной структурой, что схоже с обнаруженной в спермиях архегониальных растений. И наконец, последний признак – при вегетативном размножении посредством заполненных крахмалом структур, в форме звездочек, луковичек на ризоидах и выростов в виде протонем, отходящих от узлов. Именно наличие протонем это еще один признак, сближающий эту группу водорослей со мхами.

Вопросы для самоконтроля

1. Особенности строения клетки зеленых водорослей.
2. Принцип деления отдела на классы и их характеристика.
3. Класс Собственнозеленые. Деление класса на порядки.
4. Порядок Вольвоксовые. Эволюция, особенности строения клетки, представители и циклы их развития.
5. Порядок Тетраспоровые. Эволюция, особенности строения клетки, представители и циклы их развития.
6. Порядок Хлорококковые. Эволюция, особенности строения клетки и талломов, представители и циклы их развития.
7. Порядок Улотриковые. Эволюция, особенности строения таллома, представители и циклы их развития.
8. Особенности развития морских и пресноводных форм улотрикса.
9. Порядок Хетофоровые. Эволюция, особенности строения таллома, представители и циклы их развития.

10. Порядок Ульвовые. Эволюция, особенности строения таллома, представители и циклы их развития.
11. Порядок Эдогониевые. Эволюция, особенности клеточного деления и строения таллома, представители и циклы их развития.
12. Порядок Сифоновые. Эволюция, особенности строения таллома, представители и циклы их развития.
13. Порядок Сифонокладиевые. Эволюция, особенности строения таллома, представители и циклы их развития.
14. Класс Конъюгаты. Деление класса на порядки. Особенности прорастания зигот в различных порядках и их значение.
15. Условия и типы конъюгации.
16. Порядок Мезотениевые. Эволюция, особенности строения клетки и вегетативного размножения, представители и циклы их развития.
17. Порядок Десмидиевые. Эволюция, особенности строения и передвижение клетки, представители и циклы их развития.
18. Порядок Зигнемовые. Эволюция, особенности строения и передвижения клетки, представители и циклы их развития.
19. Класс Харовые. Особенности харофитной структуры таллома.
20. Признаки харовых водорослей, свидетельствующие об их высокой организации и сближающие с высшими растениями.

ОТДЕЛ БУРЫЕ ВОДОРОСЛИ - РИНОСПОРИТЫ

Данный отдел насчитывает около 1500 видов. В основном это макроскопические водоросли, достигающие значительных размеров (до 60 м), характерным признаком для которых является соответствующая окраска их талломов, которая обусловлена наличием хлорофиллов *a* и *c*, а также каратиноидами и ксантофиллами. Внутри отдела наблюдается эволюция формы тела от нитчатых и ветвящихся, до пластинчатых. При этом у пластинчатых форм наблюдается сложная дифференциация формы их тела на листовую (ассимилятор), осевую и ризоидальную части. Настоящие ткани у них отсутствуют, но имеются группы клеток, распределение которых внутри таллома происходит в определенном порядке.

Клетка бурых водорослей содержит одно ядро и, как правило, несколько мелких хлоропластов, при этом они по форме могут быть самыми разнообразными, что заложено в систематике при разграничении родов. Кроме того, в клетке имеются пиреноиды, которые не всегда заметны или вообще отсутствуют. Запасное вещество в клетке – ламинарин.

Оболочка клеток представлена двумя слоями: внутренним целлюлозным и наружным кутикулой. При этом целлюлоза бурых водорослей по своим

свойствам отличается от целлюлозы высших растений и поэтому носит название альгулезы.

Нарастание талломов бурых водорослей осуществляется делением верхушечных клеток, так называемый верхушечный (апикальный) рост или за счет меристемы, которая находится в середине таллома – вставочный (интеркалярный) рост.

Вегетативное размножение осуществляется фрагментацией (механическое повреждение), у некоторых представителей выводковыми почками. При бесполом размножении образуются зооспоры, неподвижные тетраспоры или моноспоры. Зооспоры, а также гаметы имеют грушевидную форму, к которым сбоку прикрепляются два жгутика. При этом один жгутик направленный вперед – перистый, тогда как задний гладкий. Половой процесс представлен изогамией, гетерогамией и оогамией. Гаметы и зооспоры развиваются в одногнездных и многогнездных вместилищах. При этом многогнездные могут выполнять функции, как гаметангиев, так и спорангиев. Одногнездные вместилища функционируют как спорангии. Яйцеклетка формируется в одноклеточных оогониях, а сперматозоиды в одноклеточных антеридиях.

У бурых водорослей наблюдается чередование поколений, как с изоморфной, так и с гетероморфной сменами форм развития, а в некоторых случаях она вообще отсутствует. Именно этот признак лежит в основе разделения отдела на классы.

Класс Изогенератные (Isogenerotophyceae)

Характерной особенностью данного класса является одинаковое внешнее строение спорофита и гаметофита, т.е. характеризуются изоморфной сменой поколений. Деление класса на порядки осуществляется по способу нарастания талломов.

Порядок Эктокарповые (Ectocarpales)

Представители порядка обладают диффузным ростом талломов (все клетки таллома участвуют в его нарастании), реже встречается интеркалярный и верхушечный рост. Органами размножения у этих водорослей служат одногнездные спорангии и многогнездные вместилища, которые могут функционировать как спорангии и как гаметангии.

Род *эктокарпус* (*Ectocarpus*) включает водоросли, обитающие в холодных морях. Таллом их представлен ветвящимися однорядными нитями в виде кустика прикрепленный к субстрату ризоидами. Половой процесс в виде изогамии.

Порядок Сфацеляриевые (Sphacelariales)

Представители порядка имеют кустистую форму слоевища, при этом каждая ветвь оканчивается крупной клеткой. Рост талломов строго верхушечный.

Род *сфацелярия* (*Sphacelaria*) – водоросль по внешнему виду напоминающая эктокарпус, но имеет паренхиматозное строение, в результате деления верхушечных клеток, не только поперечными, но и продольными перегородками. Отличительной особенностью обоих порядков от двух других последующих является отсутствие строго чередования форм развития спорофита и гаметофита, так как из спор, производимых спорофитом, могут развиваться как слоевища гаметофитов или гаметоспорофитов, так и слоевища спорофитов.

На спорофитах образуются как одногнездные, так и многогнездные спорангии. Зооспоры, которые развивались в таких спорангиях непосредственно, прорастают на материнском растении и дают начало диплоидным спорофитам, а в одногнездных спорангиях перед образованием спор происходит мейоз. Образовавшиеся гаплоидные зооспоры дают начало так называемым гаметоспорофитам. На гаметоспорофитах развиваются многоклеточные вместилища, которые в данном случае нельзя назвать спорангиями или гаметангиями, так как образовавшиеся внутри вместилищ подвижные клетки могут вести себя по-разному. В первом случае подобно зооспорам они могут вновь образовывать гаметоспорофиты, во втором функционировать как гаметы и, сливаясь попарно давать начало диплоидному спорофиту. Таким образом, гаметофиты выше названных порядков ведут себя и как гаметофиты и как спорофиты, поэтому их принято называть гаметоспорофитами, в отличие от других водорослей, гаметофиты которых не способны к бесполому размножению посредством спор.

Порядок Кутлериевые (Cutleriales)

У представителей порядка рост талломов интеркалярный, точнее трихоталлический. На вершинах таллома и по его краям располагаются многоклеточные волоски с базальной (у основания) зоной роста. При этом отчленение клеток к наружной стороне способствует росту волосков, по мере их отмирания, а отчленение к внутренней стороне росту таллома. Представители порядка род *кутлерия* (*Cutleria*) и род *занардия* (*Zanardia*). У занардии отмечается изоморфная смена генераций, тогда как у кутлерии гетероморфная (гаметофит – кустистый, а спорофит – корковидный). Не смотря на это, данный род относится к классу изогенератные. По мнению многих авторов, первоначально у кутлерии чередовались одинаковые поколения,

которые на первых этапах эволюции имели гетеротрихальное (разнонитчатое) строение, при этом талломы обеих генераций (спорофит и гаметофит) имели как вертикальную (кустистую) часть, так и горизонтальную стелющуюся (корковидную) по субстрату. В процессе эволюции половые индивиды (гаметофиты) утратили горизонтальную часть, а бесполое (спорофиты) – вертикальную.

Таким образом, данный порядок характеризуется четким чередованием поколений, которые могут быть как одинакового, так и разного строения. Форма полового размножения – гетерогамия, при этом мужские и женские гаметангии многоклеточные. Женские гаметангии имеют более крупные камеры, чем мужские, соответственно и гаметы развивающиеся в них. Однако бывают случаи, когда неоплодотворенная женская гамета прорастает в спорофит или гаметофит. Спорангии всегда одногнездные.

Порядок Диктиотовые (Dictyotales)

Представители порядка имеют достаточно крупные цельные или рассеченные в одной плоскости талломы, обладающие верхушечным ростом. Для бесполого размножения у них служат тетраспорангии, которые являются подобными одногнездным спорангиям, где происходит мейоз. На поверхности слоевища они располагаются группами, образуя сорусы, между ними иногда развиваются парафизы, состоящие из трех – четырех клеток. Половой процесс у диктиотовых – оогамия. В оогониях развивается одна яйцеклетка, которая без оплодотворения способна прорасти, но образовавшийся проросток оказывается не жизнеспособным и вскоре погибает. Антеридии делятся на большое количество камер (до 1500), в каждой развивается по одному сперматозоиду. И оогонии и антеридии на поверхности слоевища образуют группы.

Род *диктиота* (*Dictyota*) – водоросли с пластинчатыми, дихотомически ветвящимися талломами в одной плоскости. Двудомные растения, имеющие мужские гаметофиты, несущие антеридии в виде многокамерных спорангиев, продуцирующих одножгутиковые сперматозоиды, и женские гаметофиты, на поверхности которых группами развиваются оогонии.

Класс Гетерогенератные (Geterogeneratophyceae)

Представители класса характеризуются гетероморфной сменой генераций.

Порядок Ламинариевые (*Laminariales*)

Представители порядка имеют обязательное чередование спорофитов и гаметофитов. Спорофиты ламинариевых это достаточно крупные растения, которые имеют длину от 0.5 до 50 метров, со значительным морфологическим расчленением и своеобразным анатомическим строением. Слоевище состоит из «листовой пластинки», «ствола» и ризоидов. В месте перехода листовой пластинки в стволик находится интеркалярная меристема (у основания ассимилятора, но четко не отграничена от остальной части слоевища), за счет которой нарастает как листовая пластинка, так и ствол.

Род *ламинария* (*Laminaria*) - морские макроскопические водоросли (известные под названием «морская капуста»). Это многолетнее растение, но ежегодно она сбрасывает листья, которые затем вновь возобновляются благодаря меристеме. При размножении, на спорофите развиваются одногнездные спорангии, в которых затем происходит мейоз. Заростки (гаметофиты) развивающиеся из гаплоидных зооспор – раздельнополые и морфологически отличаются друг от друга (половой диморфизм). Мужские и женские заростки мелкие, состоят из небольшого числа клеток, расположенных в один ряд. И те и другие могут быть ветвящимися, особенно мужские. Половой процесс – оогамия. Гаметангии представлены оогониями и антеридиями, образующие группы на соответствующих заростках. В оогонии формируется яйцеклетка, которая перед оплодотворением выходит за пределы оогония (примитивная оогамия), но остается прикрепленной к нему.

Класс Циклоспоровые (*Cyclosporales*)

Класс включает в себя довольно крупные водоросли, на талломах которых (в верхней его части) с двух сторон развиваются воздухоносные полости, поддерживающие его в вертикальном положении. Основные отличительные особенности данного класса связаны с циклом развития и размножения. Это, прежде всего отсутствие смены поколений (растения диплоидны) и бесполого размножения. Кроме этого, гаметангии у них развиваются в углублениях концептакул или скафидий на слое клеток, который является результатом деления одной клетки - инициальной клетки концептакула или проспоры. Мейоз предшествует гаметогенезу, т.е. происходит непосредственно перед образованием гамет (гаметическая редукция).

Существует несколько теорий, пытающихся объяснить, как мог возникнуть такой цикл развития, в котором отсутствует гаметофит. Так, по теории известного немецкого ботаника Э. Страсбургера оогонии и антеридии циклоспоровых аналогичны тетраспорангиям, которые делятся мейозом и,

минуя стадию гаметофита, дают начало гаметам. Шведский альголог Г. Кюлин считал, что гаметофит циклоспоровых полностью редуцирован, а зооспоры превратились в гаметы. Согласно теории Ю.Е. Петрова на спорофите без редукционного деления развивается клетка - проспора, которая изначально оказывается поверхностной. Благодаря целому ряду делений близлежащих клеток, она погружается в таллом. В результате ее последовательных делений образуется выстилающий слой концептакула, представляющий собой результат деления одной клетки (собственно проспору) и рассматривающийся автором как диплоидный гаметофит. Мейоз происходит непосредственно перед образованием гамет.

Порядок Фукусовые (Fucales)

Слоевище фукусовых кустистое, обладает верхушечным ростом. При этом деление осуществляется одной или восемью особыми верхушечными клетками. Род *фукус* (*Fucus*) – водоросли, имеющие плоский ремневидный дихотомически ветвящийся таллом до одного метра. Это двудомные или однодомные растения. Соответственно различают раздельнополые скафидии (мужские и женские) и однополые (антеридии и оогонии развиваются в пределах одного скафидия). У фукуса клетки, расположенные в верхней части скафидия, образуют волоски, которые выходят наружу через отверстия. Антеридии обычно развиваются на парафизах (разветвленных или неразветвленных). Оогонии образуются непосредственно на стенке концептакула и снабжены короткой ножкой. У фукуса развиваются восемь яйцеклеток, у других родов их число может варьировать от одного до восьми. Скопление скафидий на небольшом участке вызывает его утолщение, которое называется рецептакулом. Рецептакулы у фукуса располагаются на вершинах ветвей.

Вопросы для самоконтроля

1. Особенности строения клетки бурых водорослей.
2. Принцип деления отдела на классы и их характеристика.
3. Класс Изогенератные. Деление класса на порядки.
4. Порядок Эктокарповые. Эволюция, особенности строения и нарастание талломов, представители и циклы их развития.
5. Порядок Сфацеляриевые. Эволюция, особенности строения и нарастание талломов, представители и циклы их развития.
6. Порядок Кутлериевые. Эволюция, особенности строения и нарастание талломов, представители и циклы их развития (сравнительная характеристика жизненных циклов кутлерии и занардии).

7. Порядок Диктиотовые. Эволюция, особенности строения и нарастание талломов, представители и циклы их развития.

8. Отличительная особенность порядков эктокарповые и сфацеляриевые, от кутлериевых и диктиотовых.

9. Класс Гетерогенератные. Деление класса на порядки.

10. Порядок Ламинариевые. Эволюция, особенности строения, представители и циклы их развития.

11. Класс Циклоспоровые. Деление класса на порядки. Основные гипотезы связанные с циклом развития.

12. Порядок Фукусовые. Эволюция, особенности строения, представители и циклы их развития.

ОТДЕЛ ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРОСЛИ - BACILLARIOPHYTA

Данный отдел насчитывает около 10000 видов водорослей. Преимущественно это одноклеточные микроскопические формы, которые могут объединяться в колонии различного типа – цепочки, нити, ленты, звездочки, кустики или пленки.

Клетка диатомовых водорослей представлена протопластом, который окружен кремнеземной оболочкой – панцирем. Снаружи протопласт имеет уплотненный слой, которым он примыкает к панцирю, заполняя его внутренние полости. Целлюлозная оболочка у них отсутствует. Что касается строения панциря, то он состоит из аморфной формы кремнезема и напоминает опал. Его толщина может быть различной – от сотых долей до трех микрометров. Стенки панциря имеют отверстия обеспечивающие обмен веществ между протопластом и окружающей средой. Кроме того, через них осуществляется выделение слизи, которая способствует объединению одноклеточных форм в колонии.

Панцирь у диатомей вырабатывается самой клеткой в течение всей жизни. Он состоит из двух створок – меньшей (доньшка) - гипотеки и более крупной (крышечки) - эпитеки. Они входят друг в друга и соединяются подвижно.

Створки имеют плоскую (иногда слегка выпуклую) поверхность и поверхность загнутую или краевую, часто называемую загибом. Этот загиб у створок налагается на поясок, при этом каждая створка имеет свой собственный поясок, и сочленение панциря происходит на уровне поясков. Формы самих створок и их концов, то они могут быть самыми разнообразными, при этом они наследуются генетически, что является систематическим признаком при определении.

Необходимо отметить, что некоторые диатомовые водоросли характеризуются еще одним признаком таким, как наличие так называемого шва или щели – прорезающие как бы створку и идущие от ее концов к ее середине. Строение шва может быть самым разнообразным и используется в качестве систематического признака.

На поверхности створок могут образовываться разнообразные выросты в виде лучей, благодаря которым клетка может парить в воде (у планктонных форм), а так же не подпускать к себе инородные организмы.

Внутреннее строение клетки представлено постенной цитоплазмой, а остальная ее часть заполнена вакуолью (или вакуолями). Ядро располагается в центре. Хлоропласты у диатомей разнообразные по форме, величине и количеству в клетке, обычно с пиреноидами, иногда без них (у центральных диатомей). Основное запасное вещество в клетке – масло, по запаху напоминающее рыбий жир, а так же волютин и лейкозин. Крахмал отсутствует.

Окраска клеток может быть разнообразной, но в основном это бурая. Это связано с тем, что в клетках преобладают бурые пигменты (каротины, ксантофиллы и диатомин), которые маскируют хлорофиллы *a* и *c*. Однако бурые пигменты крайне не устойчивые и как только клетка погибает, то сразу становится зеленой. Данный факт, позволяет использовать клетки диатомовых водорослей в качестве индикаторов на загрязнение водоемов.

Размножаются диатомовые водоросли вегетативным и половым путем, Бесполое размножение отсутствует. При вегетативном размножении, в начале протопласт клетки значительно увеличивается в размерах и в нем скапливаются капельки масла. В результате, створки панциря несколько раздвигаются. Затем происходит митотическое деление ядра, хлоропластов и протопласта. После этого образуется две дочерние клетки, каждая из которых имеет по одной материнской створке панциря. Недостающую часть панциря каждая клетка достраивает самостоятельно, но всегда меньшую его часть – гипотеку. В результате многократных делений клеток за сезон, будет происходить уменьшение их размеров (до 1/3 от первоначальных). Такое явление называется законом «биномиального деления клеток». Восстановление исходных размеров клеток осуществляется в результате полового размножения и образования т.н. ауксоспор (зиготы диатомовых водорослей) не имеющие панцирей и способные к росту. Существует несколько способов их образования. Первый, по принципу конъюгации, когда рядом оказываются две измельченные клетки объединенные слизью. В данном случае их содержимое выступает в роли гамет, однако этому предшествует мейоз, так как диатомовые водоросли являются диплоонтами. Кроме этого клетки сбрасывают панцири, а их гаплоидные протопласты сливаются с образованием зиготы, которая в

дальнейшем увеличивается до исходного размера клетки и вновь формирует панцирь. Во втором случае, образование аукоспор происходит в результате оогамии. Для этого, каждая из клеток претерпевает мейоз, при этом из одной клетки образуется одна – две яйцеклетки, а из другой четыре двужгутиковых сперматозоида. Иногда аукоспора может формироваться партеногенетически т.е. без оплодотворения. В начале этому предшествует автогамия, затем измельченная клетка теряет панцирь, ее протопласт увеличивается в размерах до исходных и вновь формируется панцирь.

Отдел диатомовых водорослей делится на два класса. Принцип деления связан с симметрией их панциря.

Класс Центрические (Centricophyceae)

Данный класс объединяет в основном морские, реже пресноводные водоросли с радиальной симметрией панциря, т.е. когда вдоль продольной оси через центр можно провести много плоскостей, соответственно створки в очертании у таких водорослей будут округлыми. Шов отсутствует. Половой процесс – оогамия. Деление класса на порядки связано с особенностями строения панциря.

Порядок Дисквидные (Discoidales)

Представители порядка имеют цилиндрический, дисквидный, или линзовидный панцирь, по краю которого имеются щетинки или зубчики.

Представитель род *мелозира* (*Melosira*) – пресноводные водоросли. Клетки соединены в плотные нитевидные колонии, при этом эпитека прилегает к эпитеке, а гипотека к гипотеке. Панцирь цилиндрический или почти шаровидный. Створки плоские.

Виды рода *циклотелла* (*Cyclotella*) это пресноводные или морские водоросли, иногда образующие колонии в виде цепочек. Клетки имеют бочковидную форму. Краевая часть створки имеет радиальные штрихи, а центральная часть выпуклая.

Род *косцинодискус* (*Coscinodiscus*) – преимущественно морские формы. Клетки всегда одиночные. Панцирь низкоцилиндрический, реже клиновидный. Створки плоские или выпуклые. По краям створок часто имеется кольцо мелких щелевидных выростов.

Порядок Биддальфиевые (Biddulphiales)

Панцирь цилиндрический, но сжатый с боков с многочисленными щетинками.

Род биддульфия (*Biddulphia*) – морские водоросли. Клетки соединены в цепочки. Панцирь цилиндрический. Створки округлые или эллиптические.

Класс Пеннатные (Pennathophyceae)

Данный класс объединяет водоросли с билатеральной симметрией панциря т.е их тело делится срединной осью на две половины, которые являются как бы зеркальным отражением друг друга. В отличие от центрических для пеннатных характерно наличие шва, за некоторым исключением. Створки в очертании вытянутые. Половой процесс по типу конъюгации. Деление класса на порядки связано со степенью развития шва.

Порядок Бесшовные (Araphales)

У представителей порядка панцирь прямой иногда со вставочными ободками и септами. Створки от эллиптических до линейных, иногда булавовидные. Шов отсутствует.

Род *синедра* (*Sinedra*) это одноклеточные или колониальные морские или солоноватые водоросли. Панцирь с пояска палочковидный. Створки прямые или линейные.

Род *табеллярия* (*Tabellaria*) – пресноводные колониальные водоросли. Клетки соединены в лентовидные цепочки. Панцирь с пояска прямоугольный. Створки линейные или овальные.

Порядок Одношовные (Monoraphales)

Представители порядка имеют щелевидный шов на одной створке.

Род *ахнантес* (*Achnantes*) – одноклеточные или колониальные формы. Панцирь со стороны пояска прямоугольный. Створки линейные или ланцетные, иногда эллиптические.

Порядок Двушовные (Diraphales)

Швы имеются на обеих створках.

Род *навикула* (*Navicula*) – самый крупный род в отделе. Включает в себя пресноводные, морские и солоноватые формы. Одноклеточные или колониальные водоросли. Панцирь с пояска как у ахнантеса прямоугольный, а створки линейные или ланцетные.

Род *гомфонема* (*Gomphonema*) – преимущественно пресноводные формы. Клетки одноклеточные прикрепленные к субстрату студенистыми ножками или колониальные. Панцирь с пояска клиновидный. Створки по отношению к поперечной оси – ассиметричные (обычно булавовидные или ланцетные). Шов нитевидный или широкий.

Порядок Каналошовные (*Aulonographales*)

Представители порядка характеризуются наличием на обеих створках наиболее сложного каналовидного шва.

Род *эпитемия* (*Epitemia*) – пресноводные или солоноватые формы. Створки полулунные или бобовидные. Шов коленчато-изогнутый.

Род *бациллария* (*Bacillaria*) – лентовидные колонии. Клетки в колонии способны двигаться относительно друг друга изменяя, таким образом, форму колонии. Створки линейные.

Род *сурирелла* (*Surirella*) – морские или пресноводные формы. Панцирь с пояска линейный или ширококлиновидный. Створки линейные, реже суженные посередине.

Вопросы для самоконтроля

1. Особенности строения клетки и панциря диатомовых водорослей.
2. Принцип деления отдела на классы и их характеристика.
3. Автогамия, как особая форма полового размножения диатомей.
4. Ауксоспора. Ее значение и способы образования.
5. Биологические особенности представителей отдела связанные с размножением.
6. Класс Центрические. Деление класса на порядки.
7. Порядок Дисковидные. Представители, особенности строения панциря.
8. Порядок Биддульфиевые. Представители, особенности строения панциря.
9. Класс Пеннатные. Деление класса на порядки.
10. Порядок Бесшовные. Представители, особенности строения панциря.
11. Порядок Одношовные. Представители, особенности строения панциря.
12. Порядок Двушовные. Представители, особенности строения панциря.
13. Порядок Каналошовные. Представители, особенности строения панциря и шва.

ОТДЕЛ КРАСНЫЕ ВОДОРОСЛИ - РОДОПHYТА

Отдел красных водорослей насчитывает около 4000 видов и включает в себя почти исключительно морские формы как с одноклеточными, колониальными, так и пластинчатыми талломами. Своеобразие данного отдела заключается, прежде всего, в наборе пигментов. Помимо хлорофиллов *a* и *d*,

каратиноидов и нескольких ксантофиллов, они содержат специфические пигменты – билипротеины, к которым относятся красный – фикоэритрин и синий – фикоцианин. Данные пигменты обнаружены лишь у сине-зеленых водорослей, однако не идентичны им и отличаются от них по химическому составу. Запасным веществом в клетке является багрянковый крахмал, который близок к гликогену. Кроме него откладываются различные сахара и жиры.

Большинство представителей отдела – это многоклеточные организмы со сложным морфологическим и анатомическим строением. Соединение клеток в таких слоевищах осуществляется посредством первичных пор, которые формируются в результате неполной перегородки между двумя вновь образовавшимися клетками. Некоторые образуют вторичные поры, образование которых отличается от образования первичных.

Оболочка клеток красных водорослей имеет двухслойное строение, где внутренний слой – целлюлозный, наружный состоит из пектиновых веществ. У некоторых видов в клеточных стенках может накапливаться известь, обычно в пограничном участке между слоями или в целлюлозном слое.

Цитоплазма характеризуется большой вязкостью и плотно прилегает к клеточной оболочке. Она очень легко подвергается плазмолизу в результате опреснения. Содержание ядер в клетке различно. У большинства в клетке одно ядро (примитивный признак), у других клетки многоядерные (высокоорганизованный признак). Что касается хлоропластов, то их количество в клетках также варьирует от одного до нескольких. Пиреноид один.

Размножение у красных водорослей, это чрезвычайно сложный и многообразный процесс, который отличает данный отдел от всех других водорослей. Для них свойственно вегетативное, бесполое и половое размножение. Вегетативное размножение осуществляется фрагментацией; бесполое - различного рода спорами (моно- и тетраспорами), которые развиваются по одной и по четыре соответственно. Все споры лишены оболочек и жгутиков. Лишь после выхода из спорангиев они одеваются оболочками и прорастают, а некоторые споры способны к амебоидным передвижениям.

Моно – и тетраспорангии развиваются на спорофитах, образовавшиеся на них гаплоидные споры прорастают в гаметофиты, на которых развиваются органы полового размножения.

Половой процесс оогамия. Мужские и женские гаметы лишены жгутиков. При оплодотворении женские гаметы не выходят в окружающую среду и остаются на гаметофите. Мужские гаметы выбрасываются наружу и переносятся токами воды. В связи с этим женский орган размножения характеризуется весьма сложным строением и в данном случае называется

карпогоном. Нижняя его часть (брюшная) – расширена и содержит яйцеклетку, а верхняя вытягивается и образует трубчатый вырост трихогину. Она служит для улавливания мужских гамет и может быть самой разнообразной – короткой или длинной, узкой или спирально закрученной.

Мужские органы размножения представлены сперматангиями, внутри которых развивается по одному спермацию.

Как карпогоны, так и спермации красных водорослей в большинстве случаев не имеют хлоропластов и они бесцветны, за исключением некоторых примитивных представителей, в гаметах которых наблюдаются остатки хлоропластов. Отсутствие хлоропластов свидетельствует о высокой специализации, как органов полового размножения, так и гамет развивающихся в них.

После соприкосновения спермация с трихогиной, их оболочки в месте контакта растворяются, и ядро спермация попадает в ее полость, а затем в брюшную часть карпогона, где сливается с яйцеклеткой.

Таким образом, половой процесс у красных водорослей состоит из последовательности следующих фаз: прикрепление спермация к трихогине; плазмогамия; перенос ядра; кариогамия.

Обычно, почти сразу после оплодотворения брюшко карпогона отделяется от трихогины, после чего последняя отмирает, а базальная часть претерпевает дальнейшее развитие, приводящее к образованию диплоидных карпоспор. Однако их образование может происходить разными путями.

У одних содержимое карпогона многократно делится митозом с образованием карпоспор непосредственно. У других, вначале из оплодотворенного карпогона вырастают однорядно ветвящиеся нити – гонимобласты, на их образуются карпоспорангии внутри которых образуется по одной карпоспоре. И наконец, у ряда представителей образованию гонимобласта предшествует перенос диплоидного ядра карпогона в ауксиллярную клетку. Ауксиллярная клетка – это гаплоидная клетка слоевища, внутреннее содержимое которой богато питательными веществами. Располагаются они либо на удалении от карпогона (примитивный признак), или в непосредственной близости от него (высокоспециализированный признак). В случае их удаления перенос ядра карпогона в ауксиллярную клетку происходит при помощи специальных соединительных, или ообластемных нитей. Они подрастают к карпогону, неся на своем конце диплоидное ядро карпогона, которое в конечном итоге оказывается внутри ауксиллярной клетки. Ядра (гаплоидное и диплоидное) не сливаются, между ними возникает перегородка и со стороны клетки содержащей диплоидное ядро происходит развитие гонимобласта с карпоспорангиями и карпоспорами внутри.

Совокупность ауксиллярных клеток с карпогоном называют прокарпием. Образовавшиеся группы карпоспорангиев на гонимобласте иногда покрыты общей оболочкой, которая развивается из близлежащих с карпогоном клеток. В этом случае говорят о цистокарпе. Вообще гонимобласты у красных водорослей развивающие споры, рассматриваются как особая генерация – карпоспорофит (карпоспорангиальная фаза).

Класс Бангиевые (Bangiophyceae)

Представители класса – одноклеточные, колониальные или многоклеточные формы паренхимного строения, обитающие в пресных и морских водоемах. Рост талломов диффузный. Клетки одноядерные с одним звездчатым хлоропластом и одним пиреноидом. Половое размножение известно только у высокоспециализированных представителей класса. У карпогона не выработалась типичная форма, и он мало отличается от обычных вегетативных клеток. Типичная трихогина отсутствует. Бесполое размножение осуществляется моноспорами или акинетами. При половом размножении после оплодотворения содержимое карпогона непосредственно делится с образованием карпоспор.

Род *порфира* (*Porphyra*) – морские водоросли, имеющие листоватый таллом паренхиматозного строения, прикрепленный своим основанием к субстрату. Их талломы двудомны и представляют собой гаметофиты. Образовавшаяся зигота делится непосредственно с образованием карпоспор. В дальнейшем каждая карпоспора прорастает в однорядно-нитчатые разветвленные растеньица, ранее считавшиеся самостоятельным родом *Conchocelium rosea*, который на поверхности раковин моллюсков образует розовые пятна. В жизненном цикле порфиры она называется *Conchocelium* – стадией, которая рассматривается как диплоидная фаза. На ее нитях образуются конхоспорангии (моноспорангии) в них образуются конхоспоры (моноспоры), образованию которых предшествует мейоз и вновь дающие начало листоватым талломам гаметофитов. Аналогичное образование *Conchocelium* – стадии отмечается и у рода бангия.

Класс Флоридеи (Florideophyceae)

Это в основном морские, многоклеточные формы, сложного анатомического строения. Слоевище имеет вид разветвленных нитей, при этом паренхимный тип организации у них отсутствует. Рост талломов верхушечный. Клетки одноядерные, реже многоядерные с пристенными хлоропластами. Половое размножение свойственно всем представителям класса, за исключением некоторых, которые вторично утратили его. Зигота развивается в

гонимобласт, который также, может развиваться и из ауксилярных клеток. Бесполое размножение осуществляется тетраспорами.

Порядок Немалиевые (Nemalionales)

Порядок объединяет преимущественно пресноводные водоросли, у которых ауксилярные клетки отсутствуют, а зигота непосредственно прорастает в гонимобласт с карпоспорангиями. Данный порядок рассматривается как наиболее примитивный, внутри которого можно различать три типа развития красных водорослей (рисунок 2).

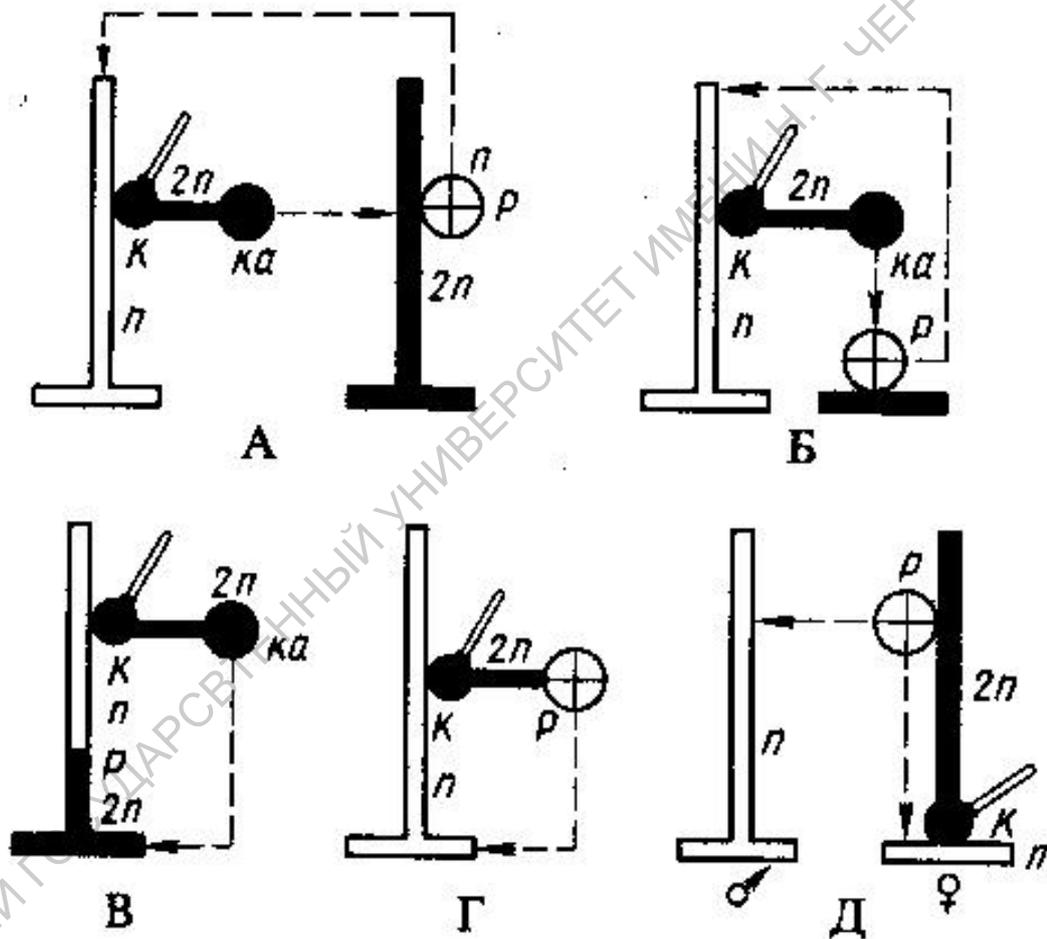


Рисунок 2. Жизненные циклы красных водорослей (Горбунова, 1991)

А – *Polysiphonia* тип; Б – *Bonnemaesia* тип; В – *Lemanea* тип; Г – *Liagora* тип; Д – *Palmaria* тип. К – копуляция, Р – редукция, ка – карпоспоры, 2n – диплоидная фаза, n – гаплоидная фаза.

1 тип развития – *Lemanea*-тип. Данный тип развития установлен лишь пока для двух родов – леманея (*Lemanea*) и батрахоспермум (*Batrachospermum*). В этом типе две морфологические фазы совмещены в одной

структуре, где нижняя базальная часть диплоидна, а верхняя гаплоидна и представляет собой гаметангиальную фазу, на которой развивается карпоспорангиальная. Мейоз происходит соматически во время развития данной структуры.

Ранее считалось, что талломы этих представителей гаплоидные и цикл развития их проходит в гаплоидной фазе, диплоидная же фаза, ограничивалась зиготой. На сегодняшний день установлено, что первоначально в цикле развития присутствует тетраспорифит, но постепенно он претерпел редукцию и потерял способность образовывать тетраспоры. Карпоспоры леманеи прорастают в растения, которые соответствуют тетраспорифиту и имеют диплоидный набор хромосом. Верхушечные клетки его делятся мейозом с образованием гаметофита, на котором образуются половые органы.

2 тип – *Bonnemaesonia* – тип. Он состоит из последовательности гаметангиальной, карпоспорангиальной и тетраспорангиальной фаз, причем все три морфологически неодинаковы (гетероморфная смена развития). Аналогичный тип развития наблюдается у рода немалион (*Nemalion*).

3 тип – *Liagora* – тип. Данный тип складывается из последовательности гаметангиальной и тетраспорангиальной фаз морфологически неодинаковых, причем тетраспорангиальная фаза развивается на гаметангиальной. Мейоз происходит в тетраспорангиях. Карпоспорифит отсутствует.

Порядок Криптонемиевые (*Crihtonemiales*)

Для представителей порядка характерно наличие ауксилярных клеток, способствующих увеличению продукции карпоспор, так как образуется не один, а несколько цистокарпиев. Связь между ауксилярными клетками и карпогоном осуществляется с помощью ообластемных нитей. Для водорослей этого порядка характерен, особый, *Polysiphonia* - тип развития.

4 тип – *Polysiphonia* – тип. Данный тип является доминирующим у красных водорослей. Он представляет собой последовательность гаметангиальной, карпоспорангиальной и тетраспорангиальной фаз, причем первая и последняя являются морфологически одинаковыми (изоморфная смена генераций), а карпоспорангиальная развивается на гаметангиальной.

Порядок Родимениевые (*Rhodymeniales*)

Для представителей порядка объединяющего формы многоосевого строения характерно то, что ауксилярная клетка, формирующаяся незадолго до

оплодотворения, является производной несущей клетки карпогонной ветви. Кроме этого для них свойственно наличие прокарпия (совокупность ауксилярных клеток и карпогонных ветвей), а также особый тип развития – *Palmaria* - тип.

5 тип – *Palmaria* – тип. В данном случае отсутствует карпоспорофит и наблюдается чередование гаметангиальной и тетраспорангиальной фаз, причем вторая развивается на первой. В данном случае имеет место половой диморфизм, где женский гаметофит крохотный, а мужской – крупный, морфологически неотличимый от тетраспорофита.

Порядок Церамиевые (*Ceramiales*)

Данный порядок является наиболее эволюционно продвинутым и богат видами, характеризуется осевым строением таллома, наличием прокарпия. Гонимобласты развиваются из ауксилярных клеток, которые дифференцируются только после того, как произошло оплодотворение.

Вопросы для самоконтроля

1. Особенности строения клетки красных водорослей.
2. Принцип деления отдела на классы и их характеристика.
3. Способы образования карпоспор и их дальнейшее развитие.
4. Основные типы развития и последовательности их фаз.
5. Класс Бангиевые. Жизненные циклы основных представителей.
6. Класс Флоридеи. Деление класса на порядки.
7. Порядок Немалиевые. Представители, особенности строения и размножения.
8. Порядок Криптонемиевые. Представители, особенности строения и размножения.
9. Порядок Родимениевые. Представители, особенности строения и размножения.
10. Порядок Церамиевые. Представители, особенности строения и размножения.

ЭКЗАМЕНАЦИОННЫЕ ВОПРОСЫ ПО РАЗДЕЛУ «ВОДОРΟΣЛИ»

В данный перечень помимо лекционного курса включены вопросы по тем отделам, которые не рассматриваются в лекциях, а являются частью самостоятельной работы студентов.

1. Систематика растений, ее место в системе биологических наук. Задачи систематики.

2. Теоретическое и практическое значение систематики растений. Таксономические единицы (таксоны).

3. Общая характеристика низших растений, отличия их от высших. Задачи и методы изучения низших растений.

4. Прокариоты и эукариоты. Общая характеристика. Отделы низших растений.

5. Общая характеристика водорослей. Строение таллома, клетки. Размножение, смена ядерных фаз и смена форм развития.

6. Структура водорослей. Основные типы морфологической дифференциации тела водорослей, их эволюция.

7. Отдел сине-зеленые водоросли (цианобактерии). Строение таллома, клетки. Размножение. Деление на классы. Представители, их распространение, экология и значение.

8. Окрашенные жгутиковые (эвгленовые, пиррофитовые). Особенности их строения, размножения. Положение в системе органического мира.

9. Отдел зеленые водоросли. Краткая характеристика, типы таллома, строение клетки, размножение. Деление на классы.

10. Класс равножгутиковые (собственно зеленые). Типы организации таллома. Строение клетки. Пигменты, запасное вещество. Размножение. Деление на порядки.

11. Порядок вольвоксовые (вольвоксальные). Представители, их строение, цикл развития. Распространение и значение.

12. Порядок хлорококковые (хлорококкальные). Представители, их строение, размножение, использование.

13. Порядок улотриксальные (улотрихальные). Представители, их строение, размножение, значение. Порядок ульвовые.

14. Порядки эдогониевые (эдогониевые) и хетофоровые (хетофоральные). Представители, строение, циклы развития. Распространение и значение.

15. Порядки сифоновые (бриопсидальные) и сифонокладиевые (сифонокладиевые). Представители, их строение, размножение, распространение и значение.

16. Класс конъюгаты. Общая характеристика. Деление на порядки. Представители порядков, их строение, размножение, распространение и значение.

17. Смена ядерных фаз и форм циклов развития зеленых водорослей. Происхождение и эволюция зеленых водорослей.

18. Класс харовые водоросли. Строение таллома и клетки. Размножение, экология.

19. Отдел разножгутиковые (желто-зеленые). Структура таллома, строение клетки, размножение, происхождение и эволюция (параллелизм эволюции с зелеными водорослями).

20. Отдел золотистые водоросли. Представители, особенности строения таллома, клетки. Размножение, распространение.

21. Отдел диатомовые водоросли. Структура таллома, строение клетки, размножение. Деление на классы. Происхождение и родственные связи.

22. Класс центрические. Важнейшие представители, их строение, размножение, распространение и значение.

23. Класс перистые. Важнейшие представители, их строение, размножение, распространение и значение.

24. Отдел бурые водоросли. Общая характеристика, строение клетки, пигменты, запасные вещества, способы размножения. Происхождение, родственные связи.

25. Класс изогенератные. Деление на порядки, представители порядков. Циклы их развития, распространение и значение.

26. Класс гетерогенератные. Представители, их строение и циклы развития. Распространение и значение.

27. Класс циклоспорные. Представители, строение, размножение, распространение и значение

28. Смена ядерных фаз и поколений у бурых водорослей. Происхождение бурых водорослей, их эволюция.

29. Отдел красные водоросли. Структура таллома. Строение клетки, пигменты, запасное вещество, размножение, смена ядерных фаз и поколений, деление на классы.

30. Класс бангиевые. Деление на порядки, представители порядков, строение, размножение, распространение и значение

31. Класс флоридеи (флоридеи). Деление на порядки, представители порядков, их строение, размножение, распространение и значение.

32. Условия жизни водорослей. Способы и источник питания. Экологические группы.

33. Значение водорослей в биологической оценке воды и самоочищение водоемов (зоны соприкосновения).

34. Планктон пресноводный и морской. Приспособление водорослей к планктонному образу жизни. Значение планктона.

35. Бентос пресноводный и морской. Глубинные пояса. Теория Энгельмана и Гайдукова о хроматической адаптации водорослей. Значение бентоса.

Список использованных и рекомендуемых источников

1. Гарибова Л.В., Горбунова И.И. и др. Низшие растения. Для студентов биохимико-биофизического цикла обучения биологических факультетов государственных университетов. – М.: «Изд. МГУ», 2001. – 152 с.
2. Горбунова Н.П. Альгология: Учеб. пособие для вузов по спец. «Ботаника» - М.: Высш. шк., 1991. - 256 с.
3. Жизнь растений. В 6-ти т. Гл. ред. Чл.-кор. АН СССР, проф. Ал. А. Федоров. Т. 3. Водоросли. Лишайники. Под ред. проф. М.М. Голлербаха. – М., Просвещение, 1977. – 487 с.
4. Комарницкий Н.А., Кудряшов Л.В., Уранов А.А. Ботаника (систематика растений). – М.: Просвещение, 1975. - 608 с.
5. Комирная О.Н. Низшие растения. – Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1973. – 218 с.
6. Курс низших растений: Учебник для студентов ун-тов / Великанов Л.Л., Гарибова Л.В., Горбунова Н.П. и др.; Под ред. М.В.Горленко. - М.: Высш. школа, 1981. - 504 с.
7. Курсанов Л.И., Комарницкий Н.А. Курс низших растений, 3-е изд. – М.: Высш. школа, 1945. – 305 с.
8. Саут Р., Уиттик А. Основы альгологии: Пер. с англ. – М.: Мир, 1990. – 597 с.

Учебное издание

Степанов Михаил Владимирович

Ботаника Часть 1. Водоросли (краткий курс лекций): Учебное пособие
для студентов бакалавров биологического ф-та. – Саратов: ООО Издательский
Центр «Наука», 2017. - 40 с.

Учебное пособие

для студентов биологического факультета

обучающихся по направлению подготовки бакалавриата

44.03.01 – Пед. образование, профиль «Биология» дневного отделения

Оригинал-макет изготовлен М.В.Степановым