

Т.В. СЕДОВА

ОСНОВЫ ЦИТОЛОГИИ ВОДОРОСЛЕЙ



АКАДЕМИЯ НАУК СССР
БОТАНИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ им. В. Л. КОМАРОВА

Т. В. СЕДОВА

ОСНОВЫ ЦИТОЛОГИИ ВОДОРΟΣЛЕЙ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ЛЕНИНГРАД • 1977

Основы цитологии водорослей. Седова Т. В. 1977. Изд-во «Наука», Ленингр. отд., Л. 1—172.

Одна из первых в мировой и отечественной литературе сводок по цитологии водорослей — очень многочисленной, крайне разнородной и важной по фило-генетическому положению группы растительных организмов. Приводятся наиболее важные сведения о микроскопической и субмикроскопической организации, химическом составе и функциональной роли структур, свойственных клеткам водорослей. Обсуждаются особенности строения клеточных органелл и рассматриваются механизмы их взаимодействия друг с другом. Затрагиваются проблемы эволюции клеточных органелл, что важно для понимания путей становления растительной клетки как системы.

Книга предназначена для широкого круга биологов — цитологов, физиологов, ботаников-систематиков, а также преподавателей университетов и педагогических вузов. Илл. — 36 рис. в тексте и 16 табл. микрофотогр.; табл. — 2; библи. — 601 назв.

Ответственный редактор
докт. биол. наук М. М. ГОЛЛЕРБАХ

Татьяна Владимировна СЕДОВА

ОСНОВЫ ЦИТОЛОГИИ ВОДОРосЛЕЙ

*Утверждено к печати
Ботаническим институтом им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР*

Редактор издательства Г. Н. Антик
Художник И. П. Кремлев
Технический редактор М. Э. Карлайтис
Корректоры Э. В. Коваленко и А. Х. Салтанова

Сдано в набор 12/XI 1976 г. Подписано к печати 23/II 1977 г.
Формат бумаги 60×90¹/₁₆. Бумага № 2. Печ. л. 10³/₄+16 вкл.
(1 печ. л.)=11.75 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 13.73. Изд. № 6357.
Тип. зак. № 1621. М-25821. Тираж 1600. Цена 1 р. 67 к.

Ленинградское отделение издательства «Наука»
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, д. 1

1-я тип. издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

ПРЕДИСЛОВИЕ

Развитие биологии, начавшееся особенно интенсивно со второй половины XX в., пожалуй, в наибольшей степени отразилось на цитологии. Привлечение для исследований светового и электронного микроскопа, рентгено-структурного анализа, методов лиофилизации, автордиографии, микрохимии, цитофотометрии дало возможность не только изучать клетку на разных уровнях организации, но и выявлять ультрамикроскопические системы поразительной тонкости, сложности и функциональной упорядоченности. Новые подходы в исследованиях изменили содержание цитологии, превратив ее из узкой дисциплины о структуре и организации клетки в фундаментальную область знаний о структурных основах биологических процессов. Теперь на клеточном уровне решаются многие вопросы теоретической и прикладной биологии. Цитология стала основой для изучения структуры и функций организма, она все активнее вторгается даже в такие традиционно описательные науки, как анатомия, морфология и систематика.

В сводных публикациях по общей цитологии сведения по цитологии водорослей упоминаются, как правило, вскользь. Между тем известно, что клетки водорослей, в основных чертах сходные с клетками растений и животных, характеризуются и рядом своеобразных особенностей. Эти особенности интенсивно изучаются, но сообщения о них разбросаны по многочисленным, иногда малодоступным литературным источникам, хотя объем и уровень накопленных знаний уже вполне достаточны, чтобы говорить о цитологии водорослей как о самостоятельной дисциплине, тем более если учесть важное положение водорослей в системе растительного царства — как прямых предшественников наземных растений.

Несмотря на то что изучение клеток водорослей было начато очень давно, почти одновременно с открытием самой клетки, водоросли не стали объектами пристального внимания цитологов, и здесь остались весьма существенные пробелы, обусловленные двумя причинами, которые связаны с трудностями методического характера и с крайне малыми размерами клеток.

Водоросли оказались трудными для цитологических исследований объектами из-за особенностей строения и химического состава их клеток. В частности, многие типы покровов задерживают проникновение в клетку ряда широко применяемых в цитологической практике фиксаторов, а иногда даже препятствуют этому, что ухудшает качество фиксации или делает ее невозможной. Поэтому в каждом конкретном случае приходится прибегать к разработке дополнительных процедур обработки материала и к модификации стандартных фиксирующих смесей, ввиду чего методика приготовления цитологических препаратов становится очень трудоемкой и громоздкой. Далее, у водорослей из некоторых отделов в состав клеток входят вещества, например типа фенолов, которые отрицательно влияют на качество фиксации и окраски материала. Вероятно, по этой причине неприемлемы некоторые распространенные в цитологической практике соединения типа железо-аммиачных квасцов, как отдельно, так и в составе красителей. Очень трудной для цитологических исследований оказалась большая группа водорослей, обитающих в морях и континентальных водоемах с повышенной соленостью. Очевидно, здесь на качество фиксации влияет не только присутствие солей, но и перепад в осмотическом давлении при перенесении материала в фиксатор. Иногда эти препятствия оказываются непреодолимыми.

Не менее существенной причиной отставания цитологических исследований водорослей следует признать мелкие размеры клеток (порядка 2—5 мкм), особенно у одноклеточных организмов. Обычные оптические методы оказываются здесь малоэффективными, поскольку размеры большинства органелл лежат на пороге разрешающей способности микроскопа.

С введением в практику биологических исследований электронной микроскопии и других современных методов наряду с уточнением существующих представлений о строении водорослевых клеток удалось вскрыть ряд интересных деталей и особенностей их организации. Так, опровергнуто утвердившееся мнение, что клетки желтозеленых водорослей (*Xanthophyta*) лишены пиреноидов, выявлены ранее неизвестные подробности в строении стигмы, пиреноида, хлоропласта, клеточных покровов и др. Однако темпы исследований в этой области пока отстают от уровня развития цитологии в целом и особенно от цитологии животной клетки. В цитологии водорослей еще очень много неясных, нерешенных вопросов и спорных выводов, что в значительной степени обусловлено слабой изученностью многих крупных и важных таксонов на уровне порядков и семейств. Противоречивость некоторых результатов объясняется применением разных методик исследований. В этом, в частности, кроется причина разноречивости данных, касающихся подсчета числа слоев в оболочках, поскольку одни исследователи делали свои выводы на основании химического анализа, другие судили по результатам

изучения ультраструктурной организации, третьи — по характеру рисунка на поверхности сколов замороженных клеток. Для выяснения истинного положения необходим комплексный подход при проведении исследований и критический анализ получаемых данных.

К настоящему времени появились отечественные и переводные руководства и сводки как по общей цитологии, так и по цитологии растительной клетки («Руководство по цитологии», 1965; «Ультраструктура растительной клетки» Л. Фрей-Висслинга и К. Мюлеталера, 1968; «Биология клетки» Э. Де Робертиса, В. Новинского и Ф. Саэса, 1973), в которых излагается материал, отражающий современное состояние цитологии. Это в значительной степени облегчило нашу задачу, так как позволило лишь коснуться деталей организации и функциональной роли многих клеточных структур, однотипных для организмов животного и растительного происхождения, и уделить больше внимания тем особенностям строения органелл, которые свойственны только клеткам водорослей. По этой же причине мы не затрагиваем вопросов организации клеточных мембран и проблемы их проницаемости, структурных основ наследственности, строения и функций рибосом и ядрышек как белоксинтезирующей системы, морфологии макромолекул и молекулярных аспектов биологии клетки, так как все это проблемы общебиологические, далеко выходящие за рамки цитологии водорослей, тем более что для решения большинства их водоросли в качестве объектов исследования не привлекались.

Мы сочли целесообразным данные о строении клеток сине-зеленых водорослей, которые сейчас очень интенсивно изучаются, не выделять в самостоятельный раздел, как они того заслуживают, а сопоставлять в ходе обсуждения материала, касающегося остальных водорослей, чтобы подчеркнуть своеобразие тех и других, например, в отношении строения клеточных оболочек, фотосинтетического аппарата, ядерного аппарата, картин цитокинеза.

Материал в книге расположен таким образом, чтобы дать возможно более полное представление о специфике клеточной организации водорослей, причем наряду с уже утвердившимися, хорошо обоснованными положениями иногда приводятся и дискуссионные, требующие проверки. Подавляющее большинство цитологических статей посвящено выяснению особенностей клеточного строения водорослей различной систематической принадлежности. Лишь незначительное число работ касается изучения строения и функций клеточных органелл как таковых. Это заставило прибегнуть к следующей системе цитирования литературы: при описании общей характеристики строения органелл дается перечень работ, где можно более подробно познакомиться с этим вопросом на конкретном материале; когда же излагаются особенности строения органелл, тонкие и мало изучен-

ные детали их организации, впервые встречаемые у водорослей, а также описываются спорные или пока не подтвержденные сведения, то каждое такое сообщение дается с ссылкой на первоисточник. В список литературы автор старался включить все наиболее значительные работы по цитологии водорослей.

В цитологической литературе наряду с принятой по международному соглашению единой единицей измерения длины — метра (м) исследователи продолжают широко пользоваться и старой единицей — ангстремом (Å). Мы сочли возможным приводить данные авторов, не пересчитывая их.

Микрофотографии подбирались таким образом, чтобы дать возможно более полное представление о структурной организации клеток водорослей и максимально использовать материалы отечественных исследований. В этой связи выражаю глубокую благодарность проф. Б. В. Громову, К. А. Мамкаевой, Л. А. Тихомировой, Н. Ф. Аникушину за любезно предоставленные оригиналы микрофотографий.

Все рисунки в тексте, за исключением рис. 1 и 27, выполнены художником Б. А. Гирстуном, творческое содружество с которым способствовало более точному осуществлению замыслов автора.

Автор глубоко признателен проф. М. М. Голлербаху, по чьей инициативе была написана эта книга, а также пользуется случаем высказать слова благодарности М. Ф. Даниловой, Б. В. Громову, Н. А. Мамушиной, Т. Ф. Козыренко за критические замечания, которые способствовали более четкому изложению материала.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВОДОРΟΣЛЕЙ

Водоросли составляют очень обширную и крайне пеструю группу растений, объединяющую индивиды с разным уровнем организации. Среди них наряду с одноклеточными, колониальными и многоклеточными организмами существует совершенно своеобразная группа сифоновых водорослей с талломом, не разделенным на клетки, однако в цикле развития которых все же появляются одноклеточные стадии. Вполне очевидно, что клетка в этой группе сохраняет свое значение основного элемента, развитие и дифференциация которого приводит к формированию необычного таллома.

ТИПЫ КЛЕТОЧНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ

Клетка вошла в состав многоклеточных водорослей, по всей вероятности, вполне оформленной, после того как на протяжении длительного исторического периода проделала сложную эволюцию в качестве одноклеточного организма; при этом одни структуры (клеточная оболочка, хлоропласт) закладывались, развивались и закреплялись, а другие (жгутики, стигма, пиреноид) — регрессировали, вплоть до полной редукции. Сейчас ни у кого уже не вызывает сомнения, что современные одноклеточные и многоклеточные водоросли давно прошли прогрессивную фазу эволюции, а водная среда, которая мало изменилась в течение геологических эпох, способствовала сохранению многих консервативных форм. Только этим можно объяснить существование в клетках водорослей многих архаических признаков, очевидно, присущих и их отдаленным предкам. Выявление этих черт позволяет реконструировать облик древней клетки, проследить историю развития и эволюционные возможности не только ее самой, но отдельных ее систем.

Тип организации клетки, как известно, в значительной мере определяется уровнем развития ее ядерного аппарата. В этом отношении водоросли — единственная группа растений, где представлены все известные в настоящее время типы клеточной орга-

низации: прокариотический (синезеленые), мезокариотический (панцирные жгутиконосцы, или динофлагеллаты) и эукариотический (все остальные водоросли).

Подразделение организмов на прокариотические и эукариотические впервые было предложено Шаттоном (Chatton, 1925). Сравнительно недавно (Dodge, 1965) из состава эукариотов выделена группа мезокариотов, границы которой впервые очертил Цингмарк (Zingmark, 1970).

Клетки прокариотических водорослей в отличие от эукариотических лишены не только морфологически оформленного ядра (хроматиновая структура — нуклеоид — делится без дифференциации на хромосомы), но и других типичных органелл; по-видимому, функции некоторых из них частично принимает на себя плазмалемма. Зато у прокариотов отмечается присутствие необычайно большого количества разнообразных клеточных включений. По размеру, форме и составу их содержимого различают: структурные гранулы, многогранные тела, β -гранулы, окруженные одиночной мембраной тела средней электронной плотности, количество которых колеблется в зависимости от условий внешней среды и состава питательного субстрата, кристаллы и кольчатые тела (Jensen, Bowen, 1970; Fogg et al., 1973; Громов и др., 1974).

Клетки мезокариотических водорослей несут черты сходства как с прокариотическими, так и с эукариотическими клетками, занимая между ними промежуточное положение (Dodge, 1971). Это выражается прежде всего в организации ядра. Хотя оно и окружено снабженной порами двухмембранной оболочкой, т. е. обладает признаками эукариотического ядра, и содержит морфологически четко выраженные хромосомы, но последние на протяжении всего митоза находятся в конденсированном состоянии, не подвергаясь циклическим преобразованиям, обусловленным их периодической спирализацией и деспирализацией. В сущности в интерфазном ядре они почти не отличаются от митотических хромосом. Отсюда фазы митоза у мезокариотов не имеют своего типичного вида и митоз идет без образования характерной стадии экваториальной пластинки, когда все хромосомы располагаются в одной плоскости. Хромосомы мезокариотических ядер, как и нуклеоиды прокариотов, не содержат гистонов, состоят из микрофибрилл толщиной около 50 Å (т. е. почти в 2 раза тоньше хромосомных фибрилл эукариотов), синтез ДНК идет непрерывно, а не ограничен строго определенным отрезком интерфазы, как у подавляющего большинства эукариотов. Организация других клеточных органелл у мезокариотических водорослей существенно не отличается от эукариотических.

Одним из наиболее досадных пробелов в современной цитологии следует признать отсутствие фактического материала относительно происхождения прокариотов, мезокариотов и эукариотов, поскольку ни предки, ни первобытные представители этих

организмов не оставили по себе никаких палеонтологических свидетельств. Ввиду этого решение проблемы целиком зависит от тех данных, которые могут быть получены в ходе сравнительного цитологического, физиологического, биохимического и экологического изучения современных водорослей. Особенно перспективны поиски и исследования примитивных водорослей, близких к нынеживущим.

ОДНОКЛЕТОЧНЫЕ И МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ ВОДОРΟΣЛИ

Специфика клеток одноклеточных водорослей определяется в основном тем, что в их строении и функциях сочетаются как клеточные, так и организменные черты.

Среди одноклеточных форм встречаются крайне просто устроенные, с очень скудным набором морфологических признаков, что характеризует большинство коккоидных представителей зеленых водорослей. Наряду с этим известны одноклеточные водоросли со сложной морфологией. К их числу в первую очередь следует отнести панцирных жгутиконосцев (отдел *Dinophyta*) и десмидиевые водоросли (отдел *Chlorophyta*).

Одноклеточные водоросли иногда образуют временные или постоянные скопления, представленные либо колониями, либо особой их формой — ценобиями (Мережковский, 1909; Коршиков, 1938, 1953; Топачевский, 1962). Колония объединяет клетки обычно нескольких генераций, поэтому она меняет свою форму и размеры. В отличие от колонии в ценобии объединяются клетки одной генерации (т. е. только сестринские). Вновь образующиеся дочерние клетки сразу соединяются в новый ценобий, а старый распадается. Таким образом, рост ценобии происходит за счет увеличения размеров клеток, а не их числа.

Колонии, как и ценобии, отличаются по форме (шаровидные, пластинчатые, древовидные, сетчатые), размерам (что зависит от числа и размеров входящих туда клеток) и образу жизни (свободноживущие или прикрепленные). При сопоставлении колоний и ценобиев обращает на себя внимание поразительный параллелизм в проявлении многих признаков. Связь между особями внутри колонии (ценобия) осуществляется разными способами: за счет тесного прилегания клеток друг к другу, ослизнения и слипания оболочек, образования особых выростов в местах соприкосновения клеток, появления между клетками плазмодесм, формирования общей, иногда ослизненной оболочки вокруг колонии (ценобия).

Как внутри колонии, так и внутри ценобии намечается прогрессирующая морфологическая и функциональная дифференциация клеток. У одних водорослей эта тенденция проявляется еще очень слабо, а у других достаточно сильно. У *Scenedesmus*

(*Chlorococcophyceae*) наряду с ценобиями, состоящими из морфологически сходных клеток (*S. incrassatulus*), появляются ценобии (типовая разновидность *S. denticulatus*), клетки в которых отличаются друг от друга по способу распределения всевозможных выростов в виде зубчиков, бородавочек, шипиков и шипов. У *S. quadricauda* наметившаяся дифференциация клеток внутри ценобия еще больше усиливается, поскольку лишь краевые клетки несут длинные шипы, а у *S. opoliensis* краевые клетки ценобия отличаются от срединных не только по наличию выростов, но и по своей форме. У *Scenedesmus* внешние отличия между клетками ценобия дополняются отсутствием синхронности ядерных делений — факт, который сейчас привлек внимание исследователей. Ценобиям хлорококковых водорослей рода *Pediastrum* присуща уже четкая морфологическая дифференциация клеток на краевые с выростами разной конфигурации и срединные, которые их лишены.

На примере некоторых вольвоксовых водорослей можно проследить дальнейшее углубление процесса дифференциации ценобия, причем этот процесс особенно четко проявляется у форм с большим количеством клеток. В 4—16-клеточных ценобиях *Gonium* все клетки идентичны. В 16—32-клеточных ценобиях *Pandorina* намечается полярность, выражающаяся в меньшей величине, ином расположении и замедленном темпе деления расположенных впереди клеток. В 32-клеточных ценобиях *Eudorina* полярность усиливается, о чем свидетельствует общая форма ценобия, различия в величине и расположении клеток, находящихся на его противоположных концах, а также их неодинаковая способность к образованию репродуктивных клеток, причем у *E. illinoisensis* передние 4 клетки значительно меньше остальных и не приступают к размножению, т. е. обнаруживается подразделение клеток на вегетативные и генеративные. В 64—128-клеточных ценобиях *Pleodorina* об усилении полярности можно судить на основании того, что все клетки передней половины ценобия становятся вегетативными, они почти в 2 раза мельче клеток задней половины, которые являются генеративными и у которых к тому же плохо видна или совсем исчезает стигма. В 500—20 000-клеточных ценобиях *Volvox* уже проявляется отчетливая полярность, обусловленная значительными морфологическими различиями, дифференциацией клеток на вегетативные, которые составляют большинство, и на немногочисленные генеративные (у *V. globator* их число не превышает 8), которые обычно располагаются в задней части ценобия.

Физиологическое единство клеток ценобия, которое обеспечивает согласованную работу жгутиков и упорядоченное движение ценобия, дифференциация переднего и заднего полюсов ценобия, разделение клеток на вегетативные и генеративные, а последних на развивающиеся бесполым путем споры и половые клетки (гаметы) свидетельствуют о высокой степени целостности

таких образований, как ценобии. Но даже в менее интегрированных колониях и ценобиях поведение индивидов согласовано друг с другом в той мере, какая необходима для поддержания нормального существования этих многоклеточных образований, что выражается в координации формообразовательных процессов, упорядоченности роста, регуляции общего плана строения.

Несмотря на различия между колониями и ценобиями, четкой границы между ними не существует. Более того, у хлорококковых водорослей, размножающихся автоспорами (*Kirchneriella*, *Oocystis*), наблюдается образование переходных к ценобию автоспоровых колоний, а у *Ankistrodesmus* и *Micractinium* появляются клеточные соединения, которые с одинаковым правом можно считать и колониями и ценобиями, причем при формировании автоспоровых ценобиев участие оболочки материнской клетки выступает более отчетливо, чем при образовании ценобиев из зооспор.

Закономерности возникновения и формирования ценобиев, подобных *Volvox*, своеобразие их эмбрионального развития с образованием пластинки, ее искривление и последующее выворачивание по типу бластулы дают основание рассматривать ценобии как высший этап развития колониальности у водорослей. Колонии по сравнению с ценобиями принято считать более примитивными и менее специализированными образованиями, но ни те, ни другие, с нашей точки зрения, в своем развитии не подошли к образованию многоклеточных талломов.

Переход водорослей от одноклеточного к многоклеточному состоянию осуществлялся, по-видимому, минуя стадии колониальности и ценобиальности, совершенно независимо от них и притом неоднократно, что стало причиной появления нескольких параллельных линий развития. Предпосылками к становлению многоклеточных талломов (слоевищ) явились: возникновение целлюлозных клеточных оболочек, переход от свободного к прикрепленному образу жизни, развитие полярности, эволюция цитокинеза, сопровождавшаяся увеличением степени участия оболочки родительской клетки в формировании оболочек дочерних клеток.

Возникновение многоклеточных талломов привело к утрате клетками индивидуальности — присущих им как самостоятельным организмам структурных и физиологических особенностей. Внутри многоклеточного таллома между клетками складываются качественно иные отношения, чем между клетками одноклеточных водорослей. Дифференциация и специализация клеток в талломе заложили основы для образования тканей (гистогенез) и органов (органогенез) и сопровождалась повышением целостности всего организма. В этом же направлении, как показывают результаты сравнения, шла эволюция колонии (ценобия), хотя механизм соединения особей и конечные результаты данного процесса принципиально различаются.

Простейшей формой многоклеточного таллома принято считать однорядную, неветвящуюся нить. К разновидностям этого таллома следует отнести двух-, трех- или многорядные нити. Дальнейшее усложнение нитчатого таллома достигается за счет приобретения нитями способности ветвиться. У водорослей встречается ветвление двух видов: дихотомическое и боковое, причем иногда они совмещаются в пределах одного организма. Среди водорослей широкое распространение получило гетеротрихальное строение таллома. Такой таллом состоит по крайней мере из двух частей: стелющейся по субстрату горизонтальной и прямостоячей, обычно несущей органы размножения вертикальной. В результате приспособления к условиям существования может происходить усиление развития одного из этих компонентов и подавление другого, вследствие чего появляются талломы очень сложной формы. Нитчатый ветвящийся таллом наибольшего морфологического расчленения достигает у представителей *Charophyta*, но даже у них еще не происходит формирования типичных корней, стеблей и листьев.

У водорослей встречаются также пластинчатые талломы, состоящие из одного, двух или более рядов клеток. Двухслойный пластинчатый таллом иногда (*Enteromorpha*) принимает вид трубки или мешка. Пластинчатые талломы тоже способны ветвиться. Среди водорослей с пластинчатым таллом известны формы как прикрепленные, так и свободноплавающие.

Талломы некоторых водорослей, будучи довольно сильно дифференцированными, остаются не поделенными на клетки. Такое строение таллома называют сифональным.

Морфологическое расчленение таллома подготавливается усиливающейся тенденцией к разделению функций между его частями и дифференциацией клеток внутри таллома. Действительно, свободно плавающие однорядные нити состоят из однородных клеток, как у *Ulothrix*, с одинаковой способностью к росту и делению (диффузный рост). При прикрепленном образе жизни часто наблюдается морфологическое различие между основанием и вершиной (апикальные и базальные области таллома), при этом нижняя клетка иногда превращается в ризоид. Одновременно верхушечная клетка может заостряться или нить к вершине утончается и заканчивается волоском, состоящим из нескольких, не способных к делению клеток, как у *Ectocarpus* (*Phaeophyta*). У гетеротрихальных форм, стелющаяся часть таллома которых прикрепляет организм к субстрату, а прямостоячая — обеспечивает более оптимальные условия для обмена веществ, намечаются различия не только в размерах, но также и в форме и состоянии содержимого клеток. Так, у хетофоровой водоросли *Frittschiella tuberosa* (McBride, 1970) клетки вертикальной части таллома имеют типичный улотриксный вид (удлиненные, бочонковидной формы, с опоясывающим хлоропластом и мелкими вакуолями); клетки горизонтальной части таллома становятся

изодиаметрическими, с сетчатым хлоропластом и крупными вакуолями; ризоидальные клетки сильно вытянуты, лишены хлоропластов и интенсивно вакуолизированы.

Более того, по мере углубления процессов дифференциации таллома рост оказывается приуроченным к локальным его областям, получившим название меристемальных зон. Зона роста может располагаться в средней части таллома (интеркалярный рост), как например у бурой водоросли *Elachista*. Иногда она ограничена конечными клетками (апикальный рост), что очень характерно для талломов харовых, некоторых зеленых и красных водорослей. У прикрепленных форм зеленых водорослей преобладает деление клеток, расположенных у основания таллома (базальный рост). У некоторых водорослей (*Dictyosiphon*) все клетки молодого таллома обладают одинаковой способностью делиться, а с возрастом способность к делению сохраняют только клетки базальной части.

У сифоновых водорослей рост таллома в длину осуществляется за счет вытягивания вершины главного и латеральных побегов. Микроскопические исследования показали (Jense, 1910; Steinecke, 1925), что апикальные части таллома, названные меристемоплазмой, заполнены гранулярной цитоплазмой и лишены хлоропластов. У *Caulerpa* в меристемоплазме обнаружены амилопласты (Dawes, Barilotti, 1969; Mishra, 1969).

Прогрессивной чертой в развитии таллома следует признать появление в нем нескольких типов клеток, выполняющих различные функции. У харовых, некоторых красных водорослей обнаружены особые коровые клетки, осуществляющие защитную функцию. У бурых водорослей различают меристемальные, проводящие и покровные клетки, причем последние одновременно являются и ассимиляционными. Такое расчленение клеток внутри таллома можно рассматривать как прообраз первичных тканей.

В талломах многоклеточных водорослей, так же как в колониях и ценобиях, появляются специализированные клетки бесполого (споры) и полового (гаметы) размножения. Споры в соответствии с особенностями строения получили разное наименование: подвижные называются зооспорами, неподвижные — апланоспорами. К разновидностям апланоспор относят автоспоры, гишноспоры, эндоспоры, экзоспоры, моноспоры, тетраспоры.

Строение гамет в разных группах водорослей отличается большим разнообразием, но особый интерес представляет дифференциация гамет на мужские и женские. У многих вольвоксовых, хлорококковых, большинства улотриковых обе копулирующие гаметы одинаково активны, сходны по размеру и форме клеток, поэтому их называют изогаметами, а половой процесс этого типа — изогамным.

Изогамия связана постепенными переходами с гетерогамией. Связующим звеном между ними служат анизогамные формы (*Draparnaldia*), где репродуктивные клетки хотя и едва уловимо,

но отличаются друг от друга по размеру, форме и окраске. У гетерогамных водорослей женские и мужские гаметы имеют уже ясно выраженные различия в размерах (например, у *Chlorogonium maximum* параметры женской гаметы, или макрогаметы, $24-40 \times 8-10$ мкм, а мужской, или микрогаметы, 12×15 мкм, у *Bryopsis* макрогаметы в 3 раза крупнее микрогамет), в форме (у *Eudorina* женские гаметы шаровидные, мужские — эллипсоидные), а иногда и во внутреннем строении (у *Codium* макрогаметы содержат многочисленные зеленые хлоропласты с пиреноидами, а микрогаметы — всего 1—2 желтых хлоропласта без пиреноидов, у *Urospora* макрогаметы снабжены зелеными хлоропластами, а микрогаметы бесцветны).

Крайняя степень морфологической дифференциации гамет наблюдается при оогамии. Женские гаметы (яйцеклетки) отличаются вялостью движений (*Aphanochaete*) или становятся неподвижными (*Oedogonium*), достигают крупных размеров и образуются в гаметангии в небольшом количестве. Мужские гаметы (сперматозоиды, или антерозоиды), как правило, очень энергичны, сравнительно мелкие и закладываются в гаметангии в большом количестве. На примере гамет хорошо видно, что становление специализированных клеток самым тесным образом связано с процессами их дифференциации, которая проходит через несколько последовательных этапов: физиологический, цитологический, морфологический. У водорослей можно встретить специализированные клетки, остановившиеся в своем развитии на том или ином этапе дифференциации.

Тип полового процесса (изогамный, гетерогамный, оогамный) является характерной видовой особенностью, но в пределах более крупных систематических единиц нередко одновременно встречаются разные типы. Так, у представителей порядка *Volvocales* (одного из примитивных среди *Chlorophyta*) известны все три типа полового процесса. Наряду с этим существуют группы очень однотипные (*Euglenophyta* — изогамные, *Oedogoniales* — оогамные), причем изогамия встречается даже у водорослей, находящихся на высоком уровне филогенетического развития (*Phaeophyta*). Споры и гаметы закладываются в особых клетках, которые называются соответственно спорангиями и гаметангиями. Спорангии обычно не отличаются от взрослых вегетативных клеток; реже они имеют иную форму и более крупные размеры. Гаметангии у одних водорослей (*Ulothrix*) морфологически совсем неотличимы от вегетативных клеток таллома, хотя функционально безусловно разнородны. У других водорослей (например, у *Oedogonium*) клетки таллома, выполняющие роль гаметангиев, уже выделяются своей формой и размерами. Морфологическое и физиологическое разделение гамет на мужские и женские привело к образованию специализированных гаметангиев — оогониев, в которых формируется одна или несколько яйцеклеток, и антеридиев, где формируются сперматозоиды

(антерозоиды); эти гаметангии характеризуются появлением хорошо выраженных защитных приспособлений. В наиболее простом случае защитную функцию выполняет оболочка гаметангия, под покровом которой происходит образование и развитие гамет. У фукусовых водорослей (*Phaeophyta*) гаметангии погружаются в таллом, что само по себе уже служит для них защитой, и, кроме того, вокруг них при участии близлежащих клеток таллома формируются особые вместилища — скафидии. В скафидиях развивающиеся гаметы вплоть до созревания изолируются от влияния изменяющихся условий внешней среды в зоне прилива и отлива, где растут фукусовые водоросли. А у харовых водорослей появляются уже сложные, многоклеточные половые органы. Таким образом, у водорослей наряду с зарождением тканей начинается постепенное оформление и органов, в первую очередь таких жизненно важных, как половые.

КЛАССИФИКАЦИЯ ВОДОРΟΣЛЕЙ И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ

Водоросли — очень многочисленная и крайне неоднородная в систематическом отношении группа организмов, рассматриваемая большинством систематиков как совокупность нескольких самостоятельных отделов (типов). В соответствии с системой, принятой советскими альгологами (см.: Голлербах, Полянский, 1951), водоросли состоят из 10 отделов: *Cyanophyta*, *Rhodophyta*, *Chrysophyta*, *Bacillariophyta*, *Xanthophyta*, *Pyrrophyta*, *Euglenophyta*, *Phaeophyta*, *Chlorophyta*, *Charophyta*. Эту систему мы взяли за основу при обсуждении вопросов, затрагивающих проблемы систематики, но считаем необходимым внести изменения в объем пиррофитовых водорослей (см.: Киселев, 1954). В этой группе оказались объединенными водоросли с разным типом организации клеток: динофлагеллаты — мезокариотические и криптонады — эукариотические, что вряд ли правомочно, их правильнее рассматривать в качестве самостоятельных отделов.

Отделы водорослей в понимании советских альгологов соответствуют по объему следующим, широко принятым зарубежными альгологами (Fritsch, 1935; Christensen, 1962; Dodge, 1974) классам водорослей (см. стр. 16).

В основу подобного подразделения водорослей на отделы положены два общих критерия: морфологический (различия в уровне развития и степени дифференциации таллома) и физиологический (различия в пигментном составе). Правильность такого подхода подтверждается выявлением таких специфических особенностей поведения и строения (наличие и продолжительность подвижной стадии или ее отсутствие, наличие или отсутствие в цикле развития полового процесса, тип клеточного покрова и др.), которые присущи только водорослям определенного отдела.

О т д е л ы	К л а с с ы
<i>Cyanophyta</i>	— <i>Cyanophyceae</i>
<i>Rhodophyta</i>	— <i>Rhodophyceae</i>
<i>Chrysophyta</i>	— { <i>Chrysophyceae</i> <i>Haptophyceae</i>
<i>Bacillariophyta</i>	— <i>Bacillariophyceae</i>
<i>Xanthophyta</i>	— { <i>Xanthophyceae</i> <i>Eustigmatophyceae</i>
<i>Cryptophyta</i>	— <i>Cryptophyceae</i>
<i>Dinophyta</i> (или <i>Pyrrophyta</i> в узком смысле)	— <i>Dinophyceae</i>
<i>Phaeophyta</i>	— <i>Phaeophyceae</i>
<i>Euglenophyta</i>	— { <i>Euglenophyceae</i> <i>Chloromonadophyceae</i>
<i>Chlorophyta</i>	— { <i>Chlorophyceae</i> <i>Prasinophyceae</i>
<i>Charophyta</i>	— <i>Charophyceae</i>

Не менее важной задачей представляется выяснение степени родства между отделами водорослей. Именно такой попыткой и является предлагаемая нами схема (рис. 1), при составлении которой учитывался тип клеточной организации (прокариотический, мезокариотический, эукариотический), особенности пигментного состава и уровень морфологической организации таллома. На этом основании сразу следует выделить два боковых ствола — прокариоты (*Cyanophyta*) и мезокариоты (*Dinophyta*) и третий, основной — эукариоты, куда входят все остальные отделы водорослей. У эукариотов в первую очередь учитывается окраска хлоропластов и на этом основании вычлениются три ветви, соответственно включающие красные водоросли (*Rhodophyta*), зеленые водоросли (*Euglenophyta*, *Chlorophyta*, *Charophyta*) и группу отделов с преобладанием желто-бурых пигментов (*Cryptophyta*, *Chrysophyta*, *Xanthophyta*, *Bacillariophyta*, *Phaeophyta*). В свою очередь в каждой из этих ветвей имеются отделы, куда входят водоросли с сильно дифференцированным талломом и с признаками крайней его специализации (*Rhodophyta*, *Charophyta*, *Phaeophyta*).

Следует обратить внимание на то обстоятельство, что все отделы водорослей, кроме *Charophyta* и *Phaeophyta*, включают и одноклеточные формы, а *Euglenophyta*, *Cryptophyta* и *Bacillariophyta* представлены только этим уровнем организации таллома, причем даже у харовых и бурых водорослей в жизненном цикле сохранились одноклеточные стадии, представленные репродуктивными клетками. Это дает возможность проследить, с одной стороны, в каком направлении шло развитие клетки в пределах каждого отдела, а с другой — понять, каким путем в отдельных конкретных случаях осуществлялся переход от одноклеточного к многоклеточному состоянию.

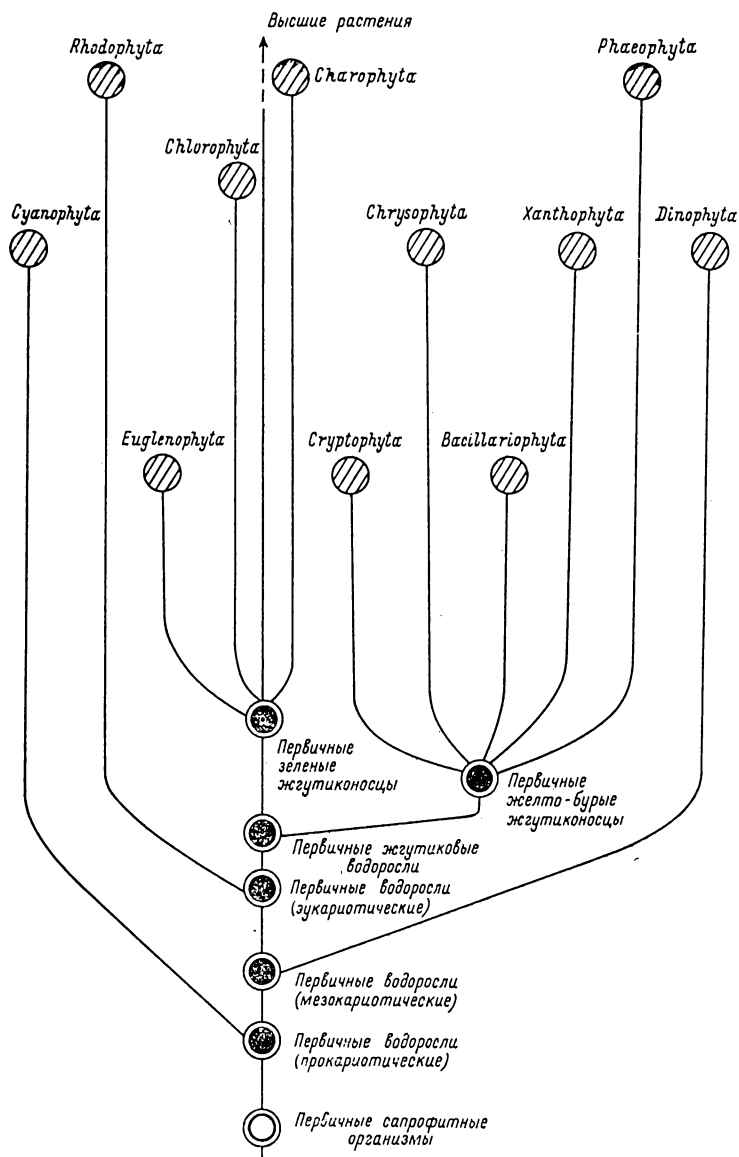


Рис. 1. Схема филогенетических связей между отделами водорослей. (Ориг.).

Эволюция различных отделов водорослей шла, по-видимому, до некоторой степени параллельно, что привело к появлению сходных ступеней морфологической дифференциации, но только какие-то предки *Chlorophyta* дали начало наземным хлорофиллоносным растениям. Очевидно, близкой к *Chlorophyta* по происхождению, но рано отделившейся и специализировавшейся группой оказались эвгленовые (*Euglenophyta*), которые в своей эволюции не вышли за пределы монадной организации. Наоборот, харовые водоросли — боковой ствол, обособившийся от зеленых водорослей тогда, когда среди них появились формы уже достаточно высоко морфологически дифференцированные.

Одноклеточные представители *Chlorophyta* составляют два хорошо выраженных класса — *Volvocophyceae* и *Chlorococcophyceae*. Вольвоксовые водоросли относятся к типичным монадам и лишь при наступлении неблагоприятных условий временно переходят в пальмеллевидное состояние, вызываемое сильным ослизнением клеток. Хлорококковые водоросли представлены коккоидными формами, лишенными жгутиков и стигмы, а подвижная стадия у них ограничивается коротким периодом размножения, когда образуются гаметы и зооспоры. Однако наиболее примитивные из числа хлорококковых в некоторых отношениях еще обнаруживают сходство с вольвоксовыми: их вегетативные клетки нередко сохраняют в виде рудиментов сократительные вакуоли, стигму и даже жгуты, хотя и потерявшие подвижность.

Одноклеточные водоросли представляют интерес еще в одном аспекте. Если многоклеточные растения без особого труда можно отличить от многоклеточных животных, то этого нельзя сказать относительно одноклеточных растений (т. е. водорослей) и животных. Здесь провести четкую границу оказалось не так просто (Heimprel, 1973). Это объясняется тем, что подвижные одноклеточные водоросли обладают признаками, которые свойственны не только растительным, но и животным организмам. Как известно, клетки всех эукариотов имеют общий план строения и во многом сходный набор органелл (аппарат Гольджи, митохондрии, ядро, эндоплазматическую сеть и т. д.) с одинаковым типом организации. Вместе с тем растительная клетка характеризуется рядом отличительных черт и в первую очередь присутствием очень специфической органеллы — хлоропласта, которая влияет на ход обменных процессов, приводит к выработке совершенно своеобразных в химическом отношении запасных питательных веществ полисахаридной природы (у водорослей наряду с крахмалом образуется ламинарин, парамилон, багрянковый крахмал и др.) и появлению нового набора ферментов. Другой особенностью растительных клеток следует признать возникновение наружного покрова в виде оболочки (у водорослей наряду с целлюлозой в их составе обнаружен пектин, фукоидан и другие полисахаридные соединения). По этим признакам водоросли без сомнения должны быть причислены к растительному царству.

В то же время подвижные клетки некоторых водорослей роднит с одноклеточными животными отсутствие жесткой оболочки и наличие таких структур, как жгутики, сократительные вакуоли, стрекательные структуры. Более того, среди хлорофиллоносных жгутиконосцев, относящихся к различным отделам водорослей, встречаются организмы, которые способны переходить от автотрофного к гетеротрофному типу питания, теряя при этом окраску. Далее, в состав водорослей входит некоторое число форм бесцветных жгутиконосцев, произошедших от окрашенных благодаря утрате хлорофилла (*Astasia*, *Peranema*). И все же эти организмы сохраняют настолько характерные признаки растений, что их систематическое положение среди водорослей не вызывает сомнений. Однако возникновение бесцветных форм от окрашенных и способность перехода на гетеротрофное питание служили, да и теперь еще служат, аргументами для объединения всех подвижных одноклеточных организмов в одну общую группу протистов (*Protista*). Впервые это предложение было сделано Э. Геккелем. Большинство протистологов рассматривают термин «протисты» как синоним «протозоа» (*Protozoa*), тем самым предпосылая принадлежность всех одноклеточных существ к животному царству. Тенденция зоологов относить водоросли из числа хризомонад, криптомонад, динофлагеллат, эвгленовых и хлоромонад к животным объясняется тем, что они упорно ищут предков современных животных среди хлорофиллоносных жгутиконосцев. Важным доводом в пользу такой точки зрения приводится, в частности, сходство в организации жгутика и чисто умозрительное утверждение о невозможности повторного, вполне независимого, возникновения в эволюции такой сложной структуры. По нашему мнению, подобный довод действительно был бы убедительным, если бы мы не знали случаев сборки и разборки жгутиков в онтогенезе многих водорослей (*Vaucheria sessilis*, *Stigeoclonium*, *Chlamydomonas*, *Pediastrum*, *Hydrodictyon*), с одной стороны, и возникновения паразитических структурных аналогий (клеточных оболочек у синезеленых и эукариотических водорослей, панцирей у динофлагеллат, хризомонад и диатомовых водорослей, стигмы у хризомонад и палочек сетчатки глаза животных), с другой.

Очевидно, в эволюции не только клетки и отдельных ее структур, но также и целых организмов неоднократно происходило параллельное и конвергентное развитие, что приводило к появлению внешне сходных структур и форм. Поэтому чисто внешнее сходство без сравнительного анализа не может быть использовано в качестве критерия для установления родственных связей. К числу наиболее ярких примеров формального решения филогенетических вопросов следует отнести попытку сближения таких разнородных групп организмов, как бурые водоросли и многоклеточные животные, на основании сходства картин митоза (и те и другие сохраняют на полюсах веретена центросомы с очень

характерными астральными лучами), положения жгутиков у сперматозоидов (в обеих группах организмов один из жгутиков занимает латеральное и даже заднее положение) и жизненных циклов (с гаметическим митозом и диплоидной вегетативной стадией).

Нельзя сказать, что представление о протистах как об особом царстве клеточных организмов не подвергалось критике со стороны ботаников и со стороны зоологов (Топачевский, 1962; Иванов, 1968). Из отечественных ботаников наиболее последовательную позицию в этом споре занимал Х. Гоби (1916). Он считал, что все живые существа ведут свое начало от общих первичных предков, у которых еще отсутствовали признаки животной и растительной организации. Подразделение на растительную и животную ветви наметилось позже, на следующих этапах эволюции. Присоединяясь к этой точке зрения, мы считаем все же более правильным рассматривать одноклеточные водоросли в качестве низкоорганизованных растительных организмов (*Protophyta*), а одноклеточных животных — соответственно как наиболее примитивных представителей животного мира (*Protozoa*), не вкладывая в эти понятия конкретного таксономического смысла, а лишь подчеркивая сходный уровень развития биологических систем в двух разных царствах живой природы, рано разделившихся и на первых этапах самостоятельной эволюции во многом развивавшихся параллельно. Таким образом, протофиты и протозоа — сборные в систематическом отношении группы. Объединенные общностью происхождения, они представляют независимые линии развития. Если же признать правомочность протистологов относительно включения окрашенных и бесцветных жгутиконосцев в одно царство и быть последовательными, то тогда придется искусственно разграничить многие водоросли на два царства: вегетативные талломы отнести к растениям, а их репродуктивные клетки (зооспоры, гаметы), представленные подвижными жгутиковыми, причем иногда, как например у *Urospora*, бесцветными формами, — к животным.

Из сказанного видно, что правильное представление о первичных организмах играет решающую роль в построении филогенетической системы растений и животных. Кроме того, вопрос о происхождении организмов принципиально важен для сравнительной морфологии и цитологии, в частности для понимания эволюции клеточных структур, происхождения органов и тканей, циклов развития и онтогенеза. К сожалению, фундаментальных работ, посвященных филогении водорослей, до сих пор нет, но попытки решения этой проблемы предпринимались неоднократно и безусловно будут предприниматься в дальнейшем.

КЛЕТОЧНЫЕ ПОКРОВЫ

ПЛАЗМАЛЕММА

У всех без исключения водорослей содержимое клетки (протопласт) снаружи ограничивается тонким, порядка 60—100 Å (у *Chlorella ellipsoidea* 60—70, у *Caulerpa* 75, у *Anabaena* 70—80, у *Chroomonas* 100), белково-липидным слоем, обладающим специфическими свойствами, который сам по себе не способен фиксировать форму клетки и который получил название плазматической мембраны, или плазмалеммы. Если клетки снабжены только плазмалеммой, так называемые голые клетки, то они все время находятся в метаболизирующем, амебоидном состоянии. Очевидно, такое поведение клетки следует считать исходным. Оно сохранилось у многих представителей золотистых (*Chrysophyta*), среди *Chlorophyta* — у низкоорганизованных представителей вольвоксовых из порядка *Pedinomonadales*, а в других более продвинутых группах выявляется чаще всего на стадии зооспор и гамет, что следует рассматривать уже в качестве атавистической черты. В голых клетках плазмалемма образует барьер между протопластом и окружающей внешней средой. В клетках, имеющих дополнительные покровы, плазмалемма осуществляет связь между протопластом и покровной структурой.

На поперечных срезах плазмалемма представляется гладким образованием (табл. VIII) и лишь при изучении в электронном микроскопе с высокой разрешающей способностью обнаруживает трехслойную организацию. В лиофилизированном материале на наружной и на внутренней, обращенной к цитоплазме поверхности плазмалеммы удалось выявить многочисленные глобулярные частицы и углубления, или складки. Структуры в виде складок обнаружены пока только у грибов и у водорослей в одноклеточном состоянии, например у автоспор *Chlorella* (Van Thinh, Griffiths, 1972), зооспор *Pediastrum* и *Hydrodictyon* (Hawkins, Leedale, 1971), *Stigeoclonium* (Manton, 1964a), *Enteromorpha* (Evans, Christie, 1970) и у клеток *Scenedesmus obliquus* (Громов и др., 1976). Глобулярные частицы имеют, по всей видимости, белковую природу и выполняют транспортную функцию. Значение складок остается неясным, хотя несомненно, что за счет их

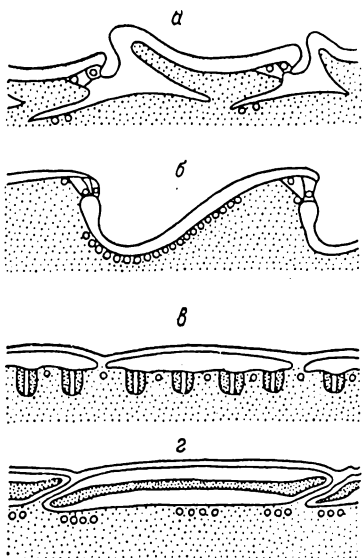


Рис. 2. Организация пелликулы и теки на основании данных электронной микроскопии (в продольном сечении). (По: Dodge, 1970).

a — пелликула *Euglena*; *b* — пелликула *Entosiphon*; *v* — тека *Gymnodinium*; *z* — тека *Glenodinium*.

происходит увеличение поверхности плазмалеммы. Высказывается предположение (Van Thinh, Griffiths, 1972) о накоплении в складках энзимов, необходимых для синтеза фибриллярных компонентов дополнительных клеточных покровов, или даже о сборке в этих местах самих фибриллярных компонентов. В связи с этим особого внимания заслуживают зооспоры водорослей, где появление складок на поверхности плазмалеммы приурочено к периоду формирования наружного слоя клеточной оболочки и переходу клеток в неподвижное состояние.

В результате детального изучения плазмалеммы *Scenedesmus obliquus* (Громов и др., 1976) установлено, что вся плазмалемма (табл. I, 4), включая и складки, покрывается идентичными мелкими частицами порядка 2,5 нм, имеющими форму глобул или коротких палочек, но на поверхности складок эти частицы скапливаются в большем числе и располагаются более упорядоченно, правильными рядами. Складки образуются на поверхности плазмалеммы неравномерно, очевидно, вследствие искривления мембраны, а не за счет скопления мелких частиц. На препаратах можно найти разные стадии становления и распада складок. Длина складок в среднем 15—25 нм, а ширина около 15 нм. Выпуклая сторона складок оказывается обращенной в сторону цитоплазмы.

В результате детального изучения плазмалеммы *Scenedesmus obliquus* (Громов и др., 1976) установлено, что вся плазмалемма (табл. I, 4), включая и складки, покрывается идентичными мелкими частицами порядка 2,5 нм, имеющими форму глобул или коротких палочек, но на поверхности складок эти частицы скапливаются в большем числе и располагаются более упорядоченно, правильными рядами. Складки образуются на поверхности плазмалеммы неравномерно, очевидно, вследствие искривления мембраны, а не за счет скопления мелких частиц. На препаратах можно найти разные стадии становления и распада складок. Длина складок в среднем 15—25 нм, а ширина около 15 нм. Выпуклая сторона складок оказывается обращенной в сторону цитоплазмы.

ПЕЛЛИКУЛА

Помимо плазмалеммы вокруг клетки могут появляться дополнительные покровы. К числу таких структур следует отнести пелликулу эвгленовых водорослей (*Euglenophyta*) (Leedale, 1964; Arnott, Walne, 1967; Arnott, Smith, 1969). У этих водорослей под плазмалеммой, имеющей очень характерный волнистый контур, располагается плотный, эластичный, белковый по составу слой протопласта толщиной до 700 Å, который и получил название пелликулы. У большинства эвгленовых водорослей пелликула состоит из многочисленных полос, начинающихся от глотки и по

спирали огибающих всю клетку. Каждая полоса имеет очень рельефное очертание с утолщением (гребнем) в центре, поэтому в месте соприкосновения полос образуются глубокие борозды. За счет правильного чередования гребней и борозд вся поверхность клетки приобретает ребристый вид (рис. 2, а, б).

Благодаря наличию пелликулы клетка приобретает способность сохранять определенную форму. При образовании тонкой, гибкой пелликулы клетка еще может изменять свою форму во время движения, но эти метаболические движения уже нельзя назвать амебоидными. Толстая пелликула закрепляет форму клетки. У представителей рода *Trachelomonas* помимо пелликулы, не расчлененной на полосы, вокруг клетки образуется твердый, минеральный панцирь, состоящий из солей железа или марганца, который прочно фиксирует форму клетки.

ПЕРИПЛАСТ

Дальнейшее усложнение клеточных покровов сопровождалось образованием структур повышенной плотности, таких, например, как перипласт у криптонад (*Cryptophyta*) (Butcher, 1967; Dodge, 1969b; Lucas, 1970a, 1970b; Gantt, 1971; Faust, 1974). Перипласт у этих водорослей представляет собой плотное многослойное образование, состоящее преимущественно из белковых соединений, разрушающихся под действием пепсина и трипсина, причем один слой располагается над плазмалеммой, а другой под ней, и по толщине (порядка 75 Å) они между собой не отличаются. Перипласт криптонад, толщина которого, например, у *Chroomonas* sp. равна приблизительно 250 Å (Gantt, 1971), как и пелликула эвгленовых водорослей, состоит из серии полос (у *Chroomonas* sp. их 7), но направляющихся не по спирали, а прямыми, продольными рядами от переднего к заднему концу клетки, где они обычно значительно сужаются. В областях контакта полос друг с другом образуются глубокие борозды. Чередование гребней и борозд придает клетке рельефный контур. В зоне глотки перипласт обычно отсутствует. Выявить какие-либо структурные различия перипласта в местах расположения гребней и борозд не удалось, но, очевидно, эти области все же отличаются по своей прочности и более слабые из них обеспечивают клетке гибкость и позволяют в какой-то мере менять форму. Перипласт обычно снабжен порами, через посредство которых клетка общается с внешней средой.

ТЕКА

Еще более сложным, чем перипласт, оказался особый клеточный покров, обнаруженный у динофлагеллат (*Dinophyta*) и получивший название теки (Leadbeater, Dodge, 1966; Dodge, 1967, 1971; Dodge, Crawford, 1968, 1969, 1970a, 1970b; Leiblich, Volcani, 1969; Messer, Ben-Shaul, 1969; Cox, Arnott, 1971). Тека имеет сложный химический состав и кроме белков включает галактозу, арабинозу и

галактуроновую кислоту (Gooday, 1974). В структурном отношении она представляет собой многокомпонентную систему, расположенную под плазмалеммой.

Основным элементом теки является слой залегающих непосредственно под плазмалеммой уплощенных пузырьков, окруженных одиночной мембраной и содержащих в одних случаях (рис. 2, в) только зернистое вещество (*Gymnodinium*, *Oxyrrhis*, *Amphidinium*), а в других (рис. 2, г) — еще и пластинки (*Glenodinium*, *Woloszynskia*, *Ceratium*). При более детальном изучении теки выяснилось (Dodge, Crawford, 1970; Dodge, 1974), что число пузырьков варьирует от нескольких сотен (*Gymnodinium*, *Gyrodinium*) до двух на клетку (*Prorocentrum*, *Exuviella*). Их длина колеблется от 600—800 нм (*Oxyrrhis marina*) до 0.8—1.2 мкм (*Amphidinium carteri*), а толщина составляет 60—170 нм. Иногда (*Oxyrrhis*) пузырьки отстоят друг от друга на расстоянии приблизительно в 40 нм, но чаще плотно прилегают один к другому. У *Woloszynskia micra*, *Gymnodinium vitiligo*, *G. veneficium* к внутренней мембране пузырьков прилегают дополнительные структуры в виде пробок сечением около 200 нм с неоднородным содержимым (рис. 2, в). Появление пузырьков на клеточной поверхности значительно повышает прочность покрова при сохранении его гибкости. Наибольшее разнообразие придают теке пластинки, которые закладываются по одной в каждом пузырьке. Пластинки различаются по толщине и по длине: у *Gymnodinium fuscum*, *Katodinium rotundatum* и *Aureodinium pigmentosum* эти параметры равны, соответственно, 20 нм и 1—2 мкм, у *Woloszynskia coronata* и *Gyrodinium cohnii* — 60 нм и 3—5 мкм, у *Peridinium cinctum* — порядка 1.8 и 25 мкм. Нередко (у *Glenodinium foliaceum*, *G. hallii*, *Gonyaulax tamarensis* и др.) пластинки приобретают морфологическую индивидуальность. Обычно они располагаются в строгом порядке и часто срастаются своими краями, образуя вокруг клетки прочный панцирь. У представителей *Prorocentrales* он двустворчатый, так как состоит всего из двух пластинок. В месте их сращения появляются швы, которые рассматриваются как зоны роста, обеспечивающие увеличение объема панциря. На поверхности теки вследствие неровности пластинок возникают узоры, а иногда, как например у *Exuviella mariae-labouriae*, образуются даже шипы до 600 нм длиной.

В теке, как и в перипласте, имеются поры, которые обеспечивают обмен веществ между протопластом клетки и внешней средой.

Сведения о клеточных покровах динофлагеллат были бы неполными без упоминания о своеобразных структурах — трихоцистах. Обычно они бывают прикреплены к внутренней мембране теки, непосредственно под порами, через которые выбрасываются наружу. На поперечных срезах они имеют вид блях или шестиугольников, окруженных одиночной мембраной и заполненных фибриллярным веществом. В каждой трихоцисте вычленяется головка и рукоятка, диаметр которой у разных водорослей сильно варьирует (от 14.5 нм у *Gony-*

aulax monilata до 48.1 нм у *Prorocentrum gracile*). Трихоцисты обладают способностью скручиваться и раскручиваться, выстреливая наружу через пору длинную поперечноисчерченную нить диаметром 60—180 нм. В поперечнике она имеет вид ромба или четырехугольника (Bouck, Sweeney, 1966; Dodge, 1971; Gaudsmith, Dawes, 1972).

Следует добавить, что по крайней мере еще в четырех отделах водорослей (*Cryptophyta*, *Euglenophyta*, *Chrysophyta* и *Chlorophyta*) имеются виды, где обнаружены организмы со структурами, обладающими аналогичными свойствами. Например, у криптононад стрекательные структуры располагаются в перипласте, преимущественно на переднем конце клетки. Они имеют простую организацию, состоят из единственной плотно свернутой ленты, поэтому в отличие от трихоцист у динофлагеллат называются эджектосомами. Как сейчас выясняется, существуют две формы эджектосом: одни не превышают 0.1 мкм и обнаруживаются на поверхности всей клетки, а другие, почти в 10 раз крупнее, располагаются только в области глотки. Эджектосомы заключены в особые камеры, образованные плазмалеммой (табл. I, I), которые обычно закрыты. При раздражении или при неблагоприятных условиях камеры открываются, а эджектосомы, до этого находившиеся в свернутом состоянии, раскручиваются и через поры в перипласте выстреливают наружу. Стрекательные структуры у хризомонад, называемые дискоболоцистами, на поперечных срезах имеют овальную форму и почти полностью заполнены фибриллярным веществом; лишь на дистальном конце обнаруживается кольцо из электронноплотного материала, которое при раскручивании выстреливает на некоторое расстояние от поверхности клетки. У водорослей из других отделов выявлены структуры, в одних случаях (*Chlorophyta*) напоминающие эджектосомы криптононад, а в других (*Euglenophyta*) — трихоцисты динофлагеллат. Предполагается, что стрекательные структуры выполняют защитную функцию, а может быть, даже участвуют в осуществлении движения клетки.

ЧЕШУЙКИ

У водорослей иногда отмечается появление на поверхности клетки своеобразных покровных структур — чешуек (Fott, 1955; Parke et al., 1955; Manton et al., 1963; Manton et al., 1965; Brown et al., 1970; Leadbeater, 1970; Critiennot, 1973). Они обычно располагаются снаружи от плазмалеммы; по составу их разделяют на три категории: органические (у зеленых из числа празинокладовых и некоторых хризомонад), известковые (у кокколитофорид) и кремневые (у силикофлагеллат).

Органические чешуйки (хитиновые либо включающие целлюлозу и глюкан, но большей частью неизвестной химической природы) имеют вид дисков, состоящих из системы радиально и кон-

центрически расположенных фибрилл. Чешуйки или лежат обособленно или налегают друг на друга. У *Pleurochrysis* (Brown et al., 1970) они, например, группируются в несколько слоев и погружаются в пектиновое вещество. В результате вокруг клетки образуется плотный покров типа панциря.

Известковые чешуйки, или кокколиты, состоят из многочисленных кристаллов кальция и имеют разнообразный скульптурный облик, который может меняться на различных стадиях жизненного цикла водоросли. Нередко при формировании подобного рода чешуек вначале закладывается плоская органическая пластинка, а затем на ней откладываются кристаллы кальция. Плотная упаковка чешуек, как правило, приводит к образованию вокруг клеток своеобразного панциря.

Кремневые чешуйки тоже очень различаются по внешнему облику, причем даже в пределах одного организма, как например у *Synura*. Они лежат либо обособленно, либо срастаются, образуя вокруг клетки мощный кремневый панцирь.

У клеток, поверхность которых лишена оболочек, чешуйки играют роль опорных и защитных образований.

КЛЕТОЧНАЯ ОБОЛОЧКА

Появление у водорослей на поверхности плазмалеммы оболочки, вначале, по-видимому, пектиновой, а затем и целлюлозной, во многом предопределило все последующее развитие растительной клетки. Клеточный покров в виде целлюлозных оболочек, очевидно, наиболее удачно сочетает защитную и опорную функции с ростовыми процессами и проницаемостью, поэтому такого рода покров становится господствующим у большинства низших растений и у всех высших. Однако появлению наиболее совершенного типа клеточных оболочек предшествовал длительный и сложный путь их становления, в ходе которого возникло большое разнообразие как в химическом составе, так и во внутренней организации этих структур.

Среди зеленых водорослей клетки с целлюлозными оболочками впервые появляются у высокоорганизованных представителей *Volvocophyceae* и становятся типичными для всех остальных более продвинутых классов.

Общая морфологическая характеристика. Толщина оболочки сильно варьирует в зависимости от видовой принадлежности организма, его возраста, функционального состояния и условий окружающей среды. Как правило, покоящиеся клетки имеют более толстые оболочки по сравнению с репродуктивными и молодыми вегетативными клетками: например, у *Zygnema* их максимальная толщина перед образованием акинет равна 1.6 мкм, а в молодых клетках — около 0.8 мкм, у *Pleurotaenium nodosum* колеблется в пределах 1.0—1.5 мкм. При дефиците влаги в среде обитания оболочки значительно утолщаются.

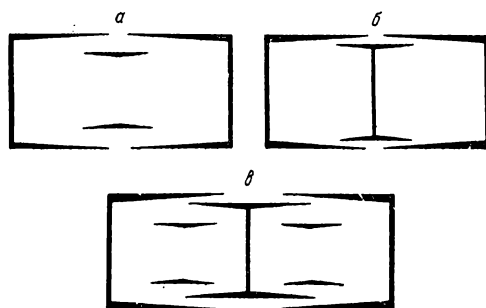


Рис. 3. Составная оболочка *Microspora* и ее поведение при цитокинезе. (С видоизменением по: Pickett-Heaps, 1973a).

a — заложение внутреннего цилиндрического футляра; *б* — появление разделительной перегородки; *в* — образование двух дочерних клеток.

У подавляющего большинства водорослей оболочки сплошные, но встречаются и составные — из двух или более частей (рис. 3), как у некоторых диатомовых, желтозеленых и зеленых.

В зависимости от времени заложения, а также особенностей роста и поведения различаются первичные и вторичные оболочки (рис. 4, *a*, *б*). В активно делящихся клетках обычно образуются только первичные оболочки. Их рост идет в двух направлениях — преимущественно в поверхность и в меньшей мере в толщину. Как правило, оболочка начинает утолщаться лишь после того, как клетка закончит увеличиваться в размерах.

Вступление клеток в покоящееся состояние сопровождается заложением снаружи от плазмалеммы вторичной оболочки, которая растет главным образом в толщину, отодвигает первичную оболочку от протопласта и вскоре становится преобладающей

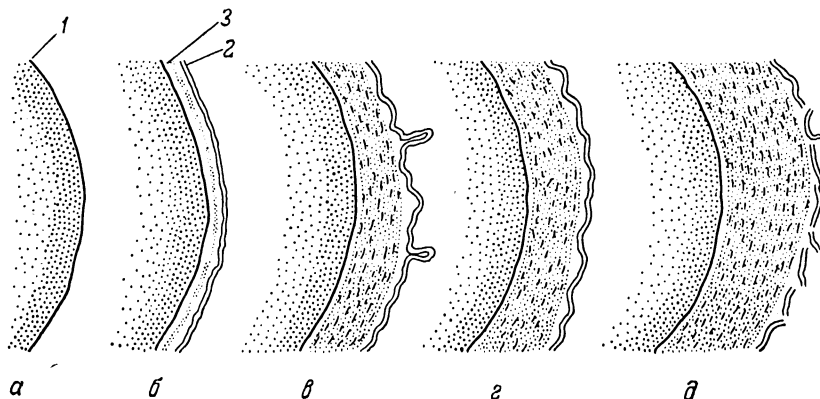


Рис. 4. Схема формирования и роста первичной и вторичной оболочки у *Spongiocloris typica*. (По: McLean, 1968).

a — окруженная плазмалеммой (1) зооспора; *б* — молодая вегетативная клетка, одетая первичной (2) и вторичной (3) оболочкой; *в—д* — поведение оболочек в период роста.

(рис. 4, *в—д*); она придает клетке прочность и окончательную форму. При возобновлении в клетке ростовых процессов вторичная оболочка подвергается гидратации, становится эластичной и получает возможность растягиваться (Brown et al., 1968).

Химический состав. На долю клеточной оболочки в среднем приходится 13—15% сухого веса всей клетки. У *Hydrodictyon africanum* этот показатель еще выше и равен приблизительно 39.2%; 7.2% от этого количества составляют жиры, а остальное — белки и углеводы (Northcote et al., 1960). Несмотря на то что в клеточной оболочке у *Chlorella*, например, жиров содержится около 9%, а у *Anacystis nidulans* до 36%, основой клеточной оболочки и у них остается белково-углеводный комплекс.

Оболочки большинства водорослей отличаются разнообразием химического состава, выражающегося прежде всего в значительных колебаниях соотношения белков и углеводов. Например, у синезеленых водорослей эти соединения присутствуют в равном количестве; у *Chlamydomonas reinhardtii* оболочка в основном состоит из углеводов, а белки присутствуют в виде следов. Обращает на себя внимание и разнообразный состав полисахаридов (Northcote et al., 1958; Cronshaw et al., 1958; Frei, Preston, 1961; Parker et al., 1963; Schlösser, 1966; Staehelin, 1966; Preston, 1968; Пахомова, Зайцева, 1969; Weise et al., 1970; Atkinson et al., 1972; Lorch, Weber, 1972; Roberts et al., 1972; Robinson, White, 1972; Schwertner et al., 1972; White, Barber, 1972; Drews, 1973). У *Chlamydomonas reinhardtii*, в частности, они образованы гексозами (галактоза, арабиноза, в меньшем количестве ксилоза и рамноза, а глюкоза не обнаружена вовсе) (Schlösser, 1966), у *Oocystis* — глюкозой, а галактоза и арабиноза присутствуют в виде следов (Robinson, White, 1972), в то время как у другой хлорококковой водоросли *Chlorella pyrenoidosa* — рамнозой, арабинозой, ксилозой, маннозой, галактозой и глюкуроновой кислотой (White, Barber, 1972), у *Pleurotaenium trabecula* — глюкозой, галактозой, в меньшем количестве арабинозой, ксилозой, глюкуроновой и галактуруновой кислотами и в виде следов обнаружена рамноза, хотя у другой десмидиевой водоросли — *Micrasterias rotata* преобладает рамноза (Lorch, Weber, 1972), у *Anacystis (Cyanophyta)* — маннозой, глюкозой, галактозой и фукозой (Drews, 1973), у *Acetabularia* — маннозой, глюкозой, галактозой и рамнозой, причем глюкозы и галактозы в оболочке зонтика больше, чем в ножке, а рамноза найдена только в зонтике (Zetsche, 1967). В оболочках спорофитов сифоновых водорослей *Bryopsis plumosa* и *Derbesia tenuissima* преобладает маннан, в оболочках гаметофитов — ксилан и целлюлоза (Huizing, Rietema, 1975). В оболочках у *Fucus* найден особый полисахарид — фукоидан (McCully, 1965; Fulcher, McCully, 1971).

Структурная организация. Даже при беглом взгляде на оболочку бросается в глаза ее неоднородность, проявляющаяся в первую очередь в слоистости. Слои отличаются друг от друга по тол-

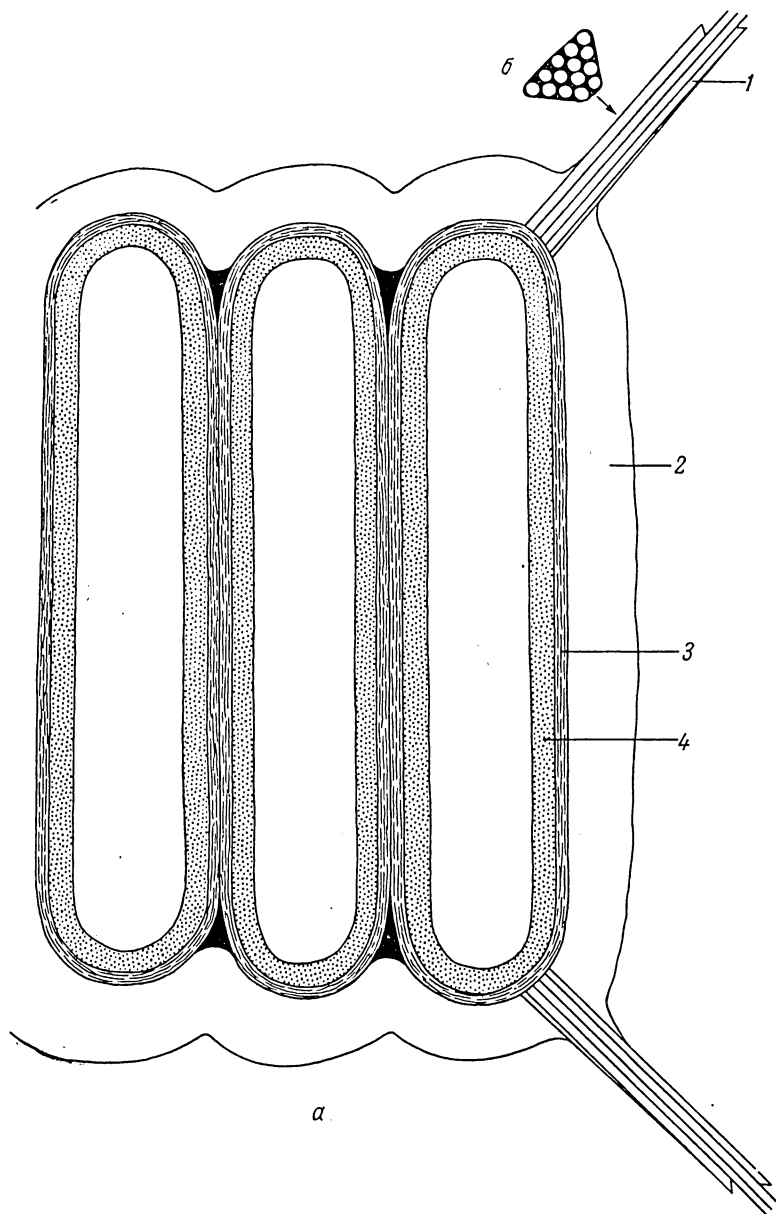


Рис. 5. Организация ценобия (а) и строение щетинки (б) у *Scenedesmus* по данным электронной микроскопии. (По: Komárek, Ludvik, 1971).

1 — щетинка; 2 — наружный пектиновый слой, объединяющий все клетки ценобия в единое целое; 3 — промежуточный, или срединный, слой, окружающий каждую клетку отдельно; 4 — внутренний целлюлозный слой.

щине, плотности, химическому составу, — в частности внутренние слои обычно целлюлозные, а наружный — пектиновый. Пектин устойчив к действию кислот и других сильно действующих реагентов, что, очевидно, немаловажно для организма. У некоторых одноклеточных водорослей, таких, например, как *Scenedesmus*, мощно развитый пектиновый слой (рис. 5, а) помимо выполнения защитной функции способствует объединению клеток в ценобий (Bisalputra, Weier, 1963; Bisalputra et al., 1964; Komárek, Ludvik, 1971).

Изучение клеточной оболочки с помощью электронной микроскопии в значительной степени расширило представления относительно ее организации. У подавляющего большинства водорослей оболочка оказалась двухкомпонентной, состоящей из аморфного основного вещества (матрикса) и погруженных в него фибрилл целлюлозной природы с сечением 200—300 Å, которые выполняют роль опорного элемента и повышают прочность всей конструкции (не случайно во вторичных оболочках фибриллярная фракция преобладает), причем общее их количество и способ ориентации могут меняться от слоя к слою. Так, у *Chlorococcum* (Brown, Bold, 1964), *Spirogyra* (Dawes, 1965), *Fucus* (McCully, 1968) фибриллы обнаружены только во внутреннем слое, а наружный оказался аморфным. У *Penium* (Mix, 1967) и *Porphyra* (Lee, Fultz, 1970) фибриллы, хотя и единичные, выявлены и в наружном слое, а у *Spongiocloris* (McLean, 1968) они располагаются только в наружном слое.

В зависимости от способа упорядоченности фибрилл возникают оболочки с различной текстурой. В первичной оболочке изодиаметрических клеток, которые равномерно разрастаются во всех направлениях, целлюлозные фибриллы располагаются беспорядочно. В оболочках всех других типов клеток они упаковываются в строгом соответствии с формой клетки (Dawes, 1966; Dawes et al., 1961). В отличие от первичных оболочек во вторичных фибриллы прилегают плотнее друг к другу и достигают более высокой степени упорядоченности, нередко создавая очень своеобразный рисунок переплетения (Mix, 1972), причем в разных слоях он может быть различным (табл. I).

Электронномикроскопические исследования не только позволили выяснить тонкое строение оболочки, но и произвести более точное расчленение ее на слои. У большинства водорослей оболочка состоит из 2—3 слоев, но бывают и исключения (McCully, 1965; Mix, 1967; Bailey, Bisalputra, 1969; Dawes, 1969; Swift, Remsen, 1970). Так, у одноклеточных зеленых водорослей (*Spongiocloris*, *Chlorococcum*, *Pseudochlorococcum*) наряду с двухслойными оболочками (McLean, 1968; Brown, Bold, 1964; Archibald et al., 1970) встречаются и четырехслойные (*Haematococcus*) (Wopen, 1967). У синезеленых водорослей оболочка, как правило, четырехслойная (Jost, 1965; Allen, 1968; Lamont, 1969; Halfen, Castenholz, 1974; Drews, 1973). Слои, последовательно расположенные снаружи от плазмалеммы, обозначаются, соответственно,

как L_I , L_{II} , L_{III} и L_{IV} (рис. 6, б, в). У *Oscillatoria rubescens* все слои одинаковы по толщине (100 Å), у *Anabaena* sp. различаются: L_I равняется 100 Å, L_{II} — 140, L_{III} — 150—300, L_{IV} — 140 Å; у *O. princeps* различия уже весьма существенные: L_I — 100 Å, L_{II} — 900—2230, L_{III} — 120—140, L_{IV} — 80—90 Å. У всех исследованных водорослей в слое L_{II} обнаружены муреины (поэтому его иногда еще называют мукополимерным), которые придают оболочке прочность и закрепляют форму клетки (Frank et al., 1962).

Наряду с этим известны водоросли, в клетках которых обнаружены многослойные оболочки. Так, в оболочке клетки *Chlamydomonas reinhardtii* выявлено 7 слоев (Roberts et al., 1972), у десмидиевой водоросли *Pleurotaenium nodosum* (Gerrath, 1969) оболочка образована многочисленными тонкими слоями (толщина каждого из них 100 Å), хотя у другого представителя этой группы — *Pennium* (Mih, 1967) оболочка состоит всего из двух слоев — наружного (пектинового) и внутреннего (целлюлозного). Такая же двухслойная оболочка обнаружена и у *Cosmarium lundellii* (Chardard, 1974).

К сожалению, даже электронная микроскопия не всегда позволяет произвести достаточно точное вычленение всех слоев, чем, вероятно, и объясняется появление порой весьма противоречивых сведений. Например, по одним данным (Burczyk et al., 1970), у хлорококковой водоросли *Scenedesmus* оболочка состоит из двух слоев — наружного толщиной 150—200 Å и внутреннего (целлюлозного) порядка 800—1500 Å, причем наружный слой неоднороден и подразделяется на три подслоя — внешний и внутренний (углеводно-белковые) и промежуточный (липидный). По другим данным (Bisalputra, Weier, 1963; Nilshammer, Walles, 1974), у этой водоросли оболочка трехслойная — состоит из наружного (пектинового) слоя толщиной 1500 Å, среднего (спорополленинового), имеющего толщину 100 Å, и внутреннего (целлюлозного) толщиной 200—2000 Å. Утолщения на полюсах клетки образуются за счет внутреннего слоя. Аналогичные результаты получены при изучении реплик сколов через оболочку лиофилизированных клеток *Scenedesmus obliquus* (Громов и др., 1976), в которой были выявлены три типа поверхностей: сетчатая, глобулярная и фибриллярная (табл. I, 2, 3).

У *Bangia* (Rhodophyta) по одним источникам (Hossell, 1963) в оболочке обнаружено два слоя, а по другим (Sommerfeld, Leeper, 1970) — три. Слабо дифференцирована на слои оболочка и у *Porphyridium cruentum* (Brody, Vatter, 1959) — примитивного представителя тех же багрянков.

Если целлюлоза не входит в состав оболочек, то они оказываются лишенными фибриллярного компонента. Такие оболочки обнаружены у некоторых представителей *Volvocophyceae* (*Haemato-*

coccus, *Volvox*), среди *Ulotrichales* у *Spongomorpha*, *Acrosiphonia*, среди *Siphonales* у *Codium*, среди *Dasycladales* у *Dasycladus*, *Acetabularia*, *Batophora*.

И н к р у с т а ц и я и а д к р у с т а ц и я. Иногда там, где фибриллярная фракция отсутствует или развита слабо, оболочки интенсивно пропитываются (инкрустируются) солями железа (у вольвоксовых), кальция (у харовых) или кремния (у диатомовых), которые укрепляют матрикс и нередко создают структуру в виде панциря. Оболочки могут пропитываться не только минеральными солями, но и органическими соединениями, из которых самыми распространенными оказались лигнин и кутин. Последний помимо опорной выполняет еще и защитную функцию, поскольку он задерживает ультрафиолетовые лучи. Таким образом, резистентность клетки у водорослей обеспечивается за счет толщины, а также и качественного состава ее оболочки.

До недавнего времени считалось, что инкрустация минеральными соединениями — процесс пассивный, осуществляемый путем фильтрации снаружи растворов солей. Однако все чаще стали появляться сообщения (Drum, Pankratz, 1964; Stoermer et al., 1965; Mehard et al., 1972; Dawes, 1973a, 1973b) о том, что у диатомовых водорослей кремний обнаруживается не только в оболочках, но также в некоторых клеточных органеллах и в пузырьках, которые являются производными диктиосом и которые во время клеточного деления направляются к месту формирования будущих створок панциря. Эти факты ставят перед необходимостью пересмотреть механизм процесса инкрустации минеральными солями, тем более что инкрустирующие оболочку органические соединения секретируются протопластом клетки.

От инкрустации следует отличать процесс адкрустации, т. е. скопления вещества на поверхности клетки. Так, кутин, выделяясь на оболочке, образует дополнительный твердый покров — кутикулу (Hill, Machlis, 1968; Hanic, Craigie, 1969; Davies et al., 1973). Подобного рода структуру имеют вегетативные клетки *Porphyra*, *Oedogonium*, эпидермальные клетки бурых водорослей.

У красных водорослей на поверхности оболочек адкрустируются содержащие сульфатные группы полисахариды. Их пополнение идет непрерывно, поэтому они скапливаются в таком большом количестве, что образуют вокруг клетки мощную капсулу в виде слоистого чехла, состоящего из аморфного вещества. Химический анализ капсулы показал (Ramus, 1972; Ramus, Groves, 1972), что она содержит глюкозу (11%), галактозу (11%), ксилозу (26%), сульфаты (7.6%) и неидентифицированные сахара (44%). Водоросли, вырабатывающие подобного рода полисахариды, являются ценным сырьем для получения агар-агара.

К адкрустирующим веществам относятся с л и з и. У водорослей из числа синезеленых постоянно присутствующая вокруг клеток масса слизи образует весьма значительный по толщине

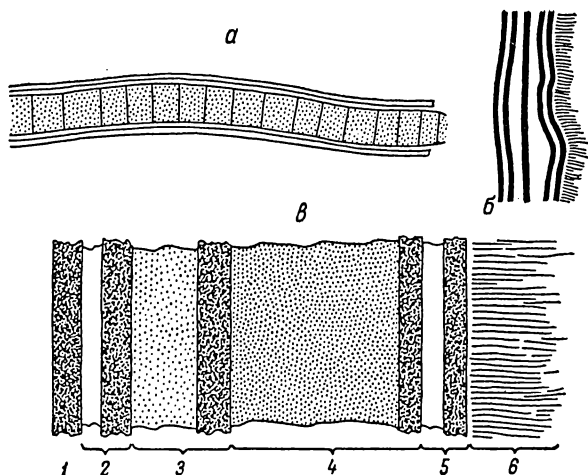


Рис. 6. Схема строения клеточной оболочки у *Synechococcus lividus*. (По: Edwards et al., 1968).

a — общий вид трихома; *б* — четырехслойная организация оболочки; *в* — детали строения: 1 — плазмалемма; 2 — слой L_I ; 3 — слой L_{II} ; 4 — слой L_{III} ; 5 — слой L_{IV} ; 6 — влагалище.

(у *Oscillatoria princeps* порядка 0.5—1.0 мкм, у *O. rubescens* — 0.25 мкм) дополнительный покров — влагалище, причем вокруг акинет и гетероцист он становится еще толще. Влагалище помимо защитной функции способствует объединению клеток в трихомы (рис. 6) (Jost, 1965; Leak, Wilson, 1965; Lang, 1967; Lamont, 1969; Tuffery, 1969; Thurston, Ingram, 1971; Halfen, Castenholz, 1971). Образование слизистой капсулы вокруг клеток очень характерно для конъюгат, особенно из числа одноклеточных (Drawert, Metzner-Küster, 1961; Drawert, Mix, 1961a; Buer, 1964). Слизистые формы встречаются и в других группах водорослей. У некоторых примитивных вольвоксовых (*Phacotus*, *Pteromonas*, *Haematococcus*) слизистая капсула вокруг так называемых голых клеток выполняет, очевидно, защитную роль; у хлорококковых водорослей, преимущественно среди специализированных семейств (*Palmellaceae*, *Disporaceae*, *Dictyosphaeriaceae*), слизистая капсула окружает клетки с достаточно развитыми оболочками и, по всей видимости, создает вокруг них своеобразный микроклимат. Нередко слизь способствует формированию колоний. Такого рода слизистые выделения представляют собой продукт жизнедеятельности протопласта.

От слизистых форм водорослей следует отличать временное ослизнение оболочек за счет гидратации их матрикса, часто вызываемое воздействием неблагоприятных условий. Консистенция слизи находится в прямой зависимости от степени гидратации. Ослизнение оболочек приводит к слипанию клеток и образованию больших клеточных скоплений. В таких случаях обычно говорят

о вступлении организма в пальмеллевидное состояние. Оно сопровождается не только преобразованиями оболочек, но и рядом существенных изменений в содержимом клеток.

Слизы у водорослей различаются не только по происхождению (протоплазматические, оболочковые), химическому составу (наряду с пектиновыми известны и целлюлозные), но и по своим свойствам. Функции слизей многообразны, хотя они до конца еще не совсем ясны.

Различного рода выделения протопласта поступают на поверхность клетки через п о р ы в ее оболочке (табл. II). Размеры пор колеблются в очень широких пределах: например у десмидиевых их диаметр составляет 120—200 Å, у *Fucus* он равен приблизительно 370 Å, у *Oscillatoria princeps* — 300—600, а иногда и 900 Å. У последней из перечисленных водорослей на 1 мкм² поверхности приходится до 20—30 пор (Ris, Singh, 1961). Поры размещаются равномерно или группами. Различают два типа пор: закрытые, где плазмалемма сохраняет свою целостность, и открытые — с отверстием и в плазмалемме. Следует подчеркнуть, что поры в оболочках у водорослей обнаруживают большое сходство с аналогичными образованиями у высших растений, хотя и не достигают такой сложности организации, какая присуща, например, окаймленным порам трахейд и сосудов (Chardard, Rouiller, 1957; Drawert, Mix, 1961a; Bouck, 1962; Bischoff, 1965; Bisalputra, 1966; Bisalputra et al., 1967; Fraser, Gunning, 1969; Gerrath, 1969; Ramus, 1969a, 1969b; Floyd et al., 1971; Lott et al., 1972; Van Went, Tommer, 1972; Davies et al., 1973; Blinn, Morrison, 1974; Chardard, 1974).

Если у одноклеточных водорослей через поры осуществляется прямая связь протопласта с внешней средой, то у многоклеточных — также и с соседними клетками таллома. Это достигается за счет того, что на смежных стенках поры располагаются друг против друга и через них проходят цитоплазматические тяжи (плазмодесмы), связывая структурно протопласты всех клеток таллома в единое целое.

О существовании плазмодесм между клетками у многоклеточных водорослей впервые сообщил Прингсхейм (Pringsheim, 1858). Среди зеленых водорослей плазмодесмы встречаются преимущественно у представителей *Ulotrichales*, *Chaetophorales* и *Oedogoniales* (McBride, 1967, 1970; Hill, Machlis, 1968; Fraser, Gunning, 1969; Floyd et al., 1971; Stewart et al., 1973; Pickett-Heaps, 1974b). Интересно, что подобные структуры образуются также и у колониальных и у ценобиальных водорослей (*Volvox*, *Pediastrum*). С их помощью осуществляется контакт и обеспечивается более прочная связь между клетками в пределах колонии или ценобия (Moner, 1955; Moner, Chapman, 1963; Dolzmann, Dolzmann, 1964; Bisalputra, Stein, 1966; Ikushima, Maruyama, 1968; Gawlik, Millington, 1969; Millington, Gawlik, 1970).

У красных водорослей поры между клетками, получившие название сочленяющих пор, впервые были описаны Шмицем (Schmitz, 1883) и несмотря на крупные размеры (их диаметр в молодых клетках 0.5 мкм, в старых — до 1.0 мкм) обнаруживались только у представителей наиболее подвинутого класса — *Florideophyceae* (Bisalputra et al., 1967; Ramus, 1969a, 1969b; Bourne et al., 1970; Lee, Fultz, 1970; Lee, 1971). Однако они были выявлены также и у представителей *Bangiophyceae*, но лишь на ранних стадиях онтогенеза (Drew, 1954; Krishnamurthy, 1959; Fan, 1960; Sommerfeld, Leeper, 1970); с возрастом они обычно срастаются и поэтому не просматриваются. Иногда сочленяющие поры бывают закрыты пробками (табл. III), которые состоят из плотного вещества (диаметр зерен 50—100 Å) и окружены двумя слоями — плотным внутренним (200 Å) и светлым гомогенным наружным (500 Å). С возрастом размеры пробок увеличиваются с 0.5 до 2.0 мкм (Bischoff, 1965; Ramus, 1969b). У синезеленых водорослей диаметр пор, соединяющих клетки одну с другой, составляет в среднем 100—200 Å (Halfen, Castenholz, 1971; Holmgren et al., 1971; Butler, Allsopp, 1972).

Сравнительное изучение заложения, хода развития и строения пор показало, что они различны по своему происхождению. Сочленяющие поры, как правило, возникают вследствие неполного смыкания клеточных оболочек при цитокинезе. Это так называемые первичные поры, на образовании которых мы остановимся далее более подробно. Поры на внешних стенках клетки, по мнению Пикетт-Хипса (Pickett-Heaps, 1972a), образуются под действием энзимов, т. е. они вторичного происхождения. Основанием для подобного предположения послужил факт наличия в плазмалемме изученной с этой целью десмидиевой водоросли *Cosmarium botrytis* особых областей, где наблюдается скопление больших масс аморфного вещества, за счет которых оболочка заметно утолщается, причем вещество это не идентично веществу клеточных оболочек. Позднее утолщения разрушаются и именно на их месте образуются поры.

У многих водорослей, особенно из числа одноклеточных, на поверхности оболочки появляются различного рода дополнительные структуры — щетинки, шипики, чешуйки. В настоящее время ведется интенсивное изучение всех этих образований.

Щетинки — тонкие, длинные, до 200 мкм, выросты (Bisalputra, Weier, 1963; Trainor, 1964, 1966; Burg, Trainor, 1967; Trainor, Roskosky, 1968; Higham, Bisalputra, 1970; Komárek, 1970; Trainor, Massalski, 1971; Marčenko, 1973). Основу их скелета (см. рис. 5, б) составляют собранные в пучки трубчатые элементы (Trainor, Burg, 1965a). У *Scenedesmus helveticus* в щетинке обнаружено до 5—6 таких пучков, каждый из которых содержит по 10—12 трубочек. У *S. acutus* и *S. acuminatus* щетинка состоит

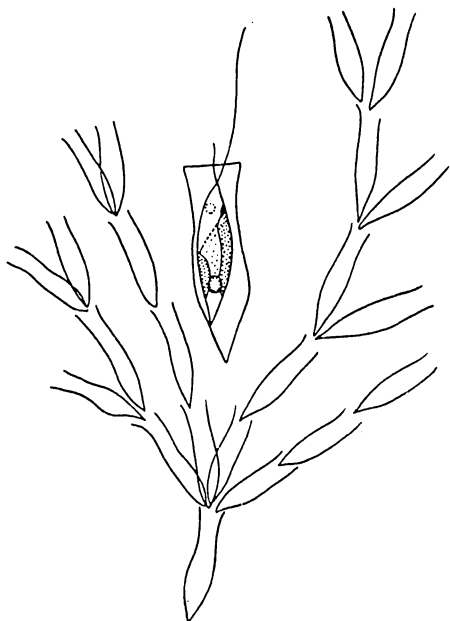


Рис. 7. Колония *Dinobryon divergens*, образованная клетками, окруженными домиками. (По: Fott, 1971).

всего из одного пучка, образованного двумя трубочками (Marčenko, 1973).

Шишки — более короткие и толстые по сравнению со щетинками выросты клетки (Lott et al., 1972; Mix, 1972). Они состоят из сцепленных друг с другом длинных трубчатых элементов, которые погружаются в пектиновый слой оболочки.

Чешуйки — дискретные (в поперечнике порядка 0.05 мкм) дисковидные или пластинчатые структуры, располагающиеся на наружной поверхности оболочек. По-

добные образования выявлены у сперматозоидов *Chara* и *Nitella* (Pickett-Heaps, 1968b; Turner, 1968; Moestrup, 1970a), зооспор *Coleochaete* (McBride, 1968), *Pseudendoclonium basilense* и *Trichosarcina polymorpha* (Mattox, Stewart, 1973), причем у двух последних водорослей при прорастании зооспор в вегетативные клетки чешуйки сбрасываются и не образуются на автоспорах.

Роль различных клеточных выростов, очевидно, неоднозначна: одни выполняют защитную функцию, другие — обеспечивают оптимальные условия для жизни (щетинки и шишки поддерживают клетки в состоянии парения). Если появление чешуек на поверхности клеток, лишенных оболочек, вполне объяснимо и их функциональное значение понятно, то присутствие аналогичных структур на поверхности оболочек выяснить пока не удалось. По всей видимости, их надо рассматривать как реликтовые образования.

Анализ строения и химического состава клеточных покровов выявил чрезвычайное их разнообразие у водорослей, что дает возможность наметить основные этапы становления и усложнения данных структур.

Если голые клетки, снабженные только плазмалеммой, принять за исходное состояние, то дальнейшее постепенное усложнение клеточных покровов можно представить как последовательный морфологический ряд, где следующим членом следует поставить пелликулу, затем перипласт, а далее теку, и, наконец,

завершают его хорошо развитые оболочки, причем самые крайние члены в этом ряду — целлюлозные оболочки. У желтозеленых, бурых, красных водорослей развитие оболочек пошло по линии специализации их химического состава, а у зеленых выразилось в совершенствовании ультраструктурной организации целлюлозных оболочек. Недостаток или отсутствие целлюлозы в оболочках иногда компенсируется их минерализацией: обызвествление у харовых водорослей, пропитка кремнием у диатомовых, железом — у некоторых вольвоксовых. Появление щетинок, шипиков и других дополнительных образований на поверхности оболочки — свидетельство ее специализации.

Следует подчеркнуть, что черты крайней специализации покровов появляются в систематических группах водорослей, которые находятся в тупике филогенетического развития. Образование сходных клеточных покровов в различных систематических группах водорослей (наличие перипласта у хризомонад, криптомонад и динофлагеллат, дополнительных структур типа чешуек у хризомонад и зеленых водорослей, минерализация оболочек у харовых, диатомовых и хризомонад), по всей видимости, есть результат параллельного или конвергентного развития, а не родства.

К числу наиболее ярких аналогий в природе следует отнести появление панцирей. Они отличаются по происхождению, природе и химическому составу. У хризомонад панцирь возникает в результате срастания и минерализации чешуек, у динофлагеллат — за счет пластинок теки, у диатомовых — путем накопления в оболочке кремния. Иногда, когда клеточные покровы отстают от протопласта, говорят о панцирях в виде домиков (рис. 7). Они бывают открытого, бокаловидного типа, например у *Dinobryon*, или закрытого — только с отверстием для жгутиков, как у *Phacotus* или *Trachelomonas*. Таким образом, термином «панцирь» обозначают самые различные морфологические образования. К примерам подобного рода следует отнести и клеточные оболочки синезеленых водорослей, которые на прокариотическом уровне организации клетки хотя и достигли высокой степени развития, но по своему строению, химическому составу и происхождению принадлежат к совершенно обособленному и уникальному типу покровов.

ВНУТРИКЛЕТОЧНЫЕ СТРУКТУРЫ ВОДОРΟΣЛЕЙ, ОДНОТИПНЫЕ ДЛЯ РАСТИТЕЛЬНЫХ И ЖИВОТНЫХ ОРГАНИЗМОВ

Тело растений и животных, как бы сложно оно ни было, складывается из сходных в общих чертах единиц — клеток. Клетка в свою очередь представляет систему определенных структурных элементов — органелл, каждая из которых состоит из строго упорядоченной совокупности молекулярных компонентов, и т. д. Чем глубже удастся проникнуть в детали строения организмов, тем больше стираются различия между ними, и на молекулярном уровне, не говоря уже об атомном, уловить их уже невозможно. Различия между клетками растений и животных касаются главным образом набора органелл, что позволяет говорить о специфических органеллах растительных и животных клеток. Наряду с этим в клетке любого организма присутствует определенная группа обязательных органелл, которые необходимы для ее нормального функционирования. К числу таких органелл относятся ядро, аппарат Гольджи, митохондрии и другие.

ЯДРО

Кариологическое изучение водорослей было начато еще в прошлом столетии, но кариология водорослей до сих пор остается одним из наиболее слабо разработанных разделов цитологии водорослей. Среди водорослей существуют не только отдельные роды, но даже целые семейства, которые кариологически вообще не исследовались. Еще очень плохо изучена проблема цитологических рас, вопросы полиплоидии, хотя это явление впервые было искусственно вызвано у водорослей (у *Spirogyra*), почти совсем не проводится работ по кариотипированию. Вместе с тем только кариология водорослей позволит подойти к решению вопроса об эволюции ядерного аппарата в растительном царстве, поскольку у водорослей отчетливо прослеживается постепенное усложнение в организации генетической системы: у прокариотических синезеленых водорослей она представлена нуклеоидом, у мезокариотических динофлагеллат — слабо дифференцированными хромо-

сомами, у эукариотических водорослей — структурно хорошо оформленными хромосомами.

Еще при использовании методов классической цитологии было установлено, что в клетках синезеленых водорослей отсутствует морфологически выраженное ядро. После введения в практику исследований специфической реакции Фельгена на ДНК в их клетках все же были обнаружены не отграниченные от остальной части протопласта фельген-положительные зоны, которые стали рассматриваться в качестве эквивалента ядра и получили название нуклеоидов. С помощью электронного микроскопа при использовании усовершенствованных методов фиксации в этих зонах удалось выявить хорошо дифференцированный пучок микрофибрилл, соответствующий одной кольцевой молекуле ДНК.

В клетках динофлагеллат уже присутствует морфологически оформленное ядро с оболочкой, ядрышком и хромосомами. Однако хромосомы, подобно нуклеоиду, лишены гистонов и состоят из микрофибрилл толщиной приблизительно 50 Å, содержащих чистую ДНК. Хромосомы динофлагеллат слабо дифференцированы по длине из-за отсутствия центромеров, вторичных перетяжек, не претерпевают циклических преобразований и поэтому постоянно находятся в конденсированном состоянии.

У всех остальных водорослей хромосомы содержат гистоны, имеют фибриллярную организацию и их микрофибриллы, состоящие из ДНК, связанной с белком, приблизительно в 2 раза толще, чем в нуклеоидах и хромосомах динофлагеллат, порядка 125 Å. Хромосомы эукариотических водорослей выявляют, хотя и не всегда, продольную дифференциацию в связи с наличием центромеров и перетяжек, претерпевают циклические преобразования, т. е. находятся то в спирализованном, то в деспирализованном состоянии. Таким образом, хромосомы динофлагеллат представляют промежуточный тип организации генетической системы между нуклеоидами прокариот и хромосомами эукариот. В отличие от прокариот у мезокариот и эукариот генетическая система оказывается заключенной в ядро и отделенной от остальной клетки мембранным барьером.

Большинство водорослей характеризуется крайне мелкими размерами ядер (табл. 1), что является существенным препятствием для их углубленного изучения. У многих одноклеточных форм диаметр ядра составляет около 1 мкм (*Chlorococcum*, *Chlorella*, *Oocystis*), хотя и среди них встречаются довольно крупные ядра (*Haematococcus*, *Volvox*, *Eremosphaera*). У многоклеточных водорослей наряду с мелкими ядрами (*Uronema*, *Trentepohlia*) обнаружены и весьма крупные (*Spirogyra majuscula*, *S. ellipso-spora*). Размер ядер, как правило, коррелирует с размером клетки, но бывают и исключения. Кроме того, этот показатель находится в зависимости от возраста и функционального состояния клетки. Например, в молодых вегетативных клетках *Hydrodictyon utri-*

Таблица 1

Размеры клеток, ядер и ядрышек у некоторых водорослей (в мкм)

Название водоросли	Размеры клетки	Диаметр		Авторы
		ядра	ядрышка	
<i>Spirogyra punctulata</i>	83—92×55—96	23—28	13—18	Godward et al., 1965
<i>S. mojoscula</i>	67—74×72—180	29—45	3—16	Те же
<i>S. ellipsozona</i>	157—175×153—260	37—57	23—32	» »
<i>Mougeotia</i> sp.	22.5×153	9	3.2	Peterschilka, 1922
<i>Oedogonium flavescens</i>	18—24	8.5—7.4	1.9	Das, 1971
<i>Oe. magnusii</i>	6.9—10.3	3.7	0.6	Тот же
<i>Trentepohlia</i> sp.	3—4×5—9	1.5	—	Chowdary, 1960
<i>Uronema terrestre</i>	3.8—6.2×1—4	2.0—2.8	—	Chowdary, 1964
<i>Zonaria farlowii</i>	15—30×70—170	10—15	—	Neushul, Dahl, 1972
<i>Haematococcus pluvialis</i>	8—50	2—10	—	Elliott, 1934
<i>Volvox</i> sp.	80	13—17	4.5—6.7	Metzner, 1945
<i>Eremosphaera viridis</i>	130—170	26	—	Mainx, 1927
<i>Dictyosphaeria cavernosa</i>	—	3.2—4.0	0.8—1.6	Singh, Chowdary, 1974
<i>Acetabularia</i>	—	1700	—	Schulze, 1939

culatum ядра имеют диаметр 1.5—2.8 мкм, а в старых — до 8—16 мкм (Palik, 1944—1949); у красной водоросли *Harveyella mirabilis* в материнских клетках спермация диаметр ядра составляет 4.6 мкм, в зрелом спермации — 2.6 мкм, в материнской клетке карпогона — 3.8 мкм, в зрелом карпогоне — 4.4 мкм, в тетраспорах — 3.9 мкм (Goff, Cole, 1973); у бурой водоросли *Sacchorhiza polyschides* ядра женского гаметофита имеют диаметр 8—14 мкм, мужского — 2.5—4.2 мкм (Evans, 1966a); у сифоновой водоросли *Bryopsis halymeniae* диаметр ядер в одноядерном проростке составляет 30—45 мкм, в зооспорах — около 10 мкм, а в многоядерном талломе всего 3—4 мкм (Rietema, 1971, 1972). Вообще закономерности в колебаниях размеров ядер в клетках из разных частей одного растения пока выявить не удастся (Magne, 1964).

Форма ядер у водорослей очень разнообразна, но чаще встречается шаровидная или чечевицеобразная. Этот признак весьма изменчив и находится в зависимости от таких факторов, как фаза жизненного цикла организма или местоположение в клетке (центральное или периферическое).

Вегетативные клетки большинства водорослей одноядерны, хотя в различных систематических группах встречаются организмы, клетки которых содержат 2—3 ядра и более — вплоть до нескольких десятков и даже сотен. Это состояние у них время

от времени (в период образования специализированных клеток полового и бесполого размножения) сменяется непродолжительной одной ядерной стадией. Многоядерность обнаружена как у одноклеточных форм (*Hydrodictyon*), так и у многоклеточных (*Cladophora*). Показательны в этом отношении красные водоросли: у представителей *Bangiophyceae* клетки всегда одной ядерны, а у *Florideophyceae* наряду с одной ядерными встречаются и многоядерные. Самое большое количество ядер обнаружено в клетках *Griffithsia globulifera* (в апикальных от 12 до 50—75, в старых от 3000 до 4000).

На примере зеленых водорослей удастся проследить в наиболее отчетливом виде зарождение и различные формы выражения многоядерности. У хлорококковой водоросли *Chlorococcum multinucleatum* отмечено появление в цикле развития очень кратковременного многоядерного состояния, связанного с незначительной задержкой в образовании клеточных оболочек (Starr, 1955). Наши наблюдения в отношении *Spongiochloris* показывают, что у этого представителя хлорококковых многоядерное состояние более продолжительно. У *Emergosphaera* эта тенденция усиливается; здесь только споры и образованные из них молодые вегетативные клетки остаются одной ядерными, а *Follicularia* нередко на протяжении всего жизненного цикла пребывает в многоядерном состоянии (Миллер, 1921, 1924). Это объясняется тем, что возникающие клеточные перегородки делят протопласт материнской клетки на участки, куда попадает от 2 до 5 ядер. Впоследствии такие участки превращаются в многоядерные синзооспоры, апланоспоры и мегаспоры; при прорастании из них, естественно, возникают исключительно многоядерные особи. Только в очень редких случаях в материнской клетке образуются одной ядерные зооспоры, которые превращаются в одной ядерные же вегетативные клетки. Однако в подобном качестве они находятся очень непродолжительное время, поскольку ядра вскоре начинают делиться. Таким образом, у *Follicularia* одной ядерное состояние клетки сведено до минимума.

Если попытаться продолжить этот морфологический ряд дальше, то следующим членом в нем, по-видимому, должен стать *Protosiphon* — организм многоядерный в течение большей части своего жизненного цикла, где одной ядерные стадии оказываются эпизодическими, а таллом начинает дифференцироваться на зеленую верхнюю часть и бесцветную (ризоидальную) нижнюю (Bold, 1933).

Итак, первоначально незначительная задержка в образовании клеточных перегородок может становиться все более продолжительной, пока в конце концов не закончится полным выпадением этой стадии. Эта особенность поведения оболочки в сочетании с ее неограниченным ростом в поверхность, по всей видимости, сыграла решающую роль в возникновении сифонального типа таллома. Между тем любопытно, что у сифоновых водорослей

в ходе зооспоро- и гаметогенеза все же происходит возвращение к одноклеточному состоянию, которое, очевидно, следует рассматривать в качестве исходного типа организации водорослей.

У одноклеточных водорослей ядро обычно сдвинуто к периферии клетки, у многоклеточных — располагается чаще всего в центре, хотя наблюдаются и всевозможные отклонения. Важно учитывать способность ядра перемещаться по клетке, что, как правило, приурочено к двум основным моментам: к началу и концу его деления. Подготовка к этому процессу в большинстве случаев сопровождается миграцией ядра на периферию клетки, а завершение знаменуется его возвращением в исходное положение. У сифоновых водорослей ядро совершает перемещения вдоль таллома (Ott, Brown, 1974a).

Структурная организация. Описание ядра обычно дается на основании его строения в интерфазе. Ядра всех без исключения эукариотических водорослей окружаются четко выраженной оболочкой и содержат нуклеоплазму, ядрышко, хроматин.

Ядерная оболочка представляет двухмембранную систему (табл. IV) толщиной от 200 до 450 Å (Werz, 1964; Brandham, Godward, 1965; Crawley, 1965; Gantt, Conti, 1965; Deason, Darden, 1971; Van Valkenburg, 1971; Burr, West, 1971b; Neushul, Dahl, 1972; Wilson et al., 1973; Turner, Friedmann, 1974). Мембраны оболочки отстоят друг от друга на расстоянии порядка 100—300 Å, образуя перинуклеарное пространство. Местами оно может значительно расширяться и частично переходить в систему каналов эндоплазматической сети (Deason, 1965; Deason, Darden, 1971; Wetherbee, Wynne, 1973), причем наружная мембрана оболочки наряду с каналами эндоплазматической сети несет на поверхности, обращенной к цитоплазме, многочисленные рибосомы. Иногда, особенно при переходе ядер в активное состояние, как это наблюдается в регенерирующих клетках *Acetabularia*, ядерная оболочка способна образовывать глубокие и многочисленные выросты (табл. IV, 2).

Оболочка ядра обычно пронизывается порами диаметром от 300 до 850 Å (табл. V, VI). В одних случаях (*Acetabularia*) поры располагаются через правильные интервалы порядка 1000—1400 Å (Werz, 1964; Schweiger et al., 1974), а в других, как у бурых водорослей из порядка *Dictyotales* (*Dictyota*, *Padina*, *Zonaria*, *Dictyopteris* и др.), подобной закономерности не наблюдалось (Neushul, Dahl, 1972). В ядрах женских гамет у *Chlamydomonas reinhardtii* в среднем приходится до 6 пор на 1 мкм² поверхности оболочки (Schötz et al., 1972), причем в активных ядрах число пор значительно увеличивается по сравнению с покоящимися. На тангентальных срезах нередко можно видеть (Burr, West, 1971b; Van Volkenburg, 1971; Watson, Arnott, 1973; Turner, Friedmann, 1974), что края пор имеют вид темных колец, состоящих из плотных гранул ($d \sim 130$ Å) в числе 7—12. Такая же

гранула может располагаться и в центре поры. Поры обладают способностью открываться и закрываться; избирательно пропускать вещества в цитоплазму и из нее, т. е. являются структурами, благодаря которым устанавливается прямой контакт между ядром и цитоплазмой.

Пока трудно говорить о функциях ядерной оболочки, особенно если учесть высокую лабильность этой структуры и те изменения, которые она претерпевает во время митоза. Можно предположить, что в интерфазе ядерная оболочка служит для разделения ядра и цитоплазмы, однако при исчезновении ее в период митоза роль механического барьера ею, естественно, уже не осуществляется.

Все пространство ядра заполняется нуклеоплазмой, в которой обычно располагается от одного до нескольких ядрышек (у *Netrium digitus* 30, у *Micrasterias thomasi* до 100). Они лишены пограничной мембраны и имеют вид плотных образований чаще всего круглой формы, но встречаются также бобовидные, подковообразные, лентовидные и даже спиральные. Иногда они повторяют форму ядра (King, 1959). Некоторое представление о размерах ядрышка дают данные табл. 1. Число, форма и размеры ядрышек могут меняться на протяжении жизненного цикла клетки. Местоположение ядрышка в ядре строго не фиксировано, поэтому оно различно даже на разных стадиях развития одного и того же организма.

Цитологическое изучение ядрышек позволило выявить в них участки с разной степенью плотности. Ультраструктурные исследования подтвердили правильность этого наблюдения. Действительно, ядрышки оказались гетерогенной системой, состоящей из гранулярного (в среднем с поперечником гранул в 130 Å: у *Closterium ehrenbergii* 100—150 Å, у *Spirogyra* 140—170 Å) и фибриллярного (фибриллы сечением около 150 Å) компонентов, погруженных в аморфный матрикс с низким показателем плотности. Они имеют рибонуклеопроteidную природу и считаются предшественниками цитоплазматических рибосом. Кроме того, в ядрышках нередко обнаруживается хроматин, принадлежащий проникающим сюда ядрышкообразующим хромосомам (Jordan, Godward, 1969; Fowke, Pickett-Heaps, 1969a).

Во время деления ядра ядрышко обычно претерпевает сильные изменения, при этом затрагиваются не только его размеры и форма, но и внутренняя организация. Преобразования в основном приурочены к двум периодам — профазе (профазный цикл перестроен) и телофазе (телофазный цикл перестроен).

Помимо ядрышек в нуклеоплазме располагаются также хроматиновые образования в виде скрученных нитей и глыбок, называемых иногда хромоцентрами, или кариосомами. Основная масса хроматина обычно скапливается вдоль оболочки, поэтому остальная часть ядра выглядит почти гомогенной (рис. 8, а); лишь иногда там удается обнаружить нежную сеточку с гранулами в ее узлах

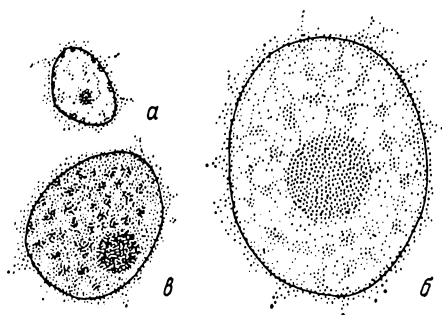


Рис. 8. Строение интерфазных ядер. (Ориг.).

a — *Hydrodictyon* sp.; *б* — *Microspora* sp.; *в* — *Cladophora* sp.

(рис. 8, б). Только у очень немногих водорослей (*Euglena*, *Cladophora*) хроматиновые глыбки распределяются более или менее равномерно по всему ядру, маскируя его содержимое (рис. 8, в).

Хроматин ядра состоит преимущественно из дезоксирибонуклеопротеидов и имеет фибриллярную структуру. Как выяснилось, он представляет форму существования хромосом в интерфазном ядре.

Особенности митоза. Как известно, в ходе митоза ядро подвергается сложным, но строго упорядоченным преобразованиям, которые подразделяются на 4 фазы (профазу, метафазу, анафазу и телофазу). Обычно этот процесс начинается с растворения ядерной оболочки, исчезновения ядрышка и конденсации хроматина, приводящей к появлению хромосом, а завершается появлением двух полностью реконструированных ядер. Такое течение митоза свойственно подавляющему большинству эукариотических организмов. Однако у водорослей наряду с типичными картинами митоза встречаются всевозможные отклонения, связанные с различиями в поведении главным образом ядерной оболочки и ядрышка.

У части изученных водорослей из отделов *Chlorophyta*, *Euglenophyta*, *Phaeophyta*, *Xanthophyta*, *Rhodophyta* ядерная оболочка во время митоза не растворяется, а остается частично или полностью интактной (табл. VI, 3), что позволяет говорить о существовании здесь внутриядерного митоза (Johnson, Porter, 1968; Leedale, 1967; Løvlie, Bråten, 1970; Pickett-Heaps, 1970; Pickett-Heaps, Fowke, 1969, 1970b; Neushul, Dahl, 1972; Heywood, Godward, 1972; Ott, Brown, 1972; McDonald, 1972).

Своеобразие в митоз *Spirogyra* вносит ядрышко (Jordan, Godward, 1969; Fowke, Pickett-Heaps, 1969a), которое лишь в той или иной степени разрыхляется и в виде так называемого ядрышкового вещества (Geitler, 1935) диспергирует по ядру, маскируя все его содержимое. У *Euglenophyta* ядрышко даже не разрыхляется. При делении оно вытягивается, образует гантелевидную фигуру и распадается на два дочерних ядрышка (Johnson, 1934). Эти особенности поведения ядрышек пока не находят объяснения.

У водорослей, даже при слабой их изученности, выявлено большое многообразие в строении интерфазных ядер, что обусловлено не столько различиями их размера и формы, сколько неодинаковой степенью спирализации хромосом, варьирующим

соотношением объема нуклеоплазмы и ядрышка. То же в равной степени относится и к делящимся ядрам: наряду с типичными картинами митоза у водорослей выявлены всевозможные его разновидности, связанные с разной степенью выраженности веретена, наличием или отсутствием центриолей, поведением ядерной оболочки и ядрышка. Если для животных существуют детально разработанные системы классификации типов строения ядер и типов митозов (см.: Райков, 1967), то в отношении водорослей подобные попытки даже не предпринимались.

АППАРАТ ГОЛЬДЖИ

Еще в конце прошлого столетия в цитоплазме как животных, так и растительных клеток были обнаружены множественные, очень своеобразные органеллы, получившие название диктиосом. Вся их совокупность в клетке стала обозначаться как аппарат, или комплекс, Гольджи. Число диктиосом, например, в клетках *Vacuolaria virescens* (*Chloromonadophyceae*) достигает 50, у *Dictyocha fibula* (*Silicoflagellatophycidae*) — 72. Размер диктиосом тоже колеблется в очень значительных пределах: 0.7 мкм у *Spirogyra*, от 0.9 до 20 мкм у *Cladophora* (обе водоросли принадлежат к отряду *Chlorophyta*), 0.4 мкм у динофлагеллат. Чаще всего они располагаются вокруг ядра, хотя у сифоновых (*Bryopsis hypnoides*) отмечается преимущественное их скопление в области меристемоплазмы, у криптонад — вдоль глотки, у динофлагеллат, некоторых золотистых (*Chromulina pusilla*, *Dinobryon divergens*) и зеленых (*Platymonas suecica*), а также в подвижных клетках *Dictyota* (*Phaeophyta*), *Botrydium granulatum* (*Xanthophyta*), *Oedogonium cardiacum* (*Chlorophyta*) — у основания жгутиков. В период клеточного деления наблюдается преимущественное скопление диктиосом в местах образования перегородок. Диктиосомы — очень динамичные структуры, претерпевающие в процессе онтогенетического развития клетки существенные преобразования, как это было выявлено, в частности, у красной водоросли *Erythrocytis saccata* в период карпоспорогенеза (Kugrens, West, 1974).

Диктиосомы в клетках водорослей представляют собой систему собранных в стопки, коротких, уплощенных мешочков — цистерн с отделяющимися по бокам многочисленными мелкими пузырьками (табл. VII, 1), которые по мере удаления от органеллы увеличиваются в размерах.

Число цистерн в диктиосоме в значительной степени зависит от функционального состояния клетки, хотя в какой-то мере связано и с тем, к какой систематической группе водорослей относится организм. Так, у багрянковой водоросли *Porphyra leucosticta* их число колеблется от 2 до 7, у десмидиевых *Cosmarium* и *Closterium* — от 8 до 12, у хлорококковой *Oocystis* и сифоновой *Caulerpa* — от 12 до 16, у эвгленовых — от 20 до 30. Надо также

учитывать и возраст клетки, поскольку к началу ядерного деления число диктиосом обычно удваивается.

Цистерны могут сильно разбухать, как это наблюдается в облученных клетках *Chlorella pyrenoidosa* (Hauswirth, Roux, 1970), у бурых водорослей в период перехода ядер к делению (Neushul, Dahl, 1972), у *Stigeoclonium* (Manton, 1964a) и *Enteromorpha* (Evans, Christie, 1970) при превращении зооспор в вегетативные клетки.

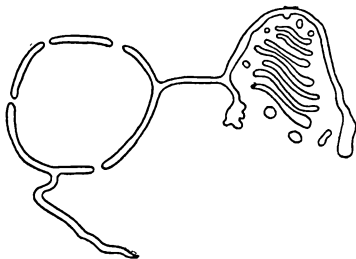
Цистерны по составу и структуре содержимого неоднородны: на одном полюсе они оказываются оптически пустыми, а на другом — плотными. Полярность диктиосом отразилась и на качестве отпочковывающихся пузырьков (Pantastico, Lang, 1968—1969; Brown, Weier, 1970). У *Fucus* выделено по крайней мере 3 морфологических типа пузырьков, отличающихся по форме, размеру, плотности и структуре содержимого (Quatrano, 1972), у *Dunaliella* (*Chlorophyta*) все их многообразие подразделяется на 4 типа (Eyden, 1975), а у *Gomphonema* (*Bacillariophyta*) — даже на 6 типов (Dawson, 1973a).

Гетерогенность диктиосомы и морфологическое многообразие ее элементов связаны с многофункциональностью этой органеллы. Одна из ее функций состоит в накоплении (а возможно, даже и в синтезе), транспорте и секреции полисахаридов для клеточных оболочек (Bouck, 1962; Drawert, Mix, 1962a; Murakami et al., 1963; Tamiya, 1963; Brown, Bold, 1964; Bisalputra, Stein, 1966; Bisalputra et al., 1966; Barton, 1968; Gantt et al., 1968; Fowke, Pickett-Heaps, 1969b; Pickett-Heaps, 1970c; Deason, Darden, 1971; Dobberstein, Kiermayer, 1972; Ramus, 1972; Ramus, Groves, 1972; Kiermayer, 1973; Pickett-Heaps, 1974a, 1974b).

Аппарат Гольджи принимает участие не только в синтезировании плазмалеммы, но и в образовании таких структур, как трихоцисты, пластинки теки, чешуйки (Anderson, 1962; Joyon, 1963; Lucas, 1970a, 1970b). Исключение пока составляет *Synura* (*Chrysophyta*), у которой чешуйки клеток закладываются в каналах эндоплазматической сети (Schnepf, Deichgräber, 1969).

Не вызывает сомнения и связь аппарата Гольджи с секреторной деятельностью клетки (Drawert, Mix, 1962a). В отпочковывающихся от диктиосом пузырьках происходит наряду с концентрацией и уплотнение продуктов секреции, которые затем транспортируются в разные участки клетки. Часть диктиосомных пузырьков обнаруживает реакцию на кислую фосфатазу (Brandes et al., 1964; Eyden, 1975). Это дает основание предполагать участие аппарата Гольджи в образовании лизосом. В свете этого ждет своего объяснения факт отсутствия аппарата Гольджи в клетках синезеленых водорослей, его исчезновение в период гаметогенеза у морской диатомовой (центрической) водоросли *Lithodesmium undulatum* (Manton, Stosch, 1966), в зооспорах одножгути-

Рис. 9. Выросты наружной мембраны ядерной оболочки у *Tetracystis*, образующие вокруг диктиосом амплексы. (Схема с микрофотографии из: Brown, Bold, 1964).



ковых представителей *Xanthophyta*, выделяемых в настоящее время из их состава в ранге класса (*Eustigmatophyceae*) или отдела (*Eustigmatophyta*), хотя у двужгутиковых он всегда имеется (Hibberd, Leedale, 1972).

В настоящее время делаются попытки выяснить взаимоотношение аппарата Гольджи с другими клеточными органеллами (Moestrup, Hoffman, 1973; Silverberg, Sawa, 1973; Turner, Friedmann, 1974). Выявлена большая группа водорослей, у которых диктиосомы не только располагаются около ядра, но еще и окружаются глубокими выростами, образуемыми наружной мембраной его оболочки (рис. 9). Впервые подобные образования были обнаружены Монером и Чепменом (Moner, Chapman, 1960) при изучении клеток *Pediastrum biradiatum*. Для обозначения этих образований Ланг (Lang, 1963) предложила ввести новый термин — «амплексы» (amplexus). Впоследствии они были найдены у 6 из 12 изученных видов *Tetracystis* (Brown, Bold, 1964), у *Tribonema* (Falk, 1967), *Bumilleria* (Massalski, Leedale, 1969), *Chlorella* (Van Thinh, Griffiths, 1972), *Vaucheria* (Ott, Brown, 1974a), причем обнаружена отчетливая корреляция между наличием амплексов и высокой интенсивностью образования пузырьков. Обычно около амплексов они скапливаются в очень большом количестве. Высказано предположение (Falk, 1967; Falk, Kleinig, 1968), что они отпочковываются от амплексов и транспортируются к диктиосомам; не исключен аналогичный процесс и в обратном направлении. С помощью подобного механизма осуществляется связь между органеллами, хотя его не следует абсолютизировать, поскольку подобные картины выявлены далеко не у всех водорослей, где тем не менее ядро успешно контролирует все процессы, протекающие в клетке, в том числе и в диктиосомах. Пока трудно сказать, чем вызвано образование амплексов и какова их истинная роль.

МИТОХОНДРИИ

Митохондрии — сравнительно крупные, часто овальной формы тельца с низким показателем преломления света. Они отсутствуют лишь у синезеленых. Клетки всех остальных водорослей содержат митохондрии, иногда по одной на клетку (*Chlorella*, *Chlamydomonas noctigama*), но чаще их бывает несколько. Не только у разных видов одного рода, а даже в пределах одной клетки

число митохондрий может значительно варьировать в зависимости от ее возраста и функционального состояния.

Размер митохондрий в клетках различных водорослей колеблется в очень широком диапазоне. Гигантские митохондрии обнаружены в гаметах у *Bryopsis*: их длина почти в 2 раза превышает длину клетки (Burr, West, 1970). У *Porphyra leucosticta* ширина митохондрии составляет 0.4 мкм, длина — 2.0 мкм (Lee, Fultz, 1970). Нередко в клетках из разных частей таллома митохондрии значительно отличаются по своим размерам: например у *Caulerpa* размер митохондрий клеток нити колеблется в пределах 0.5—1.0 мкм, а в ризоидах составляет всего 0.3 мкм; у *Oedogonium* в сперматозоидах митохондрии крупнее, чем в яйцеклетке.

Расположение митохондрий в клетках строго не фиксировано. Обычно они располагаются более или менее равномерно по всей клетке, хотя у эвгленовых отмечена их преимущественная локализация на периферии, у бурых — вокруг ядра, у монадных форм зеленых — около основания жгутиков, у некоторых динофлагеллат — вокруг стигмы. Часто митохондрии скапливаются в активных центрах клетки, где разворачиваются формообразовательные процессы (в зоне полюсов ядерного веретена, вдоль области образования клеточной перегородки, в меристемоплазме сифоновых и т. д.), и это не случайно — митохондрии являются источниками энергии в клетке, ее дыхательными центрами.

Витальное изучение митохондрий значительно облегчается при окрашивании слабым раствором януса зеленого, что становится возможным благодаря присутствию в митохондриях цитохром-оксидазной системы, которая поддерживает краситель в окисленной форме. Длительные прижизненные наблюдения выявляют постоянные, довольно ритмичные изменения объема, формы и местоположения митохондрий. Резкие изменения объема и формы митохондрий могут вызываться химическими, механическими и другими факторами.

Ультраструктура митохондрий у всех организмов очень однотипна, и водоросли не составляют исключения. Эта органелла окружена двухмембранной оболочкой: наружная мембрана гладкая, сплошная, внутренняя — образует выросты, или кристы, обращенные в гомогенный матрикс (табл. VII, 2), содержащий различные от ядерных ДНК и рибосомы. Нередко интенсивное развите крист компенсирует небольшие размеры митохондрий и даже их малочисленность в клетке.

Во время ядерного деления происходит увеличение числа митохондрий в клетке. Специально детали этого процесса пока не исследованы. Очевидно, путь образования новых митохондрий у водорослей такой же, как и у других организмов. Сейчас выдвигают по крайней мере два механизма обеспечения дочерних клеток митохондриями: возникновение их *de novo* и деление материнской митохондрии.

ЭНДОПЛАЗМАТИЧЕСКАЯ СЕТЬ

Обычно цитоплазма клетки в большей или меньшей степени пронизана системой канальцев, которые местами расширяются, образуя то цистерны, то пузырьки. По данным Уэды (Ueda, 1960), у *Trachelomonas* просвет каналов составляет 230 Å, а цистерн — 500—1200 Å. Мембраны эндоплазматической сети представлены двумя формами — гладкой и шероховатой, несущей рибосомы.

Как правило, в растительных клетках эндоплазматическая сеть развита слабее, чем в животных. У изученных на этот предмет водорослей выявились любопытные подробности. Оказалось, что лишь клеткам зеленых водорослей из отдела *Chlorophyta* свойственна более или менее разветвленная система канальцев, которые располагаются крайне неравномерно, концентрируясь преимущественно около стигмы, как у *Volvox* (Dolzmann, Dolzmann, 1964), либо вокруг хлоропласта и диктиосом, что наблюдается у *Closterium littorale* (Pickett-Heaps, Fowke, 1970a), либо на периферии клетки, вдоль плазмалеммы, как у *Fritschiella* (McBride, 1970) и *Chlorella* (Van Thinh, Griffiths, 1972), либо вокруг ядра, образуя дополнительную перинуклеарную оболочку (табл. IV, 1), которая сохраняется даже во время его деления вплоть до телофазы (табл. VI, 3), что было обнаружено у *Hydrodictyon* (Marchant, Pickett-Heaps, 1970), *Kirchneriella* (Pickett-Heaps, 1970), *Tetraëdron* (Pickett-Heaps, 1972c). Перинуклеарная оболочка окружает зону цитоплазмы, прилегающую к ядру, с расположенными здесь центриолями, диктиосомами и микротрубочками. Ее дезорганизация наступает после восстановления ядерной оболочки в конце митоза.

В клетках большинства эукариотических водорослей других отделов эндоплазматическая сеть обычно представлена только каналом (табл. VIII), огибающим хлоропласт (Drum, Pankratz, 1964; Manton, 1964b; 1966a, 1966b; Bouck, 1965; Evans, 1966; Mignott, 1967; Leedale, 1967; Dodge, 1969b, 1974; Hibberd, 1970; Lucas, 1970a, 1970b). Правда, иногда отдельные профили обнаруживаются также вокруг ядра (Hibberd, Leedale, 1972; Neushul, Dahl, 1972). В клетках синезеленых водорослей эндоплазматическая сеть отсутствует.

Сопоставление экспериментальных данных, касающихся морфологического строения эндоплазматической сети, состав ее содержимого и локализация в клетке позволяют говорить об участии этой структуры в перемещении и распределении различных веществ. Как правило, скопление ее каналов происходит в тех областях, где интенсивно идут формообразовательные процессы (в местах роста плазмалеммы и заложения клеточных оболочек, в зоне расположения делящихся органелл и т. д.) и куда усиливается приток веществ. Кроме того, в каналах происходит концентрация, а возможно и синтез главным образом белковых соединений, в отличие от цистерн диктиосом, где, очевидно,

происходит только скопление углеводов (Burr, West, 1970, 1971a). Эндоплазматическая сеть наряду с аппаратом Гольджи принимает участие в образовании клеточных оболочек и других поверхностных структур.

По-видимому, эндоплазматическая сеть является той системой в клетке, которая объединяет все ее компоненты в единое целое. Часто каналы эндоплазматической сети (табл. VIII) вступают в прямой контакт с наружной мембраной ядерной оболочки (Deason, Darden, 1971). Ввиду их большого внешнего сходства трудно бывает провести четкую границу между ними и установить, где кончается одна система и начинается другая. Сейчас уже не вызывает сомнения существование связей эндоплазматической сети с аппаратом Гольджи (Floyd et al., 1972a), митохондриями (Ott, Brown, 1974a) и хлоропластами. Наконец, у многоклеточных водорослей, как уже говорилось, каналы этой системы могут проходить через поры из одной клетки в другую, обеспечивая тем самым координацию протекающих там процессов и способствуя их специализации в масштабе всего организма.

Благодаря электронной микроскопии была выяснена природа вакуолярной системы клетки. Оказалось, что в ее формировании принимает участие не только аппарат Гольджи, но и эндоплазматическая сеть, причем с возрастом вакуолярная система становится интенсивно развитой: вакуоли увеличиваются как в числе, так и в размере. Последнее происходит за счет слияния мелких пузырьков в более крупные. В старых клетках нередко можно наблюдать одну крупную, центральную вакуоль.

У водорослей главным образом в подвижных клетках, но иногда и в неподвижных, наряду со статическими вакуолями образуются еще и сократительные (Ueda, 1960; Manton, 1964a; Schnepf, Koch, 1966; Massalski, Leedale, 1969; Lucas, 1970b; Walne, 1971; Schötz et al., 1972). Они располагаются в центральной части клетки, обычно у основания жгутиков, и выполняют роль осморегуляторов. У динофлагеллат аналогичную функцию осуществляют особые, лишенные способности сокращаться структуры — пузулы. В их образовании принимает участие плазмалемма. Несмотря на общий принцип организации, в деталях пузулы имеют различные отклонения, что позволило выделить несколько структурных типов (Dodge, 1970, 1972). Следует подчеркнуть, что газовые вакуоли (табл. IX, 1) синезеленых водорослей, предохраняющие клетку от избытка света, ни по происхождению, ни по организации и функциям не имеют ничего общего с вакуолярной системой эукариотических клеток.

МИКРОТРУБОЧКИ

При фиксации глутаральдегидом в клетках помимо эндоплазматической сети обнаруживаются прямолинейные, гладкоконтурные трубчатые элементы, или микротрубочки, которые особенно четко

видны, когда собираются в параллельные пучки. В сечении микротрубочки имеют вид цилиндров с диаметром просвета 200—250 Å у *Euglena spirogyra* (Leedale et al., 1965), 260 — у *Chlamydomonas moewusii* (Brown et al., 1968), 280 — у *Chara* (Pickett-Heaps, 1967a), 350 Å у *Frittschiella* и *Bryopsis* (McBride, 1970; Burr, West, 1971a), ограниченных мембраной толщиной около 50 Å.

Далее, было установлено, что микротрубочки в свою очередь состоят из определенным образом упорядоченной системы более мелких трубчатых элементов сечением порядка 60 Å в числе от 8 до 14 (Ringo, 1967; Arnott, Smith, 1969; Burr, West, 1971a).

Микротрубочки оказались крайне динамичными клеточными структурами: они могут то появляться в клетке, то исчезать, перемещаться из одной ее части в другую, увеличиваться или уменьшаться в числе. Например, у *Chlorella* микротрубочки возникают перед самым делением ядра и исчезают сразу же после завершения цитокинеза (Atkinson et al., 1971); у *Cladophora* они обнаруживаются лишь в зооспорах, а после их остановки исчезают (Robinson et al., 1972). У *Cosmarium botrytis* микротрубочки скапливаются преимущественно вдоль плазмалеммы, при делении перемещаются к перетяжке, а после деления, в период роста клетки, концентрируются вокруг дочерних ядер (Pickett-Heaps, 1972a). Особенно интенсивная пролиферация микротрубочек приурочена к началу митоза и происходит вблизи ядра, в зоне расположения центриолей (Marchant, Pickett-Heaps, 1970).

Чаще всего микротрубочки сосредотачиваются на периферии клетки, непосредственно под плазмалеммой, как это свойственно, например, *Oedogonium* (Hill, Machlis, 1968; Pickett-Heaps, 1969, 1972b), *Kirchneriella* (Pickett-Heaps, 1970), *Chlamydomonas reinhardtii* (Goodenough, 1970), под перипластом у криптоноад (Faust, 1974), под текой у динофлагеллат (Dodge, Crawford, 1970a), а у эвгленовых водорослей, кроме того, скапливаются вокруг стигмы (Walne, 1971), у *Hydrodictyon* (Marchant, Pickett-Heaps, 1972a), *Frittschiella tuberosa* (McBride, 1970) — около хлоропласта, у *Chara* (Pickett-Heaps, 1967a), *Closterium littorale* (Pickett-Heaps, Fowke, 1970a) — вдоль ядра. Микротрубочки располагаются поодиночке или собраны в группы по 2—8, иногда до 15 в каждой.

Исследования показали, что микротрубочки присущи как цитоплазме, так ядру (табл. IV, I, VI), хлоропластам и жгутикам (табл. X). Сходные морфологически, они резко отличаются по своим свойствам. Так, микротрубочки жгутиков более устойчивы к тем или иным воздействиям (температурным, химическим, физическим), чем цитоплазматические. Более того, даже цитоплазматические микротрубочки по поведению, положению в клетке и назначению очень различны. Среди них выделяют (Pickett-Heaps, 1975) по крайней мере две или три группы микротрубочек: одни участвуют в формировании ядерного веретена, другие предста-

влияют цитоскелетную систему клетки и нередко оказываются связанными с процессом клеточного деления, включаясь в образование перегородки; наконец, у подвижных клеток существует особая система микротрубочек, которая передает импульсы от жгутиков в цитоплазму. Подобная дифференциация микротрубочек могла возникнуть в результате мутаций, которые привели к появлению различных модификаций белков (тубулинов), входящих в состав микротрубочек.

Очень важно подчеркнуть, что все эукариотические водоросли, за исключением некоторых эвгленовых, обязательно имеют в той или иной степени развитую систему цитоплазматических микротрубочек, принимающих участие в образовании митотического веретена, хотя другие виды микротрубочек могут и отсутствовать. В связи с этим высказывается предположение (Pickett-Heaps, Fowke, 1970a), что микротрубочки веретена относятся к числу наиболее древних в клетке. Отсутствие микротрубочек веретена у эвгленовых водорослей — явление, очевидно, вторичное.

Функции микротрубочек пока до конца не выяснены, но остается бесспорным тот факт, что все структуры с их участием отличаются чрезвычайной лабильностью, способностью к сборке и разборке.

Предполагают, что микротрубочки наряду с каналами эндоплазматической сети участвуют в транспортировке веществ в клетке. К такому выводу привели многочисленные скопления этих структур в местах, где осуществляются интенсивные формообразовательные процессы, например в зонах заложения клеточных перегородок (Hill, Machlis, 1968; Pickett-Heaps, Fowke, 1969; Pickett-Heaps, 1970) и в делящихся ядрах, куда микротрубочки проникают через разрывы в ядерной оболочке, возможно, принимают участие даже в образовании веретена. Этот процесс, как правило, сопровождается изменениями формы ядра (Fowke, Pickett-Heaps, 1969a; Pickett-Heaps, Fowke, 1970a; Bech-Hansen, Fowke, 1972).

У *Pediastrum* (Gawlik, Millington, 1969; Millington, Gawlik, 1970) и *Hydrodictyon* (Marchant, Pickett-Heaps, 1972a) после остановки зооспор микротрубочки начинают концентрироваться в зонах контакта клеток друг с другом. В этих местах отмечается интенсивный рост оболочки в толщину, что приводит сначала к локальным ее утолщениям, затем к изменению формы клеток от эллипсоидной до шестиугольной и в конце концов к их объединению в ценобии. В отличие от зооспор в гаметах ничего подобного не происходит, чем, вероятно, объясняется отсутствие у них способности образовывать ценобии. Более того, после обработки колхицином, который, как известно, разрушает цитоплазматические микротрубочки, зооспоры постепенно приобретают несвойственную им форму и лишаются возможности в дальнейшем ее изменять, а это затрудняет или вовсе препятствует их объединению в ценобии. Изменение формы клетки, выз-

ванное разбором микротрубочек, детально изучалось также у *Ochromonas danica* (Brown, Bouck, 1973; Bouck, Brown, 1973).

Все эти факты побуждают рассматривать микротрубочки и как механические структуры, выполняющие в клетке функции скелетных образований. Отсюда становятся понятными скопления микротрубочек вдоль плазмалеммы и клеточных органелл. Вместе с тем известны случаи существования, например у *Acetabularia* и *Bataphora* (Burr, West, 1971b), гигантских ядер, вокруг которых микротрубочки не обнаружены, но тем не менее ядра имеют очень характерную и крайне стабильную форму. Поэтому пока преждевременно говорить о микротрубочках как о единственных опорных элементах клетки.

Способность микротрубочек к пролиферации в настоящее время уже не вызывает сомнений, поскольку на определенных этапах жизненного цикла регулярно происходит очень заметное увеличение их числа в клетке. К сожалению, непосредственно наблюдать этот процесс пока не удавалось. Однако преимущественное скопление микротрубочек в определенных местах клетки позволило выдвинуть гипотезу (Pickett-Heaps, 1969) о существовании в ней особых морфогенетических, микротрубочкообразующих центров (МТОЦ), которые одновременно осуществляют контроль за деятельностью микротрубочек, отвечают за быструю и высокоупорядоченную их ориентацию (в митотическом аппарате, в двигательном аппарате, при цитокинезе). По мнению Пикетт-Хипса, МТОЦ имеют различные формы морфологического проявления. У *Closterium* (Pickett-Heaps, Fowke, 1970a) и *Cosmarium* (Pickett-Heaps, 1972a) их роль приписывается скоплениям слабо дифференцированного, плотного аморфного вещества, расположенным в области цитоплазмы, вблизи ядерной оболочки. Зоны аморфного вещества во время митоза образуют своеобразные полюса ацентрического веретена и, возможно, ответственны за организацию его микротрубочек.

У многих водорослей скопления подобного аморфного вещества (МТОЦ) наблюдаются (Marchant, Pickett-Heaps, 1970; Neushul, Dahl, 1972; Coss, Pickett-Heaps, 1974; Pickett-Heaps, 1975) в местах, где располагаются центриоли, которые становятся своеобразными маркерами, определяющими локализацию МТОЦ. В молодых сперматидях *Chara* (Pickett-Heaps, 1968b) МТОЦ помимо центриолей дополняется еще и упорядоченной системой, состоящей приблизительно из 20 микротрубочек, которые собираются около аморфного вещества, окружающего центриоли. У *Oedogonium* (Pickett-Heaps, 1971) в вегетативных клетках МТОЦ хотя и дискретны, но слабо дифференцированы. Они располагаются в глубоких полярных выростах ядерной оболочки, куда сходятся микротрубочки. В молодых зооспорах, когда начинается образование жгутикового аппарата, в глубоких полярных выростах ядерной оболочки тоже отмечается скопление аморфного вещества, из которого или внутри которого

начинают формироваться центриоли и очень сложная система строго упорядоченных и взаимоориентированных микротрубочек. По мнению Пикетт-Хипса, весь этот комплекс структур соответствует высокоорганизованной, морфологически четко выраженной форме МТОЦ. Таким образом, центриоли и другие системы микротрубочек, прилежащие к ним, могли возникнуть вследствие дифференциации МТОЦ. Как считает Пикетт-Хипс (Pickett-Heaps, 1975), цитоплазматические микротрубочки очень тесным образом оказались связанными с процессами клеточного деления, увеличилась степень их включения в эти процессы, что в значительной мере определило эволюцию МТОЦ, деятельность которых преимущественно стала направляться на образование микротрубочек, участвующих в цитокинезе, приводя к редукции центриолей и появлению ацентрических митозов. О прогрессивном характере этой тенденции можно судить на основании того, что организмы с таким типом микротрубочек становятся доминирующими среди растений.

Гипотеза Пикетт-Хипса стала вызывать серьезные сомнения, после того как микротрубоччатые элементы были обнаружены в цистернах эндоплазматической сети, где, очевидно, и происходит их сборка (Neuwood, 1972), хотя деятельность микротрубочек, возможно, действительно контролируется какими-то постоянно существующими в клетке центрами.

ЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКИЕ ТЕЛА

В цитоплазме помимо таких хорошо известных органелл, как аппарат Гольджи, митохондрии и др., встречаются различной формы и размеров тела, окруженные одиночной мембраной и заполненные содержимым, отличающимся по своей электронной плотности. Из-за отсутствия четких морфологических различий сведений об их генезисе, химическом составе и функциях все они долгое время объединялись в обширную гетерогенную группу структур, получивших ничего не говорящее название «цитоплазматических частиц». Только благодаря применению методов фракционирования клеточного содержимого, позволяющих изолировать различные внутриклеточные компоненты, в комплексе с цитохимическими и биохимическими методами исследования удалось выделить несколько классов внутриклеточных частиц, отличающихся по своим седиментационным свойствам, химическому составу и функциональной роли. Большинство известных сейчас классов цитоплазматических частиц обнаружено и в клетках водорослей.

Л и з о с о м ы. Среди цитоплазматических частиц выделяется особая группа структур — лизосом. Это название было дано, чтобы подчеркнуть их своеобразную роль в клетке. Лизосомы отличаются высоким содержанием кислой фосфатазы и других гидролаз, способных расщеплять важнейшие классы химических

соединений, включая белки, углеводы и нуклеиновые кислоты. Не исключается, что лизосомы отличаются между собой по составу входящих туда ферментов. Содержащиеся в лизосомах ферменты разобщены мембранным барьером с клеточным субстратом, поэтому они расщепляют только те вещества, которые в них поступают через систему транспортных пузырьков. Если целостность лизосомных мембран нарушается, то ферменты высвобождаются непосредственно в клетку и вызывают растворение внутриклеточных мембран, разрушение органелл и даже целых участков протопласта. Лизосомы очень полиморфны. Это вызвано, очевидно, тем, что перевариваемый в них материал находится на разных стадиях расщепления. Поэтому различают первичные лизосомы, содержащие только ферменты, и вторичные, включающие перевариваемый материал. Согласно существующим взглядам, в образовании лизосом принимает участие эндоплазматическая сеть, где происходит накопление ферментов, а затем они попадают в аппарат Гольджи и окончательно там «упаковываются».

Лизосомы обнаружены в клетках не только зеленых (Chardard, 1966; Puisieux-Dao, 1968; Puisieux-Dao, Levain, 1963; Burr, West, 1971a), но также эвгленовых водорослей (Brandes et al., 1964) и криптомонад (Joyon, 1963; Lucas, 1970b), где они с давних пор были известны под названием тел Мопа, которые, очевидно, относятся к лизосомам вторичного типа. Тела Мопа чаще всего располагаются между аппаратом Гольджи, хлоропластом и пиреноидом. Вокруг тел Мопа обычно наблюдается скопление мелких пузырьков, которые, по-видимому, изливают свое содержимое в эти тела (Lucas, 1970b). Лизосомы в клетках водорослей имеют диаметр около 200—300 Å, а их содержимое состоит из плотного гранулярного материала. В телах Мопа, кроме того, обнаруживаются еще пластинчатые структуры, упорядоченные в виде пачки, располагающейся в периферической части тела.

Пероксисомы. Другой широко распространенной фракцией одномембранных клеточных частиц следует признать пероксисомы, которым в последнее время уделяется особенно большое внимание (см.: Грубан, Рехцигл, 1972). В отличие от лизосом пероксисомы характеризуются высоким содержанием каталазы и целого ряда других ферментов пероксидазного комплекса. Слабая изученность пероксисом не позволяет пока обсуждать вопрос об их основных функциях в клетке. Наличие окислительных ферментов наводит на мысль об участии пероксисом в процессах фотодыхания. Образование пероксисом самым тесным образом связано с деятельностью эндоплазматической сети.

Первоначально высказывалось мнение, что пероксисомы присутствуют только в клетках одноклеточных водорослей, поскольку сообщения о наличии подобного рода структур касались таких водорослей, как *Chlorella* (Gergis, 1971), *Polytomella* и *Chlorogonium* (Gerhardt, Berger, 1971), *Chlamydomonas* (Giraud, Czarninski, 1971), *Euglena* (Graves et al., 1971), *Micrasterias* (Tourte,

1972). Позднее, когда пероксисомы были обнаружены у *Ulothrix*, *Stigeoclonium*, *Klebsormidium* (ранее известного как *Hormidium*), *Draparnaldia*, *Microspora*, *Radiofilum*, *Trichosarcina*, *Schizomeris*, *Uronema*, *Coleochaete*, *Nitella* (Floyd et al., 1972a, 1972b; Stewart et al., 1972; Pickett-Heaps, 1972e; Mattox, Stewart, 1973; Silverberg, Sawa, 1973), стала ясна ошибочность такого утверждения. Иногда в клетке находится всего одна пероксисома, располагающаяся обычно между ядром и хлоропластом, но наряду с этим встречаются водоросли, клетки которых содержат по несколько таких структур, разбросанных по всей цитоплазме.

Пероксисомы в клетках водорослей имеют палочковидную, дисковидную или линзовидную форму, достигают размеров 0.4—1.8 мкм, как например у *Nitella*, и состоят из мелкозернистого материала. Интересно отметить, что у зеленых водорослей обнаружено присутствие двух различных, но аналогично функционирующих ферментов: гликолатдегидрогеназы, которая характерна для многих одноклеточных форм вольвоксовых и хлорококковых, а также для части улотриковых, и гликолатоксидазы, присущей преимущественно высшим растениям, но встречающейся и среди таких водорослей, как *Coleochaete*, *Klebsormidium*, *Nitella*, *Spirogyra*, *Netrium*. Этот факт при сопоставлении (Pickett-Heaps, 1975) с ультраструктурой клеток обнаруживает корреляцию с некоторыми особенностями их организации.

С ф е р о с о м ы. Сравнительно крупные (0.5—1.0 мкм), сильно преломляющие свет частицы, встречаются только в цитоплазме растительных клеток и часто используются ботаниками для изучения ее токов. В составе сферосом обнаружены скопления гидролитических ферментов, липидов, ароматических аминокислот типа тирозина (Gabaга, 1967), чем объясняется их способность сильно преломлять свет. Основная функция сферосом состоит в синтезировании липидов. В образовании сферосом принимает участие эндоплазматическая сеть. Этот процесс начинается с накопления осмиофильного вещества в концевых вздутиях каналов и последующего их отпочковывания в виде мелких телец (1000—1500 Å). Впоследствии они разрастаются без каких-либо изменений в структуре. При превращении сферосомы в жировое тело зернистое содержимое вначале отодвигается к периферии, а затем полностью исчезает, что приводит к появлению гомогенной структуры, идентичной капле масла.

Ф и з о д ы. Эти структуры всегда встречаются в клетках бурых водорослей; они были обнаружены еще в конце прошлого века (Crato, 1893). Позднее Кюлин (Külin, 1918) подтвердил реальность их существования. В настоящее время тела, похожие на физоды, обнаружены в клетках водорослей и из других отделов (Chardard, 1967). Физоды довольно крупные образования (до 4 мкм в диаметре) и у бурых водорослей наиболее активно формируются в апикальных клетках, где концентрируются преимущественно вокруг пластид. Их число значительно

возрастает при увеличении интенсивности света. Такая пространственная и функциональная зависимость между физодами и пластидами наводит на мысль о существовании генетической связи между этими структурами. Отличительной особенностью физодов следует признать наличие в них большого количества полифенолов (McCully, 1968; Evans, Holligan, 1972; Feldmann, Guglielmi, 1972).

Ирисовые тела. Эти структуры обнаружены в клетках бурых, красных и некоторых зеленых водорослей. На них давно было обращено внимание (Mangenot, 1933; Dangeard, 1933; Chadeaud, 1934; Feldmann, 1937) из-за специфического голубоватого свечения, особого состава белков, преимущественно глюцидов, и весьма гетерогенного содержимого (плотного на периферии и светлого в центре, с большим количеством мелких вакуолей). В образовании ирисовых тел активное участие принимает аппарат Гольджи (Feldmann, Guglielmi, 1972; Gaillard, 1972).

Ломасомы. В складках плазмалеммы как со стороны, обращенной к оболочке, так и к цитоплазме, часто наблюдаются агрегаты из многочисленных, мелких, ограниченных одиночной мембраной пузырьков. Их содержимое по своему составу оказалось аналогичным веществу клеточных оболочек. Особенно в большом количестве ломасомы появляются в период клеточного деления вблизи места заложения будущей клеточной перегородки. На основании особенностей состава содержимого и локализации высказывается предположение об участии этих структур в синтезе веществ оболочки, в частности белков. Очевидно, образующие ломасомы пузырьки закладываются в глубине клетки при участии аппарата Гольджи, а возможно, и эндоплазматической сети; далее они направляются к плазмалемме и проходят через нее, концентрируясь в месте образования клеточной стенки. Однако подобная точка зрения о природе и функциональной роли ломасом поддерживается далеко не всеми исследователями. Структуры, описываемые как ломасомы, первоначально были обнаружены у грибов, но затем их присутствие удалось выявить и в других группах организмов, в том числе и у водорослей, например у харовых, где они первоначально были названы харасомами (Barton, 1965; Pickett-Heaps, 1967a), среди зеленых у *Fritschiella* (McBride, 1970), среди диатомовых у *Gomphonema* (Dawson, 1973a) и у многих красных водорослей (Ramus, 1969b; Brown, Weier, 1970; Lee, Fultz, 1970). Эти частицы у *Chara* достигают размера 0.3 мкм (Barton, 1965), у *Gomphonema* порядка 0.1—0.2 мкм (Dawson, 1973a).

ВКЛЮЧЕНИЯ

Полисахариды. Их скопления запасаются в виде крахмальных зерен, которые у *Chlorophyta* и *Charophyta* располагаются, как и у высших растений, исключительно в хлоропластах,

а у водорослей из других отделов — в цитоплазме. У *Euglenophyta* вырабатывается особый тип полисахарида — парамилон и концентрируется преимущественно вокруг пиреноида, хотя некоторое количество присутствует и в цитоплазме. У *Phaeophyta* выявлен водорастворимый полисахарид — ламинарин, у *Rhodophyta* — багрянковый крахмал, а у *Chrysophyta* — капли жидкого лейкозина.

Л и п и д ы. Запасные вещества этого типа обнаружены в клетках многих водорослей, преимущественно в тот период, когда они находятся в покое, но особенно богаты липидами клетки динофлагеллат и диатомовых водорослей. Липиды скапливаются в виде разного размера плотных глобул.

П о л и ф о с ф а т ы. У многих водорослей в цитоплазме присутствуют сферические плотные структуры, содержащие полифосфаты.

Таким образом, цитоплазма клеток оказывается заполненной сложным сетчатым образованием, состоящим из сообщающихся друг с другом пузырьков, уплощенных мешочков, канальцев. В настоящее время уже можно говорить о существовании единой внутриклеточной системы мембранных структур, дифференциация которых привела к возникновению нескольких типов мембран. К их числу следует отнести мембраны ядра, митохондрий, аппарата Гольджи, эндоплазматической сети и их производных (вакуолей и микротел). Эти мембраны создают диффузионные барьеры, регулируют мембранные потенциалы, ионные градиенты, значения внутриклеточного рН и разделяют цитоплазму клетки на многочисленные, отличающиеся друг от друга по химическим и физическим свойствам, специализированные, самостоятельно функционирующие, но взаимосвязанные отсеки — органеллы. Каждая из них во всех типах клеток имеет некую общую схему организации, которая, вероятно, возникла на очень ранних стадиях эволюции и последовательно перешла без значительных изменений от одноклеточных организмов к многоклеточным. Интенсивность развития органелл и их локализация в клетке определяются в основном ее функциональными особенностями и возрастом.

ВНУТРИКЛЕТОЧНЫЕ СТРУКТУРЫ, ПРИСУЩИЕ ВОДОРΟΣЛЯМ КАК РАСТИТЕЛЬНЫМ ОРГАНИЗМАМ

К числу специфических растительных клеточных образований в первую очередь следует отнести фотосинтетический аппарат. Его возникновение обусловило переход организмов на автотрофный способ питания, вызвало изменения в обменных процессах, привело к появлению сложных ферментативных систем и особых типов запасных веществ. Основная функция фотосинтетического аппарата — поглощение энергии солнечного света и превращение ее в химическую, что возможно только в присутствии хлорофилла. В фотосинтетическом аппарате помимо хлорофилла сосредоточиваются в большом количестве и другие пигменты, от количественного соотношения которых зависит окраска клеток. Среди растений обнаружен очень ничтожный процент организмов, лишенных окраски. Бесцветные формы встречаются преимущественно среди водорослей. С появлением фотосинтетического аппарата клетки приобретают способность самостоятельно синтезировать и накапливать запасные вещества.

ХЛОРОПЛАСТ

Водоросли, очевидно, были именно той группой растительного царства, в пределах которой впервые возник и закрепился аппарат, выполняющий функции фотосинтеза. Об этом, в частности, свидетельствует разный уровень его организации у водорослей (структурно необособленный у синезеленых, окруженные лишь одиночной мембраной хлоропласты *Cyanidium*, типичные хлоропласты зеленых водорослей) и разнообразие в структурной организации морфологически дифференцированных хлоропластов.

У синезеленых водорослей фотосинтетический аппарат, прежде называвшийся хроматоплазмой (см.: Полянский, 1936), состоит из одиночных, свободно лежащих в цитоплазме, связанных с пигментами, уплощенных мешочков, часто называемых дисками, или тилакоидами, ширина которых колеблется от 200 до 300 Å. Диски располагаются либо беспорядочно (табл. IX), что очень

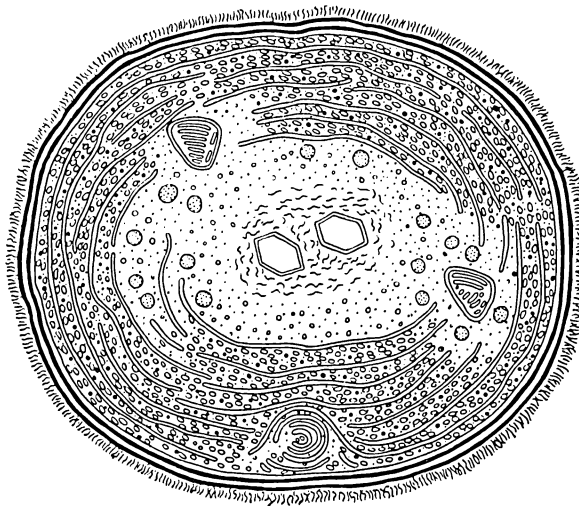


Рис. 10. Схема ультраструктурной организации клетки представителя синезеленых водорослей из сем. *Chroococcaceae*. (По: Echlin из Bourrelly, 1970).

характерно для представителей *Nostocaceae*, либо в виде системы параллельных рядов, опоясывающих периферическую часть клетки (рис. 10), причем самые крайние из них служат как бы барьерами, отделяющими эту зону от остальной клетки. Подобную картину можно наблюдать у многих водорослей из семейств *Chroococcaceae* и *Oscillatoriaceae* (Lang, Whitton, 1973). Расположение и количество дисков в клетке находится в зависимости не только от видовой принадлежности водоросли, но также и от таких факторов, как возраст организма, интенсивность и качество света, температура и состав питательной среды (Peat, Whitton, 1967; Allen, 1968; Findley et al., 1970).

Во всех остальных отделах водорослей фотосинтетический аппарат представлен структурно оформленной органеллой — хлоропластом, первоначально названным хроматофором (Schmitz, 1882).

Хлоропласты водорослей отличаются крайним разнообразием своей морфологии. Здесь встречаются организмы, в клетках которых присутствует всего один очень крупный хлоропласт, и наряду с этим известно много случаев, когда содержится два и больше хлоропластов (например, у эвглен в молодых клетках насчитывается до 50—80 хлоропластов, а в старых их число доходит до 200—300). Очень разнообразна форма хлоропластов (чашевидная, поясковидная, звездчатая, линзовидная, спиралевидная). По положению в клетке различают постенные и осевые хлоропласты. Хотя эти признаки широко используются в систематических целях, необходимо подчеркнуть, что в ходе онто-

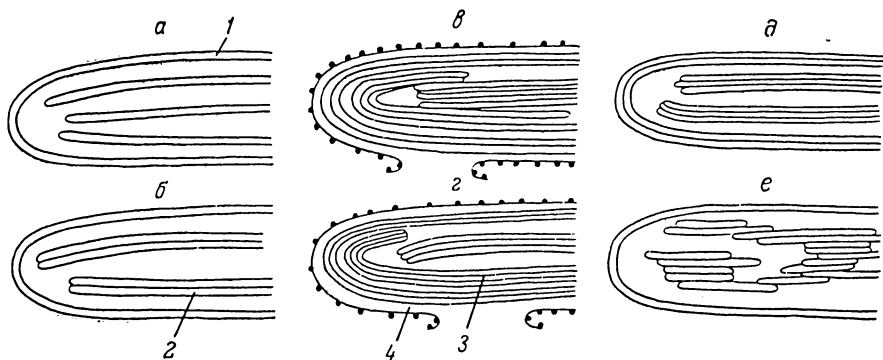


Рис. 11. Способы упорядоченности ламеллярной системы в хлоропластах водорослей (По: Dodge, 1970).

а — одиночное расположение дисков (*Rhodophyta*); б — пачки из двух плотно прилегающих дисков (*Cryptophyta*); в — пачки из трех порознь лежащих дисков (*Phaeophyta*); г, д — пачки из трех плотно прилегающих дисков (*Chrysophyta*, *Dinophyta* и *Euglenophyta*); е — граноподобная упаковка дисков (*Chlorophyta*); 1 — оболочка хлоропласта; 2 — диск; 3 — опоясывающие диски; 4 — канал эндоплазматической сети.

генетического развития и под воздействием различных внешних факторов они претерпевают существенные изменения (Leyon, Wettstein, 1954; Starr, 1955; Leedale et al., 1965; Ettl, 1969; McBride, 1970; Hibberd, Leedale, 1972; Sorokin et al., 1972; Schönbohm, 1972). Нередко с возрастом отмечается преобразование сплошных хлоропластов в рассеченные с увеличением числа и размера лопастей. У *Mougeotia* меняется положение хлоропласта по отношению к источнику света, а в зависимости от интенсивности освещения находится и форма хлоропластов — вплоть до образования спиралевидных пластинок, напоминающих хлоропласты спирогир. Выявление этих и многих других закономерностей онтогенетического развития хлоропластов имеет большое значение для понимания путей их филогенеза у водорослей (Мейер, 1952; Starr, 1955; Ettl, 1969).

Структурная организация и взаимодействие с другими органеллами. Хлоропласт окружен оболочкой, состоящей из двух одиночных мембран. Ее толщина у *Porphyridium cruentum* и *Chlamydomonas reinhardtii* равна 100 Å, у *Oocystis apiculata* — 110, у *Mougeotia* sp. — от 120 до 150 Å. Лишь у *Cyanidium caldarium* (Mercer et al., 1962; Sechbach, 1972; Tôyama, 1974) хлоропласт обособляется посредством одиночной мембраны — случай, пока уникальный в растительном царстве.

Хлоропласт — гетерогенная система, за счет того что в его строении располагаются более плотные зоны ДНК, диски, микротрубочки, рибосомы, фотосинтетические продукты (крахмал или другие полисахаридные соединения), метаболические гранулы. В пространственной и функциональной связи с хлоропластом находятся пиреноид(ы) и стигма.

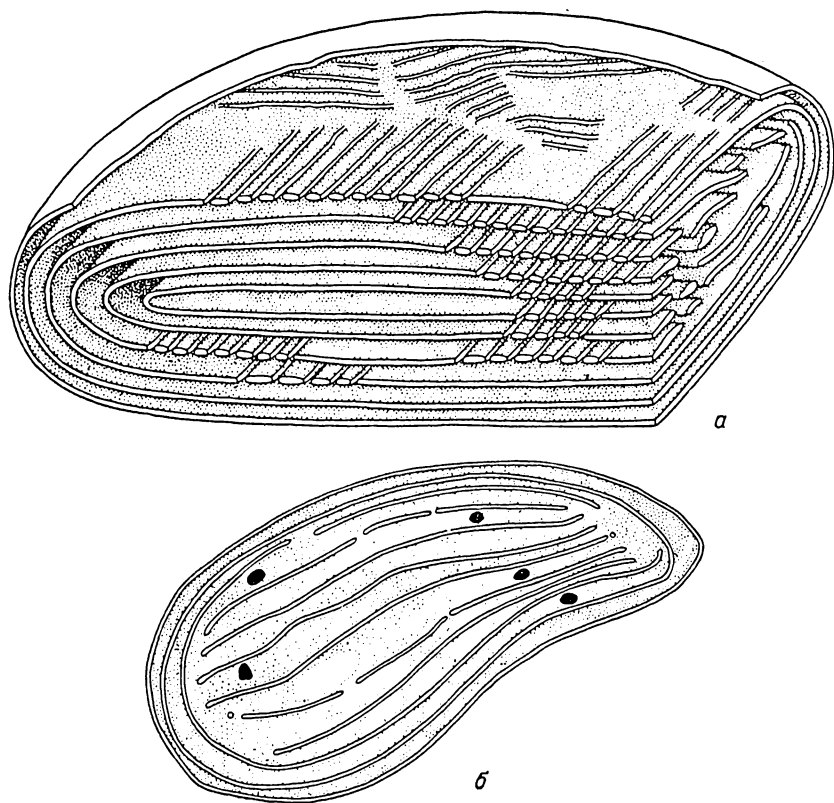


Рис. 12. Строение хлоропласта в коровых клетках красной водоросли *Batrachospermum* sp.

a — модель хлоропласта (по: Brown, Weier, 1968); *б* — схема организации ламеллярной системы (по: Giraud, 1963).

Присутствие ДНК в хлоропластах водорослей впервые было установлено Рисом и Плаутом (Ris, Plaut, 1962) при изучении *Chlamydomonas moewusii*. Эти результаты затем неоднократно подтверждались в ходе исследования и других водорослей (Bouck, 1965; Bisalputra, Bisalputra, 1967; Goodenough, 1970; Kowalik, Haberkorn, 1971). Вместе с тем у *Acetabularia* не все, а только 25—30% хлоропластов содержат ДНК, причем ее количество колеблется (Woodcock, Bogorad, 1970).

Ламеллярная система в хлоропластах у водорослей (рис. 11) по сравнению с высшими растениями отличается большим разнообразием способов упорядоченности (Giraud, 1963; Hibberd, Leedale, 1972; Dodge, 1974, 1975). У красных водорослей она представлена длинными одиночными дисками (рис. 12), как в клетках *Cyanophyta*. У водорослей из остальных отделов диски

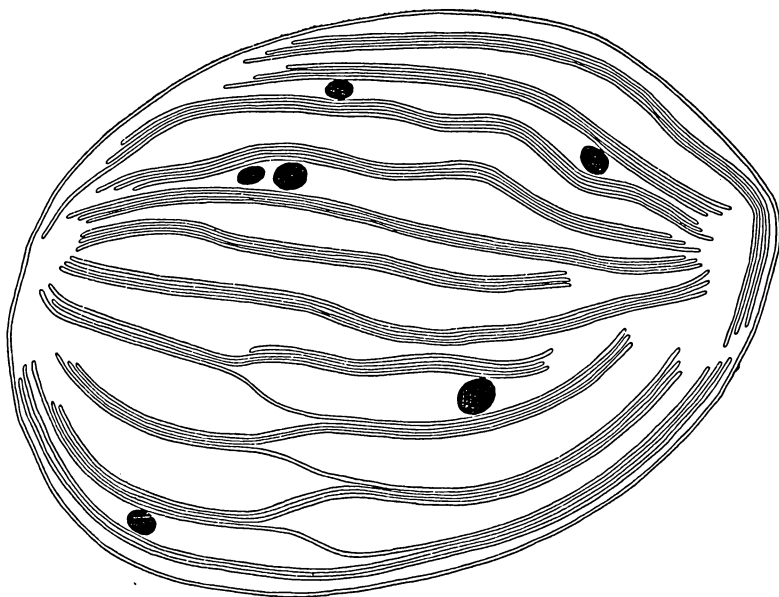


Рис. 13. Схема расположения дисков в хлоропласте *Vaucheria*. (По: Giraud, 1963).

собираются в пачки. Так, пачки из двух дисков характерны для криптонад, из трех — для эвгленовых, динофлагеллат, бурых, желтозеленых, диатомовых, из трех или четырех — для золотистых и иногда зеленых водорослей (рис. 13, 14), причем диски в пачках лежат либо обособленно, либо плотно прилегая друг к другу.

У большинства водорослей, относящихся к *Chlorophyta* и *Charophyta*, чаще встречаются многодисковые пачки (табл. XI, 1): у *Bryopsis hypnoides* до 5 (Hori, Ueda, 1967), у *Frittschiella tuberosa* до 8 (McBride, 1970), у *Urospora* до 10 (Kristiansen, 1974). Примечательно, что подобная упаковка дисков появляется уже у низкоорганизованных одноклеточных зеленых водорослей: 2—5 у *Chlorococcum echinozygotum* (Deason, 1965), 2—8 у *Oocystis* (Robinson, White, 1972), 3—5 у *Tetracystis aplanosporum*, 2—10 у *T. aggregata* (Brown, Bold, 1964), 2—20 у *Chlamydomonas*, *Tetraspora*, 2—40 у *Chlorococcum* sp., 2—80 у *Palmella* (Ueda, 1961).

Нередко увеличение числа дисков в пачке сопровождается их укорочением и появлением структур, по виду напоминающих грани в хлоропластах высших растений, за что их называют граноподобными образованиями (Gibbs, 1962; Crawley, 1963; Lembi, Lang, 1965; Berkaloﬀ, 1967; Chardard, 1967; Hawkins, Leedale, 1971; Gromov et al., 1974).

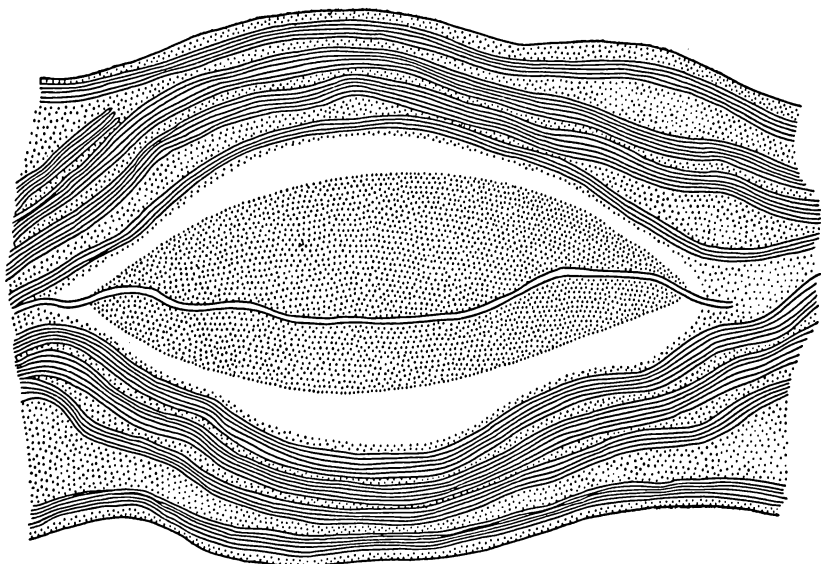


Рис. 14. Схема расположения дисков в хлоропласте *Stichochrysis*. (По: Giraud, 1963).

Изображен участок с пиреноидом, который пересекается единственным диском, заходящим из хлоропласта.

Фотосинтетический аппарат водорослей крайне неоднороден по пигментному составу. Зеленая окраска обусловлена присутствием хлорофилла, представленного здесь несколькими формами. Так, если у *Cyanophyta* содержится только хлорофилл а, то у *Chlorophyta*, *Charophyta*, *Euglenophyta* — а и b, у *Chrysophyta*, *Xanthophyta*, *Bacillariophyta*, *Cryptophyta*, *Dinophyta*, *Phaeophyta* — а и с, у *Rhodophyta* — а и d.

Кроме того, значительная доля приходится на каротиноиды (каротины и ксантофиллы), а у *Cyanophyta*, *Rhodophyta* и *Cryptophyta* обнаружены еще и фикобилины (фикоциан и фикоэритрин). Они нередко маскируют основную зеленую окраску, вместо которой появляется сине-зеленая, бурая, красная и т. д. (Strain, 1951). Между составом хлорофилла и упорядоченностью ламеллярной системы в хлоропластах у водорослей намечается явная корреляция: присутствие хлорофилла d обычно сопутствует одиночному расположению дисков, хлорофилла с — группировке дисков в трех-четырехдисковые пачки, хлорофилла b — граноподобной организации дисков. Исключение составляют *Euglenophyta*, где хотя и присутствует хлорофилл b, но формируются лишь трехдисковые пачки.

Хлоропласты водорослей отличаются друг от друга не только пигментным составом, компоновкой дисков, но и их ориентацией (Evans, 1968; Lucas, 1970a, 1970b; Wehrmeyer, 1970; Hib-

berd, Leedale, 1972; Dodge, 1970, 1974). В одних случаях (*Cryptophyta*) двухдисковые пачки располагаются параллельно оболочке хлоропласта, в других — так ориентируется только самая крайняя пачка, а остальные направляются параллельно длинной оси. Иногда огибающим оказывается не пачка, а одиночный диск, за которым следуют определенным образом упорядоченные пачки (у *Phaeophyta*, *Xanthophyta* и *Chrysophyta* пачки располагаются так, что конец одной заходит за конец другой, образуя петлю); у зеленых водорослей вся ламеллярная система размещается параллельно длинной оси хлоропласта.

Очевидно, исходным типом ламеллярной системы в хлоропластах у водорослей следует считать одиночный тип дисков у *Rhodophyta*. В дальнейшем развитие, по всей видимости, пошло в направлении установления более тесных связей между дисками с образованием пачек разной степени сложности, достигающих своей кульминации в гранах. У водорослей различия в организации ламеллярной системы хлоропластов в основном совпадают с их разделением на отделы.

В настоящее время делается попытка связать тот или иной тип расположения дисков в хлоропласте с филогенетическим положением водоросли, которой он принадлежит. В частности, у низкоорганизованных форм красных водорослей диски ориентируются параллельно оболочке хлоропласта, а у высокоорганизованных они располагаются параллельно его длинной оси (Waaland et al., 1974). Возможно, что подобную закономерность впоследствии удастся обнаружить и в других отделах водорослей. Однако способ организации ламеллярной системы не есть раз и навсегда заданный признак хлоропласта: число дисков в пачке, их размеры и ориентация могут варьировать (Leyon, Wettstein, 1954) даже у организмов одного вида в зависимости от возраста органеллы (по мере ее старения число дисков в пачке и их толщина увеличиваются), а также различных внешних факторов, в особенности от состава питательной среды, температуры, интенсивности и качества света (табл. XII, ср. табл. VIII). Например, отмечается (Chardard, 1966) регрессия ламеллярной системы в хлоропластах, в данном случае у *Cosmarium* и *Closterium*, при длительном их пребывании в среде без притока свежих питательных веществ. Аналогичным образом ведет себя хлоропласт при переходе водоросли на гетеротрофный способ питания, как в случае с *Dictyococcus cinnabarinus* (Arancia, Tuttobello, 1968). При выращивании культуры *Chlorella ellipsoidea* на рассеянном свете пачки состоят из 4—7 дисков, при интенсивном освещении — только из 3 дисков (Murakami et al., 1963). У *C. pyrenoidosa* (Gergis, 1972) при культивировании в среде с пониженным содержанием CO_2 (0.03% вместо 3%) появляется типичная структура гран. У *Chlamydomonas reinhardtii* в присутствии перекиси водорода наблюдается редукция ламеллярной системы (Giraud, Czaninski, 1971). У диатомовой водо-

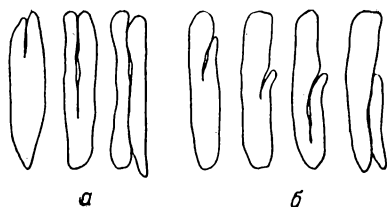


Рис. 15. Способы деления дисков.
(По: Кажа, 1965).

а — образование равновеликих дисков;
б — возникновение коротких дисков.

росли *Detonula* установлена (Jupin, 1973) корреляция между качеством света, общим количеством дисков в хлоропласте и их расположением там. Изменение структуры хлоропласта происходит даже под влиянием суточных ритмов, что, в частности, обнаружено у *Acetabularia* (Varden, Hars, 1972).

Увеличение числа дисков в хлоропласте связано с их способностью почковаться (рис. 15) (Кажа, 1965, 1966; Brown, Weier, 1968). Эта деятельность находится под контролем рибосом, блокирование которых приводит к прекращению формирования новых дисков, как это выяснено в опытах с *Mougeotia* (Puisseux-Dao, 1968) и *Chlorella* (Van Thinh, Griffiths, 1972).

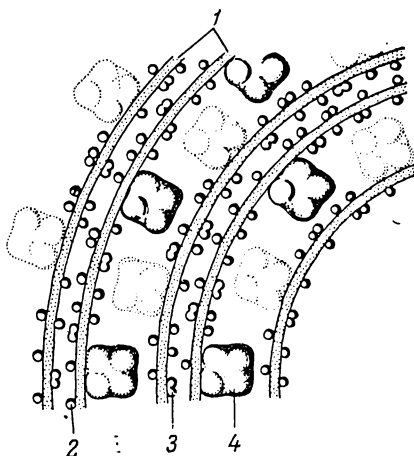
Диски в хлоропластах водорослей отличаются не только по длине, но и по толщине; она складывается из толщины образующих диск мембран (в среднем порядка 60—90 Å) и расстояния между ними (около 40—50 Å). По данным Уеды (Ueda, 1961), толщина дисков у *Porphyra tenera*, *Batrachospermum moniliforme* и некоторых других красных водорослей равна 200—300 Å, у бурых (*Padina arborescens*, *Sargassum thunbergii*) — 400—600 Å, у динофлагеллат (*Ceratium furca*, *Dinophysis hastata*) и криптомонад (*Cryptomonas ovata*) — 500 Å, у диатомовых (*Biddulphia pulchella*, *Nitzschia* sp.), желтозеленых (*Mischococcus sphaerocephalus*, *Vaucheria* sp.) — 400—600 Å, у эвгленовых (*Trachelomonas* sp.) — 400—500 Å (Ueda, 1960), у синезеленых (*Oscillatoria rubescens*) — 300 Å (Jost, 1965), у зеленых: *Closterium* — 120—140 Å, *Spirogyra* 130—150 Å (Chardard, 1971), *Bryopsis plumosa* — 180 Å (Giraud, 1963), *Chlorella pyrenoidosa* — 250 Å (Guérin-Dumartrait et al., 1970).

С момента открытия дисков (Menke, 1960) и до настоящего времени интенсивно ведутся исследования, направленные на выяснение деталей их тонкой организации у различных растительных объектов. В частности, при исследованиях внутренней поверхности дисков было обнаружено (Park, Pon, 1961) присутствие паракристаллически расположенных частиц — квантосом, которым приписывается роль носителей хлорофилла. Их диаметр у водорослей сильно варьирует и составляет 40 Å у *Stichochrysis*, 80 — у *Rhodomella subfusca*, 110 Å у *Codium tomentosum*.

У синезеленых и красных водорослей к мембранам дисков прикрепляются фикобилисомы (рис. 16, 17 и табл. XI, 2) — частицы

Рис. 16. Гипотетическая схема организации ламеллярной системы в цианелле *Glaucocystis*. (По: Bourdu et Lefort из Bourrelly, 1970).

Одиночный диск (1) с прикрепленными к нему мелкими частицами (2), посетителями хлорофилла (3), фикобилисомами (4).



диаметром от 300 до 400 Å, содержащие фикобилиновые пигменты (Bourdu, Lefort, 1967; Gantt, Conti, 1967; Neushul, 1970, 1971; Holt, Edwards, 1972). У *Cryptophyta*, хотя и есть сообщения (Faust, Gantt, 1973) о присутствии у них фикобилинов, фикобилисом до сих пор выявить не удалось.

Частичное или полное разрушение хлорофилла и фикобилинов, например под действием антибиотиков (Drawert, Mix, 1961b; Ben-Shaul, Markus, 1969), в случае перехода на гетеротрофное питание (Arancia, Tuttobello, 1968; Budd et al., 1969) или в результате мутаций (Sager, Palade, 1954), влечет за собой уменьшение, а иногда и исчезновение ламеллярной системы.

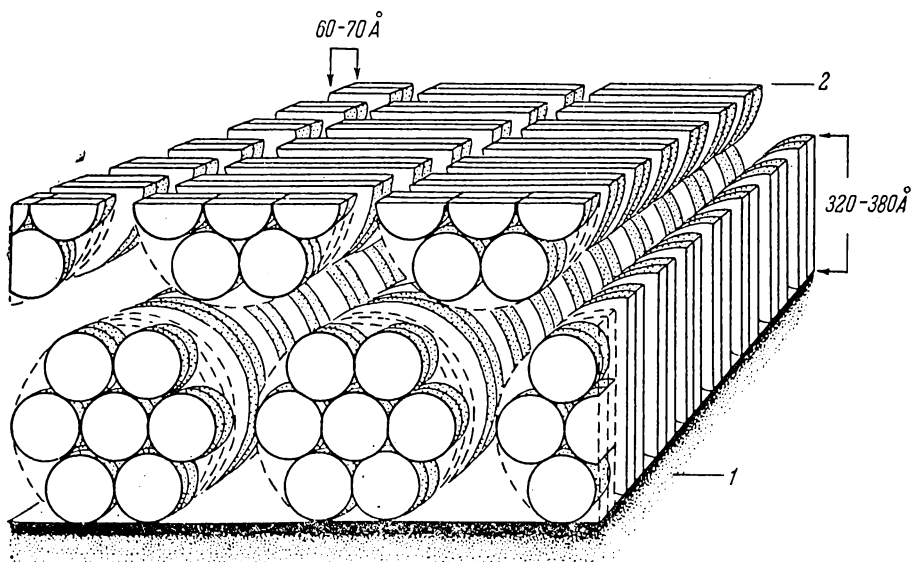


Рис. 17. Гипотетическая модель упорядоченного расположения фикобилисом. (По: Edwards, Gantt, 1971).

1 — поверхность диска; 2 — фикобилисома в виде очень короткого цилиндра (на переднем плане изображена ее организация).

Изучение хлоропластов методом реплик вскрыло существование нескольких типов мембранных субструктур, которые, как например у *Chlorella*, отличаются друг от друга по конфигурации и размерам. Предполагается (Guérin-Dumartrait et al., 1970), что с их помощью осуществляется связь как между дисками, так и со стромой хлоропласта. Эти субструктуры имеют довольно правильное расположение, причем, как выяснилось (Neushul, 1971), у синезеленых и красных водорослей оно выражено более четко, чем у бурых.

В образовании дисков у синезеленых водорослей принимает участие плазмалемма (Jost, 1965; Allen, 1968; Lang, Whitton, 1973). У эукариотических водорослей неоднократно наблюдались случаи отпочковывания дисков от внутренней мембраны оболочки хлоропласта (Sager, Palade, 1954; Chardard, 1971; Van Thinh, Griffiths, 1972).

Помимо дисков в хлоропластах присутствуют также микротрубочки, которые обычно собираются в пучки и располагаются, как правило, вдоль оболочки органеллы, хотя у *Dichotomosiphon* (*Chlorophyta*, *Siphonales*) они обнаружены (Moestrup, Hoffman, 1973) в центре хлоропласта, где ориентируются параллельно его длинной оси. Некоторые авторы приписывают этим структурам роль скелетных образований (Hoffman, 1967; Brown et al., 1968; Pickett-Heaps, 1968c; McBride, 1970; Deason, Darden, 1971; Marchant, Pickett-Heaps, 1972a). Диаметр трубочек внутри пластид составляет 230 Å у *Caulerpa* (Sabnis, 1969), 260 — у *Chlamydomonas* (Brown et al., 1968), 270 — у *Volvox* (Deason, Darden, 1971), 300—330 Å у *Dichotomosiphon* (Moestrup, Hoffman, 1973).

В строме хлоропластов водорослей всех отделов обнаружены рибосомы; они мельче цитоплазматических. Например, у *Ochromonas* (Gibbs, 1968) диаметр цитоплазматических рибосом равен 210—230 Å, а в хлоропласте — только 170—200, у *Chlamydomonas* (Ohad et al., 1967), соответственно, 270 и 320 Å. Между количеством рибосом в хлоропласте, синтезом хлорофилла и степенью развития ламеллярной системы четкой корреляции выявить пока не удалось.

У водорослей из отделов *Chlorophyta* и *Charophyta* в хлоропластах иногда скапливается значительное количество крахмальных зерен. В других отделах резервные полисахариды обнаруживаются преимущественно в цитоплазме вблизи хлоропласта, около пиреноида. У красных водорослей крахмал существует в особой форме — багрянкового крахмала, который, по мнению Триподи (Tripodi, 1971), имеет диктиосомное происхождение. Однако на пути такой трактовки встречается одно серьезное затруднение — отсутствие мембран вокруг крахмальных зерен. Поэтому пришлось допустить, что мембраны диктиосомных пузырьков по мере накопления там крахмала начинают постепенно разрушаться и в конце концов сбрасываются.

До сих пор значительные трудности представляет идентификация разнообразных включений. При обработке материала осмием они обычно приобретают вид темных плотных глобул, за что и получили название осmioфильных. В последнее время (Badour et al., 1973) помимо них в хлоропластах обнаружены кристаллы, которые располагаются, как правило, между дисками, — так называемые межламеллярные кристаллы.

Хлоропласты, во всяком случае у водорослей, не вступают в прямой контакт ни с одной клеточной органеллой. У всех водорослей, кроме красных, криптононад, харовых и зеленых, они окружены снаружи каналом эндоплазматической сети (см. рис. 11, *в—д*). В результате вокруг хлоропласта помимо собственной оболочки появляется дополнительный двухмембранный барьер (Drum, Pankratz, 1964; Manton, 1964b, 1966a; Bouck, 1965; Evans, 1968; Leedale, 1967; Mignot, 1967; Bourne, Cole, 1968; Dodge, 1969b; Lucas, 1970a, 1970b; Hibberd, 1970; Hibberd, Leedale, 1972; Feldmann, Guglielmi, 1972; Neushul, Dahl, 1972; Taylor, 1972; Bisalputra, 1973), причем у эвгленовых и динофлагеллат (рис. 11, *д*) канал эндоплазматической сети одной своей стенкой настолько плотно прилегает к наружной мембране оболочки хлоропласта, что создается впечатление существования вокруг него не четырехмембранной, а трехмембранной системы (Gaudsmith, Dawes, 1972; Dodge, Crawford, 1970b; Dodge, 1974).

Нередко канал эндоплазматической сети, окружающий хлоропласт, оказывается связанным с оболочкой ядра (рис. 18, табл. XII). Впервые это явление было описано Гибс (Gibbs, 1962d) и впоследствии подтверждено многими другими исследователями при изучении самых различных водорослей.

Сейчас появляется все больше и больше фактов, свидетельствующих о том, что деятельность хлоропласта, несмотря на наличие собственной генетической системы, находится под контролем ядра. Например, удаление ядра у *Acetabularia* вызывает изменения углеводного обмена в хлоропластах и нарушает ход их деления (Varden, Hars, 1972).

Несомненно, объединение хлоропласта и ядра в комплекс посредством канала эндоплазматической сети обеспечивает их более тесное взаимодействие между собой. В отсутствие структурно оформленной связи, очевидно, вырабатываются иные, опосредствованные способы воздействия этих клеточных органелл друг на друга. В противном случае трудно представить клетку как единую целостную систему.

Размножение. Хлоропласт относится к числу преемственных органелл и обладает способностью к самовоспроизведению. Хлоропласты делятся перетяжкой или почкованием. К сожалению, не все детали этих процессов пока удалось проследить (Pickett-Heaps, Fowke, 1970a; Van Valkenburg, 1971). Это объясняется главным образом тем, что деление хлоропласта не всегда приурочено к строго определенным моментам жизни клетки. Чаше

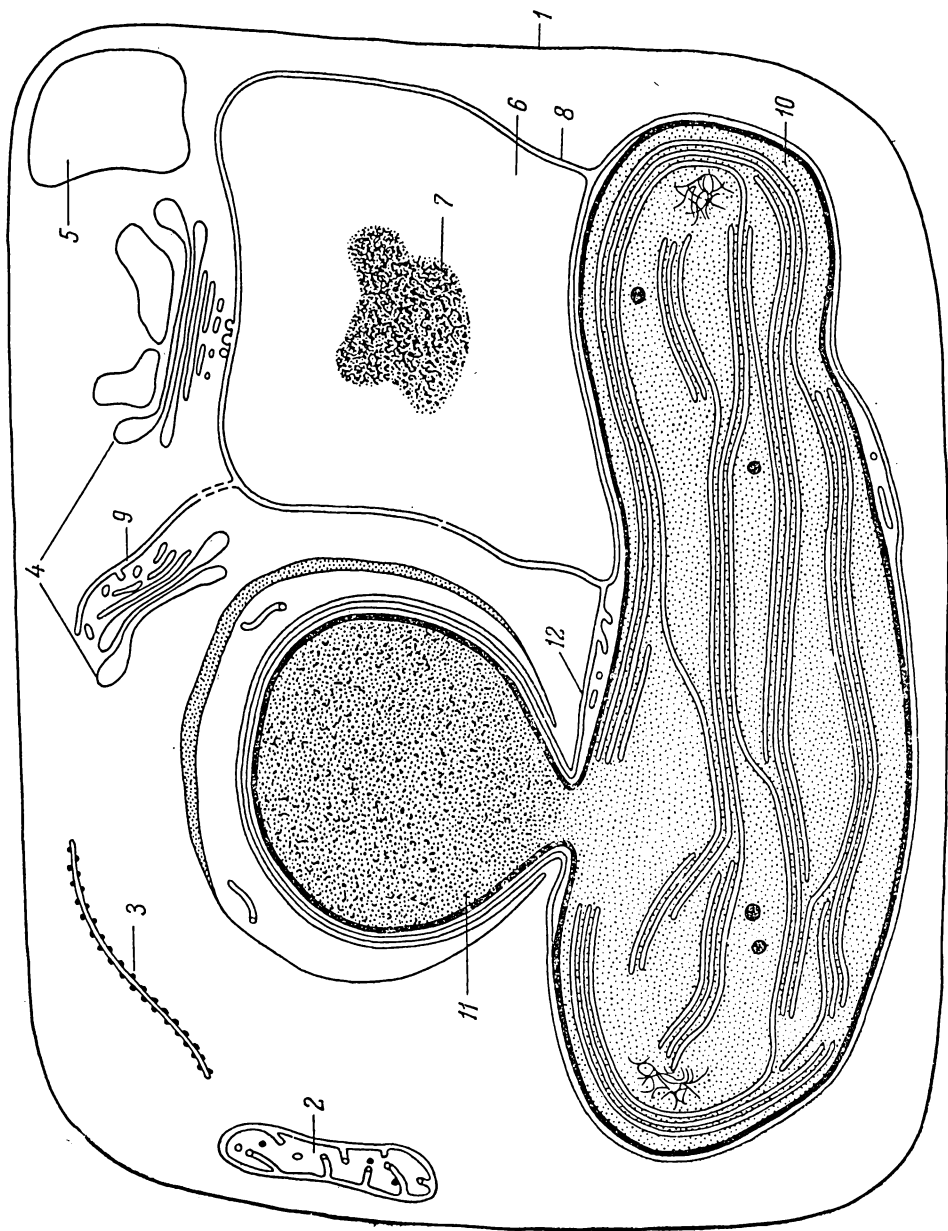


Рис. 18. Схема строения клетки бурой водоросли. (По: Вовск, 1965).

1 — клеточная оболочка; 2 — митохондрия; 3 — фрагмент канала эндоплазматической сети; 4 — диктиосомы; 5 — вакуоль; 6 — ядро; 7 — ядрышко; 8 — ядерная оболочка; 9 — амплес; 10 — хлоропласт с системой дисков, собранных в пачки по три; 11 — пиреноид с оболочкой; 12 — оболочка ядра, переходящая в канал эндоплазматической сети, окружающий хлоропласт.

всего деление начинается сразу же после завершения митоза, но иногда наступает значительно раньше или даже идет совершенно независимо (Green, 1964; Manton, 1964c, 1966b; Løvlie, Bråten, 1968; Goodenough, 1970; Ettl, 1971; Floyd et al., 1972a; Ладыгин и др., 1974). Этот процесс нередко оказывается сильно растянутым: у *Euglena gracilis* (Boasson, Gibbs, 1972), например, он продолжается около 6 часов.

ПИРЕНОИД

Пиреноид (от греческого пирен — косточка, эйдос — вид) — специфическая структура водорослевых хлоропластов (у синезеленых, у которых отсутствуют морфологически оформленные хлоропласты, отсутствуют и пиреноиды). Среди других групп растений пиреноиды обнаружены лишь у небольшой группы мхов из порядка *Anthocerotales*. На существование этих образований, имеющих вид сферических бесцветных плотных тел, обратил внимание еще Воше (Vaucher, 1803), а Шмиц (Schmitz, 1882) одним из первых стал рассматривать пиреноид как составную часть хлоропласта.

К сожалению, оптический микроскоп позволяет выявить пиреноид далеко не у всех водорослей. В свое время это привело Ольтманса (Oltmanns, 1923) к ошибочному выводу о наличии беспиреноидных форм практически в любом семействе. Признак наличия или отсутствия пиреноида и сейчас широко используется в систематике водорослей в качестве диагностического, хотя по мере совершенствования методов цитологического исследования в настоящее время пиреноиды обнаружены у большого круга водорослей, которые раньше считались беспиреноидными. Такие сведения получены в отношении многих бурых водорослей (Bouck, 1965; Evans, 1966b; Bourne, Cole, 1968; Chi, 1971; Hori, 1972a), авгленовых (Leedale, 1966), зеленых (Wujek, 1974), желтозеленых (Falk, 1967; Falk, Kleinig, 1968; Massalski, Leedale, 1969; Hibberd, Leedale, 1972) и золотистых (Gibbs, 1962a; Manton, 1966b), причем пиреноиды у бурых оказались образованиями, чрезвычайно эфемерными, а у желтозеленых их появление всегда приурочено к строго определенной фазе жизненного цикла.

Внутри некоторых отделов распространение пиреноидных и беспиреноидных форм носит вполне закономерный характер. Так, среди бурых водорослей, у которых к настоящему времени исследовано свыше 100 видов из 64 родов, относительно примитивные изогамные и анизогамные виды имеют пиреноиды, а более высоко организованные оогамные, как правило, лишены подобных структур. В соответствии с этим Эванс (Evans, 1966b, 1968) разработал новую филогенетическую систему данной группы водорослей, начальные ступени которой заняли такие порядки, как *Ectocarpales*, *Sphacelariales*, *Scytosiphonales*, *Dictyosiphonales*, *Chorda-*

riales, а завершают ее *Dictyotales*, *Laminariales*, *Sporochinales*, *Fucales*.

Аналогичная картина распространения пиреноидов выявлена и у красных водорослей (Haga, 1972). Здесь пиреноиды обнаруживаются только в пределах *Bangiophyceae* и у некоторых представителей самого примитивного среди *Florideophyceae* порядка *Nemalionales*.

Пиреноид представляет собой плотное образование белковой природы, где помимо ферментов обнаружены следы ДНК, РНК и даже хлорофилла. Снаружи пиреноид обычно окружен сильно преломляющей свет обкладкой, что делает его очень заметным даже в живых клетках. Химическая природа обкладки очень разнообразна, — преимущественно она состоит из крахмала. У бурых водорослей в ее образовании принимает участие водорастворимый полисахарид — ламинарин (свойство ламинарина растворяться в воде препятствует обнаружению пиреноидов при применении общепринятых цитологических методик приготовления постоянных препаратов и по этой причине бурые водоросли долгое время считались беспиреноидной группой организмов). У красных водорослей вырабатывается особая форма крахмала — багрянкового; у эвгленовых водорослей отмечено скопление парамилона; у криптонад откладываются липидные капли. Иногда (у *Xanthophyta*, изредка в других отделах, в том числе и среди *Chlorophyta*) пиреноиды не имеют обкладки и поэтому называются голыми. Естественно, такие пиреноиды выявить оказывается гораздо труднее, чем с обкладкой, а подчас и совсем невозможно. Последнее обстоятельство следует учитывать, когда приходится сталкиваться с так называемыми беспиреноидными формами.

У подавляющего большинства водорослей пиреноиды находятся внутри хлоропластов, поэтому их нередко называют погруженными. Пиреноиды многих желтозеленых (Massalski, Leedale, 1969), динофлагеллат (Gibbs, 1962a; Leadbeater, Dodge, 1966; Dodge, 1968) и криптонад (Lucas, 1970b) правильнее называть полупогруженными, так как они обычно располагаются в хлоропласте непосредственно под его оболочкой, иногда даже несколько выступая наружу. Наконец, встречаются пиреноиды, которые лежат за пределами хлоропластов, но остаются тесно с ними связанными. Такие пиреноиды известны среди красных (Schussnig, 1960), у ряда родов эвгленовых (Leedale, 1966), динофлагеллат (Dodge, 1968), криптонад (Wehrmeyer, 1970), золотистых (Manton, 1966b), желтозеленых (Hibberd, Leedale, 1972), диатомовых (Drum, Pankratz, 1964; Taylor, 1972) и бурых водорослей (Evans, 1966b).

Нередко даже в пределах одного рода можно наблюдать разные места локализации пиреноида. Так, у значительной части видов рода *Chlamydomonas*, как, впрочем, и у зеленых водорослей вообще, встречаются погруженные пиреноиды, а у *Ch. nasuta* обнаружены выступающие пиреноиды (McKater, 1929); аналогич-

ный случай описан и у *Vaucheria* (Marchant, 1972), причем перечень подобных примеров можно было бы продолжить.

Обычно в хлоропласте находится один пиреноид, но встречаются водоросли, хлоропласты которых содержат и большее их число (у *Mougeotia* 3—8, *Uronema* 1—6, *Oedogonium*, *Kentrosphaera* 1—3, а у *Spirogyra*, *Cladophora*, *Draparnaldia* и некоторых других достигают нескольких десятков).

Предпринимались попытки связать количественное содержание пиреноидов в хлоропласте с его размерами. Такая закономерность как будто бы действительно намечается: в мелких хлоропластах чаще присутствует всего один пиреноид, но в то же время в небольших по размеру хлоропластах *Chlamydomonas sphagnicola*, *Chlorogonium euchlorum*, *Eudorina* обычно обнаруживается по нескольку пиреноидов. Число пиреноидов в хлоропласте с возрастом может увеличиваться (Benderliev, 1972). Такой же результат достигается при выращивании водорослей на средах, богатых углеродом (Hartmann, 1919).

Среди водорослей попадаются организмы с крупными, порядка 8—12 мкм, пиреноидами, как у *Spirogyra setiformis*, но встречаются и с мелкими — около 3 мкм (*S. nitida*), а у одноклеточных форм их размер, как правило, не превышает 1—3 мкм в диам. Различия в размерах пиреноидов обнаружены не только у организмов одного и того же вида, но даже и в пределах одного хлоропласта (наряду с одним крупным может присутствовать несколько мелких). Это своеобразие признака обусловлено не только спецификой индивидов, но и особенностями поведения самого пиреноида. Обладая способностью расти, пиреноиды оказываются, естественно, более мелкими в молодых, растущих клетках, чем во взрослых, где ростовые процессы заканчиваются. Впервые на это свойство пиреноидов обратил внимание Петершиллка (Peterschilka, 1922) и статистически доказал достоверную разницу между молодыми и старыми пиреноидами. Кроме того, различие в размерах пиреноидов может возникать и в процессе их размножения благодаря способности распадаться на участки разной величины.

На размеры пиреноидов большое влияние оказывают не только эндогенные, но и экзогенные факторы (состав питательной среды, температура, интенсивность и продолжительность освещения и т. д.). Клебс (Klebs, 1891) в свое время наблюдал постепенное уменьшение пиреноидов до едва заметных точек у *Hydrodictyon* при выращивании этой водоросли на свету средней интенсивности. В клетках же, растущих на ярком свету, присутствовали только крупные, морфологически отчетливые пиреноиды. Данжар (Danjeard, 1921) обнаружил исчезновение пиреноидов у *Scenedesmus acutus* при длительном выращивании культуры в темноте и их появление через 4 дня после переноса материала на свет. Аналогичным образом ведут себя пиреноиды в клетках *Chlorococcum infusionum* (Bold, 1930). Наши наблюдения (Андреева, Седова,

1965), проведенные на нескольких штаммах одноклеточных зеленых водорослей (*Chlorella*, *Oocystis*, *Chlorococcum*, *Chlamydomonas*), показали, что длительное выращивание материала на минеральной среде при слабой освещенности или в полной темноте, а в случае добавления в питательную среду глюкозы даже при нормальной освещенности (9000 лк), сопровождается уменьшением размеров пиреноидов с последующим их исчезновением. Скорость этого процесса у разных объектов неодинакова. Как показывают опыты (Владимирова, 1974), морфологическая выраженность пиреноида существенно меняется при действии различных экстремальных факторов и в значительной степени обусловлена активностью синтеза ферментов хлоропласта.

Все эти особенности поведения пиреноидов необходимо учитывать при их описании и, как справедливо считал Чурда (Czurda, 1928), для сравнительной оценки следует выбирать организмы, находящиеся на одинаковых стадиях развития и в одинаковых условиях существования, хотя даже при соблюдении этих условий размеры пиреноидов нельзя признать надежным видовым признаком.

Между размером и числом пиреноидов в хлоропласте иногда устанавливается явная сопряженность: при увеличении числа пиреноидов размеры каждого из них уменьшаются. На эту особенность впервые обратил внимание Гартман (Hartmann, 1919). Чаще всего встречаются пиреноиды круглой формы, но они могут быть и палочковидными (*Netrium*, *Cylindrocystis*) или неправильными по форме (*Bryopsis*, *Cladophora*, *Mougeotia*).

Неоднократно предпринимаемые попытки систематизировать морфологическое разнообразие пиреноидов (Geitler, 1926; Czurda, 1928; Chadeaud, 1941; Schussnig, 1960), как правило, желаемого результата не давали. Сейчас эти работы представляют чисто исторический интерес.

Строение и основные типы организации. Световая оптика оказалась малоперспективной для выявления деталей строения пиреноида. На этом этапе исследований были получены лишь самые общие представления о его организации. В частности, установлено, что пиреноид — двухкомпонентная система, состоящая из плотного образования, иногда называемого пиренофором, и обкладки, чаще всего крахмальной природы. Пиренофор считался гомогенным до тех пор, пока не были обнаружены своеобразные включения — пиреносомы (Wollenweber, 1908, 1926; Lutman, 1910; Smith, 1916; McKater, 1929; Tschermak-Woess, 1953), существование которых впоследствии не подтвердилось и они были отнесены к числу артефактов. Обкладка вокруг пиреноида имеет вид сплошного кольца либо состоит из отдельных пластинок, число которых может варьировать. Так, у *Chlamydomonas chlamydogata* (Vernon, 1970) в молодых пиреноидах обкладка отсутствует, однако с возрастом она появляется как сплошное кольцо, которое впоследствии фрагментируется.

Электронная микроскопия открыла новый этап в изучении пиреноидов, значительно уточнив, расширив и углубив знания об организации и природе этих образований, и способствовала их обобщению и систематизации (Седова, 1966; Griffiths, 1970). С современной точки зрения, пиреноид представляет собой трехкомпонентную систему, состоящую из основного вещества (стромы), погруженных в него дисков и часто обкладки (табл. XIII). По одним данным (Sager, Palade, 1957; Evans, 1966; Manton, 1966b; Dodge, Crawford, 1971a), строма имеет гранулярную природу, а по другим (Schussnig, 1958; Hoffman, 1968a; Brown, Arnott, 1970) — фибриллярную. Сейчас большинство исследователей сходится на том, что строма пиреноида отличается от стромы хлоропласта только более высокой плотностью и гомогенностью своего содержимого. Иногда в отдельных участках стромы пиреноида удается выявить структуру кристаллической решетки (Joyon, Fott, 1964; Evans, 1966b; Holdworth, 1968; Kowallik, 1969; Bertagnolli, Nadekavukaren, 1970), существование которой предполагалось уже давно (Meyer, 1883; Schimper, 1883; Klebahn, 1892; Smith, 1914). Это еще одно доказательство в пользу присутствия в пиреноидах высокоупорядоченных белковых соединений.

В строме пиреноидов у некоторых как свободноживущих (Hori, 1972b; Silverberg, Sawa, 1974), так особенно у симбиотических (преимущественно входящих в состав лишайниковых симбиозов) водорослей (Fisher, Lang, 1971) обнаруживаются многочисленные глобулы (пиреноглобулы). Они скапливаются вокруг мембранных элементов и, по всей видимости, имеют липидную природу. Относительно их химического состава и функций пока точных данных получить не удалось.

Самые тщательные исследования не позволяют выявить мембрану, которая разграничивала бы строму пиреноида и хлоропласта (табл. XIII и XIV). Границей между ними условно служит обкладка. В голых же пиреноидах этот вопрос трудно решать даже на ультраструктурном уровне, поскольку единственным критерием остается не всегда четко уловимое различие в плотности стромы пиреноида и хлоропласта (табл. XIII, 3). Отсутствие мембранного барьера вокруг пиреноида, вероятно, в небольшой степени способствует беспрепятственному вхождению туда дисков хлоропласта (табл. XIV), поэтому есть все основания говорить о существовании у них единой ламеллярной системы (рис. 19, см. рис. 14), хотя у таких водорослей, как *Scenedesmus quadricauda* (Bisalputra, Weier, 1964), *Oedogonium cardiacum* (Hoffman, 1968a), *Chlamydomonas chlamydogama* (Vernon, 1970), *Schizochlamys gelatinosa* (Wujek, 1968), *Pleurochloris commutata* и других представителей *Eustigmatophyceae* (Hibberd, Leedale, 1970), пиреноиды ее лишены.

Ламеллярная система пиреноида представлена, как и в хлоропласте, либо одиночными, либо собранными в пачки дисками (табл. XIII). В одних случаях (у многих *Chrysophyta*, *Cryptophyta*,

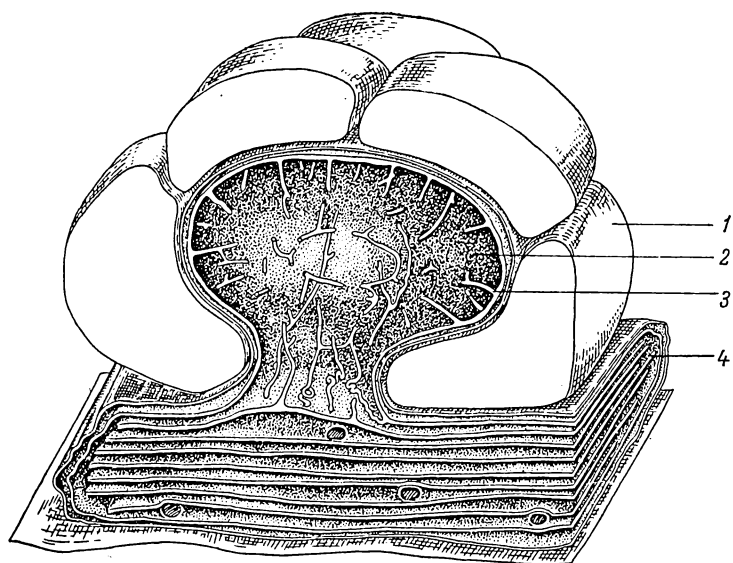


Рис. 19. Модель пиреноида *Rhodospirillum rubrum* и его взаимосвязь с хлоропластом (крайний диск хлоропласта заходит в пиреноид и опоясывает его по периферии). (По: Giraud, 1963).

1 — обкладка пиреноида; 2 — строма пиреноида; 3 — диски пиреноида; 4 — диски хлоропласта.

Dinophyta, *Bacillariophyta*, *Rhodophyta*) ламеллярная система, попадая из хлоропласта в пиреноид, не претерпевает сколько-нибудь заметных изменений, в других — подобный переход сопровождается увеличением толщины дисков при уменьшении их числа в пачках (табл. 2). При этом иногда, как например у *Nematolion* и *Kylinia*, наблюдается настолько сильное расширение дисков, что они становятся похожими на каналцы. Высказывалось даже предположение (Sager, Palade, 1957; Ohad et al., 1967), что каналцы возникают вследствие преобразования пачек. Этот процесс представляется следующим: сначала составляющие их диски срastaются своими стенками, а затем наступает разрушение последних. В результате возникают полые структуры, по виду похожие на каналцы. Подобного рода структурные превращения, по мнению авторов, могут быть вызваны отсутствием или по крайней мере ничтожным содержанием хлорофилла в пиреноиде. Такая трактовка, однако, не решает вопроса, почему в хлоропластах исчезновение хлорофилла приводит к редукции ламеллярной системы, а в пиреноиде тот же самый фактор вызывает либо ее редукцию, либо преобразование. Очевидно, для объяснения этих явлений, если они действительно существуют, не следует искать однозначного ответа.

Таблица 2

Сравнительная характеристика ламеллярной системы
в хлоропластах и пиреноидах

Название водоросли	Число дисков в пучке		Толщина диска (в А)		Авторы
	хлоро- пласт	пиреноид	хлоро- пласт	пиреноид	
<i>Pyramimonas</i> sp.	2—3	1	150—170	170—480	Gibbs, 1962b
<i>Spirogyra</i> sp. . .	Много	1	130—150	160—350	» »
<i>Chlamydomonas</i> <i>moewusii</i> . . .	2—6	2	150—180	170—450	» »
<i>Euglena gracilis</i>	3—4	2	130—150	170—240	Gibbs, 1962a
<i>Amphidinium car-</i> <i>teri</i>	3	3	350—400	450—720	» »
<i>Nemalion multi-</i> <i>fidum</i>	1	1	160—250	300—1000	» »
<i>Kylinia</i> sp. . . .	1	1	130—160	250—800	» »
<i>Closterium acero-</i> <i>sum</i>	3—5	1	120—140	300—700	Leyon, 1954; Chardard, 1971

Пиреноиды отличаются друг от друга не только разными способами упорядоченности ламеллярной системы, но и особенностями ее расположения (рис. 20). Используя в качестве главного критерия принцип расположения одиночных дисков, можно свести все многообразие внутренней организации пиреноидов к трем основным типам: 1) с неменяющими своего направления, проходящими насквозь дисками (*Euglena*, *Olisthodiscus*, *Amphidinium*, *Pyramimonas*, *Cosmarium*, *Mougeotia*); нередко в пиреноид входит всего один диск и как бы рассекает его на две полусферы (*Bliedingia minima*, *Ulva* sp.); 2) с изменяющими направление и проходящими по периферии (огигающими) дисками (*Chlorella*, *Pediastrum*, *Chromulina*, *Enteromorpha*, *Rhopalocystis*); обычно в этом случае в пиреноид входят всего два расходящихся в разные стороны диска, которые при выходе снова сходятся; 3) с изменяющими направление дисками, которые либо заканчиваются в пиреноиде, либо делают петлю и выходят назад (*Closterium*, *Hemiselmis*, *Chroomonas*). Иногда встречаются пиреноиды с комбинированным расположением дисков, что затрудняет их отнесение к какому-либо из перечисленных типов. Однако схема окажется неполной, если оставить без внимания пиреноиды с другими вариантами ламеллярной системы (редуцированные и нередуцированные пачки дисков, каналцы) и без нее. К этому следует добавить, что все это в равной степени свойственно пиреноидам как с обкладкой, так и лишенной ее.

Все попытки установить связь между систематическим положением водорослей и типами внутренней организации пиреноидов (Leyon, 1954; Schussnig, 1960; Ueda, 1961) заканчивались

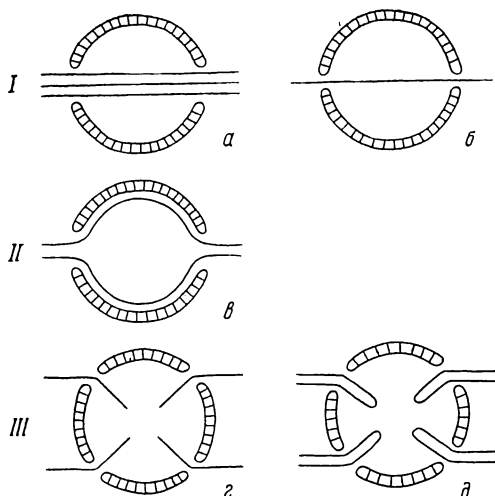


Рис. 20. Схема основных типов пиреноидов, окруженных ассимиляционной обкладкой. (Ориг.).

I — с ламеллярной системой, не изменяющей своего направления и состоящей из нескольких (а) или одного (б) диска; II — с ламеллярной системой, состоящей из двух одиночных, огибающих дисков (в); III — с ламеллярной системой, изменяющей свое направление и состоящей из нескольких одиночных, закапчивающихся в пиреноиде слепо (з) или делающих в нем петлю и выходящих назад (г) дисков.

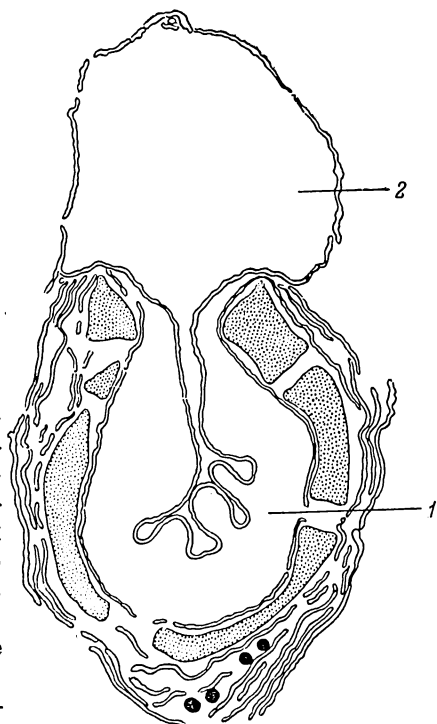
неудачно, поскольку очень часто этот показатель весьма существенно отличается даже у организмов, находящихся в близком родстве друг с другом (Drawert, Mix, 1962b; Brown, Bold, 1964; Dodge, Crawford, 1971a; Hori, 1972b).

Изредка помимо дисков в пиреноиды заходят еще и цитоплазматические тяжи (табл. XV, 2), как это отмечено у некоторых криптононад (*Cryptomonas*, *Chroomonas*, *Rhodomonas*) (Lucas, 1970a, 1970b), а среди зеленых водорослей у *Platymonas* (Gibbs, 1962b; Manton, Parke, 1965) и *Oedogonium cardiacum* (Hoffman, 1968a), или выросты оболочки ядра (рис. 21), обычно проникающие далеко внутрь, как у *Prasinocladus* (Parke, Manton, 1965; Hori, Chihara, 1974), *Asteromonas gracilis* (Peterfi, Manton, 1968) и *Rhodella maculata* (Evans, 1970). Пока этим фактам объяснение найти не могут.

Размножение. К важным свойствам пиреноидов следует отнести прежде всего способность к самовоспроизведению, которая проявляется только по достижении ими определенных размеров и осуществляется несколькими путями. Прежде всего — делением надвое. Этот процесс обычно начинается сразу после завершения митоза и по времени совпадает с делением пластиды и клетки, хотя не исключены и другие отклонения. В частности, иногда отмечается задержка или, наоборот, независимое деление пиреноидов, что приводит к всевозможным отклонениям от их обычного числа в клетке (Ueda, 1963; Hori, Chihara, 1974).

Рис. 21. Схема взаимосвязи между ядром и пиреноидом у *Prasinocladus marinus*. (Схема с микрофотографии из: Parke, Manton, 1965).

1 — пиреноид с крахмальной обкладкой и входящим в него диском хлоропласта; 2 — ядро с глубоким выростом оболочки в строму пиреноида.



Как показали наблюдения Болда (Bold, 1930), пиреноид перед делением вытягивается и затем перешнуровывается (рис. 22, а—в). Крахмальная обкладка при этом раскалывается, а в дочерних пиреноидах достраивается и таким образом полностью восстанавливается. Не всегда пиреноид делится на два равные части, чем и можно объяснить большую разницу их размеров даже в пределах одной клетки.

Электронномикроскопические исследования (Brown, Bold, 1964) показали, что в период деления внутри пиреноида происходят сложные структурные преобразования, которые у различных водорослей проявляются крайне неоднозначно и затрагивают главным образом ламеллярную систему. Вслед за тем следует вторжение в строму пиреноидов либо дисков хлоропласта, либо его оболочки. Каждая из этих структур в результате вращения рассекает пиреноид приблизительно на две равные части.

Второй путь размножения пиреноидов — путь фрагментации. Этот процесс начинается с распада пиреноида на многочисленные, часто неравные сегменты (Carter, 1926; Bold, 1930), затем следует их рассеивание по хлоропласту, достройка обкладки и вступление в фазу роста (рис. 22, г—з), к концу которой разница в величине возникших пиреноидов сглаживается, но полностью не устраняется. Установлено (Brown, Bold, 1964), что при фрагментации в пиреноиде происходят структурные преобразования, аналогичные тем, которые наблюдались и при делении пиреноида надвое.

Наконец, третий путь возникновения пиреноидов — новообразование наблюдается чаще всего в спорах и гаметах. Однако ему обязательно предшествует постепенное исчезновение старого материнского пиреноида, который вначале лишается способности окрашиваться, а со временем полностью теряет и обкладку. На этом этапе пиреноид становится уже невидимым в оптическом

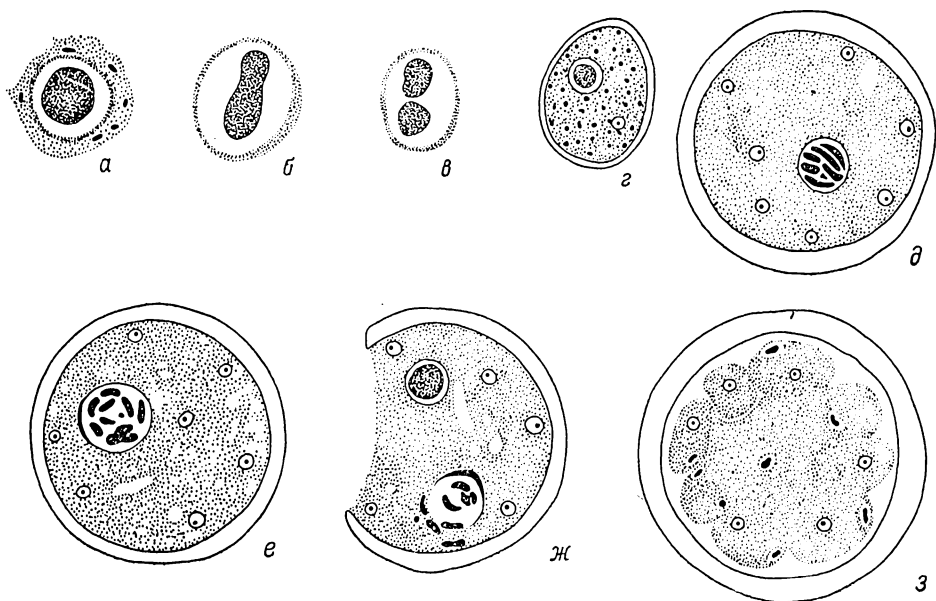


Рис. 22. Способы деления пиреноида. (По: Bold, 1930).

а — пиреноид перед делением; *б* — вытягивание и гаптелевидная перетяжка пиреноида; *в* — образование двух дочерних пиреноидов; *г* — пиреноид перед делением; *д—ж* — разные стадии фрагментации; *з* — образование дочерних клеток, в каждой из которых присутствует по одному ядру и пиреноиду.

микроскопе. Восстановление пиреноида как структуры начинается с возобновления способности окрашиваться, вслед за чем появляется обкладка, вначале лишь в виде очень тонкого пояска, который в дальнейшем значительно утолщается. Таким образом, по мере созревания репродуктивных клеток пиреноид из едва различимой структуры превращается в образование с довольно отчетливыми контурами. Если реконструкция пиреноида сильно запаздывает, то тогда клетки на протяжении большей части своего жизненного цикла остаются беспиреноидными. Описанная выше картина типична для всех водорослей, где удалось наблюдать образование пиреноидов *de novo* (Pringsheim, 1871; Strasburger, 1880; Горожанкин, 1890; Голенкин, 1899; Haase, 1910; McAllister, 1913; Smith, 1913, 1914, 1916, 1918; Zimmermann, 1921; Geitler, 1924, 1926; Bold, 1930; Starr, 1955).

Детальное изучение ультраструктуры пиреноида в период, предшествующий новообразованию, показало (Brown, Arnott, 1970), что его исчезновение вызвано диспергированием и уменьшением плотности стромы, а также редукцией расположенных здесь дисков. Преобразования тонкой структуры пиреноида сопровождаются разрушением обкладки, которая расщепляется и в виде отдельных пластинок или зерен отторгается.

К моменту созревания репродуктивных клеток заканчивается, как правило, полная реконструкция пиреноидов. Этот процесс идет очень быстро, поэтому проследить его в деталях пока не представляется возможным. Как показали наблюдения (Bisalputra, Weier, 1964; Hoffman, 1968b; Brown, Arnott, 1970), заложение новых пиреноидов начинается с появления в строме хлоропласта, свободной от дисков, более плотных фибриллярных зон, вокруг которых постепенно скапливаются зерна крахмала, затем уплотняющиеся в пластинки. Дальнейшее развитие пиреноида связано с проникновением в его строку ламеллярной системы хлоропласта. Одновременно происходит увеличение размеров пиреноидов и их обкладки.

Часто у одной и той же особи на протяжении жизненного цикла возможна неоднократная смена способов воспроизведения пиреноидов (Geitler, 1924, 1926; Carter, 1926; Czurda, 1928; Bold, 1930; Ueda, 1963), из которых образование *de novo*, по мнению Чурды (Czurda, 1928), следует признать одним из наиболее древних.

Возникновение пиреноидов путем новообразования или фрагментации происходит преимущественно в период интенсивного клеточного деления. Оно сопровождается одновременным их формированием в большом, но непостоянном количестве и разной величины, что свидетельствует об отсутствии строгой упорядоченности этих процессов. При делении надвое поддерживается постоянство размеров и числа пиреноидов в клетке. Самый же факт такого разнообразия путей самовоспроизведения пиреноида следует рассматривать как признак примитивности данной структуры.

Функции и связь с хлоропластом. Первоначальное широкопространенное представление о пиреноиде как о пассивной клеточной структуре, лишенной каких бы то ни было функций, как только о вместилнице резервных веществ, в настоящее время полностью отвергнуто, поскольку накопилось достаточно фактов, свидетельствующих об активной роли пиреноида в синтезе различного рода соединений и в первую очередь крахмала. Не подлежит сомнению, что у водорослей крахмал может образовываться двояким путем — при участии либо хлоропласта, либо пиреноида, причем часть пиреноидного крахмала со временем переходит в хлоропласт. При подробном изучении этого процесса у *Scenedesmus quadricauda* (Bisalputra, Weier, 1964) оказалось, что по мере накопления вокруг пиреноида все новых и новых крахмальных зерен старые отодвигаются дальше на периферию, располагаясь там менее компактно. Часть наиболее удаленных зерен время от времени отделяется от основной массы проникающими сюда дисками хлоропласта, после чего они становятся неотличимыми от крахмальных зерен, возникающих непосредственно в хлоропласте. Пока не представляется возможным установить точно количественное соотношение крахмала, образованного хлоропластом и пиреноидом. Несмотря на идентичность химического

состава эти две формы крахмала отличаются друг от друга некоторыми своими свойствами. В частности, крахмал хлоропласта расходуется клеткой в первую очередь, а пиреноидный оказывается более стабильным — он раньше появляется и последним исчезает.

Совершенно своеобразная ситуация складывается в выступающих пиреноидах, где обкладка отделяется от стромы оболочкой хлоропласта, а иногда еще и каналом эндоплазматической сети (см. рис. 19) и, таким образом, оказывается расположенной за пределами пластиды, в цитоплазме клетки (Ueda, 1961; Gibbs, 1962a; Marchant, 1972). В этом случае механизм образования обкладки и степень участия в данном процессе пиреноида выяснить пока не удалось. Более того, у красных водорослей (Lee, 1974) пиреноиды по мере погружения вглубь хлоропласта все дальше отодвигаются от места преимущественного скопления продуктов ассимиляции, в данном случае багряноквого крахмала, который откладывается в цитоплазме клетки за пределами хлоропласта.

У многих представителей *Xanthophyta* (Hibberd, Leedale, 1972; Marchant, 1972) вообще не происходит отложения запасных веществ вокруг пиреноидов, что еще больше затемняет их роль в клетке.

До недавнего времени существовало несколько точек зрения относительно участия пиреноида в образовании обкладки, большинство из которых после тщательных исследований оказались частично или полностью несостоятельными. Сейчас с достаточной долей уверенности можно предполагать, что синтез запасных веществ обкладки осуществляется вне пиреноида, но при участии его ферментативной системы. Этот процесс, очевидно, идет в несколько этапов, о чем, в частности, свидетельствует и неоднородность крахмальной обкладки — факт, известный уже довольно давно (Denniston, 1907), но остававшийся без объяснения. Электронномикроскопическое изучение обкладки у *Tetracystis* (Brown, Arnott, 1970) подтвердило справедливость подобного рода наблюдений. Действительно, в крахмальной обкладке выделяются внутренняя, более светлая зона и внешняя, примыкающая к хлоропласту, плотная зона, названная корой; в ней, по всей вероятности, происходят конечные этапы образования крахмала. Не исключено, что пиреноид помимо синтеза участвует и в других метаболических процессах, о чем косвенно свидетельствует наличие там, хотя и в небольших количествах, ДНК, РНК, хлорофилла, ферментов.

Все вышеизложенное заставляет говорить о пиреноиде как о специфично функционирующей структуре с присущей ей морфологией, способностью к росту и самовоспроизведению, которая вместе с тем сохраняет еще настолько тесную пространственную и функциональную связь с хлоропластом, что ее приходится считать полуавтономной системой.

В плане историческом появление пиреноидов можно представить как результат функциональной специализации и морфологической дифференциации отдельных участков хлоропласта, что привело к частичному расчленению и обособлению протекающих в нем световых и темновых реакций, причем процесс крахмалообразования с участием пиреноида, возможно, происходил более интенсивно. Однако в дальнейшем развитие хлоропластов пошло не по линии совершенствования внутренней организации и структурной оформленности пиреноидов, а в направлении создания иной, менее громоздкой системы, выполняющей аналогичную функцию, и в ряду этих преобразований конечным членом, очевидно, следует поставить хлоропласты высших растений. Для них характерно не только отсутствие пиреноидов, но и реорганизация ламеллярной системы в граны. Такое взаимоисключение структур, по всей видимости, далеко не случайно (Leyon, 1954).

СТИГМА

Стигма (в переводе с греческого — метка, пятно) присуща, как правило, подвижным клеткам водорослей. Она функционально взаимосвязана не только с хлоропластом, но еще и со жгутиковым аппаратом клетки. В прижизненном состоянии стигма представляет собой скопление красного или оранжевого пигмента и имеет сферическую, палочковидную, линзовидную или трапецевидную форму, а после фиксации приобретает вид плотного, интенсивно окрашивающегося гомогенного тела, размеры которого даже в пределах видов одного рода могут заметно колебаться. Например, у *Chlorococcum* встречаются виды как с очень крупной (*Ch. perforatum*), так и с едва различимой (*Ch. infusionum*) стигмой (Starr, 1955).

Только после введения электронной микроскопии в практику биологических исследований появилась возможность вскрыть детали строения этого образования. Оказалось, что основу стигмы составляют пигментонесущие, тесно прилегающие друг к другу плотные глобулы разного диаметра. В настоящее время выявлено уже несколько способов их упорядоченности, иногда дополняемых появлением новых структур, естественно, усложняющих организацию стигмы в целом. Стигма у водорослей отличается не только способами своего устройства, но и положением в клетке: у одних водорослей она располагается в хлоропласте, а у других — за его пределами, но и в том и в другом случае нередко наблюдается поразительно точная пространственная ее взаимоориентация со жгутиковым аппаратом. С учетом места локализации все многообразие выявленных особенностей строения стигмы предлагается (Dodge, 1969a) свести к 5 основным типам, причем уже сейчас можно вполне уверенно говорить о том, что каждый из них присущ строго определенным отделам водорослей, т. е. является константным признаком для таксонов в ранге отдела.

I тип — стигма располагается на переднем конце клетки, в периферической части хлоропласта, около самой его оболочки, и состоит из большого количества (50—60 у *Chlamydomonas eugametos*, 110 у *Tetracystis excentrica*) глобул диаметром от 750 до 3000 Å, сгруппированных параллельными рядами. Количество рядов может варьировать от 1 до 9 (рис. 23, а), а следовательно, и число глобул в каждом ряду — величина непостоянная, причем такие колебания свойственны даже организмам одного вида. Наглядным примером этого может служить вольвоксовая ценобиальная водоросль *Eudorina illinoensis* (Hobbs, 1972), у которой клетки из разных частей одного ценобия образуют стигмы с разным числом рядов глобул. Подобного рода стигмы присущи представителям отдела *Chlorophyta* (Hoffman, Manton, 1962; Joyon, Fott, 1964; Manton, 1964a; Ettl, Manton, 1964; Manton et al., 1965; Arnott, Brown, 1967; Ohad et al., 1967; Walne, Arnott, 1967; Parke, Manton, 1965; Peterfi, Manton, 1968) и *Cryptophyta* (Dodge, 1969a, 1969b; Lucas, 1970a, 1970b).

II тип — стигма располагается на переднем, обычно вогнутом конце клетки, в периферической части хлоропласта и в отличие от стигмы I типа строго взаимоориентирована со жгутиковым аппаратом, что достигается посредством образования при основании одного из жгутиков (у разножгутиковых форм им оказывается обычно короткий) вздутия или парабазального тела, соответствующего по конфигурации и положению клеточной выемке, которую повторяет лежащая здесь стигма. Таким образом, парабазальное тело располагается точно против вогнутости стигмы, правда, оставаясь отделенным от нее клеточным покровом и оболочкой хлоропласта (рис. 23, б). Стигма этого типа состоит всего из одного ряда глобул в числе около 40 с диаметром порядка 5000 Å и встречается преимущественно среди *Chrysophyta* (Belcher, 1969; Hibberd, 1970; Slankis, Gibbs, 1972), *Phaeophyta* (Manton, 1964b) и некоторых *Xanthophyta* (Massalski, Leedale, 1969; Hibberd, Leedale, 1972).

III тип — стигма располагается на переднем конце клетки, но вне хлоропласта, однако по-прежнему в непосредственной близости от жгутикового аппарата, а точнее от жгутика, несущего парабазальное тело. В состав стигмы этого типа входит до нескольких десятков разных по размеру глобул (у *Euglena sanguinea* 30—40 с $d=240-1000$ Å, у *E. granulata* 50—60 с $d=240-1200$ Å, у *E. gracilis* 20—60 с $d=1500-6600$ Å), которые располагаются рядами по 3—5 в каждом и обособляются друг от друга тонкой мембраной (рис. 23, в). Стигмы подобной организации обнаружены пока только у *Euglenophyta* (Mignot, 1966; Walne, Arnott, 1967; Walne, 1971; Kivic, Vesk, 1972a, 1972b, 1974).

У представителей *Eustigmatophyceae* — нового класса водорослей, выделенного (Hibberd, Leedale, 1970) из состава желтозеленых, стигма хотя и располагается за пределами хлоропласта,

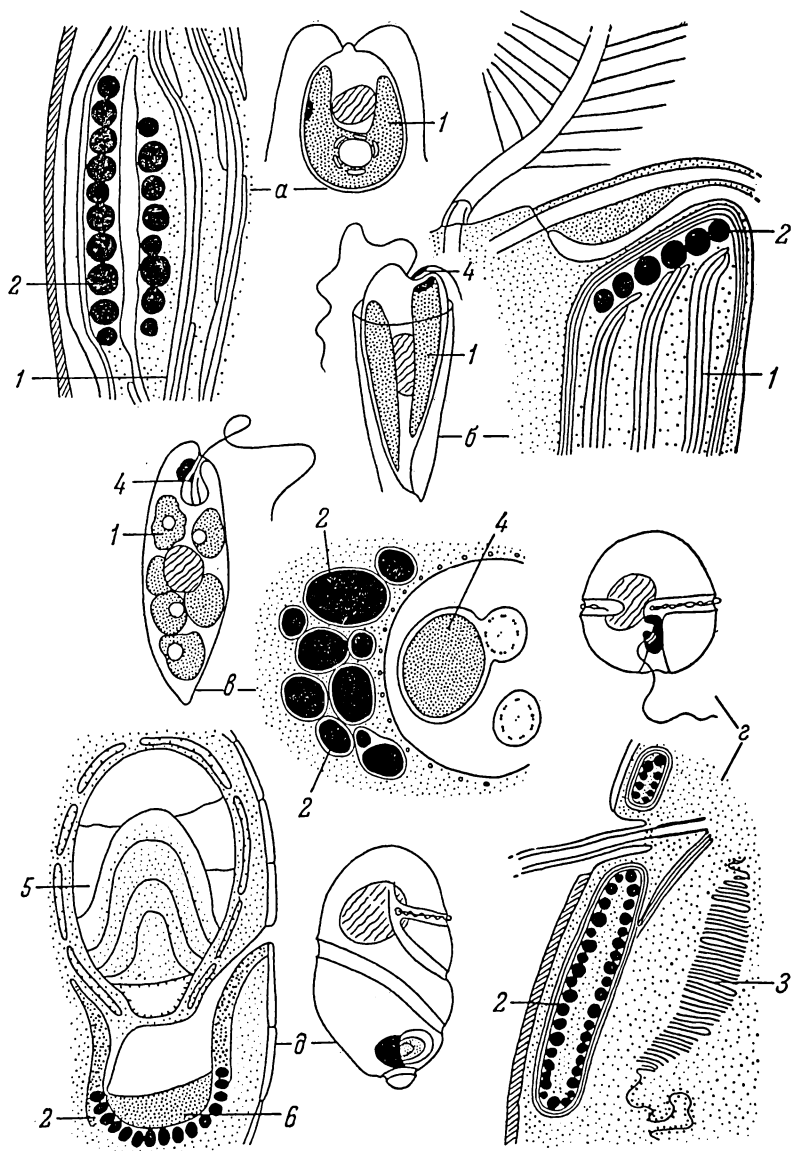


Рис. 23. Основные типы организации стигмы. (По: Dodge, 1969a).

a — стигма I типа (*Chlamydomonas*); *b* — стигма II типа (*Dinobryon*); *e* — стигма III типа (*Euglena*); *z* — стигма IV типа (*Glenodinium*); *d* — стигма V типа (*Nemato-dium*); 1 — хлоропласт; 2 — пигментные глобулы; 3 — пластинчатое тело; 4 — парабазальное тело; 5 — линзовидное тело; 6 — ретиноид.

но составляющие ее глобулы не обособляются мембранами. Такое состояние стигмы, по-видимому, следует рассматривать в качестве переходного между II и III типами организации. Единственный жгутик, как и у представителей *Xanthophyta*, несет при своем основании парабазальное тело; оно всегда тесно прилегает к клеточной мембране в области расположения стигмы.

IV тип — стигма располагается на переднем конце клетки, у основания жгутиков, за пределами хлоропласта и помимо комплекса глобул включает необычного вида пластинчатое тело длиной около 3 мкм и шириной порядка 1 мкм. Оно состоит из серии параллельно расположенных, сообщающихся между собой уплотненных мешочков, число которых доходит иногда до 50, причем самые крайние из них переходят в проходящий поблизости канал эндоплазматической сети. В свою очередь каждый комплекс глобул в отдельности устроен несколько сложнее, чем у эвгленовых, так как состоит не из одного, а из двух рядов глобул диаметром 800—2000 Å, разделенных гранулярным веществом, и вместо одиной мембраны окружается двухмембранной оболочкой (рис. 23, *з*). Этот тип стигмы обнаружен у некоторых представителей *Dinophyta* (Dodge, Crawford, 1969; Dodge, 1969a).

V тип — стигма располагается в передней части клетки за пределами хлоропласта, обычно окружена кольцом митохондрий, имеет довольно крупные размеры (20 мкм в длину, 6—15 мкм в ширину) и представляет сложно устроенную многокомпонентную систему, куда помимо пигментонесущих глобул входят еще линзовидное тело и ретиноид (рис. 23, *д*).

Линзовидное тело занимает почти $\frac{2}{3}$ стигмы и состоит из группы строго упорядоченных уплотненных пузырьков, из которых наружные пустые, а внутренние заполнены зернистым содержимым. В основании линзы размещается ретиноид. Их разделяет лишь небольшая полость, сообщающаяся с цитоплазмой клетки узким каналом. Ретиноид представляет чашеподобное образование, содержащее зоны определенным образом ориентированных фибрилл и зернистого вещества, а также расположенные на самом дне в один ряд глобулы диаметром около 3000 Å. Такая организация стигмы способствует тому, что свет, попадая на линзу, фокусируется и затем концентрированным пучком посылается через ретиноид на глобулы, т. е. приходит туда в преобразованном виде. Подобный тип организации стигмы был обнаружен среди некоторой части *Dinophyta*, преимущественно у представителей *Warnowiaceae* (Greuet, 1965; Mornin, Francis, 1967).

Таким образом, по мере усложнения организации стигмы намечается тенденция к ее обособлению от хлоропласта и пространственному сближению со жгутиковым аппаратом, иными словами, одновременно с реорганизацией внутреннего устройства стигмы происходит изменение механизма взаимодействия с другими струк-

турами клетки. В связи с этим интересно отметить, что наиболее простой, но, возможно, далеко не примитивный тип организации стигмы (I тип) присущ зеленым водорослям, а у весьма своеобразной и во многих отношениях высокоспециализированной группы водорослей из отдела *Dinophyta* встречаются наиболее сложно устроенные стигмы IV или V типа.

Еще в конце прошлого века было высказано предположение (Engelmann, 1882), что стигма обеспечивает реакцию подвижных клеток на свет. Косвенно это подтверждается многочисленными фактами ее исчезновения в материале, длительное время выращиваемом в темноте, и восстановления при перенесении на свет (Kivic, Vesk, 1972b, 1974).

Функции стигмы как фоторецепторного органа не вызывают сейчас сомнений, однако механизм улавливания, трансформации и передачи импульсов в жгутиковый аппарат остается нераскрытым. В свое время Маст (Mast, 1928) полагал, что в жгутике при его основании имеется особая область — конечный фоторецептор, воспринимающий сигналы стигмы, качество и интенсивность которых, очевидно, определяют направление, специфику движения, а в итоге и ориентацию клетки по отношению к источнику света. Однако взаимоотношения между этими структурами не так просты, как кажется на первый взгляд, о чем свидетельствует большая разноречивость фактов.

Если отсутствие стигмы в зооспорах *Hydrodictyon* и *Pediastrum* в том случае, когда они не выходят за пределы материнской клетки и лишаются возможности активно ориентироваться в пространстве, вполне объяснимо, то аналогичные факты в отношении подвижных клеток той части хризомонад, которую ныне предложено (Christensen, 1962) выделить в самостоятельный класс *Haptophyceae*, зооспор нитчатых зеленых водорослей *Klebsorimidium flaccidum*, *Coleochaete* и *Urospora penicilliformis*, мужских гамет *Bacillariophyta* и *Bryopsis hypnoides* ставят пока в тупик исследователей, поскольку во всех этих случаях лишённые стигмы клетки прекрасно реагируют на свет.

Между тем исчезновение стигмы, очевидно, подготовлено всем ходом исторического развития водорослей, клетки которых в филогенезе постепенно утрачивают подвижность, причем в разных организмах этот процесс идет неоднозначно. В одних случаях он начинается с редукции жгутикового аппарата и поэтому, как у *Myrtecia* (Reisigl, 1964), в неподвижных клетках стигма еще сохраняется, в других, — как в зооспорах *Pediastrum* и *Hydrodictyon* (Hawkins, Leedale, 1971), затрагивает в первую очередь стигму.

Если о хлоропласте принято говорить как о специфической органелле растительной клетки, то пиреноид и стигму безусловно следует отнести к своеобразным структурам, присущим клеткам водорослей. Обе эти структуры находятся в тесной функциональ-

ной связи с хлоропластом, а стигма, кроме того, координирует свою деятельность со жгутиковым аппаратом клетки.

Пиреноид в своей структурной организации имеет много общего с хлоропластом: строма пиреноида отличается от стромы хлоропласта только по плотности, ламеллярная система пиреноида является продолжением ламеллярной системы хлоропласта, причем иногда она не претерпевает в пиреноиде никаких существенных изменений, но чаще сопровождается редукцией числа входящих дисков и увеличением их толщины. Пиреноид, несмотря на то что он структурно не обособляется от хлоропласта, оставаясь его составной частью, приобретает способность к самовоспроизведению. Все это позволяет считать пиреноид полуавтономной системой, которая, очевидно, вступила на путь регрессивного развития, не достигнув морфологической индивидуальности. Почти во всех отделах водорослей установлено существование беспиреноидных форм. Возможно, такое состояние оказалось первичным по происхождению, вследствие того что с самого начала функции пиреноида приняли на себя определенные системы хлоропласта. В дальнейшем такое направление развития, по всей видимости, оказалось более прогрессивным, поскольку беспиреноидные формы в растительном царстве явно доминируют.

Стигма по своей структурной организации сильно отличается от хлоропласта. В ходе эволюции эта структура достигает достаточно высокой степени морфологического обособления, хотя накопление пигментов или их предшественников находится в прямой зависимости от хлоропласта, поскольку блокирование синтеза пигментов в хлоропласте приводит, как правило, к исчезновению стигмы. Так же как и пиреноид, стигма у части водорослей располагается за пределами хлоропласта, хотя опосредствованная связь между ними сохраняется. В отличие от пиреноида стигма в некоторых группах водорослей получает структурное обособление. В ходе эволюционного развития стигма все больше оказывалась связанной со жгутиковым аппаратом. Поэтому в дальнейшем редукция и выпадение жгутиковой стадии в цикле развития водорослей, по всей видимости, привели к исчезновению стигмы как функционально бездействующей структуры.

КЛЕТОЧНЫЕ СТРУКТУРЫ, ХАРАКТЕРНЫЕ ДЛЯ КЛЕТОК ВОДОРΟΣЛЕЙ И ЖИВОТНЫХ ОРГАНИЗМОВ

Почти во всех отделах существуют водоросли (исключение составляют синезеленые и красные), в цикле развития которых могут образовываться подвижные клетки. Однако эта тенденция в ходе филогенеза постепенно утрачивается, что прослеживается в наиболее отчетливой форме у зеленых водорослей (*Chlorophyta*), представляющих прогрессивную линию развития на пути к наземным зеленым растениям.

В пределах *Chlorophyta* у низкоорганизованных одноклеточных представителей из числа *Volvocophyceae* организмы сохраняют подвижность в течение всей своей жизни (монадные формы) и лишь при наступлении неблагоприятных условий отмечается переход к пальмеллеvidному состоянию. На следующей ступени филогенетического развития, которую занимают представители *Chlorococcophyceae*, наблюдается частичная утрата подвижности (коккоидное состояние), что выражается в очень непродолжительном (у *Hydrodictyon reticulatum*, например, всего в течение 5 минут) существовании подвижных, как правило, специализированных клеток полового и бесполового размножения (гамет и зооспор). К тому же у одних водорослей (*Chlorococcum*) они образуются нерегулярно (Седова, 1967), а у других, — как у *Scenedesmus* (Trainor, Burg, 1965b), *Tetraëdron* (Starr, 1954) и *Oocystis* (Hallett, 1962), крайне редко и только при создании определенным образом подобранного состава питательной среды и условий выращивания. Подобная возможность возвращения к подвижному состоянию, очевидно, должна рассматриваться как проявление атаксистического признака. Наконец, завершают этот ряд такие водоросли, как *Chlorella* и подобные ей представители автоспоровой группы хлорококковых водорослей, где подвижная стадия в жизненном цикле полностью выпадает.

У многоклеточных зеленых водорослей подвижная стадия обычно ограничивается коротким периодом существования репродуктивных клеток и длится, например у *Klebsormidium flaccidum*, не более 1 часа.

ДВИГАТЕЛЬНЫЙ АППАРАТ

Подвижные клетки отличаются от неподвижных прежде всего появлением у них особого двигательного аппарата. Его присутствие привносит в организацию клеток водорослей черты сходства с животными организмами.

Движение клеток осуществляется при участии особых структур, представляющих либо временные (ризоподии), либо постоянные (реснички, псевдоцилии, жгутики) выросты клетки. Ресничками обычно называют многочисленные (от нескольких десятков до нескольких сотен и даже тысяч) короткие (порядка 5—10 мкм) образования. Псевдоцилии иногда называют ложными ресничками, хотя они не столь многочисленны и по виду больше напоминают длинные, тонкие, чрезвычайно нежные волоски, обнаруживаемые нередко только после подкраски. Под жгутиками подразумевают длинные (порядка нескольких десятков микронов), как и реснички, толстые (около 0.2 мкм), но немногочисленные выросты. Жгутики отличаются от ресничек и меньшей частотой биений.

У некоторых водорослей из отдела *Chrysophyta* помимо жгутиков клетки несут еще и неподвижный, вперед направленный вырост — гаптонему, с помощью которого они нередко прикрепляются к субстрату. О существовании этого выроста было известно очень давно (Scherffel, 1900), однако термин «гаптонема» появился в литературе только в 1955 г. (Parke et al., 1955). К настоящему времени гаптонема обнаружена у 16 видов *Chrysochromulina*, у 3 видов, относящихся к двум родам кокколитофорид, у 1 вида *Prymnesium* и 2 видов рода *Pavlova* (Parke et al., 1971). Сейчас делается попытка обосновать правомочность обособления водорослей, обладающих гаптонемой и рядом других специфических особенностей строения клетки, в самостоятельный класс *Haptophyceae* (Christensen, 1962) или даже отдел (Dodge, 1974).

Гаптонема обычно плотнее, толще и короче жгутиков. Обычно длина гаптонемы составляет $\frac{1}{3}$ или $\frac{1}{4}$ длины жгутика (у *Platychrysis* длина жгутика 20—25 мкм, а гаптонемы всего 5 мкм) и лишь в очень редких случаях (как у *Chrysochromulina megacilindra*) она равна жгутику или даже несколько длиннее его (Manton, Leadbeater, 1974).

У некоторых бурых водорослей (*Fucus*, *Ascophyllum*, *Pelvetia*) в состав двигательного аппарата антерозоидов входит также воронкообразная структура, отходящая от основания жгутика и охватывающая его (рис. 24). Она названа хоботком (proboscis) и характеризуется образованием на своей поверхности более или менее параллельных складок, или полос, число которых составляет 11 у *Pelvetia*, 13 у *Fucus serratus*, 14—15 у *Ascophyllum*. Выказывалось предположение (Manton, Clarke, 1950, 1951; Manton et al., 1953), что при участии хоботка осуществляются дыхательная функция клетки и поиск яйцеклетки.

Рис. 24. Антерозоид *Fucus serratus*. (Рисунок с микрофотографии из: Manton, Clarke, 1951).

1 — хоботок; 2 — жгутик; 3 — мастигонемы.

Жгутики, реснички и псевдоцилии из-за присущего всем им волнообразного характера движения нередко объединяются под общим термином «ундулиподии» (от греческого унда — волна).

В дальнейшем речь пойдет в основном о жгутиках, потому что они наиболее характерны для водорослей.

Среди водорослей чаще всего встречаются формы одножгутиковые, двухжгутиковые, реже трехжгутиковые (*Trichloris*), четырехжгутиковые (*Carteria*, зооспоры *Urospora*, *Ulothrix*, *Stigeoclonium*), даже восьмижгутиковые (*Schizomeris*), а иногда и с несколькими десятками жгутиков (в зооспорах у *Oedogonium*, *Derbesia*, *Vaucheria*). По соотношению длины жгутиков в пределах одной клетки водоросли разделяют на две группы: равножгутиковые и разножгутиковые. Иногда, как у *Dictyota* (в антерозоидах), *Euglena* и у некоторых представителей *Dinophyta*, второй жгутик настолько сильно редуцируется, что вместо него удается обнаружить только очень короткий вырост или пенек (Manton, 1959b; Leedale, 1967). Подобного рода факты свидетельствуют в пользу первичности возникновения равножгутиковых форм.

Сравнительно недавно появилось сообщение (Simon-Bichard-Bréaud, 1972) о существовании в клетках красной водоросли *Bonnemaisonia hamifera* сильно видоизмененных скрытых жгутиков, или крипт. Факт — чрезвычайно интересный, позволяющий по-новому подойти к проблеме филогенетических связей *Rhodophyta* с другими отделами водорослей, но безусловно требующий проверки.



Обычно жгутики направляются вперед по ходу движения клетки и у равножгутиковых форм работают одинаково энергично. У разножгутиковых нередко наблюдается разница в частоте и интенсивности биений (гетеродинамизм), а также положении по отношению к клетке: как правило, длинный жгутик направлен вперед и работает энергичнее, чем короткий, который обращен в сторону или назад по ходу движения организма. Считается, что длинный жгутик обеспечивает поступательное движение клетки и поэтому назван двигательным, а короткий — корректирует ее направление и считается рулевым.

У некоторых зеленых монад, а также у антерозоидов бурых водорослей жгутик может заканчиваться тонким терминальным бичеподобным выростом — акронемой. У водорослей из отделов *Xanthophyta*, *Phaeophyta*, *Chrysophyta*, *Euglenophyta* и *Cryptophyta* (Hibberd, Leedale, 1972) один из жгутиков (чаще всего короткий, но иногда и длинный) образует на своем проксимальном конце вздутие, или парабазальное тело, обычно заполненное плотным аморфным веществом; только у *Sphaleromantis tetragona* (Manton, Harris, 1966) его содержимое оказалось слоистым. Парабазальное тело прилегает вплотную к клеточной поверхности в области расположения стигмы и, возможно, выполняет фоторецепторные функции.

М а с т и г о н е м ы. Жгутики бывают гладкими или опушенными. Опушение появляется за счет латеральных выростов, или мастигонем, длиной 2—3 мкм, имеющих вид тонких волосков (рис. 24), диаметр которых, например, у желтозеленых равен 250 Å, у *Fucus* и *Ascomyllum* — 170—190, а у *Pedinomonas* — всего около 50 Å. Как правило, у равножгутиковых водорослей мастигонемы появляются на обоих жгутиках, а у разножгутиковых — преимущественно только на двигательном и располагаются продольными, параллельными, одиночными (*Euglenophyta*, *Dinophyta*) или двоянными (*Xanthophyta*, *Chrysophyta*, *Phaeophyta*, *Bacillariophyta*) рядами равномерно по всей поверхности или только с одной стороны (Manton et al., 1953; Manton, Clarke, 1957; Manton, 1964c; Manton, Stosch, 1966; Ettl, Manton, 1964; Bradley, 1966; Leadbeater, Dodge, 1967a; Belcher, Swale, 1967; Leedale, 1967; Hibberd, 1970; Moestrup, 1970b; Hibberd, Leedale, 1972). Если оба жгутика оказываются опушенными, то различия между ними могут возникать за счет числа рядов, длины мастигонем и способа их расположения.

Заложение мастигонем в виде строго упорядоченной системы микротрубочек происходит в пузырьках эндоплазматической сети, которые образуются в цитоплазме около ядра (Bouck, 1969; Leedale et al., 1970; Heath et al., 1970; Deason, 1971; Heywood, 1972). Постепенно, по мере развития клетки, пузырьки перемещаются на ее периферию, а затем, очевидно, переносятся на поверхность жгутика. Однако не только механизм их прикрепления, но даже и время, когда это событие совершается (до или после выхода

жгутиков за пределы клетки), установить пока не удалось. Непонятно также, почему пузырьки прикрепляются только к одному жгутику. Нет пока полной ясности и в вопросе о том, как осуществляется связь между структурами жгутика и мастигонем. Во всяком случае, их продольное расположение параллельными рядами, вероятно, не случайно и каким-то образом, по всей видимости, обусловлено спецификой внутренней организации жгутика.

Чешуйки. Жгутики некоторых водорослей (зеленых, бурых, хризомонад) покрываются плотными неминерализованными образованиями, внешне очень напоминающими чешуйки на поверхности клеток (Manton et al., 1963; Manton, Parke, 1965; Parke, Manton, 1965; Manton, Harris, 1966; Manton, 1968; McBride, 1968; Pickett-Heaps, Marchant, 1972), причем у *Prasinocladus* и *Coleochaete* жгутики несут одновременно и мастигономы и чешуйки.

Особый интерес проявляют исследователи к чешуйкам у организмов, которые предлагается выделить из состава *Chlorophyceae* в ранге самостоятельного класса *Prasinophyceae* (Christensen, 1962) или отдела *Prasinophyta* (Round, 1971; Dodge, 1974). По мнению некоторых авторов (Parke, Rayns, 1964; Масюк, 1973), они составляют достаточно морфологически четко очерченную естественную группу с надежным диагностическим критерием — присутствием чешуек на жгутиках, поскольку первоначально только у ее представителей обнаруживались подобного рода образования. Сейчас появилось основание поставить под сомнение эту точку зрения, так как, во-первых, у целого ряда монад, входящих в состав прازیнокладовых, таких как *Pedinomonas minas* (Ettl, Manton, 1964), *Micromonas pusilla* (Manton, 1959a), чешуйки отсутствуют, а во-вторых, они выявлены во многих других группах водорослей самого различного систематического положения: среди *Charophyta* у сперматозоидов *Chara* (Pickett-Heaps, 1968b; Moestrip, 1970a) и *Nitella* (Turner, 1968), в пределах *Chlorophyta* у зооспор *Coleochaete* (*Chaetophorales*) (McBride, 1968).

Жгутиковые чешуйки различаются по форме: они могут быть пластинчатыми, дисковидными, кольцевидными, булавовидными и пр. Изучение жгутиков у нескольких видов рода *Synura* (Hibberd, 1973) показало, что для каждого вида характерна строго определенная форма чешуек. Только у одного вида (*S. echinulata*) они представлены несколькими формами, причем часть из них обнаруживает сходство с аналогичными образованиями, покрывающими тело водоросли. Два сорта чешуек (пластинчатые и дисковидные) выявлены также на жгутиках у *Prasinocladus marinus* (Parke, Manton, 1965).

Чешуйки, в отличие от мастигонем, не имеют такой строгой упорядоченности в расположении и их прикрепление к телу жгутика значительно более слабое. Жгутиковые чешуйки, так же как и клеточные, закладываются в пузырьках, образуемых аппаратом Гольджи. Обычно эти пузырьки ориентируются строго определенным образом по отношению к ядру и диктиосомам. Чешуйки

выводятся на поверхность жгутика через особые каналы (Manton, 1966с, 1967, 1968).

Клеточные и жгутиковые чешуйки несмотря на внешнее сходство отличаются по некоторым свойствам. В частности, чешуйки жгутиков в отличие от чешуек клетки никогда не минерализируются.

Число жгутиков, их длина по отношению друг к другу и длине клетки, наличие и характер расположения мастигоном, присутствие чешуек и их форма — все эти признаки имеют большое значение для систематики водорослей.

Структурная организация. Тело жгутика (табл. X, XV, 3), цилиндрическое почти на всем своем протяжении, суживается в большей или меньшей степени лишь на самых концах. Оно окружено снаружи тонкой, порядка 90 Å, мембраной, представляющей продолжение плазмалеммы, и заполнено аналогичным цитоплазме веществом, в которое погружена система из 11 пар правильно ориентированных (по схеме 9+2) микротрубочек с диаметром 200—360 Å каждая (Ringo, 1967; Leadbeater, Dodge, 1967b). Мантон и Кларк (Manton, Clarke, 1951), впервые изучавшие внутреннюю организацию жгутиков у водорослей, обратили внимание на их однотипность и поразительное сходство в этом отношении со жгутиками клеток не только других растительных организмов, но и животных.

Ближе к вершине жгутика число микротрубочек в нем нередко редуцируется и в акроэме сохраняется только центральная пара (Hibberd, Leedale, 1972; Müller, Falk, 1973). Проксимальный конец жгутика заканчивается перегородкой, к которой прикрепляется центральная пара микротрубочек, а периферические проходят сквозь нее в базальное тело (Ettl, Manton, 1964; Brown et al., 1968; Lucas, 1970b; Deason, 1971; Deason, Darden, 1971; Slankis, Gibbs, 1972).

Помимо системы микротрубочек в жгутике при более подробном его изучении выявлено много дополнительных образований, таких как вырост на одной из микротрубочек в каждом из 9 периферических дублетов (на поперечных срезах эти выросты имеют вид направленных в одну сторону ручек), радиально расположенные тяжи, соединяющие центральную пару микротрубочек с периферическими, 9 одиночных промежуточных фибрилл и др. Строгая размерность расположения всех этих структур в жгутике, как полагают, совсем не случайна и имеет прямое отношение к его способности осуществлять волнообразное движение. По этому поводу высказано уже немало различных гипотез и продолжают появляться новые (Satir, 1972).

Отклонения в сторону упрощения или усложнения организаций жгутика отмечаются крайне редко и бывают вызваны устойчивыми изменениями характера его движения. Обычно чем интенсивнее работает жгутик и сложнее его действия, тем больше дополнительных структур в нем появляется. Это хорошо видно в жгутиках у некоторых динофлагеллат (Leadbeater, Dodge,

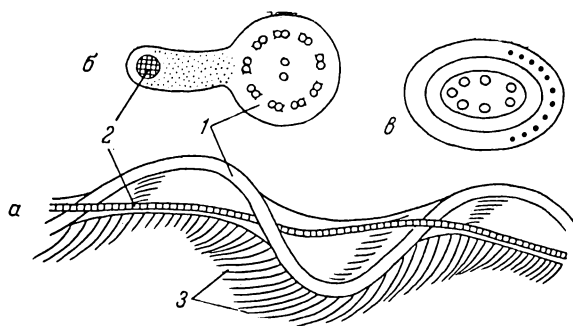


Рис. 25. Схема структурной организации сложного жгутика и гаптонемы. (По: Dodge, 1971).

a — жгутик в продольном сечении; *b* — жгутик на поперечном срезе; *c* — гаптонема на поперечном срезе; 1 — тело жгутика; 2 — стержнеподобная структура с поперечной исчерченностью; 3 — мастигонемы.

1967a, 1967b; Dodge, 1971; Dodge, Crawford, 1971b; Dodge, Bibby, 1973). Здесь в одних случаях появляется дополнительный круг периферических микротрубочек ($9+9+2$), в других — происходит увеличение числа центральных микротрубочек ($9+3$), в третьих — вокруг жгутикового тела, охватывая его по спирали, образуется новая стержнеподобная структура с четкой поперечной исчерченностью, которая возникает вследствие правильного чередования там светлых ($440 \text{ \AA}$) и темных ($220 \text{ \AA}$) участков (рис. 25, *a*, *b*).

Наоборот, стойкое депрессивное состояние жгутиков, как правило, приводит к упрощению их внутренней организации. Например, в жгутиках сравнительно мало активных клеток *Pleurochloris* и *Vischeria* (Hibberd, Leedale, 1972), обнаружена редукция одной из двух центральных микротрубочек ($9+1$). Аналогичное явление отмечено в жгутиках сперматозоидов *Golenkinia minutissima* (Moestrup, 1972). В жгутиках у мужских гамет диатомовых водорослей *Lithodesmium undulatum* и *Biddulphia levis* (Manton, Stosch, 1966; Heath, Darley, 1972) исчезают обе центральные микротрубочки ($9+0$); такая же картина наблюдается в коротком жгутике *Colacium palmella*, хотя длинный жгутик имеет типичную организацию ($9+2$) (Willey et al., 1973). Более того, остановка клетки и переход в неподвижное состояние сопровождается либо сбрасыванием, как у *Coleochaete* (Pickett-Heaps, Marchant, 1972), *Oedogonium* (Pickett-Heaps, 1971, 1972b), *Pseudendoclonium* (Mattox, Stewart, 1973) и многих других водорослей, либо втягиванием жгутиков внутрь клетки с последующей разборкой всей системы трубчатых элементов, что наблюдалось у *Vaucheria sessilis* (Greenwood, 1959), *Stigeoclonium* (Manton, 1964a), *Chlamydomonas* (Johnson, Porter, 1968), *Enteromorpha* (Evans, Christie, 1970), *Pediastrum* (Hawkins, Leedale, 1971),

Hydrodictyon (Marchant, Pickett-Heaps, 1972a) и некоторых других. Процесс втягивания жгутиков обычно сопровождается подергиванием клетки.

Любопытно, что псевдоцилии, как правило, теряют центральную пару микротрубочек, а вместе с тем и свою эластичность (Wujek, Chambers, 1965; Wujek, 1968).

Несколько иное строение имеет гаптомема (рис. 25, е). В отличие от жгутиков она к вершине несколько расширяется за счет локализации здесь двух больших пузыревидных тел, отличных от пузырьков эндоплазматической сети. На поперечных срезах через гаптомему четко видно, что число окружающих мембран в ней увеличивается до трех; отсутствует центральная пара микротрубочек, а периферические оказываются одиночными, причем число их колеблется от 8 до 6, в зависимости от видовой принадлежности водоросли (Manton, 1964d, 1967, 1972; Parke et al., 1971; Chretiennot, 1973).

Базальное тело. В основании каждого жгутика лежит базальное тело. Оно располагается в цитоплазме вблизи поверхности клетки. Если в этом месте образуется углубление или воронка, как у *Euglena*, в зооспорах *Vaucheria*, то создается впечатление, что базальные тела погружены глубоко в клетку. Чаще всего они направляются под прямым углом друг к другу, а в зооспорах *Hydrodictyon reticulatum* (Marchant, Pickett-Heaps, 1972a, 1972c), в отличие от гамет, и в подвижных клетках у некоторых представителей *Dinophyta* из порядка *Prorocentrales* (Dodge, Bibby, 1973) — под углом 180°, но это встречается очень редко.

Иногда (в подвижных клетках *Chlamydomonas moewusii*, *Cryptomonas* sp., *Volvox* sp., *Pediastrum* sp., *Hydrodictyon reticulatum*, *Klebsormidium*, *Schizomeris*) базальные тела соединяются перемычкой в виде тонкой нити или массивного тяжа (Brown et al., 1968; Lucas, 1970b; Deason, Darden, 1971; Hawkins, Leedale, 1971; Marchant, Pickett-Heaps, 1972b; Marchant et al., 1973; Birkbaek et al., 1974), что, очевидно, помогает достигать большей координации в движении жгутиков (табл. XV, 3).

Базальное тело представляет собой короткий (до 2 мкм) цилиндр, в периферической части которого располагается 9, но не дублетов, как в жгутике, а триплетов микротрубочек (Ettl, Manton, 1964; Ringo, 1967; Deason, Darden, 1971), составляющих с микротрубочками жгутика единую систему, а центральная пара здесь отсутствует. Репликация базальных тел приурочена чаще всего к ранней профазе, но иногда, как у *Ochromonas* (Slankis, Gibbs, 1972), может осуществляться гораздо раньше, а именно — в интерфазе. Остановка клетки и утрата ею жгутиков нередко сопровождаются дезинтеграцией базальных тел, хотя у некоторых водорослей (*Vaucheria* и *Stigeoclonium*) они сохраняются в неизменном виде, но при этом изменяют свое положение в клетке, перемещаясь ближе к ядру (Moestrup, 1970b). Редукция жгути-

ков или только одного из них, как у *Dictyota* (Manton, 1959b), а также у представителей *Eustigmatophyceae* (Hibberd, Leedale, 1970), далеко не всегда сопровождается утратой базальных тел. Случаи присутствия базальных тел с типичной организацией в клетках неподвижных водорослей свидетельствуют о вторичности этого состояния.

Ризопласт. От базальных тел, принадлежащих обычно только функционирующим жгутикам, отходят один или несколько ризопластов, иногда называемых жгутиковыми корнями. Например, у *Ochromonas danica* ризопласт имеется только у длинного жгутика, хотя существуют водоросли, у которых эти структуры отсутствуют (Manton, Stosch, 1966; Leedale, 1967; Leadbeater, Dodge, 1967a, 1967b; Hibberd, Leedale, 1972).

Ризопласт представляет сложную систему, состоящую из оди-
нотных (у *Ochromonas danica*) или собранных в пучки по 2—9
микротрубочек (у *Stigeoclonium*, *Ulothrix* и *Draparnaldia* 2 и 5,
у *Schizomeris* 5, у *Hydrodictyon* 5—8, у *Dictyota* 8, у *Urospora* 9),
а иногда и поперечноисчерченного фибриллярного по своей
природе тяжа (табл. XV, I). Эта картина возникает за счет
правильного чередования (с интервалом в 400 Å) темных и свет-
лых полос (Manton, 1959b, 1964a, 1966c, 1968; Hoffman, Manton,
1962, 1963; Manton, Parke, 1965; Manton et al., 1965; Parke, Man-
ton, 1965; Leadbeater, 1969; Hoffman, 1970; Hibberd, 1970; Lu-
cas, 1970b; Evans, Christie, 1970; Pickett-Heaps, 1971, 1972b;
Dodge, Crawford, 1971b; Moestrup, 1972; Slankis, Gibbs, 1972;
Watson, Arnott, 1973; Kristiansen, 1974). Пучки микротрубочек,
как правило, направляются на периферию клетки, к плазма-
лемме, очевидно, выполняя там роль цитоскелетных образований
(Hoffman, 1970, 1973; Pickett-Heaps, 1972b), а поперечноисчер-
ченный фибриллярный тяж тянется к ядру, в зону расположения
центриолей, где, как у некоторых хризомонад (Leadbeater, 1969;
Slankis, Gibbs, 1972), и закрепляется. Можно предположить, что
с помощью этой структуры ризопластов устанавливается связь
жгутикового аппарата с клеточным ядром. Если микротрубочки
при выходе из базальных тел располагаются симметрично, то они
образуют очень характерную крестообразную фигуру. Наряду
с этим известны случаи асимметричного строения корешковой
системы жгутиков, и тогда, как в подвижных клетках *Chara*
(Pickett-Heaps, 1968b; Moestrup, 1970a), *Nitella* (Turner, 1968),
Coleochaete (McBride, 1968; Pickett-Heaps, Marchant, 1972), *Klebs-
sormidium* (Pickett-Heaps, Marchant, 1972; Marchant et al., 1973),
вместо типичного ризопласта появляется совершенно необычный
комплекс, включающий отходящую от одного из базальных тел
в сторону центриолей многослойную структуру и расположен-
ный под прямым углом к ней широкий пучок из 20—36 микро-
трубочек, который направляется к плазмалемме и размещается
вдоль нее, причем ни то ни другое образование непосредственно
не соединены с ядерной оболочкой, а единственный в клетке

пучок микротрубочек, вероятно, выполняет функцию, аналогичную микротрубочковой системе ризопласта. Со временем многослойная структура отодвигается на периферию клетки ближе к пучку микротрубочек. Это перемещение начинается с момента ее остановки, когда происходит втягивание жгутика. Примечательно, что точно такой же комплекс структур обнаружен и в подвижных клетках у мхов (Carothers, Kreitner, 1968).

ЦЕНТРИОЛИ

Очень сходную с базальными телами организацию имеют центриоли. Пикетт-Хипс (Pickett-Heaps, 1975) даже рассматривает эти две структуры как гомологичные образования, причем термин «базальные тела» предлагает употреблять в отношении структур, которые прикрепляются к жгутикам, а термином «центриоли» соответственно обозначать те структуры, которые к ним не прикрепляются. Более того, центриолям приписывается способность к образованию базальных тел и жгутиков (Ott, Brown, 1974b). Иногда, как у *Chorda tomentosa* (Toth, 1974), центриоли мигрируют к клеточной поверхности и начинают функционировать как базальные тела.

Центриоли относятся к тем структурам, которые среди фотосинтезирующих организмов встречаются только у водорослей и потому представляют особый интерес. Их можно обнаружить почти во всех подвижных клетках (исключение составляют эвгленовые), а у многоклеточных водорослей — даже в неподвижных, вегетативных клетках таллома. Кроме того, стали появляться сообщения (Pickett-Heaps, 1970, 1972c; Atkinson et al., 1971; Wilson et al., 1973; Nilshammer, Walles, 1974) о наличии центриолей у одноклеточных водорослей, подвижная стадия в жизненном цикле которых полностью утрачена. Сюда в первую очередь относится автоспоровая группа *Chlorococcophyceae* (*Kirchneriella*, *Chlorella*, *Scenedesmus*, *Tetraëdron*). Сейчас центриоли или похожие на них структуры обнаружены у представителей большинства отделов водорослей. Следует отметить, что у некоторых водорослей (*Sargassum*) эти структуры появляются на очень короткое время, обычно в период анафазы ядерного деления.

Как правило, центриоли становятся заметными только после соответствующей цитологической обработки материала и представлены у водорослей несколькими морфологическими модификациями: в виде интенсивно окрашенной гранулы (рис. 26, а), как у *Protosiphon* (Bold, 1933); иногда вокруг нее возникает светлая зона — центросфера (рис. 26, б), что описано у *Eremosphaera* (Reichardt, 1927); в очень редких случаях (преимущественно у бурых водорослей) от центросферы радиально расходятся лучи (рис. 26, в), образуя так называемую астросферу (Yamanouchi, 1909; Ogawa, 1971).

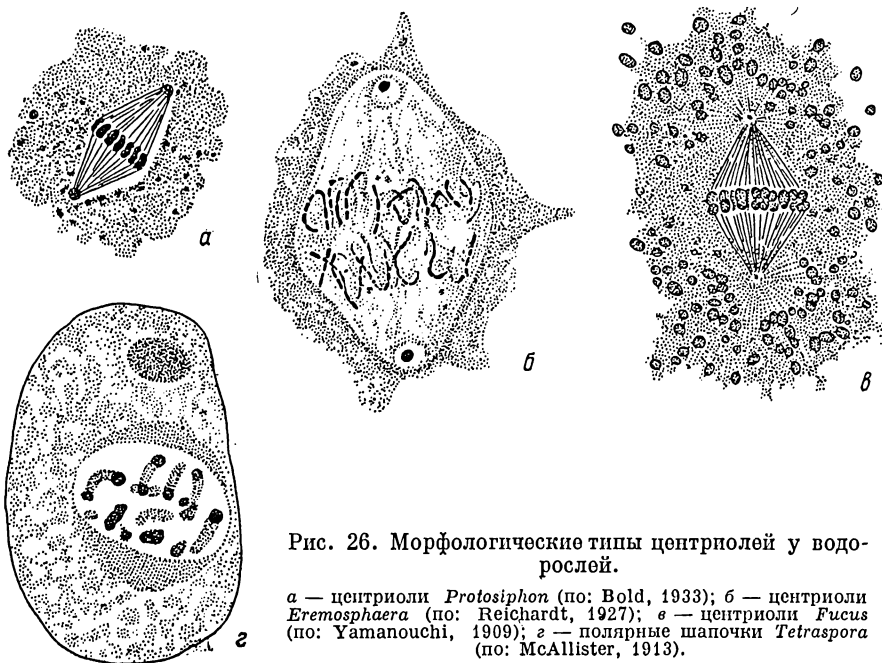


Рис. 26. Морфологические типы центриолей у водорослей.

а — центриоли *Protosiphon* (по: Bold, 1933); б — центриоли *Eremosphaera* (по: Reichardt, 1927); в — центриоли *Fucus* (по: Yamanouchi, 1909); г — полярные шапочки *Tetraspora* (по: McAllister, 1913).

Кроме того, у хлорококковой водоросли *Tetraspora* (рис. 26, г) и у некоторых красных водорослей преимущественно из порядка *Cryptonemiales* вместо типичных центриолей на полюсах веретена располагаются своеобразные структуры, получившие для первых название полярных шапочек (McAllister, 1913), для вторых — полярных тел (Westbrook, 1935; Magne, 1964), причем последние, как недавно выяснилось (Peugère, 1971), по своей организации не имеют ничего общего с центриолями.

Детальное изучение центриолей показало, что они представляют собой парные цилиндрические тела длиной, как например у *Chlorella*, до 175 нм и сечением около 200 нм (Atkinson et al., 1971), расположенные под прямым углом друг к другу и содержащие систему из 9 триплетных периферических микротрубочек, чем очень напоминают внутреннее устройство базальных тел жгутиков. Центриоли, как и базальные тела, считались у водорослей одними из наиболее консервативных клеточных структур, поскольку до самого последнего времени не было известно никаких отклонений в их организации. Это представление пришлось изменить, после того как преимущественно среди форм, потерявших подвижность, например у *Kirchneriella* (Pickett-Heaps, 1970), были обнаружены необычного вида центриоли, характеризующиеся не только укорочением цилиндрических тел, но и изменен-

ной структурной организацией (наряду с триплетами микротрубочек образуются и дублеты). В связи с этим встал вопрос о более строгом употреблении термина «центриоль», которым предлагается обозначать только те структуры, которые имеют триплетную компоновку микротрубочек, а телам с иной их упорядоченностью давать другие названия (McLaughlin, 1971), чтобы оттенить структурное своеобразие. С нашей точки зрения, такое предложение вряд ли найдет поддержку, поскольку констатация свойственной многим клеточным структурам вариабельности не требует особого терминологического обозначения. Введение же новых терминов часто лишь усложняет понимание сути, а не способствует ее разъяснению.

Центриоли, как правило, располагаются около ядра (внеядерные центриоли), и лишь в очень редких случаях их обнаруживают в ядре (внутриядерные центриоли). Во время митоза наблюдается расхождение центриолей в противоположные стороны. Здесь они образуют своеобразные полюса ядра, к которым обычно сходятся нити веретена (астральный тип митотического ядерного аппарата).

У некоторых водорослей оболочка ядра остается интактной в течение всего митоза (закрытые ядра), но иногда в зоне расположения центриолей она все же растворяется, образуя полярные отверстия (fenestra — по: Johnson, Porter, 1968). С их помощью устанавливается прямой контакт между ядром и цитоплазмой, через них же, как это наблюдается у *Kirchneriella* (Pickett-Heaps, 1970), *Hydrodictyon reticulatum* (Marchant, Pickett-Heaps, 1970), *H. africanum* (Northcote, 1968), в ядро проникают не только микротрубочки, но и центриоли, которые из внеядерных превращаются во внутриядерные. Однако чаще центриоли так и остаются внеядерными. Подобного рода картина выявлена, например, у *Uva* (Løvlie, Bråten, 1970), *Stigeoclonium* и *Ulothrix* (Floyd et al., 1972a).

Репликация центриолей приурочена к поздней телофазе или даже к интерфазе ядерного деления. Детали этого процесса во многом остаются еще не раскрытыми. Пока не вызывает сомнений (Pickett-Heaps, 1968b, 1971; Turner, 1968, Manton et al., 1970; Coss, Pickett-Heaps, 1974), что по крайней мере при гамето- и зооспорогенезе они возникают de novo. Во всяком случае, к моменту своего расхождения они оказываются полностью сформированными и готовыми к выполнению присущих им функций, по поводу которых существует еще много неясного. Долгое время центриолям приписывалась роль митотических центров, которые принимают участие в формировании, ориентировке и нормальном функционировании ядерного веретена. Однако факт существования большой группы организмов с анастральным типом митотического ядерного аппарата, где центриоли отсутствуют, а веретено тем не менее правильно ориентируется и нормально функционирует, делает эту точку зрения малосостоятельной.

Более того, в опытах с *Chara* (Pickett-Heaps, 1967b, 1968b) было показано, что функции веретена и его ориентация осуществляются с центриолями также успешно, как и без них. У *Kirchneriella* (Wilson et al., 1973) формирование веретена заканчивается перед появлением на его полюсах центриолей. У *Hydrodictyon reticulatum* (Marchant, Pickett-Heaps, 1970) центриоли, располагаясь на полюсах закрытых ядер, вообще не включаются в аппарат ядерного веретена и вся их последующая деятельность оказывается связанной исключительно с формированием жгутиков.

В последнее время некоторые исследователи (Floyd et al., 1972a) обратили внимание на преимущественное скопление микротрубочек вокруг центриолей. На этом основании им начали приписывать роль центров образования микротрубочатых элементов клетки, но подобный аргумент без строгого фактического обоснования выглядит мало убедительным и вызывает серьезные возражения, особенно при наличии таких фактов, как схождение микротрубочек веретена у *Scenedesmus* (Pickett-Heaps, 1975) к зоне полярных отверстий, а не к центриолям, которые оказываются смещенными в стороны, тем более что в настоящее время около центриолей, как уже отмечалось (см. главу 3), обнаружена особая зона, состоящая из плотного вещества; именно она ввиду некоторых особенностей организации и поведения, по мнению Пикетт-Хипса (Pickett-Heaps, 1969, 1975), больше подходит на роль микротрубочкообразующего центра (МТОЦ). Центриоли же он рассматривает как инертные спутники, возникшие в результате дифференциации МТОЦ и находящиеся целиком под контролем этой системы. Возможно, первоначально центриоли принимали участие в образовании микротрубочек веретена и в этой связи их расположение на его полюсах оказывается вполне естественным. Однако в дальнейшем эта функция центриолями, по-видимому, утрачивается, они превращаются в пассивные структуры, которые в ходе эволюции растительных организмов постепенно регрессируют и в утративших подвижность клетках, преимущественно у водорослей, сохраняются лишь как реликтовые образования. Тот факт, что не только центриоли и близкие им по организации базальные тела, но и зона примыкающей к ним цитоплазмы свободны от рибосом, свидетельствует об отсутствии здесь синтетических процессов, в том числе связанных с образованием микротрубочек. Однако не следует упускать из виду, что в подвижных клетках центриоли по крайней мере в силу своего пространственного положения выполняют роль связующего звена между ядром и жгутиковым аппаратом клетки, объединяя эти структуры в единую систему и координируя их работу. Этот, по-видимому, исходный тип взаимоотношений в наиболее полной форме сохранился у монадных форм зеленых водорослей, преимущественно среди представителей *Volvocophyceae*. В процессе филогенетического развития водорослей комплекс жгутиковый аппарат—центриоли—ядро (а точнее базальное тело—центриоли—

ядерное веретено), несмотря на то, что он, по мнению Пикетт-Хипса (Pickett-Heaps, 1969, 1975; Pickett-Heaps, Marchant, 1972), и является одним из наиболее консервативных в клетке, все же подвергается существенным преобразованиям. Этому в немалой степени способствует как появление морфологических модификаций у структур, входящих в данную систему, так и усиливающееся их обособление с последующей независимой друг от друга редукцией. Последнее касается главным образом жгутиков и центриолей, причем разные по систематическому положению водоросли ведут себя в этом отношении крайне неоднозначно. Выявление особенностей в организации ядерно-жгутикового комплекса позволит полнее представить, в каком направлении шло развитие этой системы в целом.

Итак, двигательный аппарат клетки — это сложная система, состоящая из трех различающихся по организации, но тесно связанных друг с другом как структурно, так и функционально частей: жгутиков, базальных тел и ризопластов (неподвижная гаптонема в отличие от жгутиков не имеет ни базального тела, ни ризопластов), причем даже у стоящих на одной из низших ступеней филогенетического развития вольвоксовых водорослей (*Volvocophyceae*) жгутиковый аппарат достигает очень высокого уровня внутренней организации. В жгутиковом аппарате водорослей, относимых к боковым ветвям филогенетического развития, как например у представителей отдела *Dinophyta*, наметилась тенденция к усложнению и явной специализации, что, в частности, выразилось в появлении дополнительной спиральной структуры. Проблема происхождения жгутикового аппарата у водорослей оказалась самым тесным образом связанной с вопросами филогении этих организмов.

До появления выдвинутой Пашером (Pascher, 1907, 1909, 1912, 1914, 1915a, 1915b, 1916, 1917) жгутиковой теории происхождения организмов подавляющее большинство исследователей признавало первичными амебоидные формы организмов, аргументируя это простотой их строения. Взгляды Пашера, основанные на наблюдении случаев перехода от типичного ризоподияльного состояния к жгутиковому, сразу получили поддержку со стороны многих ведущих альгологов и нашли отражение во многих системах водорослей, где амебоидные организмы стали рассматриваться как вторичные. Однако уже среди современников Пашера были и те, кто не согласился с такой трактовкой эволюционного процесса и выступил с серьезной, аргументированной фактическим материалом критикой его теории (Гоби, 1916; Еленкин, 1924), позднее поддержанной М. М. Голлербахом и В. И. Полянским (1951), К. И. Мейером (1951), А. М. Матвиенко (1954), В. И. Полянским (1956), А. В. Топачевским (1962), Бурелли (Bourrelly, 1966), Прескоттом (Prescott, 1968), а среди зоологов А. А. Захваткиным (1949).

В связи с возможностью изучения тонкой организации клетки появляются реальные предпосылки вновь вернуться к обсуждению этой проблемы, но уже на новом, более высоком уровне.

У одноклеточных водорослей наряду с ризоподiallyными встречаются также и жгутиковые формы, причем некоторые флагеллаты могут терять жгутики и временно превращаться в ризопод, а у части типичных ризопод наблюдается способность к образованию жгутиков. Иногда обе структуры присутствуют в клетке одновременно. Свободный переход от жгутикового к ризоподiallyному состоянию и наоборот возможен, по-видимому, только в клетках с незакрепившейся морфологической организацией, с высокой лабильностью ее систем и типов питания, поэтому не случайно подобные превращения обнаружены именно среди наиболее примитивных из числа нынеживущих вольвоксовых, эвгленовых, криптонад, хризмонад и динофлагеллат. Не исключено, что исторически ризоподии и жгутики появились у водорослей одновременно и независимо друг от друга для осуществления по сути сходной функции — перемещения в жидкой среде. Вполне вероятно, что у части организмов произошло заложение в клетке сразу обеих систем. Однако в дальнейшем клетка в зависимости от ситуации либо полностью реализует свои потенциальные возможности, и тогда появляются как ризоподии, так и жгутики, либо только частично, чем и объясняется образование лишь какой-то одной из этих структур. Очевидно, у водорослей на начальных этапах становления клеточной организации складывались условия, более благоприятные для формирования жгутиковых форм, которые со временем начали преобладать и впоследствии стали исходными звеньями различных филогенетических рядов с параллельным ходом развития в дальнейшем.

Внутреннее устройство жгутиков, как показывают исследования, не только совершенствовалось, но и усложнялось, что в конце концов способствовало созданию довольно громоздкой системы двигательного аппарата. Эта тенденция завела его развитие в тупик. Очевидно, продолжающееся морфологическое становление клетки постепенно приходит в противоречие с функциональными возможностями жгутиков и с какого-то момента развития они перестают отвечать своему назначению — теряют подвижность, а затем частично или полностью редуцируются.

Ризоподии в процессе эволюции не подвергались столь существенным преобразованиям и остались просто устроенными, поэтому они оказались более лабильными структурами, обладающими широкими приспособительными возможностями, и сохранились не только у водорослей (в спорах, гаметах), занимающих довольно высокое место в филогенетической системе (*Draparnaldia*, *Stigeoclonium*, *Vaucheria*, многие красные), но даже и у покрытосеменных растений (в спермиях).

ЦИТОКИНЕЗ

Одним из основных свойств организма следует признать его способность к росту и размножению путем деления. Клеточное деление (цитокинез) сопровождается сложными преобразованиями всех систем клетки. В результате ее деления возникают либо только две дочерних клетки, либо их число достигает нескольких десятков и даже сотен, причем в одних случаях они оказываются обособленными друг от друга, давая начало одноклеточным организмам, а в других — объединяются в более или менее прочные, долго существующие многоклеточные комплексы (колонии, ценобии, многоклеточные талломы). Такое разнообразие конечных картин цитокинеза в значительной мере определяется особенностями строения и поведения клеточных покровов. Проблемы происхождения многоклеточных водорослей, становления нитчатых и пластинчатых талломов, возникновения сифонального типа организации таллома, от решения которых во многом зависит дальнейшая разработка филогении водорослей, невозможно рассматривать в отрыве от специфики организации клеточных покровов и их онтогенеза, поэтому огромный интерес, проявляемый к этим вопросам, вполне закономерен.

Цитокинез самым тесным образом связан с митозом. В зависимости от степени их согласованности во времени различают последовательное, или сукцессивное, деление, при котором за делением ядра сразу же следует образование клеточной перегородки (рис. 27, а), и одновременное, или симультанное, деление (нередко его называют также делением распада), характеризующееся тем, что образование клеточных перегородок наступает одновременно и лишь после того, как завершится вся серия ядерных делений в клетке (рис. 27, б). Помимо этого у водорослей обнаружено очень своеобразное деление, называемое иногда постепенным, или прогрессивным (*progressive cleavage*). В отличие от симультанного деления оно осуществляется в несколько этапов. Вначале происходит многократное деление ядра и образование ценоцитного таллома при сохранении им в этот период способности расти и дифференцироваться. Затем в определенные

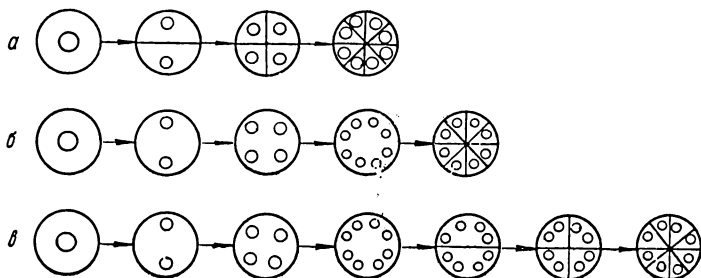


Рис. 27. Способы клеточного деления у водорослей. (Ориг.).

a — последовательное деление; *b* — одновременное деление; *c* — сегментационное деление.

моменты жизнедеятельности организма по всему таллому или только в отдельных его участках начинается формирование перегородок, рассекающих его на многоядерные сегменты (за что это деление часто называют сегментационным, или сегрегативным), из которых каждый в свою очередь подвергается делению, что в конце концов приводит к образованию одноядерных клеток (рис. 27, *c*). Такой способ образования дочерних клеток впервые был обнаружен в группе низших грибов (Harper, 1899), но затем его нашли и у других организмов. В отличие от последовательного и одновременного деления при постепенном делении митоз значительно отстает во времени (иногда на многие месяцы) от цитокинеза. Эта особенность во взаимодействии двух важнейших клеточных процессов в сочетании со спецификой формирования клеточных оболочек, весьма вероятно, стала в свое время причиной появления у водорослей очень своеобразного, сифонального типа таллома.

Цитокинез относится к числу наиболее продолжительных клеточных процессов и иногда растягивается на несколько часов, например у *Euglena gracilis* (Boasson, Gibbs, 1972) он длится приблизительно 10 часов. На скорость цитокинеза влияют такие факторы, как продолжительность и интенсивность освещения, температура, состав питательной среды и др. (Семененко и др., 1969). При выращивании водорослей в лабораторных условиях задержку клеточного деления можно вызвать за счет прекращения обновления питательной среды, причем в данном случае влияет не столько недостаток минеральных солей, сколько накопление продуктов выделения (Chardard, 1966). Проблемы клеточного деления очень актуальны в связи с решением задачи повышения продуктивности водорослей при искусственном разведении, поэтому они имеют важное практическое значение.

Деление клеток осуществляется несколькими разными способами. Многие одноклеточные как подвижные, так и неподвижные водоросли, а также вегетативные клетки в талломах многокле-

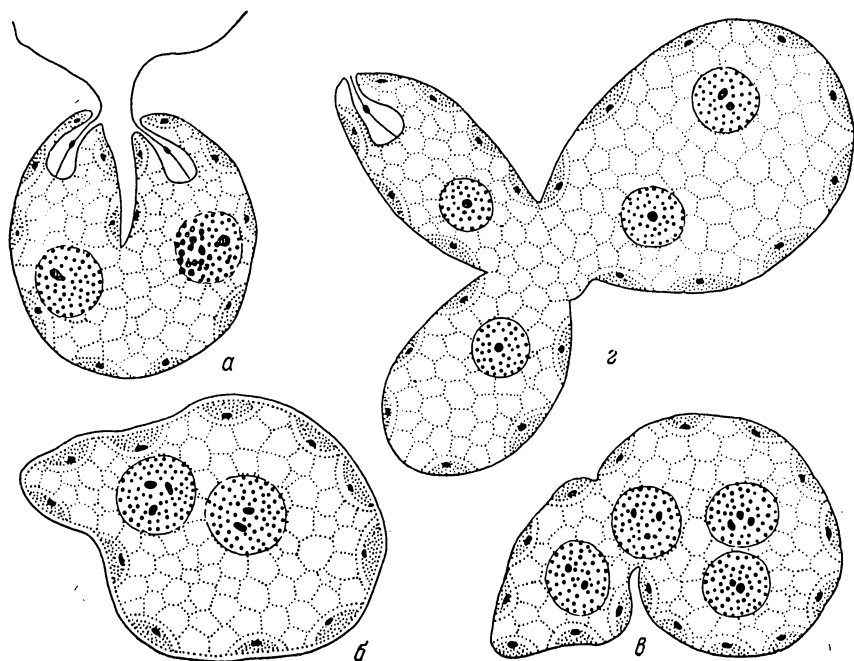


Рис. 28. Цитокинез у *Colactium vesiculosum*. (По: Johnson, 1934).

а — продольное деление клетки, находящейся в подвижном состоянии; б — начальный этап деления клетки, потерявшей подвижность; в, г — различные этапы клеточного деления, приводящего к образованию плазмодия.

точных водорослей размножаются путем деления клетки надвое, которое может повторяться, почти не прерываясь периодом роста. В основе этой формы размножения лежит сукцессивное деление клеток. Наряду с этим для водорослей характерен множественный, одновременный распад содержимого клетки на отдельные участки, которые впоследствии превращаются в дочерние клетки, как это часто происходит при гамето- и спорообразовании. В основе этой формы размножения лежит симультанное деление.

По общему признанию деление находящихся в дифференцированном состоянии клеток перетяжкой надвое у монадных форм водорослей относится к самому простому типу (Schussnig, 1960; Ettl, 1971). У вольвоксовых, эвгленовых, хризомонад, криптомонад и динофлагеллат с гетерополярной формой клеток деление надвое происходит только в одной плоскости — в направлении длинной оси. В этот период одни клетки сохраняют подвижность, а другие — временно останавливаются (рис. 28, а, б). Деление перетяжкой начинается с вставания плазмалеммы внутрь клетки и происходит либо на обоих концах одновременно, но чаще вначале затрагивает только передний конец, где располагаются жгутики. Обычно инвагинирующие участки плазмалеммы в виде

кольцевой борозды направляются навстречу друг другу и, смыкаясь, пересекают клетку на две части. Иногда деление до конца не завершается, и тогда возникает колония простейшего типа — плазмодий. Подобное явление, в частности, нередко наблюдается у эвгленовых водорослей. Здесь довольно регулярно появляются плазмодии, состоящие из 3, 4 и более клеток (рис. 28, в, г). У клеток сферической формы, имеющих неопределенно большое число осей симметрии, деление на две половины происходит во всевозможных направлениях. В асимметричных клетках наблюдается смещение продольной плоскости деления и косое рассечение протопласта. Значительно сложнее устанавливать направление расположения плоскостей деления при множественном распадении содержимого клетки, хотя и здесь ориентация клеточного деления, очевидно, определяется формой клетки, положением оси ядерного веретена и дочерних ядер, т. е. оно является отражением особенностей внутренней организации клетки.

Наличие клеточных покровов и неоднозначное их поведение при цитокинезе значительно усложняет и разнообразит его картины. В свое время еще Страсбургер (Strasburger, 1880) при изучении цитокинеза у различных растительных объектов — от водорослей до высших растений — впервые обратил внимание на два разных способа образования разделительных клеточных перегородок, причем один (при помощи кольцевой борозды) встречается чаще всего у водорослей, а другой (при помощи клеточной пластинки) — у высших растений.

Кольцевая борозда у водорослей, клетки которых снабжены оболочками, образуется за счет вrastания плазмалеммы, а часто и оболочки внутрь клетки, которая тоже участвует в делении ее содержимого на две части. Этот акт может быть однократным или многократным, борозда деления способна проходить либо только в одной плоскости, как у однорядных нитчатых водорослей, либо в разных, что свойственно водорослям с многорядными нитчатыми или пластинчатыми талломами. Если митоз и цитокинез скоординированы во времени, то обычно появление кольцевой борозды наблюдается в профазе, как у *Mougeotia* (Bech-Hansen, Fowke, 1972) или *Closterium* (Pickett-Heaps, Fowke, 1970a), но полностью ее формирование завершается лишь после окончания митоза.

У высших растений клеточное деление осуществляется иначе и сопровождается заложением особой структуры — клеточной пластинки, которая обычно появляется в плоскости клеточного деления в поздней анафазе или ранней телофазе между возникающими в ходе митоза дочерними ядрами, растет по направлению к периферии и разделяет протопласт на две части. Клеточная пластинка состоит из волокнистых структур и системы мелких, содержащих пектин пузырьков, которые постепенно увеличиваются в размерах и сливаются в более крупные. Их мембранные элементы преобразуются в плазматические мембраны двух новых

клеток и в конце концов смыкаются с плазмалеммой родительской клетки. Одновременно снаружки от вновь образованных плазматических мембран, выполняющих роль разделительных перегородок, происходит отложение оболочек, которые в конечном счете срастаются с боковыми стенками материнской клетки. Сходные в общих чертах картины формирования оболочек наблюдаются и при делении клеток перетяжкой при помощи кольцевой борозды, особенно в тех случаях, когда в ее образовании принимает участие только плазмалемма, а клеточная оболочка достраивается позднее, как у *Klebsormidium* (Pickett-Heaps, 1972e) и *Stichococcus* (Pickett-Heaps, 1974c).

Накопленный к настоящему времени материал по клеточному делению показывает, что разделение цитокинеза по типу родослей и высших растений, предложенное Страсбургером, оказалось не столь строгим, как предполагалось первоначально, поскольку у харовых (Pickett-Heaps, 1967b; Turner, 1968), *Ulothrix*, *Stigeoclonium* (Floyd et al., 1972a), *Spirogyra* (Fowke, Pickett-Heaps, 1969b), *Microspora* (Pickett-Heaps, 1973a), *Frittschiella* (McBride, 1970), а также большинства *Volvocales*, *Chlorococcales* и *Oedogoniales* (Pickett-Heaps, 1975), подобно высшим растениям, цитокинез осуществляется с образованием клеточной пластинки. Таким образом, клеточная пластинка как структура возникает уже на определенном этапе филогенетического развития зеленых водорослей и, возможно, в разных их группах независимо друг от друга. В то же время у целого ряда высших растений удалось обнаружить при цитокинезе заложение кольцевой борозды и, следовательно, сохранение у них более примитивного способа деления. Любопытно, что у *Spirogyra* (Fowke, Pickett-Heaps, 1969b) и *Microspora* (Pickett-Heaps, 1973a) наблюдается цитокинез смешанного типа, так как происходит одновременное заложение кольцевой борозды и клеточной пластинки, которые в процессе роста смыкаются друг с другом и образуют клеточную перегородку. Факты подобного рода убедительно свидетельствуют в пользу идеи преемственности этих двух способов клеточного деления.

АППАРАТ КЛЕТОЧНОГО ДЕЛЕНИЯ

Современные методы исследования и особенно электронная микроскопия позволили внести существенные уточнения в детали цитокинеза. Установлено (Ramus, 1969b; Pickett-Heaps, 1972e, 1974c, 1975), что при образовании кольцевой борозды аппарат клеточного деления включает систему пузырьков, которые, как можно утверждать с большой долей вероятности, являются производными эндоплазматической сети и аппарата Гольджи, поскольку именно их компоненты в этот период находятся в гипертрофированном состоянии. В делящейся клетке пузырьки скапливаются в зоне будущего деления, преимущественно в месте выростов

плазмалеммы, и участвуют в процессах их роста. Содержащиеся в пузырьках вещества изливаются на поверхность плазмалеммы и включаются в формирование клеточной оболочки. Обычно при таком способе деления отмечается сохранение в течение всей телофазы системы межзонального веретена, представляющей ту часть ядерного веретена, которая соединяет разошедшиеся в анафазе группы хромосом, состоит из перпендикулярно ориентированных к плоскости будущего клеточного деления микротрубочек и в конце концов рассекается врастающей внутрь клетки кольцевой бороздой, как это установлено у *Klebsormidium* (Pickett-Heaps, 1972e), *Stichococcus* (Pickett-Heaps, 1974c) и многих представителей *Conjugales* (Pickett-Heaps, 1975). У *Closterium* (Pickett-Heaps, Fowke, 1970a) лишь после завершения цитокинеза в зоне образования перегородки появляются микротрубочки. Они, вероятно, содействуют ростовым процессам, в ходе которых восстанавливается оболочка.

При формировании клеточной пластинки в зоне клеточного деления помимо пузырьков происходит скопление микротрубочек, располагающихся в строгой системе. У очень незначительной части водорослей, как и у высших растений, они ориентируются перпендикулярно к плоскости будущего клеточного деления. Такая система расположения микротрубочек в месте заложения клеточной перегородки получила название фрагмопласта. Среди водорослей фрагмопласт обнаружен пока только у всех представителей *Charophyta* (Pickett-Heaps, 1967b; Turner, 1968), а среди *Chlorophyta* у *Coleochaete* (Marchant, Pickett-Heaps, 1973) и у *Spirogyra* (Fowke, Pickett-Heaps, 1969b), причем у спирогиры одновременно происходит заложение кольцевой борозды.

У подавляющего же большинства зеленых водорослей из числа как примитивных (*Volvocales*, *Chlorococcales*), так и занимающих более высокое положение в системе (*Ulotrichales*, *Chaetophorales*, *Oedogoniales*) выявлена система микротрубочек, ориентированных параллельно плоскости будущего клеточного деления (McBride, 1967; Johnson, Porter, 1968; Hill, Machlis, 1968; Pickett-Heaps, Fowke, 1969, 1970b; Goodenough, 1970; Pickett-Heaps, 1970, 1972c, 1973a, 1973b; Pickett-Heaps, Marchant, 1972; Floyd et al., 1972a; Wilson et al., 1973; Birkbeck et al., 1974). Такая система их расположения была названа в отличие от фрагмопласта фикопластом (Pickett-Heaps, 1972d). Причину столь разной ориентации микротрубочек во время клеточного деления пока установить не удалось. Заложение фикопласта, как и фрагмопласта, строго приурочено к митозу. Однако, как было показано на примере *Oedogonium* (Hill, Machlis, 1968; Pickett-Heaps, Fowke, 1969), микротрубочки веретена подвергаются деструкции до начала цитокинеза и, следовательно, в этом процессе не участвуют. По всей видимости, в образовании фикопласта основная роль принадлежит микротрубочкам цитоплазмы, которые разъединяют образовавшиеся после деления ядра еще до того, как между ними

сформируется разделительная мембранная перегородка. Обращает на себя внимание факт, что фикопласт формируется в клетках тех водорослей, ядра которых обычно окружены дополнительной перинуклеарной оболочкой, образованной каналом эндоплазматической сети, и что происходит коллапс межзонального веретена в телофазе. Его распадение в этот период приводит к сближению дочерних ядер, что каким-то образом обуславливает определенную ориентацию клеточной перегородки. Фикопласт, как и фрагмопласт, регулирует равномерное распределение ядер между дочерними клетками, а при отсутствии этих структур, как например в делящихся ценоцитных клетках у представителей *Cladophorales*, иногда наблюдается появление дочерних клеток с несоответствующим друг другу числом ядер.

Пикетт-Хипс (Pickett-Heaps, 1975) проводит принципиальное различие между фикопластом и фрагмопластом — двумя системами микротрубочек, включающимися в цитокинез у зеленых водорослей. Пока трудно сказать, в чем заключается преимущество одной системы перед другой и имеется ли оно вообще, но остается то обстоятельство, что система фрагмопласта оказывается доминирующей в эволюционно продвинутой группе высших растений. Фикопласт преобладает у зеленых водорослей, где распадение межзонального веретена приурочено к телофазе, а пространственное разделение клеток продолжает находиться под строгим контролем ее морфогенетических систем. Однако как нет никаких оснований считать фикопласт более примитивной системой по сравнению с фрагмопластом, так невозможно представить преобразование фикопласта во фрагмопласт путем простой переориентации составляющих их микротрубочек. Исходя из организации фрагмопласта, легче понять его возникновение на основе такой системы, как межзональное веретено, — системы, сопутствующей образованию кольцевой борозды. Поэтому не исключено, что система фикопласта и фрагмопласта у зеленых водорослей это две совершенно независимые и самостоятельные линии развития клеточных структур, принимающих участие в цитокинезе, каждая из которых обнаруживает преемственную связь с делением перетяжкой при участии кольцевой борозды.

ПОВЕДЕНИЕ КЛЕТОЧНЫХ ОБОЛОЧЕК ПРИ ЦИТОКИНЕЗЕ

Описание картин цитокинеза у водорослей было бы неполным без упоминания особенностей поведения оболочки родительской клетки при образовании оболочек дочерних клеток. При делении клетки ее оболочка может не только целиком сохраняться, но частично или полностью сбрасываться, а затем либо достраиваться, либо формироваться полностью заново. В теоретическом отношении особый интерес представляет изучение способовстройки вновь формирующихся оболочек дочерних клеток в оболочку материн-

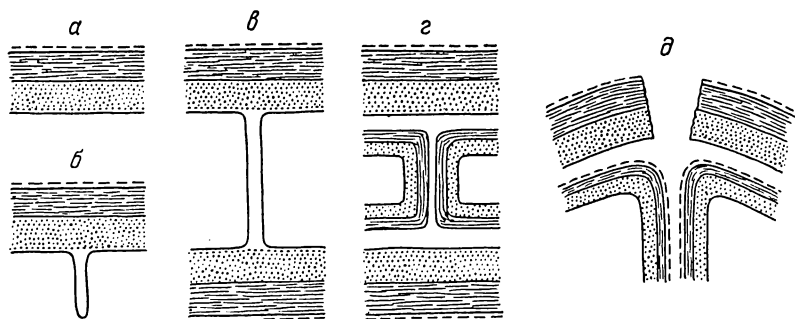


Рис. 29. Последовательные стадии формирования оболочки в дочерней клетке при делении распадом (Ориг.).

a — расположение слоев в клеточной оболочке перед делением; *б* — вращение плазмалеммы внутрь клетки; *г* — завершение образования разделительной перегородки, рассекающей протопласт материнской клетки на отдельные участки; *з* — отложение новой клеточной оболочки на наружной поверхности участков разделившегося протопласта; *д* — разрыв оболочки материнской клетки.

ской клетки, поскольку лишь установление прочных связей между последовательными клеточными генерациями могло привести к возникновению долго существующих клеточных комплексов и многоклеточных организмов. Во всех дальнейших рассуждениях речь пойдет исключительно о первичных оболочках, так как обычно только они участвуют в процессах цитокинеза. Если клетки переходят к делению из состояния покоя, то имеющаяся у них вторичная оболочка предварительно подвергается деструкции.

Цитокинез без участия оболочки материнской клетки. При делении распадом, которое заканчивается образованием обычно специализированных клеток полового (гамет) и бесполого (зооспор, апланоспор, автоспор) размножения, нередко можно наблюдать появление в большом количестве пустых оболочек. Очевидно, в данном случае формирующиеся дочерние клетки вполне автономно образуют собственные оболочки, разрывают при своем созревании оболочку материнской клетки, в которую они заключены, и выходят наружу. Электронномикроскопическое изучение таких клеток в процессе цитокинеза позволило детализировать поведение их оболочек.

О начале деления клетки (рис. 29, *a*) можно судить на основании одновременного появления сразу в нескольких местах выростов плазмалеммы (рис. 29, *б*), направляющихся к центру клетки. В результате их роста, протекающего при активном участии аппарата Гольджи, и последующего срастания возникают разделительные перегородки, рассекающие протопласт материнской клетки на многочисленные участки (рис. 29, *г*), на наружной поверхности каждого из участков начинается отложение новой оболочки (рис. 29, *з*). Иногда заложение плазмалеммы происходит в центре клетки. В результате роста она в конце концов достигает

периферии и срастается с плазмалеммой материнской клетки. Так, у *Chlorella* (Wilson et al., 1973) формирование перегородки начинается, как правило, на четырехъядерной стадии. Этому предшествует скопление микротрубочек в зоне расположения ядер, которые после деления не расходятся, а лежат тесной группой в центре клетки. У этой водоросли в случае цитокинеза гигантских клеток заложение перегородок контролируется более строго: их возникновение наблюдается почти сразу же после первого ядерного деления, но полностью они завершают свое формирование только по окончании всех ядерных делений (Wanka, 1968; Van Thinh, Griffiths, 1972). Затем каждая из вновь возникающих дочерних клеток независимо друг от друга и от материнской клетки одевается собственной оболочкой. При таком способе ее формирования возникают совершенно обособленные одноклеточные особи. Оболочка же материнской клетки, лишенная связи с протопластом, теряет способность к росту и под воздействием увеличивающихся в размере дочерних клеток разрывается (рис. 29, *д*).

У диатомовых водорослей при цитокинезе происходит частичная достройка оболочки в дочерних клетках. Она осуществляется каждой из них вполне автономно. Обычно деление клетки начинается внутри ее минерализованной кремневой оболочки-панциря и сопровождается втягиванием плазмалеммы в виде кольцевой борозды, которая рассекает протопласт на две части (Stoermer et al., 1965; Dawson, 1973b). Каждая из вновь образовавшихся дочерних клеток получает только часть кремневой оболочки материнской клетки, а остальная достраивается самостоятельно. Этот процесс начинается с того, что под плазмалеммой в месте, где должно произойти восстановление оболочки, идет концентрация большого количества мелких пузырьков, содержащих кремний. По всей видимости, в их образовании принимает участие аппарат Гольджи. Постепенно пузырьки сливаются друг с другом в крупный, строго ограниченный определенным пространством, уплощенный мешочек, окруженный одиночной мембраной (силиколеммой — по: Reimann et al., 1966) и заполненный кремнием. Мембрана силиколеммы, обращенная в сторону клетки, получила название внутренней, а вплотную примыкающая к плазмалемме — наружной. Наружная мембрана силиколеммы в отличие от внутренней обычно имеет более волнистый контур. Накопление кремния и органических веществ приводит к увеличению объема уплощенного мешочка, что в конце концов становится причиной разрыва наружной мембраны силиколеммы и примыкающей к ней плазмалеммы, после чего внутренняя мембрана силиколеммы принимает на себя функции плазмалеммы и срастается с сохраняющейся в клетке частью плазмалеммы. Таким же образом происходит объединение старой кремневой оболочки, полученной от родительской клетки, с достраивающейся частью, вновь сформированной в уплощенном мешочке, окруженном силиколеммой,

что приводит к восстановлению вокруг каждой из дочерних клеток типичного панциря.

Долгое время считалось, что разрыв оболочки делящейся клетки осуществляется механическим путем вследствие интенсивного увеличения объема ее содержимого. В настоящее время получены достаточно веские доказательства в пользу действия факторов иной природы. Установлено (Burgzyk et al., 1970), что во время формирования дочерних клеток в поверхностном слое их оболочек скапливается фермент целлюлаза (может быть, здесь даже завершаются конечные этапы его синтеза), который начинает разрушать оболочку материнской клетки изнутри. Этот фермент имеет видовую специфичность и приуроченность только к строго определенным стадиям жизненного цикла, когда скапливается в количествах, необходимых для того, чтобы оказать свое действие. Поэтому разрушение оболочек происходит не спонтанно, а носит закономерный характер. Наблюдаемая иногда задержка с выходом дочерних клеток наружу, по всей видимости, обусловлена нарушением синтеза фермента.

Более того, у *Chlamydomonas reinhardtii* удалось получить мутант, клетки которого теряют способность разрывать свои оболочки и освобождать сформировавшиеся там споры (Schlösser, 1966). Причиной этого может быть либо нарушение синтеза, либо транспорта фермента, ответственного за указанный процесс. К сожалению, его химический состав не установлен, поэтому пока он условно обозначается как «Wirkfaktor» (сокращенно WF). Известно лишь, что WF блокируется высокой температурой и обладает видовой специфичностью. Отсюда понятно, почему добавление нормальных клеток только *Ch. reinhardtii* в культуру мутанта дает положительный результат, т. е. вызывает освобождение спор, а введение клеток *Ch. mexicana* или *Ch. moewusii* оказалось неэффективным.

Разрушение клеточных оболочек не всегда связано с клеточным делением. В частности, процесс слияния гамет, как это наблюдалось у *Chlamydomonas reinhardtii* (Claes, 1971), сопровождается частичным растворением их оболочек. Более того, в период массовой копуляции гамет, в среде, где выращивалась эта водоросль, зарегистрировано присутствие вещества, обладающего литическим действием, которое удалось даже экстрагировать. Обработка им вегетативных клеток приводит к разрушению оболочек и освобождению протопластов, а при воздействии на зооспории ускоряет выход зооспор.

Локальное разрушение оболочки и образование поры происходит в оогонии у *Oedogonium* (Hoffman, 1971). В молодых оогониях пору обнаружить еще не удается. Она появляется только после завершения дифференциации яйцеклетки и связана с химическими преобразованиями этого места оболочки, которые осуществляются под действием энзимогенных факторов. Обычно с внутренней стороны поры, прилегая почти вплотную к клеточ-

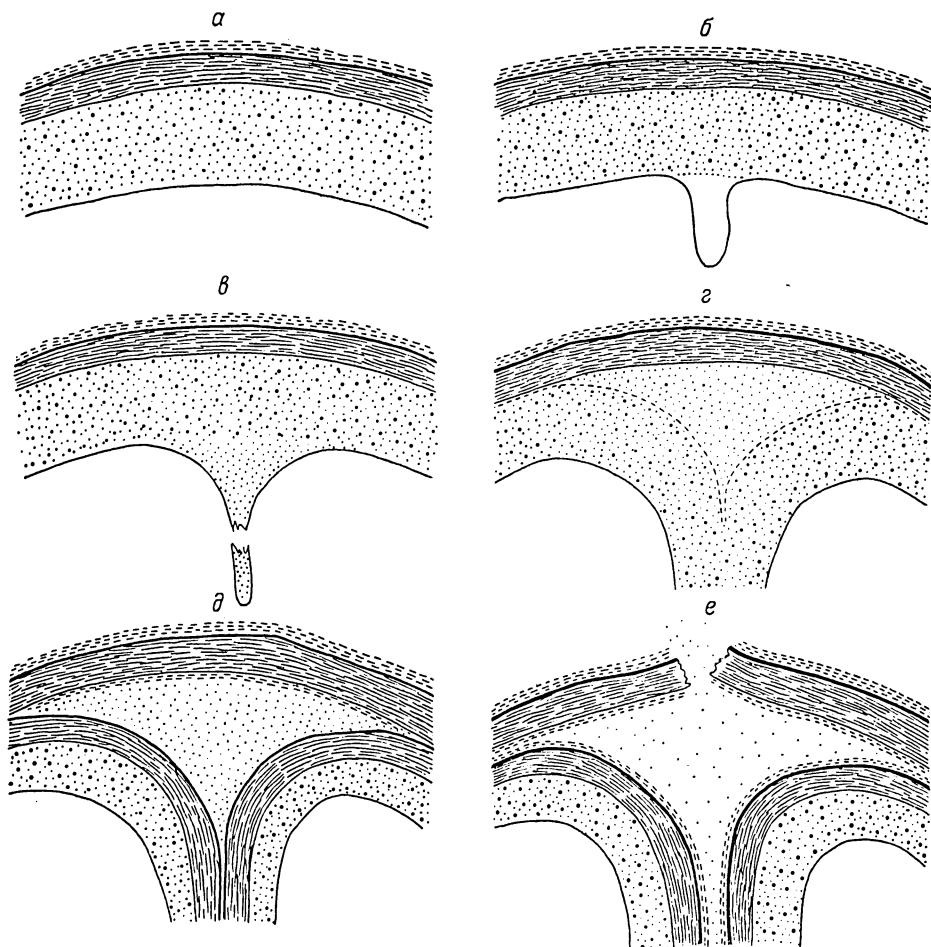


Рис. 30. Последовательные стадии формирования оболочки в дочерних клетках у *Tetracystis*. (По: Brown, Bold, 1964).

a — расположение слоев в клеточной оболочке перед делением; *б* — появление выроста плазмалеммы; *в* — поздняя стадия формирования разделяющей перегородки и начало вставания внутреннего слоя оболочки материнской клетки; *г* — формирование внутреннего слоя оболочек дочерних клеток; *д* — автономная достройка каждой дочерней клеткой наружного слоя собственной оболочки; *е* — разрыв наружного слоя оболочки родительской клетки.

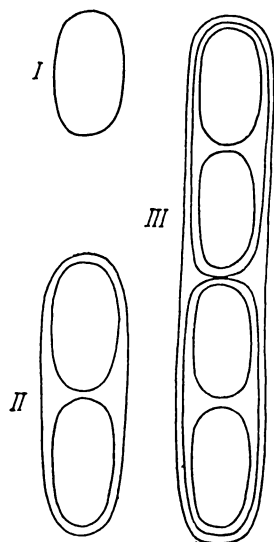
ной поверхности, располагается ядро яйцеклетки. В оогоний через образовавшуюся здесь пору входит спермий и сливается с яйцеклеткой. У этой водоросли интересно ведут себя и зооспоры перед выходом из зооспорангия (Pickett-Heaps, 1972b). Оказалось, что до образования собственных оболочек в периферической части зооспор, в той их части, где располагаются жгутики, наблюдается скопление большого количества сократительных вакуолей с выводными каналами, проходящими через плаз-

Рис. 31. Образование четырехклеточной «нити» у *Cylindrocapsa* sp. (По: Fott, 1971).

малемму. Перед тем как зооспоры должны покинуть материнскую клетку, вакуоли сильно увеличиваются в объеме, а в месте расположения выводных каналов начинается растворение оболочки зооспорангия. На этом основании высказывается предположение о выделении через каналы веществ, которые способствуют разрушению оболочки.

Таким образом, разрушение оболочек, если оно не вызвано губительными внешними факторами, — естественный жизненный процесс, подготавливаемый всем ходом развития водоросли.

Цитокинез с частичным участием оболочки материнской клетки. Очень своеобразно (Brown, Bold, 1964) протекает процесс цитокинеза у *Tet-racystis* (одноклеточной водоросли из отдела *Chlorophyta*), имеющей двухслойную оболочку (рис. 30, а). Здесь вслед за плазмалеммой (рис. 30, б) устремляется к центру и внутренний слой оболочки материнской клетки (рис. 30, в, г). Только тогда, когда произойдет смыкание как выростов плазмалеммы, так и внутреннего слоя оболочки материнской клетки, завершается разделение протопласта на отдельные участки и на поверхности каждой вновь образованной клетки начинается самостоятельная, но очень согласованная во времени достройка внешнего слоя оболочки (рис. 30, д). По существу этим завершается окончательное обособление дочерних клеток. Таким образом, в описанном случае вновь возникающие в результате деления клетки получают один слой оболочки от материнской клетки, а второй — достраивают сами. Оболочка начинает затем интенсивно расти в толщину. Внешний же слой оболочки материнской клетки, оторгнутый от протопласта, теряет способность к росту и разрывается (рис. 30, е), хотя некоторое время перед этим за счет своей эластичности он еще сохраняет способность растягиваться и тем самым удерживать заключенные в нем дочерние клетки. Нередко он объединяет вместе сразу несколько поколений клеток, причем каждое помимо оболочки собственной материнской клетки окружается еще и оболочками всех предшествующих родительских клеток (рис. 31). Благодаря этому возникает хотя и недолговечный, в конце концов распадающийся, но довольно сложный клеточный комплекс, как это наблюдается, в частности, у *Cylindrocapsa*, *Borodinella* и некоторых других (Миллер, 1927; Fritsch, 1935; Smith, 1950; Fott, 1971). Некоторые альгологи (Groover, Bold, 1969) придают этому



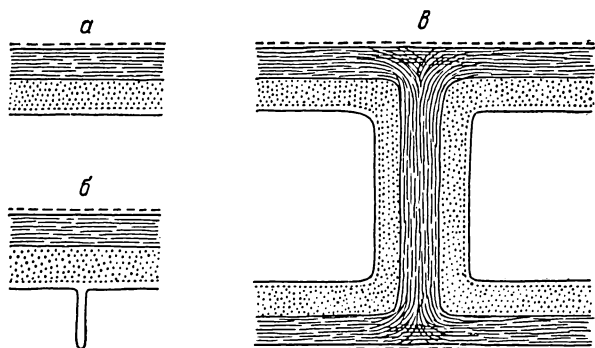


Рис. 32. Последовательные стадии клеточного деления при образовании кольцевой борозды. (Ориг.).

a — расположение слоев в оболочке перед началом деления; *б* — начало формирования разделительной перегородки; *в* — завершение цитокинеза и образование поперечной клеточной стенки.

свойству такое большое значение, что даже объединяют водоросли, которым оно присуще, в самостоятельный порядок *Chlorosarcinales*.

Цитокинез с участием всей оболочки материнской клетки. Такой способ поведения оболочки материнской клетки обнаружен при делении вегетативных клеток в многоклеточном талломе надвое. В случае появления кольцевой борозды деление начинается с врастания плазмалеммы внутрь клетки (рис. 32, *б*) и образования разделительной перегородки. В формировании кольцевой борозды принимают участие все слои оболочки материнской клетки, причем внутренний включается целиком, а внешний только частично (рис. 32, *в*); при этом внешний слой сохраняет способность к росту и растягиванию, что предохраняет его от разрыва, несмотря на интенсивное численное увеличение клеток в талломе. Такое поведение оболочек материнских клеток во время цитокинеза способствует установлению между всеми клетками организма длительных и прочных связей, что в свое время в немалой степени, очевидно, благоприятствовало возникновению многоклеточных водорослей. Клеточное деление этого типа завершается достройкой внешнего слоя поперечных оболочек.

При заложении клеточной пластинки между оболочками родительской и дочерних клеток устанавливается гораздо более тесная связь, чем при формировании кольцевой борозды. Это происходит благодаря полному врастанию вновь образовавшихся оболочек в оболочку родительской клетки и достигается следующим образом. После заложения клеточной пластинки и возникновения разделительных перегородок (рис. 33, *а—в*) кнаружи от них начинается формирование оболочек. В результате роста не только в толщину, но и в длину происходит их смыкание с продольными

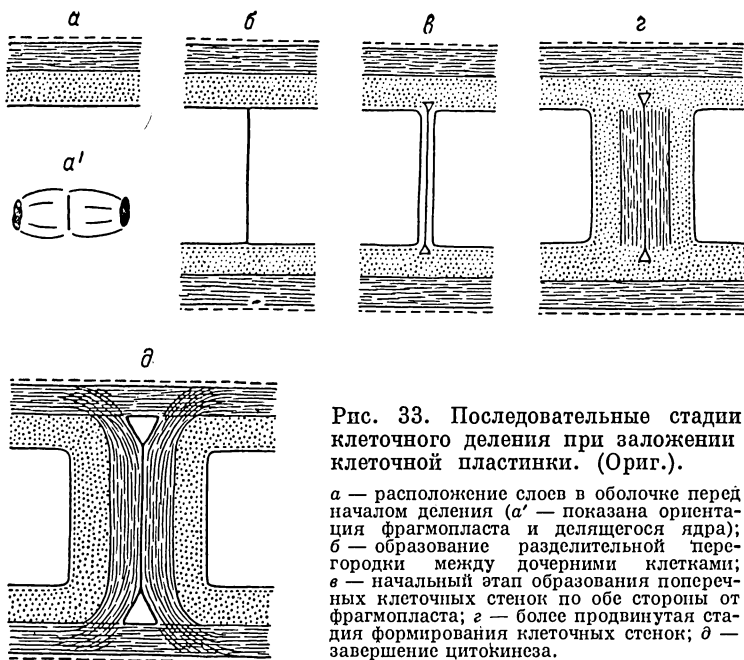


Рис. 33. Последовательные стадии клеточного деления при заложении клеточной пластинки. (Ориг.).

a — расположение слоев в оболочке перед началом деления (*a'* — показана ориентация фрагмопласта и делящегося ядра); *б* — образование разделительной перегородки между дочерними клетками; *в* — начальный этап образования поперечных клеточных стенок по обе стороны от фрагмопласта; *г* — более продвинутой стадия формирования клеточных стенок; *д* — завершение цитокинеза.

стенками делящейся клетки (рис. 33, *г, д*), что приводит к образованию двух дочерних, при этом между клетками многоклеточного организма устанавливается очень прочная связь. К сожалению, до сих пор не удалось проследить в деталях момент срастания вновь образующихся поперечных оболочек с непрерывно растущими в поверхность продольными.

Картины цитокинеза у водорослей иногда усложняются из-за появления дополнительных, сопутствующих образованию клеточных перегородок структур. По этой причине очень своеобразно протекает цитокинез в вегетативных клетках нитей у *Oedogonium* (Hill, Machlis, 1968), где он сопровождается образованием дополнительной структуры, так называемого валика, который закладывается в месте будущего разрыва оболочки (рис. 34, *б*). Когда этот момент наступает, валик оказывается полностью сформированным (рис. 34, *в*). Обычно при разрушении оболочки валик распрямляется и преобразуется в цилиндр (рис. 34, *г, д*). Впоследствии между плазмалеммой и боковыми стенками валика появляются клеточные оболочки, которые срастаются с существующими латеральными стенками родительской клетки. Одновременно с образованием валика происходит заложение клеточной пластинки приблизительно по центру клетки; постепенно она перемещается в основание валика и образованные на ее основе поперечные оболочки врастают в латеральные стенки клетки. В результате такого своеобразного цитокинеза возникают две

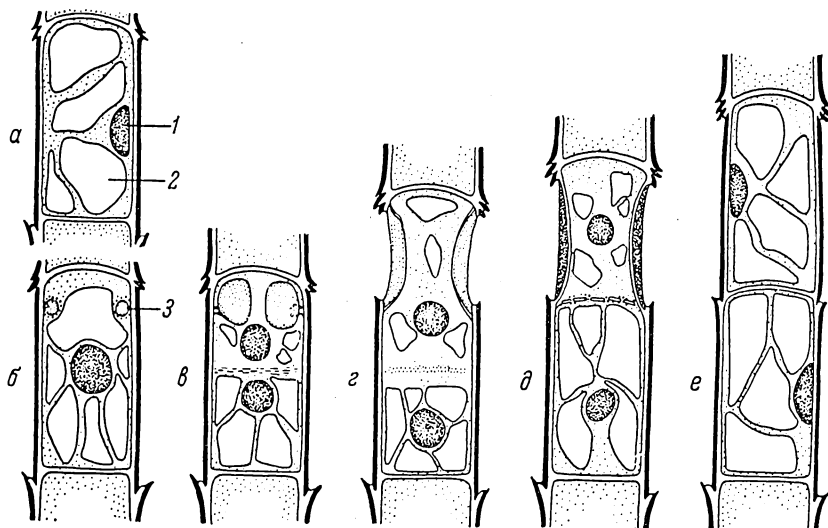


Рис. 34. Последовательные стадии клеточного деления *Oedogonium*. (По: Hill, Machlis, 1968).

a — клетка перед делением; *b* — заложение валика; *в* — рост валика и формирование разделительной перегородки; *г* — разрыв оболочки вегетативной клетки в месте заложения валика и его распрямление; *д* — образование поперечной клеточной стенки, ее перемещение в основание валика и срастание с латеральными стенками клетки; *е* — завершение цитокинеза; 1 — ядро; 2 — сетчатый хлоропласт; 3 — валик.

клетки (рис. 34, *e*). Оболочка одной состоит из части оболочки материнской клетки (колпачка), вновь синтезированных на месте валика боковых оболочек и поперечной оболочки, расположенной в основании валика, а другая включает остальную (большую) часть оболочки материнской клетки, достроенную поперечной оболочкой. К сожалению, неизвестно, как начинается заложение валика и как протекают самые первые этапы его развития, но несомненно он является продуктом жизнедеятельности цитоплазмы, а не производным оболочки, как считалось раньше.

Другой случай необычного хода цитокинеза обнаружен у *Microspora* (Pickett-Heaps, 1973a). Эта нитчатая зеленая водоросль имеет составную оболочку, образованную двумя сегментами (см. рис. 3, *a*). Считается, что цитокинез здесь идет в два этапа. Сначала внутри клетки происходит автономное отложение новой оболочки в виде цилиндрического образования с утолщением в центре, а затем в нем закладывается клеточная пластинка с одновременным образованием кольцевой борозды (рис. 3, *b*). После завершения цитокинеза дочерние клетки вытягиваются, слегка отодвигают более старые сегменты оболочки (рис. 3, *в*) при одновременном отложении оболочки, образующей внутренний цилиндр. Таким образом, здесь оболочка материнской клетки полностью включается в состав оболочек дочерних клеток, а предва-

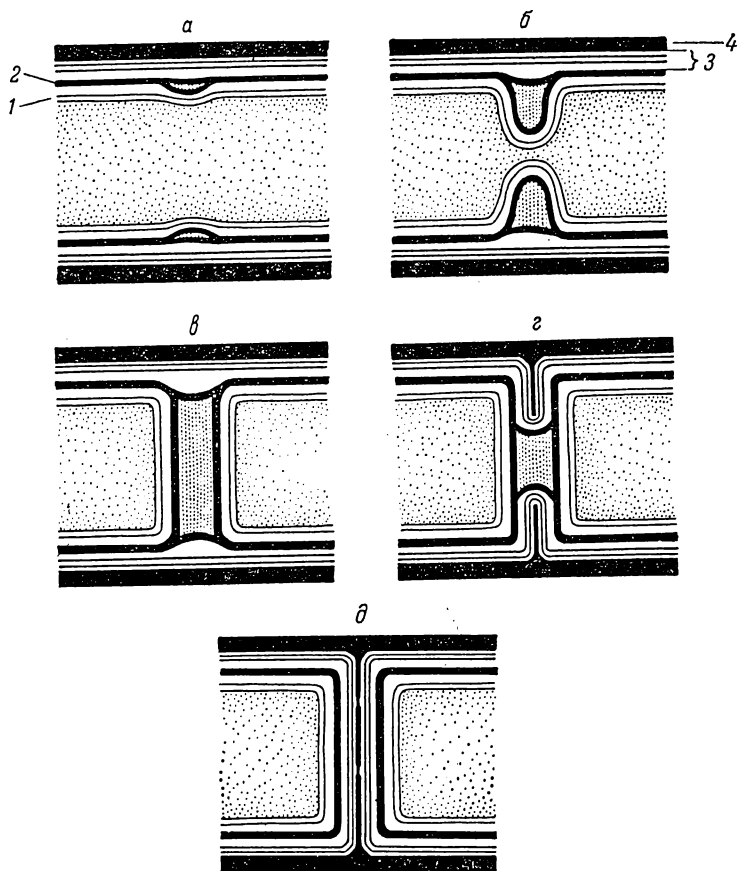


Рис. 35. Последовательные этапы клеточного деления у нитчатой синезеленой водоросли *Fischerella ambigua*. (По: Thurston, Ingram, 1971).

a — начало вставания плазмалеммы и самого внутреннего слоя оболочки; *б* — более поздняя стадия того же процесса; *в* — смыкание направляющихся навстречу друг другу выростов плазмалеммы и внутреннего слоя оболочки; *г* — начало вставания наружных слоев оболочки и влагалища; *д* — завершение цитокинеза; 1 — плазмалемма; 2 — внутренний слой оболочки; 3 — наружные слои оболочки; 4 — влагалище.

нительно заложенный цилиндрический футляр связывает соседние клетки друг с другом и способствует образованию нити.

У водорослей помимо рассмотренных способов формирования оболочек во время клеточного деления имеются и другие, которые следует отнести к разряду отклонений, выражающих различную степень специализации этого процесса.

В первую очередь следует остановиться на способе клеточного деления у прокариотических синезеленых водорослей, где деление клетки осуществляется на основе иных принципов, чем у эукариотических, хотя внешне картины и очень сходны, поскольку

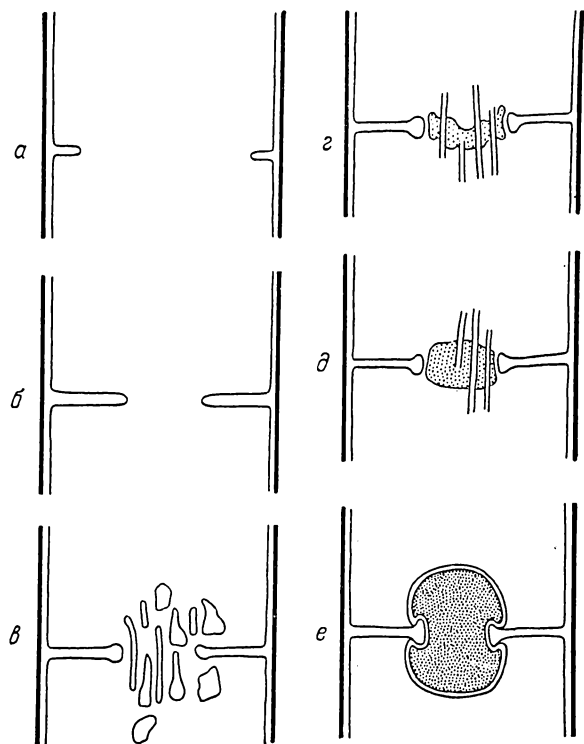


Рис. 36. Образование поры в ходе клеточного деления у красных водорослей. (Схема с микрофотографий из: Ramus, 1969b).

a — появление выростов плазмалеммы; *b* — тот же процесс на более поздней стадии; *c* — появление скоплений ломасом и микротрубочек в месте заложения поры; *d* — появление в зоне поры плотного вещества; *e* — увеличение массы плотного вещества; *e* — формирование пробки и завершение цитокинеза.

тоже начинаются перетяжкой за счет врастания внутрь клетки плазмалеммы, а затем и клеточной оболочки (рис. 35, *a*, табл. XVI, *I*), причем у одних водорослей в формировании поперечной оболочки первоначально принимают участие только два внутренних слоя (L_I и L_{II}) латеральной оболочки (рис. 35, *b*, *e*), а два других врастают позднее (рис. 35, *e*), когда начинается разъединение клеток (Thurston, Ingram, 1971; Butler, Alsopp, 1972). У других водорослей, в частности у представителей *Oscillatoriaceae* (Halfen, Castenholz, 1972), слои L_{III} и L_{IV} никогда не входят в состав поперечных оболочек. Иногда направляющиеся внутрь клетки слои оболочки (Holmgren et al., 1971) длительное время не смыкаются друг с другом (рис. 35, *b*). В результате между ними образуется канал, или пора. На пути прямого контакта между делящимися клетками встает единственный мембранный барьер в виде плазмалеммы, но иногда, как например у осцилляториевых (Lamont, 1969), отверстие имеется и в плазмалемме. В этом слу-

чае соседние клетки нередко сообщаются друг с другом посредством цитоплазматических мостиков, или плазмодесм. Пока не установлено, являются ли отверстия в плазмалемме результатом ее неполного срастания или они возникают вторично путем перфорации. Со временем пора закрывается (рис. 35, *д*) — в одних случаях за счет полного срастания оболочки, а в других, в частности при образовании гетероцист, пробкой (табл. XVI, 2).

Образование пробки наблюдается не только у синезеленых, но и у красных, бурых, зеленых водорослей. Пробка представляет собой продукт жизнедеятельности протопласта и имеет сложную организацию (Maltzahn, Cameron, 1964; Ramus, 1969b). Образованием пробки, которая закрывает пору, по сути завершается разъединение клеток и заканчивается клеточное деление. Таким образом, поры на поперечных оболочках возникают по причине незавершенности клеточного деления (рис. 36, *а, б*). Иногда поры функционируют на протяжении всей жизни организма и связывают протопласты всех клеток таллома в единое целое, а у красных водорослей они в конце концов закрываются пробками (рис. 36, *в—е*). Поэтому можно сказать, что здесь деление идет как бы в два этапа: образование кольцевой борозды, в которой остается отверстие (пора), и образование пробки, закрывающей пору и тем самым завершающей цитокинез. У сифоновых водорослей (Burr, West, 1970) с помощью пробки, образующейся в сужении латеральных побегов, происходит их обособление от осевого побега и преобразование в гаметангии. Как правило, формирование пробки обнаруживается в тех группах водорослей, которые находятся в тупике филогенетического развития и характеризуются многими чертами крайней специализации своего строения.

Сложность изучения цитокинеза у водорослей объясняется многофакторной природой этого явления. В этом же кроется причина трудности составления классификации способов клеточного деления и обсуждения фактического материала. Действительно, с одной стороны, клеточное деление — временное понятие: оно подготавливается всем предшествующим развитием клетки, поэтому не может начинаться спонтанно и самым тесным образом связано с митозом, ввиду чего эти два процесса необходимо рассматривать в единстве. С другой стороны, цитокинез контролируется в пространстве — направление клеточного деления диктуется внутренними законами организации клетки. Наконец, цитокинез — это формообразовательный процесс, сопровождающийся реконструкцией клеточных покровов. Способы, которыми это достигается, в значительной мере определяются сложностью организации восстанавливаемой структуры.

Как правило, голые клетки делятся на две части перетяжкой при помощи кольцевой борозды, в образовании которой принимает участие плазмалемма. Клетки, снабженные клеточными покровами в виде пелликулы, перипласта, теки, тоже делятся пере-

тяжкой; при этом наблюдается как полное или частичное сбрасывание клеточного покрова с последующим его восстановлением или достройкой, так и включение в образование кольцевой борозды. Участие клеточных покровов в процессе цитокинеза значительно усложняет его картину. Очевидно, сбрасывание клеточного покрова при цитокинезе более примитивная черта его поведения, чем участие в образовании кольцевой борозды, а следовательно и клеточной перегородки.

В клетках, окруженных целлюлозными оболочками, цитокинез сохраняется у части водорослей в своем первоначальном виде, т. е. происходит деление перетяжкой при помощи кольцевой борозды, в образовании которой нередко принимает участие не только плазмалемма, но и оболочка родительской клетки, причем доля ее включения в этот процесс у разных водорослей неодинакова и в зависимости от этого между клетками устанавливаются связи разной степени прочности. Наряду с этим у большой группы водорослей наблюдается усложнение цитокинеза, которое выражается в формировании дополнительного структурного образования — клеточной пластинки. В отличие от кольцевой борозды заложение клеточной пластинки происходит непременно в присутствии не только цитоплазматических пузырьков, но еще и определенно ориентированной системы микротрубочек (фикопласта или фрагмопласта). Однако образование даже такой сложной структуры, как клеточная пластинка, само по себе не создает предпосылок для установления прочных и долговременных межклеточных связей. Это достигается только при условиистройки клеточных перегородок, образующихся на основе клеточной пластинки, в оболочку родительской клетки. В противном случае дочерние клетки после цитокинеза распадаются, как у большинства вольвоксовых и хлорококковых водорослей. Появление клеточной пластинки как структуры стало возможным только в клетках с высокоорганизованными оболочками. Примечательно, что соответствующего уровня организации на определенном этапе филогенетического развития достигли клетки водорослей. Сравнивая водоросли, занимающие различное положение в филогенетической системе, приходится констатировать, что эволюция клеточных покровов и цитокинеза во многом предопределила ход развития водорослей, зеленых (*Chlorophyta*) во всяком случае, и способствовала созданию многоклеточных форм.

ОТДЕЛЫ ВОДОРΟΣЛЕЙ И ИХ ЦИТОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Несмотря на предпринимаемое на протяжении почти 20 лет интенсивное изучение ультратонкой организации водорослей, о многих таксонах в ранге семейств и даже порядков приходится судить на основании цитологических исследований, касающихся всего одного-двух представителей, а иногда данные и вовсе отсутствуют. Такие отрывочные сведения затрудняют сравнение и не позволяют делать широких обобщений. Тем не менее все чаще стали появляться работы, авторы которых пытаются суммировать накопленный материал и использовать его в целях систематики и филогении водорослей (Dodge, 1973, 1974; Pickett-Heaps, 1975; Stewart, Mattox, 1975). Несомненно, некоторые цитологические признаки следует использовать в качестве систематических критериев. Различия, касающиеся клеточной организации, в частности специфика митоза, цитокинеза, тонкого строения подвижных клеток, могут оказаться полезными для выяснения филогенетических связей, так как в определенной мере позволяют судить об уровне развития организма в целом, особенно если цитологические признаки находятся в коррелятивной зависимости друг от друга: например, отсутствию подвижных клеток у конъюгат сопутствует открытый тип веретена, ацентрический митоз, сохранение межзонального веретена в телофазе и цитокинез без участия фикопласта или симметрия подвижных клеток у хлорококковых водорослей сопровождаются закрытым типом веретена, центрическим митозом, деструкцией межзонального веретена в телофазе и цитокинезом с участием фикопласта.

По нашему мнению, цитологические данные в том объеме, который достигнут на сегодняшний день, не дают пока оснований для пересмотра существующих филогенетических систем и ревизии объема крупных таксонов. Возможно, на современном этапе развития цитологии водорослей было бы целесообразнее выяснить, насколько вновь полученные факты о клеточном строении находятся в соответствии с широко принятым делением водорослей на отделы. С этой целью мы и предприняли попытку

дать цитологическую характеристику отделов по принятой нами системе.

Синезеленые водоросли (*Cyanophyta*) — единственная среди водорослей прокариотическая группа организмов. Поэтому неслучайно специфика водорослей этого отдела определяется прежде всего особенностями клеточной организации, к отличительным чертам которой следует отнести отсутствие типичных, структурно оформленных органелл при выполнении клеткой всех основных жизненных функций; часть из них, возможно, принимает на себя плазмалемма. Для клеток синезеленых водорослей при всей простоте их организации очень характерно обилие включений, различающихся по форме, размеру и составу содержимого; сейчас даже предпринимаются попытки их классификации. Весьма своеобразно строение клеточных оболочек с неперменной четырехслойной организацией. Клеточное деление осуществляется перетяжкой, в формировании которой принимают участие плазмалемма и оболочка. За счет чего происходит их рост, какие клеточные структуры причастны к этому процессу, пока не вполне ясно. Иногда полного смыкания растущих концов перегородки не происходит, что приводит к образованию поры, с течением времени закрывающейся пробкой. Структурные особенности морфологически недифференцированного фотосинтетического аппарата, представленного системой свободно лежащих в клетке одиночных дисков, дополняются уникальностью пигментного состава (присутствием только одной формы хлорофилла, а именно хлорофилла а, в сочетании с фикобилиновыми пигментами). Для синезеленых водорослей характерно отсутствие жгутиковых подвижных форм и даже подвижных стадий в жизненном цикле.

Несмотря на примитивность клеточной организации в отделе *Cyanophyta* наряду с одноклеточными и колониальными организмами широко представлены также и многоклеточные организмы с однорядными и многорядными как неветвящимися, так и ветвящимися нитчатыми талломами, с признаками специализации клеток (гетероцисты) внутри нитей и даже участков таллома (дифференцировка на «подожву» и прямостоячие нити).

Динофлагеллаты (*Dinophyta*) объединяют водоросли с мезокариотическим типом организации клеток, которые характеризуются присутствием уже всех наиболее типичных органелл, свойственных растительным клеткам, но ядерный аппарат у них еще сохраняет черты примитивности (отсутствие гистонов в составе хромосом, циклических преобразований, связанных с их спирализацией и деспирализацией, типичных экваториальных пластинок, характерной ахроматиновой фигуры веретена и др.). Специфика клеточной организации динофлагеллат дополняется присутствием своеобразных, присущих только организмам этой группы клеточных структур. К их числу следует отнести особый тип вакуолей — пузул, наиболее сложный среди водорослей и

лишь в этой группе обнаруженный тип организации стигмы (IV и V типы), дополнительную спиральную структуру вокруг жгутиков, особый клеточный покров в виде теки, сложно организованные стрекательные структуры — трихоцисты. Эндоплазматическая сеть в клетках динофлагеллат развита слабо и чаще всего представлена единственным каналом, который окружает хлоропласт, плотно прилегая к его оболочке. Из-за того что контуры соприкасающихся мембран сливаются, создается впечатление образования вокруг хлоропласта оболочки, состоящей как бы из трех мембран. Диски в хлоропласте упаковываются в плотные пачки по три.

В отдел *Dinophyta* входят подвижные одноклеточные, реже колониальные организмы, хотя встречаются неподвижные одноклеточные, немногие образуют короткие, слабо разветвленные нити. Дифференциация таллома у синезеленых водорослей, несмотря на более примитивный тип их клеточной организации, зашла дальше, чем у динофлагеллат.

Таким образом, отличительные цитологические особенности водорослей из отдела *Cyanophyta* и *Dinophyta* обусловлены своеобразием их клеточной организации. Прочие различия служат лишь дополнительными свидетельствами в пользу того, что эти два отдела составляют естественные систематические группы, занимающие обособленное положение в системе.

Все остальные отделы объединяют эукариотические водоросли, поэтому для их характеристики первостепенное значение должны приобретать различные структурные отклонения, которые сопутствуют эукариотическому типу клеточной организации.

Из всех эукариотических водорослей наибольшее внимание исследователей привлекает группа отделов, включающих водоросли с зеленой окраской хлоропласта (*Chlorophyta*, *Charophyta*, *Euglenophyta*), поскольку именно среди них следует искать предков наземных растений. Ближе всего к зеленым растениям стоят зеленые водоросли (*Chlorophyta*), в частности по пигментному составу, наличию крахмала в качестве запасного продукта, организации целлюлозных оболочек, хотя по химическим свойствам и особенно составу сахаров они весьма отличаются. Кроме того, некоторые зеленые водоросли (конъюгаты, *Coleochaete*, *Klebsormidium*), подобно высшим растениям, обнаруживают присутствие гликолатоксидазы, в то время как у большинства прочих водорослей выявлена гликолатдегидрогеназа.

От других отделов водорослей представителей *Chlorophyta* отличает прежде всего большое разнообразие способов компоновки ламеллярной системы в хлоропластах: от пачек, состоящих из 3—4 плотно прилегающих дисков, до многодисковых, граноподобных стопок. Хлоропласты лишены опоясывающего канала эндоплазматической сети и в большинстве содержат пиреноиды, хотя встречаются и беспиреноидные формы. Пиреноиды преиму-

щественно погруженного типа, за некоторым исключением с ла-
меллярной системой, которая представляет собой продолжение
ламеллярной системы хлоропласта. Так же как и в хлоропласте,
она характеризуется чрезвычайным разнообразием способов упор-
ядоченности даже у близкородственных видов. Вокруг пире-
ноида обычно в больших количествах скапливается крахмал
в виде массивного кольца. Лишь очень немногие водоросли об-
разуют голые пиреноиды.

Подвижные клетки *Chlorophyta* отличаются как внешней,
так и внутренней симметрией, самым простым типом организа-
ции стигмы (I тип), располагающейся в хлоропласте, равными
по длине жгутиками, покрытыми волосками или чешуйками.

При сравнительном изучении водорослей отдела *Chlorophyta*
выявлены очень значительные отклонения в организации мито-
тического аппарата, что обусловлено неоднозначным поведением
ядерной оболочки, ядрышка, хромосом и ахроматиновой фигуры
веретена во время митоза, наличием или отсутствием центриолей,
состоянием окружающей ядро эндоплазматической сети. В за-
висимости от сочетания перечисленных особенностей среди зе-
леных водорослей выявлены формы с открытым или закрытым
типом веретена, которые в свою очередь могут быть центриче-
скими или ацентрическими, сохраняющими или утрачивающими
межзональные нити веретена в телофазе.

У зеленых водорослей обнаружено несколько типов клеточ-
ных покровов: наряду с организмами, клетки которых окружены
только плазмалеммой (голые клетки), встречаются и такие,
клетки которых снабжены дополнительными, уплотненными пок-
ровами в виде чешуек или напоминают пелликулу эвгленовых
и перипласт криптононад. Однако у подавляющего большинства
зеленых водорослей вокруг клеток образуются жесткие цел-
люлозные оболочки.

Водоросли отдела *Chlorophyta* отличаются от других отделов
крайним разнообразием поведения клеточных покровов при цитоки-
незе. Наряду с широко распространенным среди водорослей делени-
ем клетки перетяжкой при участии кольцевой борозды обнаружено
заложение клеточной пластинки (*Volvocales*, *Chlorococcales*, *Ulo-
trichales*, *Oedogoniales*). Иногда (*Spirogyra*, *Microspora*) происхо-
дит одновременное формирование кольцевой борозды и клеточ-
ной пластинки, которые при срастании образуют клеточную пе-
регородку. Следует подчеркнуть, что у водорослей в формиро-
вании клеточной пластинки принимает участие фикопласт и лишь
в очень редких случаях (*Coleochaete*, *Spirogyra*), как и у высших
растений, этот процесс осуществляется в присутствии фрагмо-
пласта.

Разнообразие в проявлении цитологических признаков у во-
дорослей из отдела *Chlorophyta* сочетается с морфологическим
многообразием талломов. Здесь встречаются формы одноклеточ-
ные (ризоподiales, монадные, коккоидные), способные обра-

зовывать колонии и ценобии, а также многоклеточные весьма различного облика и строения (нитчатые, пластинчатые). Кроме того, в этот отдел входят водоросли с сифональным типом организации таллома. Высокая лабильность признаков свидетельствует о прогрессивном характере развития *Chlorophyta*, специфику которого определил, по всей видимости, уровень организации митотического аппарата, хлоропласта и особенно клеточных покровов.

Харовые водоросли (*Charophyta*) по своей клеточной организации во многих отношениях очень сходны с зелеными водорослями. Однако признаки, свойственные клеточным структурам харовых водорослей, отличаются большей константностью. Например, для лишенных опоясывающего канала эндоплазматической сети хлоропластов характерна исключительно граноподобная организация дисков, клеточные покровы представлены только хорошо развитыми целлюлозными оболочками, цитокинез осуществляется обязательно с участием клеточной пластинки, которая у всех представителей формируется на основе фрагмопласта, веретено открытого типа, ацентрическое в вегетативных клетках. При образовании подвижных клеток на концах веретена появляются центриоли. Подвижные клетки асимметричны. Жгутики покрываются чешуйками, а от базальных тел отходит очень своеобразный пучок микротрубочек, отличный от типичных жгутиковых корешков.

У всех харовых водорослей многоклеточный таллом достигает высокой степени морфологической дифференциации с появлением половых органов исключительной сложности строения. Харовые водоросли обнаруживают черты сходства с высшими растениями. Это касается не только пигментного состава (присутствие хлорофилла а и b), образования крахмала в качестве запасного продукта, наличия гликолатоксидазы, хорошо развитых целлюлозных оболочек, но и формирования фрагмопласта, асимметрии подвижных клеток. Все это наводит на мысль о существовании у харовых и высших растений каких-то общих отделенных предков.

Эвгленовые водоросли (*Euglenophyta*), как зеленые и харовые, хотя и содержат хлорофилл а и b, но по организации хлоропластов занимают особое положение. Каждый хлоропласт в клетке эвгленовых водорослей окружается плотно прилегающим каналом эндоплазматической сети, подобно тому как это происходит у динофлагеллат, и ламеллярная система группируется в пачки по три плотно прилегающих диска в каждой, а на периферии хлоропласта располагается один опоясывающий диск. Клетки эвгленовых водорослей вырабатывают особый запасной продукт — парамилон, который концентрируется в основном вокруг пиреноида выступающего типа. Стигма обнаружена не у всех представителей этого отдела, но если образуется, то располагается вне хлоропласта и обособлена одиночной мембраной

(III тип), т. е. имеет более сложную организацию, чем у *Chlorophyta*.

Хотя эвгленовые водоросли типичные эукариоты, их ядра в процессе деления ведут себя настолько своеобразно, что это позволяет говорить об особом типе митоза — эвгленомитозе: ядрышко не растворяется, а делится перетяжкой, ядерная оболочка остается интактной в течение всего митоза, ни веретена, ни центриолей не образуется, хромосомы не подвергаются циклическим преобразованиям типа спирализации и деспирализации, т. е. постоянно находятся в конденсированном состоянии, не собираются в экваториальную пластинку и расходятся в анафазе параллельно оси деления.

Клеточный покров у эвгленовых водорослей отличается однотипностью и представлен специализированным уплотненным образованием — пелликулой. В поверхностном слое клетки располагаются стрекательные структуры, похожие на трихоцисты динофлагеллат. Цитокинез осуществляется перетяжкой при участии плазмалеммы.

Следует подчеркнуть, что эвгленовые водоросли — одноклеточные, подвижные формы, большей частью с одним-двумя жгутиками, реже без жгутиков. У жгутиковых форм в основании одного жгутика, прилегающего к стигоме, обычно образуется утолщение — парабазальное тело.

Очень своеобразную группу составляют отделы эукариотических водорослей с желто-бурой окраской хлоропластов, содержащих хлорофилл *a* и *c* (*Phaeophyta*, *Xanthophyta*, *Chryso-phyta*, *Bacillariophyta* и *Cryptophyta*).

Бурые водоросли (*Phaeophyta*) представлены исключительно многоклеточными организмами. Их талломы несут признаки тканевой дифференциации и вегетативные клетки из разных частей не однотипны. Лучше других изучены медуллярные и коровые клетки. Для них характерна четко выраженная полярность, поскольку ядро и хлоропласты всегда располагаются в базальной части, а остальная клетка заполняется многочисленными, окруженными одиночной мембраной пузырьками, содержащими альгиновую кислоту, фукоидан и полифенолы. Эти клетки обычно окружены волнистой плазмалеммой и в них присутствует гипертрофированный аппарат Гольджи, который локализуется вокруг ядра. Гораздо подробнее вегетативных клеток исследованы репродуктивные клетки, поэтому детали их ультраструктурной организации положены в основу цитологической характеристики бурых водорослей.

Хлоропласты бурых водорослей, как и у эвгленовых, опоясаны снаружи каналом эндоплазматической сети, который, однако, не прилегает к оболочке хлоропласта, а образует вместе с ней четырехмембранную систему. Канал эндоплазматической сети, окружающий хлоропласт, вступает у бурых водорослей в контакт с наружной мембраной ядерной оболочки, приводя

к созданию своеобразной системы хлоропласт—ядро. Диск в хлоропласте группируется пачками по три в каждой и лежит там обособленно друг от друга, а на периферии хлоропласта, параллельно его оболочке, располагается одиночный опоясывающий диск. Пиреноиды образуются не у всех представителей бурых водорослей и относятся к выступающему типу. В качестве запасного продукта вырабатывается особый тип полисахаридов — ламинарин, который скапливается преимущественно вокруг пиреноида. К специализированным структурам клеток бурых водорослей следует отнести физоиды и ирисовые тела. Стигма обычно располагается в хлоропласте, имеет очень простую организацию, но пространственно точно сориентирована со жгутиковым аппаратом (II тип организации). Своеобразие жгутикового аппарата состоит в том, что жгутики заметно отличаются по длине (обычно один жгутик значительно короче другого), внешнему виду (как правило, только длинный жгутик покрывается волосками, а короткий гладкий, но зато в его основании образуется парабазальное вздутие), интенсивностью и направлением биений (длинный жгутик работает энергично и считается двигательным, короткий производит слабые биения, отвечает за направление движения и поэтому называется рулевым). Таким образом, бурые водоросли относятся к типичным разножгутиковым организмам (*Heterokontae*). У некоторых бурых водорослей вокруг жгутиков появляется дополнительная воронкообразная структура — хоботок; ни в одном другом отделе водорослей подобного образования не обнаружено.

Митоз и цитокinesis изучался у очень немногих представителей. Ядерная оболочка в ходе деления остается интактной и только на полюсах образуются отверстия, веретено центрическое, вокруг центриолей появляются очень характерные, радиально расходящиеся астральные лучи, которые обнаружены на полюсах веретена только у бурых водорослей, но очень характерны для животных клеток. Клеточное деление осуществляется при помощи кольцевой борозды. Насколько обнаруженные картины типичны для отдела в целом, покажут дальнейшие исследования. Вегетативные клетки окружены хорошо развитыми целлюлозными оболочками, но процентное содержание целлюлозы колеблется (от 1.5% у *Pelvetia* до 20% у *Laminaria*). Репродуктивные клетки оболочек не образуют.

Водоросли отдела *Phaeophyta* составляют четко очерченную систематическую группу, высоко развитые представители которой имеют сильно морфологически расчлененные талломы и дифференцированные органы размножения. Морфологическое своеобразие бурых водорослей дополняется особенностями клеточной организации. Следует подчеркнуть, что для бурых водорослей нехарактерно свойственное зеленым водорослям многообразие проявления того или иного признака.

Желтозеленые водоросли (*Xanthophyta*) цитологически слабо изученная и в систематическом отношении довольно сложная

группа. Даже имеющиеся отрывочные ультраструктурные данные свидетельствуют об отсутствии у желтозеленых водорослей единого по организации клеточного типа.

Хлоропласты желтозеленых водорослей имеют сходный с хлоропластами бурых водорослей план строения. Они окружены каналом эндоплазматической сети, который вместе с оболочкой хлоропласта образует четырехмембранную систему и который у многих представителей, но не у всех, переходит в наружную мембрану ядерной оболочки. Ламеллярная система помимо пачек, состоящих из трех дисков, представлена одиночным огибающим периферическим диском, хотя иногда он может отсутствовать. Среди желтозеленых водорослей встречаются формы как с пиреноидами, так и без них. Пиреноиды относятся к погруженному типу, но в отдельных случаях могут и выступать из хлоропластов. В качестве продуктов ассимиляции накапливаются масла, жиры, лейкозин и, кроме того, обнаруживаются сильно преломляющие свет кристаллы. Стигма, как и у зеленых водорослей, устроена очень просто и у одной части представителей располагается в хлоропласте, а у другой — вне его, но в обоих случаях точно сориентирована со жгутиковым аппаратом (II тип организации и переходный к III типу). Как и бурые водоросли, желтозеленые относятся к типичным разножгутиковым водорослям, хотя среди них известны формы и одножгутиковые.

Митоз изучен у очень немногих представителей, поэтому пока трудно сказать, окажутся ли описанные картины типичными для всего отдела. Во время деления ядерная оболочка остается интактной, веретено центрического типа. Клетки некоторых желтозеленых водорослей окружены только плазмалеммой или приобретают дополнительные покровы в виде перипласта, но могут образовывать и хорошо развитые оболочки. Цитокинез детально не изучался, но можно предположить, что голые клетки делятся перетяжкой с участием плазмалеммы, а при наличии оболочек образуется кольцевая борозда.

Водоросли отдела *Xanthophyta* включают как одноклеточные монадные и коккоидные формы, так и многоклеточные — нитчатые. В пределах коккоидных желтозеленых водорослей класса *Heterococcosphyceae* имеется группа организмов, которые помимо морфологической специфики обнаруживают некоторые особенности в клеточной организации, касающиеся преимущественно строения зооспор. У них хлоропласт окружен каналом эндоплазматической сети, который, однако, как и у *Chlorophyta*, не продолжается в ядерную оболочку и не имеет огибающего одиночного диска; пиреноиды отсутствуют, в отличие от вегетативных клеток, где эти сидящие на стебельке структуры выступают из хлоропласта; стигма располагается за пределами хлоропласта, но еще не обособлена мембраной от цитоплазмы; аппарат Гольджи не образуется; жгутик всего один, направлен вперед

с планом строения $9 + 1$, покрыт волосками, в основании со вздутием, расположенным напротив стигмы. Трудно согласиться с правомочностью выделения водорослей этой группы в особый класс *Eustigmatophyceae*, как это предлагают Хибберт и Лидейл (Hibberd, Leedale, 1970), или в отдел *Eustigmatophyta* (Dodge, 1974) на основе подобных отличий в клеточной организации, особенно если принять во внимание не менее существенные различия способов клеточной организации, обнаруженные у *Chlorophyta*, которые тем не менее сводятся к различиям на уровне семейств или порядков.

Золотистые водоросли (*Chrysophyta*), как и желтозеленые, цитологически пока остаются плохо исследованными, а кокколитофориды (*Coccolithophoridophycidae*) и силикофлагеллаты (*Silicoflagellatophycidae*), рассматриваемые как два подкласса в пределах класса *Chrysomonadophyceae*, из-за методических трудностей стали изучаться только в самое последнее время.

Хлоропласты золотистых водорослей по организации аналогичны хлоропластам бурых и желтозеленых водорослей. Они окружены каналом эндоплазматической сети, который вместе с оболочкой хлоропласта образует четырехмембранную систему и переходит в наружную мембрану ядерной оболочки, диски собираются в пачки по 3—4 в каждой и лишь на периферии располагается одиночный, огибающий диск, хотя известны формы, лишенные его. Пиреноиды обнаружены не у всех представителей, но если образуются, то без ассимиляционной обкладки и лежат за пределами хлоропласта. В качестве запасных продуктов вырабатываются масла, жиры, лейкозин, капли которых рассеиваются по всей клетке. Стигма располагается на периферии хлоропласта, около его оболочки, в непосредственной близости от основания жгутика и, как у бурых и желтозеленых водорослей, просто организована (II тип). Золотистые водоросли в подавляющем большинстве относятся к типичным разножгутиковым водорослям и имеют характерную для них организацию жгутикового аппарата. У части водорослей из отдела *Chrysophyta* помимо двух и, что очень существенно, равных по длине, лишенных опушения жгутиков образуется третий неподвижный вырост — гаптонема с очень характерным и отличным от жгутиков внутренним устройством.

Поведение митотического аппарата у золотистых водорослей во многих отношениях отличается от его поведения у бурых и желтозеленых: ядерная оболочка во время митоза фрагментируется и исчезает, нити веретена сходятся на полюсах в местах расположения ризопласта, а центриоли отсутствуют.

Среди золотистых водорослей встречаются формы как с голыми клетками, так и с клетками, снабженными дополнительными покровами в виде перипласта или чешуек, которые способны минерализоваться и при срастании образовывать панцирь, а также имеются клетки с хорошо развитыми целлюлозными

оболочками. Некоторые формы обладают стрекательными структурами — дискоболоцистами. Цитокинез осуществляется перетяжкой с участием плазмалеммы.

Золотистые водоросли представлены не только одноклеточными ризоподияльными, монадными и коккоидными формами, но и многоклеточными — нитчатыми.

Среди хризомонад (*Chrysomonadophyceae*) обращают на себя внимание водоросли, которые отличаются совокупностью своеобразных признаков, в том числе и цитологических, а именно присутствием гаптонемы, равных по длине жгутиков, лишенных опушения, образованием минерализующихся кальцием чешуек — кокколитов, срастающихся в мощный панцирь, отсутствием в хлоропласте опоясывающего одиночного диска. Для выделения их в самостоятельный класс *Haptophyceae* или отдел *Haptophyta*, как это предложено Христенсеном (Christensen, 1962) и поддержано Доджем (Dodge, 1974), по нашему мнению, пока нет достаточных оснований.

Диатомовые водоросли (*Bacillariophyta*) — очень обособленная и четко очерченная среди водорослей с желто-бурой окраской хлоропластов систематическая группа организмов. Диатомовые водоросли в ультраструктурной организации клеток имеют много общего с бурыми, желтозелеными и золотистыми водорослями, в частности это касается строения хлоропласта. Он окружен снаружи каналом эндоплазматической сети, который переходит в наружную мембрану ядерной оболочки; в хлоропласте помимо трехдисковых пачек на периферии проходит огибающий одиночный диск. Сходство отмечается в положении и строении пиреноида (голый, выступающий за пределы хлоропласта), а также в составе продуктов ассимиляции в виде капель масла, сосредоточивающихся за пределами хлоропласта.

Подвижная стадия в жизненном цикле известна только у центрических диатомовых (*Centricophyceae*) и ограничена очень коротким периодом существования лишенных стигм мужских гамет с сильно редуцированным жгутиковым аппаратом, о чем свидетельствует образование всего одного жгутика, у которого к тому же отсутствует центральная пара микротрубочек.

Во время митоза ядерная оболочка разрушается, центриоли отсутствуют, но на полюсах веретена появляются очень специфические полярные образования, которые рассматриваются в качестве аналогов центриолей. Деление клеток осуществляется при участии кольцевой борозды с образованием дополнительной, специализированной структуры — силиколеммы. Однако исключительное своеобразие диатомовым водорослям придают клеточные покровы в виде кремневых оболочек. В отличие от бурых, желтозеленых и золотистых водорослей диатомеи состоят только из одноклеточных форм, способных иногда образовывать колонии.

Криptomonады (*Cryptophyta*) среди водорослей с желто-бурой окраской хлоропласта по целому ряду признаков занимают осо-

бое положение. Прежде всего их отличает необычность пигментного состава, — присутствие фикобилинов наряду с хлорофиллом а и с, что дополняется уникальной для водорослей вообще организацией ламеллярной системы в хлоропласте: диски группируются парами и огибающий одиночный диск на периферии отсутствует. Снаружи хлоропласт окружается каналом эндоплазматической сети, образующим с оболочкой хлоропласта четырехмембранную систему и переходящим в наружную мембрану ядерной оболочки. Пиреноиды относятся к полупогруженному типу. В качестве продуктов ассимиляции накапливается крахмал, который располагается за пределами хлоропласта, в прилегающей к нему цитоплазме, ограниченной каналом эндоплазматической сети. Стигма локализуется в хлоропласте, имеет простой тип организации (I тип), как и у зеленых водорослей. Клетки криптонада отличаются хорошо развитым двигательным аппаратом с равными по длине, несущими волоски двумя жгутиками. Во время митоза ядерная оболочка разрушается. На полюсах веретена типичных центриолей не обнаружено. Клетки помимо плазмалеммы имеют уплотненный покров в виде перипласта. Для водорослей этого отдела характерно присутствие стрекательных структур — эджектосом. Деление клеток осуществляется перетяжкой при участии плазмалеммы.

Как и диатомовые, криптонады исключительно одноклеточные водоросли, но в отличие от диатомовых, где подвижная стадия почти полностью редуцирована, криптонады большую часть жизни находятся в подвижном состоянии, т. е. являются типичными монадами.

Среди эукариотических водорослей помимо отделов с зеленой и желто-бурой окраской хлоропластов выделяются водоросли с красной окраской хлоропластов, содержащих хлорофилл а и d. Они составляют довольно обособленную и вполне естественную группу красных водорослей (*Rhodophyta*).

Хлоропласты красных водорослей имеют очень своеобразную среди водорослей организацию ламеллярной системы: диски не образуют пачек, а лежат обособленно друг от друга, причем огибающие периферические направляются параллельно оболочке хлоропласта, а расположенные ближе к центру — параллельно длинной оси органеллы. Окружающий хлоропласт канал эндоплазматической сети отсутствует. Пиреноид обычно погруженный или выступает из хлоропласта. В качестве запасного продукта образуется особая форма крахмала — багрянковый крахмал, который особенно в больших количествах скапливается в цитоплазме около пиреноида.

Не только подвижные формы, но даже и подвижные стадии в жизненном цикле красных водорослей отсутствуют. Красные водоросли имеют хорошо развитые клеточные оболочки, на поверхности которых откладываются водорастворимые полисахариды в виде мощных капсул. Во время митоза ядерная оболочка

разрушается, веретена ацентрические. Клеточное деление осуществляется при участии кольцевой борозды; иногда ее полного смыкания не происходит, что приводит к появлению сочленяющей поры, которая со временем закрывается пробкой, тем самым завершая формирование поперечной клеточной перегородки.

Представители отдела *Rhodophyta* в подавляющем большинстве многоклеточные организмы, но известны также и одноклеточные, в том числе и колониальные. Многоклеточные красные водоросли имеют талломы разнообразного морфологического (нитчатые, пластинчатые простые или разветвленные) и анатомического (от паренхимных до напоминающих тканевую организацию) строения. Красные водоросли обладают своеобразным строением женского органа размножения — оогония, имеющего очень специализированное приспособление (трихогину) для осуществления полового процесса, и сложным процессом развития зиготы, связанным с появлением особой группы питающих клеток, которые входят в комплекс репродуктивного органа.

Безусловно, данную цитологическую характеристику отделов эукариотических водорослей нельзя считать исчерпывающей и по мере накопления новых данных она будет расширяться и уточняться. Обращает на себя внимание тот факт, что отделы водорослей, четко очерченные морфологически, имеют, как правило, и отличительные, уникальные особенности в клеточной организации, например: эвгленовые водоросли характеризуются особым типом митоза, своеобразным для хлоропластов с хлорофиллом а и b типом организации ламеллярной системы, единственным, только им присущим строением стигмы; бурые — митозом с образованием астральных лучей вокруг центриолей, формированием в большом количестве физоидов и ирисовых тел; диатомовые — пропитанными кремнием оболочками; криптозоиды — необычной, только у них встречающейся группировкой дисков хлоропласта в пары; красные — очень своеобразным расположением одиночных дисков. Следует признать, что золотистые и желтозеленые водоросли пока не имеют достаточно надежных цитологических различий в клеточной организации, несмотря на некоторые уникальные особенности, которые все же удалось обнаружить, но они встречаются лишь у отдельных представителей и поэтому не могут служить признаками, присущими отделу в целом, хотя именно эти два отдела водорослей больше всего нуждаются в надежных систематических критериях.

ЛИТЕРАТУРА

- Андреева В. М., Седова Т. В. 1965. Об изменчивости систематических признаков зеленых одноклеточных водорослей в условиях культуры. I. Исчезновение пиреноида. Бот. ж., 50, 7 : 954—961.
- Владимирова М. Г. 1974. К изучению функциональной роли пиреноида в клетке хлореллы. В сб.: Электронная микроскопия в ботанических исследованиях. (Материалы к III Всесоюзному симпозиуму по применению электронной микроскопии в ботанических исследованиях). Петрозаводск : 134—137.
- Гоби Х. Я. 1916. Обзорение системы растений. Прг.
- (Голенкин М. И.) Golenkin M. I. 1899. Über die Befruchtung bei *Sphaeroplea annulina* und über die Structur der Zellkerne bei einigen grünen Algen. Bull. Soc. Nat. Mosc., 13 : 343—361.
- Голлербах М. М., Полянский В. И. 1951. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 1. Общая часть. М.
- (Горожанкин И. Н.) Goroschankin I. N. 1890. Beiträge zur Kenntniss der Morphologie und Systematik der Chlamydomonaden. I. *Chlamydomonas braunii*. Bull. Soc. Nat. Mosc., 3 : 498—528.
- Громов Б. В., Гаевская Е. И., Мамкаева К. А. 1974. Ультраструктура планктонной азотфиксирующей синезеленой водоросли *Anabaena karakumica* Kogan. Бот. ж., 59, 11 : 1666—1669.
- Громов Б. В., Лебский В. К., Кутузов Н. А., Мамкаева К. А. 1976. Особенности ультраструктуры цитоплазматической мембраны зеленой водоросли *Scenedesmus obliquus*, выделяемые методом замораживания-скалывания. Цитология, 18, 2 : 152—155.
- Грубан З., Рехцигл М. 1972. Микротельца и родственные им структуры. М.
- Захваткин А. А. 1949. Сравнительная эмбриология низших беспозвоночных. М.
- Еленкин А. А. 1924. К вопросу об отношении флагеллат к ризоподам. Бот. матер. Инст. спор. раст. Главн. бот. сада РСФСР, 3, 9 : 171—176.
- Иванов А. В. 1968. Происхождение многоклеточных животных. Филогенетические очерки. Л.
- Киселев И. А. 1954. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 6. Пирофитовые водоросли. М.
- Коршиков О. А. 1938. Визначник прісноводних водоростей УРСР. IV. *Volvocineae*. Київ.
- Коршиков О. А. 1953. Визначник прісноводних водоростей УРСР. V. *Protococcineae*. Київ.
- Ладыгин В., Семенова Г., Тагеева С. В. 1974. Непрерывность хлоропласта *Chlamydomonas reinhardtii* в течение жизненного цикла. I. Деление хлоропласта при вегетативном размножении. Цитология, 16, 10 : 1203—1209.

- М а с ю к Н. П. 1973. Морфология, систематика, экология, географическое распространение рода *Dunaliella* Теод. Киев.
- М а т в и е н к о А. М. 1954. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 3. Золотистые водоросли. М.
- М е й е р К. И. 1951. К филогении зеленых водорослей. Бюлл. МОИП, Отд. биол., 56, 1 : 53—65.
- М е й е р К. И. 1952. Опыт филогенетической системы зеленых водорослей. Бюлл. МОИП, Отд. биол., 57, 5 : 56—64.
- М е р е ж к о в с к и й К. С. 1909. Конспективный курс споровых растений. Казань.
- М и л л е р В. В. 1921. Альгологические наблюдения. I. Две новые формы зеленых водорослей, вызывающих цветение поверхностного слоя воды. Изв. Иваново-Вознесенск. политехнич. инст., 4 : 46—60.
- М и л л е р В. В. 1924. *Follicularia*, новый род зеленых водорослей. Русск. арх. протистол., 3, 1—2 : 153—173.
- М и л л е р В. В. 1927. *Borodinella*, новый род зеленых водорослей. Русск. арх. протистол., 6, 1 : 209—223.
- П а х о м о в а М. В., З а й ц е в а Г. Н. 1969. Изучение химического состава клеточной стенки одноклеточной зеленой водоросли *Chlamydomonas globosa*. Микробиология, 38, 4 : 689—693.
- П о л я н с к и й В. И. 1956. Монадная форма строения водорослей и некоторые вопросы их филогении. Бот. ж., 41, 8 : 1095—1106.
- П о л я н с к и й Ю. И. 1936. VI. Строение протопласта синезеленых водорослей (цитология). В кн.: А. А. Е л е н к и н. Синезеленые водоросли СССР. Общая часть. М.—Л. : 629—653.
- Р а й к о в И. Б. 1967. Кариология простейших. Л. : 50—55.
- С е д о в а Т. В. 1966. Пиреноид, его строение и функции. Бот. ж., 51, 9 : 1345—1356.
- С е д о в а Т. В. 1967. Жизненный цикл *Chlorococcum* в условиях пассивной культуры. Бот. ж., 52, 9 : 1300—1305.
- С е д о в а Т. В. 1969. Сравнительно-цитологическое изучение одноклеточных зеленых водорослей. I. Некоторые особенности митоза у *Oocystis*. Бот. ж., 54, 12 : 1997—2001.
- С е д о в а Т. В. 1972. Сравнительно-цитологическое изучение одноклеточных зеленых водорослей. II. Некоторые особенности митоза у *Palmellococcus*. Бот. ж., 57, 1 : 69—74.
- С е м е н е н к о В. Е., В л а д и м и р о в а М. Г., О р л е а н с к а я О. Б., Р а й к о в Н. И., К о в а н о в а Е. С. 1969. К физиологической характеристике *Chlorella* sp. К при высоким экстремальных температурах. II. Изменение биосинтеза, ультраструктуры и активности фотосинтетического аппарата хлореллы при разобщении клеточных функций экстремальной температурой. Физиол. раст., 16, 2 : 210—220.
- Т о п а ч е в с к и й А. В. 1962. Вопросы цитологии, морфологии, биологии и филогении водорослей. Киев.
- A b b a s A. 1965. Observations on cytology of *Stigeoclonium flagelliferum* Kütz. and *Microthamnion kützingianum* Naeg. Phykos, 4, 1 : 14—16.
- A l l e n M. M. 1968. Ultrastructure of the cell wall and cell division of unicellular blue-green algae. J. Bacteriol., 96, 3 : 842—852.
- A n d e r s o n E. 1962. A cytological study of *Chilomonas paramecium* with particular reference to the so-called trichocysts. J. Protozool., 9, 4 : 380—395.
- A r a n c i a G., T u t t o b e l l o L. 1968. Studio al microscopio elettronico dell' alga cloroficea *Dictyococcus cinnabarinus* in auto ed eterotrofia. Ann. Ist. Super. Sanità, 4, 5—6 : 534—544.
- A r c h i b a l d P., T e i g l e r D., B o l d H. C. 1970 (1971). Autosporengesis in *Pseudochlorococcum typicum*. Phytomorphology, 20, 4 : 374—382.
- A r n o t t H. J., B r o w n R. M. 1967. Ultrastructure of the eyespot and its possible significance in phototaxis of *Tetracystis excentrica*. J. Protozool., 14, 4 : 529—539.

- Arnott H. J., Smith H. E. 1969. Analysis of microtubule structure in *Euglena granulata*. J. Phycol., 5, 1 : 68—75.
- Arnott H. J., Walne P. L. 1967. Observations on the fine structure of the pellicle pores of *Euglena granulata*. Protoplasma, 64, 3 : 330—344.
- Atkinson A. W., Jr., Gunning B. E. S., John P. C. L. 1972. Sporopollenin in the cell wall of *Chlorella* and other algae: ultrastructure, chemistry and incorporation of ^{14}C -acetate, studied in synchronous cultures. Planta, 107, 1 : 1—32.
- Atkinson A. W., Jr., Gunning B. E. S., John P. C. L., McCullough W. 1971. Centrioles and microtubules in *Chlorella*. Nature, 234, 44 : 24—25.
- Badour S. S., Tan C. K., Van Caesele L. A., Isaac P. K. 1973. Observations on the morphology reproduction and fine structure of *Chlamydomonas segnis* from delta Marsch. Manitoba. Canad. J. Bot., 51, 1 : 67—73.
- Bailey A., Bisalputra T. 1969. Some structural aspects of the cell wall of *Ectocarpus acutus* Setchell and Garner and *Elachista fucicola* (Vellay) Areschoug. Phycologia, 8, 1 : 57—63.
- Barton R. 1965. Electron microscope studies on surface activity in cells of *Chara vulgaris*. Planta, 66, 2 : 95—105.
- Barton R. 1968. Autoradiographic studies on wall formation in *Chara*. Planta, 83, 3 : 302—306.
- Bech-Hansen G. W., Fowke L. C. 1972. Mitosis in *Mougeotia* sp. Canad. J. Bot., 50, 2 : 1841—1846.
- Belcher J. H. 1969. A morphological study of the phytoflagellate *Chrysococcus rufescens* Klebs in culture. Br. phycol. J., 4 : 105—117.
- Belcher J. H., Swale E. M. F. 1967. *Chromulina placentula* sp. nov. (*Chrysophyceae*) a freshwater nannoplankton flagellate. Br. phycol. Bull., 3 : 257—267.
- Benderliev K. 1972. Structure and development of the pyrenoids in *Kentrosphaera* Borzi and *Trochiscia* Kütz. (*Chlorococcales*). Rev. algol., 10, 4 : 321—325.
- Ben Shaul Y., Markus Y. 1969. Effects of chloramphenicol on growth, size distribution, chlorophyll synthesis and ultrastructure of *Euglena gracilis*. J. Cell. Sci., 4, 3 : 627—644.
- Berkaloff C. 1967. Modifications ultrastructurales du plaste et de divers autres organites cellulaires au cours du développement et de l'enkystement du *Protosiphon botryoides* (*Chlorophycées*). J. Microsc., 6, 6 : 839—852.
- Bertagnolli B. L., Nadekavukaren M. J. 1970. An ultrastructural study of pyrenoids from *Chlorella pyrenoidosa*. J. Cell. Sci., 7, 3 : 623—630.
- Birkbeck T. E., Stewart K. D., Mattox K. R. 1974. The cytology and classification of *Schizomeris beibleinii* (*Chlorophyceae*). II. The structure of quadriflagellate zoospores. Phycologia, 13, 1 : 71—79.
- Bisalputra T. 1966. Electron microscopic study of the protoplasmic continuity in certain brown algae. Canad. J. Bot., 44, 1 : 89—93.
- Bisalputra T. 1973. Plastids. In: Physiology and biochemistry of algae. 4. Blackwell.
- Bisalputra T., Ashton F. M., Weier T. E. 1966. Role of dictyosomes in wall formation during cell division of *Chlorella vulgaris*. Amer. J. Bot., 53, 3 : 243—246.
- Bisalputra T., Bisalputra A. 1967. The occurrence of DNA fibrils in chloroplasts of *Laurencia spectabilis*. J. Ultrast. Res., 17, 1—2 : 14—22.
- Bisalputra T., Rusanowski P. C., Walker W. S. 1967. Surface activity, cell wall and fine structure of pit connection in the red alga *Laurencia spectabilis*. J. Ultrast. Res., 20, 3—4 : 277—289.
- Bisalputra T., Stein J. R. 1966. The development of cytoplasmic bridges in *Volvox aureus*. Canad. J. Bot., 44, 12 : 1697—1702.

- Bisalputra T., Weier T. E. 1963. The cell wall of *Scenedesmus quadricauda*. Amer. J. Bot., 50, 10: 1011—1019.
- Bisalputra T., Weier T. E. 1964. The pyrenoid of *Scenedesmus quadricauda*. Amer. J. Bot., 51, 8: 881—899.
- Bisalputra T., Weier T. E., Risley E. B., Engelbrecht A. H. P. 1964. The pectic layer of the cell wall of *Scenedesmus quadricauda*. Amer. J. Bot., 51, 5: 548—551.
- Bischoff H. W. 1965. *Thorea rieki* sp. nov. and related species. J. Phycol., 1, 3: 111—117.
- Blinn D. W., Morrison E. 1974. Intercellular cytoplasmic connections in *Ctenocladus circinnatus* Borzi (*Chlorophyceae*) with possible ecological significance. Phycologia, 13, 2: 95—97.
- Boasson R., Gibbs S. P. 1972. Chloroplast replication in synchronously dividing *Euglena gracilis*. Plant Physiol., 49, Suppl.: 27.
- Bold H. C. 1930. Life history and cell structure of *Chlorococcum infusionum*. Bull. Torrey Bot. Club., 57, 9: 577—604.
- Bold H. C. 1933. The life history and cytology of *Protosiphon botryoides*. Bull. Torrey Bot. Club, 60, 4: 241—299.
- Bouck G. B. 1962. Chromatophore development, pits and other fine structure in the red alga *Lomentaria baileyana* (Harv.) Farlow. J. Cell. Biol., 12, 3: 553—569.
- Bouck G. B. 1965. Fine structure and organelle associations in brown algae. J. Cell Biol., 26, 2: 523—537.
- Bouck G. B. 1969. Extracellular microtubules. The origin, structure and attachment of flagellar hairs in *Fucus* and *Ascophyllum* antherozoids. J. Cell Biol., 40, 2: 446—460.
- Bouck G. B., Brown D. L. 1973. Microtubule biogenesis and cell shape in *Ochromonas*. I. The distribution of cytoplasmic and mitotic microtubules. J. Cell Biol., 56, 2: 340—359.
- Bouck G. B., Sweeney B. M. 1966. The fine structure and ontogeny of trichocysts in marine dinoflagellates. Protoplasma, 61, 1—2: 205—223.
- Bourdu R., Lefort M. 1967. Structure fine, observée en cryodécapage, des lamelles photosynthétiques des Cyanophycées endosymbiotiques: *Glaucocystis nostochinearum* Itzigs. et *Cyanophora paradoxa* Korschikoff. C. R. Acad. Sci., Paris, D265, 1: 37—40.
- Bourne V., Cole K. 1968. Some observations on the fine structure of the marine brown alga *Phaeostrophion irregulare*. Canad. J. Bot., 46, 11: 1369—1375.
- Bourne V. L., Conway E., Cole K. 1970. On the ultrastructure of pit connections in the *Conchocelis* phase of the red alga *Porphyra perforata* J. Ag. Phycologia, 9, 1: 79—81.
- Bourrelly P. 1966. Les algues d'eau douce. Initiation à la systématique. I. Les algues vertes. Paris.
- Bourrelly P. 1970. Les algues d'eau douce. Initiation à la systématique. III. Les algues bleues et rouges. Les Eugléniens, Peridiniens et Cryptomonadines. Paris.
- Bowen W. R. 1967. Ultrastructural aspects of the cell boundary of *Haematococcus pluvialis*. Trans. Amer. Microsc. Soc., 86, 1: 36—43.
- Bradley D. E. 1966. The ultrastructure of the flagella of three chrysomonads with particular reference to the mastigonemes. Exp. Cell Res., 41, 1: 162—173.
- Brandes D., Beutow D. E., Bertini F., Malkoff D. B. 1964. Role of lisosomes in cellular lytic processes. I. Effect of carbon starvation in *Euglena gracilis*. Exp. Mol. Pathol., 3: 583—609.
- Brandham P. E., Godward M. B. E. 1965. Ultrastructure of the nucleus of the green alga *Closterium ehrenbergii*. J. Roy. Microsc. Soc., 84, 4: 499—507.
- Brody M., Vatter A. E. 1959. Observations on cellular structures of *Porphyridium cruentum*. J. Biophys. et Biochem. Cytol., 5, 2: 289—294.

- Brown D. L., Bouck G. B. 1973. Microtubule biogenesis and cell shape in *Ochromonas*. II. The role of nucleating sites in shape development. *J. Cell Biol.*, 56, 2 : 360—378.
- Brown D. L., Weier T. E. 1968. Chloroplast development and ultrastructure in the freshwater red alga *Batrachospermum*. *J. Phycol.*, 4, 3 : 199—206.
- Brown D. L., Weier T. E. 1970. Ultrastructure of the freshwater alga *Batrachospermum*. I. Thin-section and freeze-etch analysis of juvenile and photosynthetic filament vegetative cells. *Phycologia*, 9, 3—4 : 217—235.
- Brown R. M., Jr., Arnott H. J. 1970. Structure and function of the algal pyrenoid. I. Ultrastructure and cytochemistry during zoosporogenesis of *Tetracystis excentrica*. *J. Phycol.*, 6, 1 : 14—22.
- Brown R. M., Jr., Bold H. C. 1964. Phycological studies. V. Comparative studies of the algal genera *Tetracystis* and *Chlorococcum*. Univ. Texas Publ., 6417.
- Brown R. M., Jr., Franke W., Kleinig H., Falk H., Site P. 1970. Scale formation in chrysophycean algae. I. Cellulosic and non-cellulosic wall components made by the Golgi apparatus. *J. Cell Biol.*, 45, 2 : 246—271.
- Brown R. M., Jr., Johnson S. C., Bold H. C. 1968. Electron and phasecontrast microscopy of sexual reproduction in *Chlamydomonas moewusii*. *J. Phycol.*, 4, 2 : 100—120.
- Budd T. W., Tjestem J. L., Duysen M. E. 1969. Ultrastructure of *Chlorella pyrenoidosa* as affected by environmental changes. *Amer. J. Bot.*, 56, 5 : 540—545.
- Buer F. 1964. Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen an den Zellwänden und Gallerten einiger Zygnemataceen. *Flora*, 154, 2 : 349—375.
- Burczyk J., Grzybek H., Banaś J., Banaś E. 1970. Presence of cellulase in the algae *Scenedesmus*. *Exp. Cell Res.*, 63, 2—3 : 451—453.
- Burg A., Trainor F. R. 1967. *Scenedesmus* wall ornamentation. II. Insertion of bristles. *J. Phycol.*, 3, 1 : 53—54.
- Burr F. A., West J. A. 1970. Light and electron microscope observations on the vegetative and reproductive structures of *Bryopsis hypnoides*. *Phycologia*, 9, 1 : 17—37.
- Burr F. A., West J. A. 1971a. Protein bodies in *Bryopsis hypnoides*: their relationship to wound-healing and branch septum development. *J. Ultrast. Res.*, 35, 5—6 : 476—498.
- Burr F. A., West J. A. 1971b. Comparative ultrastructure of the primary nucleus in *Bryopsis* and *Acetabularia*. *J. Phycol.*, 7, 2 : 108—113.
- Butcher R. W. 1967. A introductory account of the smaller algae of British coastal waters. IV. *Cryptophyceae*. *Fishery Invest.*, 4, London.
- Butler R. D., Allsopp A. 1972. Ultrastructural investigations in the *Stigonemataceae* (Cyanophyta). *Arch. Mikrobiol.*, 82, 4 : 283—299.
- Carothers Z. B., Kreitner G. L. 1968. Studies of spermatogenesis in the Hepaticae. II. Blepharoplast structure in the spermatid of *Marchantia*. *J. Cell Biol.*, 36, 3 : 603—616.
- Carter N. 1926. An investigation into the cytology and biology of the *Ul-vaceae*. *Ann. Bot.*, 40, 159 : 665—689.
- Chadeaud M. 1934. Le cytoplasme des algues vertes et des algues brunes. *Rev. algol.*, 8, 1—2 : 5—264.
- Chadeaud M. 1941. Les pyrénoides des algues et l'existence chez ces végétaux d'un appareil cinétique intraplastidial. *Ann. Sci. Nat. Bot.*, 2, 11 : 1—44.
- Chardard R. 1966. Aspects infrastructuraux de l'autoantagonisme chez deux *Desmidiées* (algues Zygnophycées). *Rev. cytol. et biol. végét.*, 29, 3—4 : 335—356.
- Chardard R. 1967. Etude au microscope électronique d'une algue verte filamenteuse: *Zygnema* sp. *Rev. cytol. et biol. végét.*, 30, 3 : 191—206.

- Chardard R. 1971. Ultrastructure des plastes d'une desmidiale (*Closterium acerosum* Ehrenb.) cultivée en lumière atténuée. C. R. Acad. Sci., Paris, D273, 5 : 569—571.
- Chardard R. 1974. La paroi de *Cosmarium lundellii* Delp. (algue verte desmidiale). Ultrastructure et essai de localisation cytochimique des constituants. C. R. Acad. Sci., Paris, D278, 5 : 609—612.
- Chardard R., Rouiller C. 1957. Ultrastructure de trois algues Desmidiées. Étude au microscope électronique. Rev. cytol. et biol. végét., 18, 2 : 153—178.
- Chattton E. 1925. Pansporella perplexa, amoebien a spores protégées parasite des Daphnies. Réflexions sur la biologie et la phylogénie des Protozoaires. Ann. Sci. Nat. Zool. Paris, sér. 10, 8, 1—2 : 5—86.
- Chi E. Y. 1971. Brown algal pyrenoids. Protoplasma, 72, 1 : 101—104.
- Chowdary Y. B. K. 1960. Cytology of *Trentepohlia* and *Cephaleuros*. Proc. Symposium on Algal. New Delhi : 65—69.
- Chowdary Y. B. K. 1964. A cytological race of *Uronema terrestre* Mitra. J. Indian Bot. Soc., 43, 2 : 249—252.
- Chowdary Y. B. K. 1967. Cytological observations on some chlorococcoid green algae. Caryologia, 20, 3 : 233—238.
- Chretiennot M.-J. 1973. The fine structure and taxonomy of *Platy-chrysis pigra* Geitler (*Haptophyceae*). J. Mar. Biol. Assoc. U. K., 53, 4 : 905—914.
- Christensen T. 1962. Alger. In: Botanik, 2. Munksgaard, Copenhagen.
- Claes H. 1971. Autolyse der Zellwand bei den Gameten von *Chlamydomonas reinhardtii*. Arch. Mikrobiol., 78, 2 : 180—188.
- Coss R. A., Pickett-Heaps J. D. 1974. Gametogenesis in the green alga *Oedogonium cardiacum*. II. Spermiogenesis. Protoplasma, 81, 2—3 : 297—311.
- Cox E. R., Arnott H. J. 1971. The ultrastructure of the theca of the marine dinoflagellatae, *Ensiculifera loeblichii* sp. nov. In: Contribution in Phycology. Kansas : 121—136.
- Crato E. 1893. Über die Hansteen'schen Fucosankörner. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 11 : 235—241.
- Crawley J. C. W. 1963. The fine structure of *Acetabularia mediterranea*. Exp. Cell Res., 32, 2 : 368—378.
- Crawley J. C. W. 1965. The fine structure of isolated *Acetabularia* nuclei. Planta, 65, 3 : 205—217.
- Cronshaw J., Myers A., Preston R. 1958. A chemical and physical investigation of the cell walls of some marine algae. Biochem. biophys. acta, 27, 1 : 89—103.
- Czurda V. 1928. Morphologie und Physiologie des Algenstärkekornes. Beih. Bot. Centralbl., 45, 1 : 97—270.
- Dangeard P. A. 1921. Observations sur une algue cultivée à l'obscurité depuis huit ans. C. R. Acad. Sci., Paris., 172 : 254—260.
- Dangeard P. A. 1933. Traité d'algologie. Encyclopedie Biol. 11, Paris.
- Das R. N. 1971. The cytological studies on three species of *Oedogonium* Link, from Ranchi (Bihar). J. Indian Bot. Soc., 50, 2 : 175—179.
- Davies J. M., Ferrier N. C., Johnston C. S. 1973. The ultrastructure of the meristoderm cells of the hapton of *Laminaria*. J. Mar. Biol. Assoc. U. K., 53, 2 : 237—246.
- Dawes C. J. 1965. An ultrastructure study of *Spirogyra*. J. Phycol., 1, 3 : 121—127.
- Dawes C. J. 1966. A light and electron microscope survey of algal cell walls. II. *Chlorophyceae*. Ohio J. Sci., 66, 3 : 317—326.
- Dawes C. J. 1969. A study of the ultrastructure of a green alga, *Apjohnia laetevirens* Harvey with emphasis on cell wall structure. Phycologia, 8, 2 : 77—84.
- Dawes C., Barilotti D. 1969. Cytoplasmic organization and rhythmic streaming in growing blades of *Caulerpa prolifera*. Amer. J. Bot., 56, 1 : 8—15.

- Dawes C., Scott F., Bowler E. 1961. A light and electron microscopic survey of algal cell walls. I. *Phaeophyta* and *Rhodophyta*. Amer. J. Bot., 48, 10 : 925—934.
- Dawson P. A. 1973a. Observation on the structure of some forms of *Gomphonema parvulum* Kütz. II. The internal organization. J. Phycol., 9, 2 : 165—175.
- Dawson P. A. 1973b. Observations on the structure of some forms of *Gomphonema parvulum* Kütz. III. Frustule formation. J. Phycol., 9, 4 : 353—365.
- Deason T. R. 1965. Some observations of the fine structure of vegetative and dividing cells of *Chlorococcum echinozygotum* Starr. J. Phycol., 1, 3 : 97—102.
- Deason T. R. 1971. The origin of flagellar hairs in the xanthophycean alga *Pseudobumilleriopsis pyrenoidosa*. Trans. Amer. Microsc. Soc., 90, 4 : 441—448.
- Deason T. R., Darden W. H. 1971. The male initial and mitosis in *Volvox*. In: Contributions in Phycology. Kansas : 67—79.
- Deniston R. H. 1907. The growth and organization of the starch grain. Trans. Wisconsin Acad. Sci., Arts a. Letters, 15, 2 : 664—708.
- Dobberstein B., Kiersmayer O. 1972. Das Auftreten eines besonderen Typs von Golgivesikeln während der Sekundärwandbildung von *Microsterias denticulata* Bréb. Protoplasma, 75, 1—2 : 185—194.
- Dodge J. D. 1965. Chromosome structure in the dinoflagellates and the problem of the mesocaryotic cell. In: Progress in Protozoology. Abstr. II Intern. Conf. Protozool., London : 264—265.
- Dodge J. D. 1967. Fine structure of the dinoflagellate *Aureodinium pigmentosum* gen. et sp. nov. Br. Phycol. Bull., 3, 2 : 327—336.
- Dodge J. D. 1968. The fine structure of chloroplasts and pyrenoids in some marine dinoflagellates. J. Cell Sci., 3, 1 : 41—48.
- Dodge J. D. 1969a. A review of the fine structure of algal eyespots. Br. Phycol. J., 4, 2 : 199—210.
- Dodge J. D. 1969b. The ultrastructure of *Chroomonas mesostigmatica* Butcher (*Cryptophyceae*). Arch. Mikrobiol., 69, 3 : 266—280.
- Dodge J. D. 1970. The algae. In: Electron microscopy and plant ultrastructure. London : 183—205.
- Dodge J. D. 1971. Fine structure of the *Pyrrophyta*. Bot. Rev., 37, 4 : 481—508.
- Dodge J. D. 1972. The ultrastructure of the dinoflagellate pusule: a unique osmo-regulatory organelle. Protoplasma, 75, 3 : 285—302.
- Dodge J. D. 1973. The fine structure of algal cells. London—New York.
- Dodge J. D. 1974. Fine structure and phylogeny in the algae. Sci. Progr., 61, 242 : 257—274.
- Dodge J. D. 1975. A survey of chloroplast ultrastructure in the *Dinophyceae*. Phycologia, 14, 4 : 253—263.
- Dodge J. D., Bibby B. T. 1973. The *Prorocentrales* (*Dinophyceae*). I. A comparative account of fine structure in the genera *Prorocentrum* and *Exuviella*. Bot. J. Linn. Sci., 67, 2 : 175—187.
- Dodge J. D., Crawford R. 1968. Fine structure of the dinoflagellate *Amphidinium carteri* Hulbert. Protistologica, 4, 2 : 231—242.
- Dodge J. D., Crawford R. M. 1969. The fine structure of *Gymnodinium fuscum* (*Dinophyceae*). New Phytologist, 68, 3 : 613—618.
- Dodge J. D., Crawford R. M. 1970a. A survey of thecal fine structure in the *Dinophyceae*. Bot. J. Linn. Sci., 63, 1 : 53—67.
- Dodge J. D., Crawford R. M. 1970b. The morphology and fine structure of *Ceratium hirundinella* (*Dinophyceae*). J. Phycol., 6, 2 : 137—149.

- Dodge J. D., Crawford R. M. 1971a. A fine-structural survey of dinoflagellate pyrenoids and food-reserves. Bot. J. Linn. Sci., 64, 2 : 105—115.
- Dodge J. D., Crawford R. M. 1971b. Fine structure of the dinoflagellate *Oryzrhys marina*. II. The flagellar system. Protistologica, 7, 4 : 399—409.
- Dolzmann R., Dolzmann P. 1964. Untersuchungen über die Feinstruktur und die Funktion der Plasmodesmen von *Volvox aureus*. Planta, 61, 4 : 332—345.
- Drawert H., Metzner-Küster I. 1961. Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen an Desmidiaceen. I. Zellwand- und Gallertstrukturen bei einigen Arten. Planta, 56, 2 : 213—228.
- Drawert H., Mix M. 1961a. Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen an Desmidiaceen. II. Hüllgallerte und Schleimbildung bei *Micrasterias*, *Pleurotaenium* und *Hyalotheca*. Planta, 56, 3 : 237—267.
- Drawert H., Mix M. 1961b. Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen an Desmidiaceen. VI. Der Einfluss von Antibiotica auf die Chloroplastenstruktur bei *Micrasterias rotata*. Planta, 57, 1 : 51—70.
- Drawert H., Mix M. 1962a. Zur Funktion des Golgi-Apparates in der Pflanzenzelle. Planta, 58, 4 : 448—452.
- Drawert H., Mix M. 1962b. Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen an Desmidiaceen. IX. Die Struktur der Pyrenoide von *Micrasterias rotata*. Planta, 58, 1 : 50—74.
- Drew K. M. 1954. Life history of *Porphyra*. Nature, 173, 4417 : 1243.
- Drews G. 1973. Fine structure and chemical composition of the cell envelopes. In: Biology blue-green algae. Oxford : 99—116.
- Drum R. W., Pankratz H. S. 1964. Pyrenoids, raphes and other fine structure in diatoms. Amer. J. Bot., 51, 4 : 405—418.
- Edwards M. E., Berns D. S., Ghiorse W. C., Holt S. C. 1968. Ultrastructure of the thermophilic blue-green alga, *Synechococcus lividus* Copeland. J. Phycol., 4, 4 : 288—298.
- Edwards M. E., Gantt E. 1971. Phycobilisomes of the thermophilic blue-green alga *Synechococcus lividus*. J. Cell Biol., 50, 3 : 896—900.
- Elliot A. M. 1934. Morphology and life history of *Haematococcus pluvialis*. Arch. Protistenkd., 82, 2 : 250—272.
- Engelmann T. W. 1882. Über Licht- und Farbenperception niederster Organismen. Arch. Physiol., 29 : 387—400.
- Ettl H. 1969. Über einen gelappten Chromatophor bei *Chlamydomonas geitleri* nova spec., seine Entwicklung und Vereinfachung während der Fortpflanzung. Österr. Bot. Zeitschr., 116, 1—5 : 127—144.
- Ettl H. 1971. Die erste Protoplastenteilung im Verlauf der ungeschlechtlichen Fortpflanzung bei *Chlamydomonas*. (Zur Kenntnis der Gattung *Chlamydomonas*). Österr. Bot. Zeitschr., 119, 4—5 : 521—530.
- Ettl H., Manton I. 1964. Die feinere Struktur von *Pedinomonas minor* Korschikoff. Nova Hedwigia, 8, 3—4 : 421—451.
- Evens L. 1966a. The *Phaeophyceae*. Part I. In: The chromosomes of the algae. London : 122—148.
- Evens L. V. 1966b. Distribution of pyrenoids among some brown algae. J. Cell Sci., 1, 4 : 449—454.
- Evens L. V. 1968. Chloroplast morphology and fine structure in British fucoids. New Phytologist, 67, 1 : 173—178.
- Evens L. V. 1970. Electron microscopical observations on a new red algal unicell, *Rhodella maculata* gen. nov., sp. nov. Br. Phycol. J., 5, 1 : 1—13.
- Evens L. V., Christie A. O. 1970. Studies on the shipfouling alga *Enteromorpha*. I. Aspects of the fine structure and biochemistry of swimming and newly settled zoospores. Ann. Bot., 34, 135 : 451—466.
- Evens L. V., Holligan M. S. 1972. Correlated light and electron microscope studies on brown algae. II. Physode production in *Dictyota*. New Phytologist, 71, 6 : 1173—1180.

- Eyden B. P. 1975. Light and electron microscope study of *Dunaliella prismolecta* Butcher (Volvocida). J. Protozool., 22, 3 : 336—344.
- Falk H. 1967. Zum Feinbau von *Botrydium granulatum* Grev. (Xanthophyceae). Arch. Mikrobiol., 58, 3 : 212—227.
- Falk H., Kleinig H. 1968. Feinbau und Carotenoide von *Tribonema* (Xanthophyceae). Arch. Mikrobiol., 61, 4 : 347—362.
- Fan K. C. 1960. On pit connections in *Bangiophycidae*. Nova Hedwigia, 1, 3—4 : 305—307.
- Faust M. 1974. Structure of the periplast of *Cryptomonas ovata* var. *palustris*. J. Phycol., 10, 1 : 121—124.
- Faust M. A., Gantt E. 1973. Effect of light intensity and glycerol on the growth, pigment composition and ultrastructure of *Chroomonas* sp. J. Phycol., 9, 4 : 489—495.
- Feldmann J. 1938. Recherches sur la végétation marine de la Méditerranée. La côte des Albères. Rev. algol., 10, 1—4 : 1—339.
- Feldmann G., Guglielmi G. 1972. Les physodes et les corps irrisants du *Dictyota dichotoma* (Hudson) Lamouroux. C. R. Acad. Sci., Paris, D275, 7 : 751—754.
- Findley D. L., Walne P. L., Helton R. W. 1970. The effects of light intensity on the ultrastructure of *Chlorogloea fritschii* Mitra grown at high temperature. J. Phycol., 6, 2 : 182—188.
- Fisher K. A., Lang N. J. 1971. Ultrastructure of the pyrenoid of *Trebouxia* in *Ramalina menziesii* Tuck. J. Phycol., 7, 1 : 25—37.
- Floyd G. L., Stewart K. D., Mattox K. R. 1971. Cytokinesis and plasmodesmata in *Ulothrix*. J. Phycol., 7, 4 : 306—309.
- Floyd G. L., Stewart K. D., Mattox K. R. 1972a. Comparative cytology of *Ulothrix* and *Stigeoclonium*. J. Phycol., 8, 1 : 68—81.
- Floyd G. L., Stewart K. D., Mattox K. R. 1972b. Cellular organization, mitosis and cytokinesis in the Ulotrichalean alga, *Klebsormidium*. J. Phycol., 8, 2 : 176—183.
- Fogg G. E., Stewart W. D. P., Fay P., Walsby A. E. 1973. The blue-green algae. London—New York.
- Fott B. 1955. Scales of *Mallomonas* observed in the electron microscope. Preslia, 27, 3 : 280—282.
- Fott B. 1971. Algenkunde. Jena.
- Fowke L. C., Pickett-Heaps J. D. 1969a. Cell division in *Spirogyra*. I. Mitosis. J. Phycol., 5, 3 : 240—259.
- Fowke L. C., Pickett-Heaps J. D. 1969b. Cell division in *Spirogyra*. II. Cytokinesis. J. Phycol., 5, 4 : 273—281.
- Frank H., Lefort M., Martin H. H. 1962. Elektronenoptische und chemische Untersuchungen an Zellwänden der Blaualgen *Phormidium uncinatum*. Zeitschr. Naturforsch., 17, Ser. B, 4 : 262—268.
- Fraser T. W., Gunning B. E. S. 1969. The ultrastructure of plasmodesmata in the filamentous green alga, *Bulbochaete hiloensis* (Nordst.) Tiffany. Planta, 88, 3 : 244—254.
- Frei E., Preston R. D. 1961. Variants in the structural polysaccharides of algal cell walls. Nature, 192, 4806 : 939—943.
- Fritsch F. E. 1935. The structure and reproduction of the algae. I. Cambridge.
- Fulcher R. G., McCully M. E. 1971. Histological studies on the genus *Fucus*. V. An autoradiographic and electron microscopic study of the early stages of regeneration. Canad. J. Bot., 49, 1 : 161—165.
- Gabara B. 1967. Przebieg cytokinezy u *Spirogyra* sp. i *Cladophora* sp. Zesz nauk. Uniw. Łódzki., 2, 23 : 113—131.
- Gaillard J. 1972. L'iridescence chez deux *Dictyotales*, *Dictyota dichotoma* (Huds.) Lamouroux et *Zonaria tournefortii* (Lamour.) Montagne. Cytologie des cellules iridescentes. Botaniste, 55, 1—6 : 71—79.
- Gantt E. 1971. Micromorphology of the periplast of *Chroomonas* sp. (Cryptophyceae). J. Phycol., 7, 3 : 177—184.

- Gantt E., Conti S. F. 1965. The ultrastructure of *Porphyridium cruentum*. J. Cell Biol., 26, 2 : 365—381.
- Gantt E., Conti S. F. 1967. Phycobiliprotein localization in algae. Brookhaven Symp. Biol., 19 : 393—405.
- Gantt E., Edwards M. R., Conti S. F. 1968. Ultrastructure of *Porphyridium aeruginum* a blue-green colored rhodophytan. J. Phycol., 4, 1 : 65—71.
- Gaudsmith J. T., Dawes T. J. 1972. The ultrastructure of several dinoflagellates with emphasis on *Gonyaulax polyedra* Stein and *Gonyaulax monilata* Davis. Phycologia, 11, 2 : 123—132.
- Gawlik S. R., Millington W. F. 1969. Pattern formation and the structure of the developing cell wall in colonies of *Pediastrum boryanum*. Amer. J. Bot., 56, 9 : 1084—1093.
- Geitler L. 1924. Die Entwicklungsgeschichte von *Sorastrum spinulosum* und die Phylogenie der Protococcales. Arch. Protistenkd., 47, 3 : 440—447.
- Geitler L. 1926. Zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Pyrenoiden. Arch. Protistenkd., 56, 1 : 128—144.
- Geitler L. 1935. Neue Untersuchungen über die Mitose von *Spirogyra*. Arch. Protistenkd., 85, 1 : 10—19.
- Gergis M. S. 1971. The presence of microbodies in the strains of *Chlorella*. Planta, 101, 2 : 180—184.
- Gergis M. S. 1972. Influence of carbon dioxide supply on the chloroplast structure of *Chlorella pyrenoidosa*. Arch. Mikrobiol., 83, 4 : 321—327.
- Gerhardt B., Berger C. 1971. Microbodies und Diaminobenzidinder Reathion in den Acetat. Flagellaten *Polytomella caeca* und *Chlorogonium elongatum*. Planta, 100, 2 : 155—166.
- Gerrath J. F. 1969. *Penium spinulosum* (Wolle) comb. nov. (*Desmidiaceae*): a taxonomic correction based on cell wall ultrastructure. Phycologia, 8 : 109—118.
- Gibbs S. P. 1962a. The ultrastructure of pyrenoids of algae, exclusive of the green algae. J. Ultrast. Res., 7, 3—4 : 247—262.
- Gibbs S. P. 1962b. The ultrastructure of the pyrenoids of green algae. J. Ultrast. Res., 7, 3—4 : 262—272.
- Gibbs S. P. 1962c. The ultrastructure of the chloroplasts of algae. J. Ultrast. Res., 7, 5—6 : 418—435.
- Gibbs S. P. 1962d. Nuclear envelope-chloroplast relationships in algae. J. Cell Biol., 14, 3 : 433—444.
- Gibbs S. P. 1968. Autoradiographic evidence for the in situ synthesis of chloroplast and mitochondrial RNA. J. Cell Sci., 3, 3 : 327—340.
- Giraud G. 1963. Le structure, les pigments et les caractéristiques fonctionnelles de l'appareil photosynthétique de diverses algues. Physiol. végétale, 1, 3 : 203—255.
- Giraud G., Czarninski Y. 1971. Localisation ultrastructurale d'activités oxydasiques chez le *Chlamydomonas reinhardtii*. C. R. Acad. Sci., Paris, D273, 25 : 2500—2503.
- Godward M. B. E., Newnham F. L. E., Newnham R. E. 1965. Cytotaxonomy of *Spirogyra*. II. *S. neglecta* (Hass.) Kütz., *S. punctulata* Jao, *S. majuscula* (Kütz.) Czurda emend., *S. ellipsospora* Transeau, *S. porticalis* (Müller) Cleve. J. Linn. Soc. (Bot.), 59, 377 : 99—108.
- Goff L., Cole K. 1973. The biology of *Harveyella mirabilis* (*Cryptonemiales*, *Rhodophyceae*). I. Cytological investigations of *Harveyella mirabilis* and its host *Odonthalia*. Phycologia, 12, 3—4 : 237—245.
- Gooday G. W. 1971. A biochemical and autoradiographic study of the role of the Golgi bodies in thecal formation in *Platymonas tetrathele*. J. Exp. Bot., 22, 73 : 959—971.
- Goodenough U. W. 1970. Chloroplast division and pyrenoid formation in *Chlamydomonas reinhardtii*. J. Phycol., 6, 1 : 1—6.

- Graves L. B., Hanzely L., Trelease R. N. 1971. The occurrence and fine structural characterization of microbodies in *Euglena gracilis*. *Protoplasma*, 72, 2—3 : 141—152.
- Green P. B. 1964. Cinematic observations on the growth and division of chloroplasts in *Nitella*. *Amer. J. Bot.*, 51, 3 : 334—342.
- Greenwood A. D. 1959. Observations on the structure of the zoospores of *Vaucheria*. *J. Exp. Bot.*, 10, 28 : 55—68.
- Greuet C. 1965. Structure fine de l'ocelle d'*Erythroopsis pavillardii* Hertwig, Péridinien Warnowiidae Lindemann. *C. R. Acad. Sci., Paris*, 261, 12, 8 : 1904—1907.
- Griffiths D. J. 1970. The pyrenoid. *Bot. Rev.*, 36, 1 : 29—58.
- Gromov B. V., Mamkaeva K. A., Vasilieva V. E. 1974. Morphology and ultrastructure of some chlorococcal algae from the collection of algal strains in Leningrad University. II. *Monoraphidium braunii* (Näg. in Kütz.) Komarková-Legnerová strain (Gromov) 1967/231. *Arch. Hydrobiol., Suppl.*, 46, *Algological Studies* 11 : 140—150.
- Grower R. D., Bold H. C. 1969. Phycological studies. VIII. The taxonomy and comparative physiology of the *Chlorosarcinales* and certain other edaphic algae. *Univ. Texas Publ.*, 6907.
- Guérin-Dumatrait E., Mihara S., Moyse A. 1970. Composition de *Chlorella pyrenoidosa*, structure des cellules et de leurs lamelles chloroplastiques, en fonction de la carence en azote et de la levée de carence. *Canad. J. Bot.*, 48, 6 : 1147—1154.
- Haase G. 1910. Zur Kern- und Fadenteilung von *Ulothrix subtilis*. *Arch. Hydrobiol. u. Planktonkd.*, 5 : 167—168.
- Halfen L. N., Castenholz R. W. 1971. Gliding motility in the blue-green alga *Oscillatoria princeps*. *J. Phycol.*, 7, 2 : 133—145.
- Hallett A. F. 1962. Some observations on the algae (excluding diatoms) of two sewage oxidation pond schemes. *Nova Hedwigia*, 4, 3—4 : 483—493.
- Hanic L. A., Craigie J. S. 1969. Studies on the algal cuticle. *J. Phycol.*, 5, 2 : 89—102.
- Hara Y. 1972. An electron microscopic study on the chloroplasts of the *Rhodophyta*. *Proc. 7th Int. Seaweed Symp. Sapporo, 1971, Tokyo* : 153—158.
- Harper R. 1899. Cell division in sporangia and asci. *Ann. Bot.*, 13, 52 : 467—525.
- Hartmann M. 1919. Über die Kern- und Zellteilung von *Chlorogonium elongatum* Dangeard. *Arch. Protistenkd.*, 39, 1 : 1—33.
- Hauswirth N., Roux J. C. 1970. Modifications ultrastructurales de *Chlorella pyrenoidosa* après irradiation par les particules α du polonium 210. *Microscopie électron*, 1 : 667—668.
- Hawkins A. F., Leedale G. F. 1971. Zoospore structure and colony formation in *Pediastrum* spp. and *Hydrodictyon reticulatum* (L.) Lagerheim. *Ann. Bot.*, 35, 139 : 201—211.
- Heath I. B., Darley W. M. 1972. Observations on the ultrastructure of the male gametes of *Biddulphia levis* Ehr. *J. Phycol.*, 8, 1 : 51—59.
- Heath I. B., Greenwood A. D., Griffiths H. B. 1970. The origin of flimmer in *Saprolegnia*, *Dictyuchus*, *Synura* and *Cryptomonas*. *J. Cell Sci.*, 7 : 445—461.
- Heimpel H. 1973. Die Gattung *Euglena*: Das Augentierchen — eine Gattung mit vielen Arten. *Mikrokosmos*, 62, 8 : 228—231.
- Heywood P. 1972. Structure and origin of flagellar hairs in *Vacuolaria virescens*. *J. Ultrast. Res.*, 39, 5—6 : 608—623.
- Heywood P., Godward M. B. E. 1972. Centromeric organization in the chloromonadophycean alga *Vacuolaria virescens*. *Chromosoma*, 39, 3 : 333—339.
- Hibberd D. J. 1970. Observations on the cytology and ultrastructure of *Ochromonas tuberculatus* sp. nov. (*Chrysophyceae*) with special reference to the discobolocysts. *Br. Phycol. J.*, 5 : 119—143.

- Hibberd D. J. 1973. Observations on the ultrastructure of flagellar scales in the genus *Synura* (*Chrysophyceae*). Arch. Mikrobiol., 89, 4 : 291—304.
- Hibberd D. J., Leedale G. F. 1970. *Eustigmatophyceae* — a new algal class with unique organization of the motile cell. Nature, 225, 5234 : 758—760.
- Hibberd D. J., Leedale G. F. 1972. Observations on the cytology and ultrastructure of the new algae class, *Eustigmatophyceae*. Ann. Bot., 36, 144 : 49—71.
- Higham M. T., Bisalputra T. 1970. A further note on the surface structure of *Scenedesmus coenobium*. Canad. J. Bot., 48, 10 : 1839—1841.
- Hill G. J. C., Machlis L. 1968. An ultrastructural study of vegetative cell division in *Oedogonium borisianum*. J. Phycol., 4, 4 : 261—271.
- Hobbs M. J. 1972. Eyespot fine structure in *Eudorina illinoiensis*. Br. Phycol. J., 3 : 347—355.
- Hoffman L. R. 1967. Observations on the fine structure of *Oedogonium*. III. Microtubular elements in the chloroplasts of *Oe. cardiacum*. J. Phycol., 3, 4 : 212—221.
- Hoffman L. R. 1968a. Observations on the fine structure of *Oedogonium*. IV. The mature pyrenoid of *Oe. cardiacum*. Trans. Amer. Microsc. Soc., 87, 2 : 178—186.
- Hoffman L. R. 1968b. Observations on the fine structure of *Oedogonium*. V. Evidence for the de novo formation of pyrenoids in zoospores of *Oe. cardiacum*. J. Phycol., 4, 3 : 212—218.
- Hoffman L. R. 1970. Observations on the fine structure of *Oedogonium*. VI. The striated component of the compound flagellar «roots» of *Oe. cardiacum*. Canad. J. Bot., 48, 1 : 189—197.
- Hoffman L. R. 1971. Observations on the fine structure of *Oedogonium*. VII. The oogonium prior to fertilization. In: Contributions in Phycology. Kansas : 93—106.
- Hoffman L. R. 1973. Fertilization in *Oedogonium*. I. Plasmogamy. J. Phycol., 9, 1 : 62—84.
- Hoffman L. R., Manton I. 1962. Observations on the fine structure of the zoospore of *Oedogonium cardiacum* with special reference to the flagellar apparatus. J. Exp. Bot., 13, 39 : 443—449.
- Hoffman L., Manton I. 1963. Observations on the fine structure of *Oedogonium*. II. The spermatozoid of *O. cardiacum*. Amer. J. Bot., 50, 5, 455—463.
- Holdsworth R. H. 1968. The presence of a crystalline matrix in pyrenoids of the diatom, *Achnanthes brevipes*. J. Cell Biol., 37, 3 : 831—837.
- Holmgren P. R., Hostetter H. P., Scholles V. E. 1971. Ultrastructural observation of crosswalls in the blue-green alga *Spirulina major*. J. Phycol., 7, 4 : 309—311.
- Holt S. C., Edwards M. R. 1972. Fine structure of the thermophilic blue-green alga *Synechococcus lividus* Copeland. A study of frozen-fractured detached cells. Canad. J. Microbiol., 18, 2 : 175—181.
- Hori T. 1972a. Survey of pyrenoid distribution in the vegetative cells of brown algae. Proc. 7th Int. Seaweed Symp. Sapporo, 1971, Tokyo : 165—171.
- Hori T. 1972b. Ultrastructure of the pyrenoid of *Monostroma* (*Chlorophyceae*) and related genera. In: Contributions to the Systematics of Benthic marine algae of the North Pacific. Japan : 17—32.
- Hori T., Chihara M. 1974. Light and electron microscope observations on the developmental sequence of *Prasinocladus marinus* (class *Prasinophyceae*). Sci. Rep. Tokyo Kyoiku Daigaku, Sec. B, 15 : 265—271.
- Hori P., Ueda R. 1967. Electron microscope studies on the fine structure of plastids in siphonous green algae with special reference to their phylogenetic relationships. Sci. Rep. Tokyo Kyoiku Daigaku, Sec. B, 12 : 225—244.

- H o s s e l l E. 1963. Prime osservazioni ultrastrutturali sulle cellule di *Ban-
gia fuscopurpurea* (Dillw.) Lyngb. *Delphin*, 5 : 139—156.
- H u i z i n g H. J., R i e t e m a H. 1975. Xylan and mannan as cell wall
constituents of different stages in the life-histories of some siphonous
green algae. *Br. Phycol. J.*, 10, 1 : 13—16.
- I k u s h i m a N., M a r u y a m a S. 1968. The protoplasmic connection in
Volvox. *J. Protozool.*, 15, 1 : 136—140.
- J a n s e J. 1910. Über Organveränderung bei *Caulerpa prolifera*. *Jahrb. Wiss.
Bot.*, 48, 1 : 73—110.
- J e n s e n T. E., B o w e n C. C. 1970. Cytology of blue-green algae. II. Unu-
sual inclusions in the cytoplasm. *Cytology*, 35, 1 : 132—152.
- J o h n s o n D. F. 1934. Morphology and life history of *Colacium vesiculosum*
Ehrbg. *Arch. Protistenkd.*, 83, 2 : 241—263.
- J o h n s o n U. G., P o r t e r K. R. 1968. Fine structure of cell division in
Chlamydomonas reinhardtii. Basal bodies and microtubules. *J. Cell Biol.*,
38, 2 : 403—425.
- J o r d a n E. G., G o d w a r d M. B. E. 1969. Some observations on the nuc-
leolus in *Spirogyra*. *J. Cell Sci.*, 4, 1 : 3—15.
- J o s t M. 1965. Die Ultrastruktur von *Oscillatoria rubescens* DC. *Arch. Mikro-
biol.*, 50, 3 : 211—245.
- J o y o n L. 1963. Contribution à l'étude cytologique de quelques protozoaires
flagellés. *Ann. Fac. Sci. Univ. Clermont*, 22 : 45—52.
- J o y o n L., F o t t B. 1964. Quelques particularités infrastructurales du
plaste des *Carteria* (*Volvocales*). *J. Microsc.*, 3, 2 : 159—166.
- J u p i n H. J. 1973. Modifications pigmentaires et ultrastructurales chez la
diatomée *Detonula* sp. cultivée en lumière rouge. *Arch. Mikrobiol.*,
91, 1 : 19—27.
- K a j a H. 1965. Untersuchungen zur Entwicklung des Lamellarsystems von
Algenchromatophoren. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, 78, 9 : 377—379.
- K a j a H. 1966. Elektronenmikroskopische Untersuchungen zum Feinbau der
Chromatophoren von *Mougeotia* spec. *Z. Naturforsch.*, 21b, 4 : 379—
384.
- K i e r m a y e r O. 1973. Feinstrukturelle Grundlagen der Cytomorphogenese.
Ber. Deutsch. Bot. Ges., 86, 5—9 : 287—291.
- K i n g G. C. 1959. The nucleoli and related structures in the desmids. *New
Phytologist*, 58, 1 : 20—28.
- K i v i c P. A., V e s k M. 1972a. Structure and function of the euglenoid
eyespot. The probable location of the phototaxis photoreceptor. *J. Exp.
Bot.*, 22, 77 : 1070—1075.
- K i v i c P. A., V e s k M. 1972b. Structure and function in the euglenoid
eyespot apparatus: the fine structure and response to environmental
changes. *Planta*, 105, 1 : 1—14.
- K i v i c P. A., V e s k M. 1974. The structure of the eyespot apparatus in
bleached strains of *Euglena gracilis*. *Cytobiologie*, 10, 1 : 88—101.
- K l e b a h n H. 1892. Studien über Zygoten. II. Die Befruchtung von *Oedo-
gonium boscii*. *Jahrb. Wiss. Bot.*, 24 : 235—267.
- K l e b s G. 1891. Über die Bildung der Fortpflanzungszellen bei *Hydrodictyon
utriculatum* Roth. *Bot. Zeitung*, 49, 48 : 789—862.
- K o m á r e k J. 1970. The ultrastructure of the cell walls in the genus *Scene-
desmus*. Annual Report of the Laboratory of algology for the Year
1969 : 29—34.
- K o m á r e k J., L u d v i k J. 1971. Die Zellwandultrastruktur als taxo-
nomisches Merkmal in der Gattung *Scenedesmus*. I. Die Ultrastruktur-
elemente. *Arch. Hydrobiol., Suppl.*, 39, *Algological Studies* 5 : 301—
333.
- K o w a l l i k K. 1969. The crystal lattice of the pyrenoid matrix of *Pro-
rocentrum micans*. *J. Cell Sci.*, 5, 1 : 251—269.
- K o w a l l i k K., H a b e r k o r n G. 1971. The DNA-structures of the
chloroplast of *Prorocentrum micans* (*Dinophyceae*). *Arch. Mikrobiol.*, 80,
3 : 252—261.

- Krishnamurthy V. 1959. Cytological investigations on *Porphyra umbilicalis* (L.) Kürz. var. *laciniata* (Lightf.) J. Ag. Ann. Bot., N. S., 23, 89 : 147—176.
- Kristiansen J. 1974. The fine structure of the zoospores of *Urospora penicilliformis*, with special reference to the flagellar apparatus. Br. Phycol. J., 9, 2 : 201—213.
- Kugrens P., West J. A. 1974. The ultrastructure of carposporogenesis in the marine hemiparasitic red alga *Erythrocytis saccata*. J. Phycol. 10, 2 : 139—147.
- Kylin H. 1918. Über die Fucosanblasen der Phaeophyceen. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 36, 1 : 10—19.
- Lamont H. C. 1969. Shear-oriented microfibrils in the mucilaginous investments of two motile *Oscillatoriaceae* blue-green algae. J. Bacteriol., 97, 1 : 350—361.
- Lang N. 1963. Electron microscopy of the *Volvocaceae* and *Astrephomenaceae*. Amer. J. Bot., 50, 3 : 280—300.
- Lang N. J. 1967. Ultrastructure of the blue-green algae. In: Algae, man and the environment. Syracuse, New York : 235—248.
- Lang N. J., Whitton B. A. 1973. Arrangement and structure of thylakoids. In: Biology blue-green algae. Oxford : 66—79.
- Leadbeater B. S. C. 1969. A fine structural study of *Olisthodiscus luteus* Carter. Br. Phycol. J., 4, 1 : 3—17.
- Leadbeater B. S. C. 1970. Preliminary observations on differences of scale morphology at various stages in the life cycle of «*Apistonema-Syracosphaera*» sensu von Stosch. Br. Phycol. J., 5, 1 : 57—69.
- Leadbeater B., Dodge J. D. 1966. The fine structure of *Woloszynskia micra* sp. nov., a new marine dinoflagellate. Br. Phycol. Bull., 3, 3 : 1—17.
- Leadbeater B., Dodge J. D. 1967a. An electron microscope study of dinoflagellate flagella. J. Gen. Microbiol., 46, 2 : 305—314.
- Leadbeater B., Dodge J. D. 1967b. Fine structure of the dinoflagellate transverse flagellum. Nature, 213, 5074 : 421—422.
- Leak L. V. 1967. Fine structure of the mucilaginous sheath of *Anabaena* sp. J. Ultras. Res., 21, 1—2 : 61—74.
- Leak L. V., Wilson G. B. 1965. Electron microscopic observations on a blue-green alga, *Anabaena* sp. Canad. J. Gen. a. Cytol., 7, 2 : 237—249.
- Lee R. E. 1971. The pit connections of some lower red algae: ultrastructure and phylogenetic significance. Br. Phycol. J., 6 : 29—38.
- Lee R. E. 1974. Chloroplast structure and starch grain production as phylogenetic indicators in the lower *Rhodophyceae*. Br. Phycol. J., 9, 3 : 291—295.
- Lee R. E., Fultz S. A. 1970. Ultrastructure of the Conchocelis stage of the marine red alga *Porphyra leucosticta*. J. Phycol., 6, 1 : 22—28.
- Leedale G. F. 1964. Pellicle structure in *Euglena*. Br. Phycol. Bull., 2, 5 : 291—306.
- Leedale G. F. 1966. *Euglena*: a new look with the electron microscope. Advancement Sci., 23, 107 : 22—37.
- Leedale G. F. 1967. Euglenoid Flagellates. New Jersey.
- Leedale G. F., Meese B. J. D., Pringsheim E. G. 1965. Structure and physiology of *Euglena spirogyra* I and II. Arch. Mikrobiol., 50, 1 : 68—102.
- Leedale G. F., Leadbeater B. S. C., Massalski A. 1970. The intracellular origin of flagellar hairs in the *Chrysophyceae* and *Xanthophyceae*. J. Cell Sci., 6, 3 : 701—719.
- Lembi C. A., Lang N. 1965. Electron microscopy of *Carteria* and *Chlamydomonas*. Amer. J. Bot., 52, 5 : 464—477.
- Leyon H. 1954. The structure of chloroplasts. III. A study of pyrenoids. Exp. Cell Res., 6, 2 : 497—505.
- Leyon H., Von Wettstein D. 1954. Der Chromatophoren Feinbau bei den Phaeophyceen. Z. Naturforsch., 96, 7 : 471—475.

- Lewis I. F. 1909. The life history of *Griffithsia bornetiana*. Ann. Bot., 23, 92 : 639—690.
- Loeblich A. R. III, Volcani B. E. 1969. Morphology and chemical composition of the cell wall of the marine dinoflagellate *Cachonina niei*. Abstr. XI Intern. Bot. Congr. Seattle : 131.
- Loiseaux S. 1973. Ultrastructure of zoidogenesis in unilocular zoidocysts of several brown algae. J. Phycol., 9, 3 : 277—289.
- Lorch D. W., Weber A. 1972. Über die Chemie der Zellwand von *Pleurotaenium trabecula* var. *rectum* (Chlorophyta). Arch. Mikrobiol., 83, 2 : 129—140.
- Lott J. N. A., Harris G. P., Turner C. D. 1972. The cell wall of *Cosmarium botrytis*. J. Phycol., 8, 3 : 232—236.
- Løvlie A., Bråten T. 1968. On the division of cytoplasm and chloroplast in the multicellular green alga *Ulva mutabilis* Føyn. Exp. Cell Res., 51, 1 : 211—220.
- Løvlie A., Bråten T. 1970. On mitosis in the multinuclear alga *Ulva mutabilis* Føyn. J. Cell Sci., 6, 1 : 109—129.
- Lucas I. A. N. 1970a. Observations on the ultrastructure of representatives of the genera *Ilelismis* and *Chroomonas* (Cryptophyceae). Br. Phycol. J., 5, 1 : 29—37.
- Lucas I. A. N. 1970b. Observations on the fine structure of the Cryptophyceae. I. The genus *Cryptomonas*. J. Phycol., 6, 1 : 30—38.
- Lutman B. F. 1910. The cell structure of *Closterium ehrenbergii* and *Closterium moniliferum*. Bot. Gaz., 49, 3 : 241—254.
- Magne F. 1964. Recherches caryologiques chez les floridées (Rhodophycées). Cahiers Biol. Mar., 5, 5 : 461—673.
- Mainx F. 1927. Untersuchungen über Ernährung und Zellteilung bei *Eremosphaera viridis* de Bary. Arch. Protistenkd., 57, 1 : 1—13.
- Maltzahn K. von, Cameron M. L. 1964. Structure of the pit connection of *Polysiphonia lanosa* (L.) Tandy. Naturwissenschaften, 51, 24 : 642.
- Mangenot G. 1933. Sur les corps irisants de quelques Rhodophycées. C. R. Soc. Biol., Paris, 112, 7 : 659—664.
- Manton I. 1959a. Electron microscopical observations on a very small flagellate: the problem of *Chromulina pusilla* Butcher. J. Mar. Biol. Assoc. U. K., 38, 2 : 319—333.
- Manton I. 1959b. Observations on the internal structure of the spermatozoid of *Dictyota*. J. Exp. Bot., 10, 30 : 448—461.
- Manton I. 1964a. Observations on the fine structure of the zoospore and young germling of *Stigeoclonium*. J. Exp. Bot., 15, 44 : 399—411.
- Manton I. 1964b. A contribution towards understanding of «the primitive fucoid». New Phytol., 63, 2 : 244—254.
- Manton I. 1964c. Observations with the electron microscope on the division cycle in the flagellate, *Prymnesium parvum* Carter. J. Roy. Microsc. Soc., 83, 3 : 317—325.
- Manton I. 1964d. Further observations on the fine structure of the haptonema in *Prymnesium parvum*. Arch. Mikrobiol., 49, 4 : 315—330.
- Manton I. 1966a. Some possibly significant structural relations between chloroplasts and other cell components. In: Biochemistry of chloroplasts. I. London—New York : 23—47.
- Manton I. 1966b. Further observations on the fine structure of *Chrysochromulina chiton*, with special reference to the pyrenoid. J. Cell Sci., 1, 2 : 187—192.
- Manton I. 1966c. Observations on scale production in *Pyramimonas amyliifera* Conrad. J. Cell Sci., 1, 4 : 429—438.
- Manton I. 1967. Further observations on the fine structure of *Chrysochromulina chiton* with special reference to the haptonema «peculiar» Golgi structure and scale production. J. Cell Sci., 2, 2 : 265—272.

- Manton I. 1968. Observations on the microanatomy of the type species of *Pyramimonas* (*P. tetrachynchus* Schmarda). Proc. Linn. Soc. Lond., 179, 2 : 147—152.
- Manton I. 1972. Observations on the biology and micro-anatomy of *Chrysochromulina megacilindra* Leadbeater. Br. Phycol. J., 7, 2 : 235—248.
- Manton I., Clarke B. 1950. Electron microscope observations on the spermatozoid of *Fucus*. Nature, 166, 4232 : 973—974.
- Manton I., Clarke B. 1951. On electron microscope study of the spermatozoid of *Fucus serratus*. Ann. Bot., N. S., 15, 60 : 461—471.
- Manton I., Clarke B. 1957. Observations with the electron microscope on the internal structure of the zoospore of a brown alga. J. Exp. Bot., 8, 23 : 294—303.
- Manton I., Clarke B., Greenwood A. D. 1953. Further observations with the electron microscope on spermatozoids in the brown algae. J. Exp. Bot., 4, 12 : 319—329.
- Manton I., Harris K. 1966. Observations on the microanatomy of the brown flagellate *Sphaleromantis tetragona* Skuja with special reference to the flagellar apparatus and scales. J. Linn. Soc. Lond. (Bot.), 59, 380 : 397—403.
- Manton I., Leadbeater B. S. C. 1974. Fine-structural observations on six species of *Chrysochromulina* from wild Danish marine nanoplankton, including a description of *C. campanulifera* sp. nov. and a preliminary summary of the nanoplankton as a whole. Biol. skr. Kgl. dan. vid. selsk., 20, 5.
- Manton I., Oates K., Parke M. 1963. Observations on the fine structure of the *Pyramimonas* stage of *Halosphaera* and preliminary observations on three species of *Pyramimonas*. J. Mar. Biol. Assoc. U. K., 43, 1 : 225—238.
- Manton I., Parke M. 1965. Observations on the fine structure of two species of *Platymonas* with special reference to flagellar scales and the mode of origin of the theca. J. Mar. Biol. Assoc. U. K., 45, 3 : 743—754.
- Manton I., Rayns D., Ettl H., Parke M. 1965. Further observations on green flagellates with scaly flagella: the genus *Heteromastix* Korshikov. J. Mar. Biol. Assoc. U. K., 45, 1 : 241—255.
- Manton I., Von Stosch H. A. 1966. Observations on the fine structure of the male gamete of the marine centric diatom *Lithodesmium undulatum*. J. Roy. Microsc. Soc., 85, 2 : 119—134.
- Manton I., Kowallik K., Von Stosch H. A. 1970. Observations on the fine structure and development of the spindle at mitosis and meiosis in a marine centric diatom (*Lithodesmium undulatum*). III. The later stages of meiosis I in male gametogenesis. J. Cell Sci., 6, 1 : 131—157.
- Marčenko E. 1973. On the nature of bristles in *Scenedesmus*. Arch. Mikrobiol., 88, 2 : 153—161.
- Marchant H. J. 1972. Pyrenoids of *Vaucheria woroniniana* Heering. Br. Phycol. J., 7, 1 : 81—84.
- Marchant H. J., Pickett-Heaps J. D. 1970. Ultrastructure and differentiation of *Hydrodictyon reticulatum*. I. Mitosis in the coenobium. Aust. J. Biol. Sci., 23, 6 : 1173—1186.
- Marchant H. J., Pickett-Heaps J. D. 1972a. Ultrastructure and differentiation of *Hydrodictyon reticulatum*. III. Formation of the vegetative daughter net. Aust. J. Biol. Sci., 25, 2 : 265—278.
- Marchant H. J., Pickett-Heaps J. D. 1972b. Ultrastructure and differentiation of *Hydrodictyon reticulatum*. IV. Conjugation of gametes and the development of zygospores and azygospores. Aust. J. Biol. Sci., 25, 2 : 279—291.
- Marchant H. J., Pickett-Heaps J. D. 1972c. Ultrastructure and differentiation of *Hydrodictyon reticulatum*. V. Development of polyhedra. Aust. J. Biol. Sci., 25, 6 : 1187—1197.

- Marchant H. J., Pickett-Heaps J. D. 1973. Mitosis and cytokinesis in *Coleochaete scutata*. J. Phycol., 9, 4: 461—471.
- Marchant H. J., Pickett-Heaps J. D., Jacobs K. 1973. An ultrastructural study of zoosporogenesis and the mature zoospore of *Klebsormidium flaccidum*. Cytobios, 8, 29—30: 95—107.
- Massalski A., Loedale G. 1969. Cytology and ultrastructure of the *Xanthophyceae*. I. Comparative morphology of the zoospores of *Bumilleria sicula* Borzi and *Tribonema vulgare* Pascher. Br. Phycol. J., 4, 2: 159—180.
- Mast S. O. 1928. Structure and function of the eyespot in unicellular and colonial organisms. Arch. Protistenkd., 60, 2: 197—220.
- Mattox K. R., Stewart K. D. 1973. Observations on the zoospores of *Pseudendoclonium basillense* and *Trichosarcina polymorpha* (*Chlorophyceae*). Canad. J. Bot., 51, 7: 1425—1430.
- McAllister F. 1913. Nuclear division in *Tetraspora lubrica*. Ann. Bot., 27, 108: 681—696.
- McBride G. E. 1967. Cytokinesis in the green alga *Frittschiella*. Nature, 216, 5118: 939.
- McBride G. E. 1968. Ultrastructure of the *Coleochaete scutata* zoospore. J. Phycol., 4, Suppl.: 6.
- McBride G. E. 1970. Cytokinesis and ultrastructure in *Frittschiella tuberosa* Iyengar. Arch. Protistenkd., 112, 4: 365—375.
- McBride G. E. 1971. The flagella base in *Coleochaete* and its evolutionary significance. J. Phycol., 7, Suppl.: 13.
- McCully M. E. 1965. A note on the structure of the cell walls of the brown alga *Fucus*. Canad. J. Bot., 43, 8: 1001—1004.
- McCully M. E. 1968. Histological studies on the genus *Fucus*. III. Fine structure and possible functions of the epidermal cells of the vegetative thallus. J. Cell Sci., 3, 1: 1—16.
- McDonald K. 1972. The ultrastructure of mitosis in the marine red alga *Membranoptera platyphylla*. J. Phycol., 8, 2: 156—166.
- McKater J. M. 1929. Morphology and division of *Chlamydomonas* with reference to the phylogeny of the flagellate neuromoter system. Univ. California Publ. Zool., 33: 125—168.
- McLaughlin D. J. 1971. Centrosomes and microtubules during meiosis in the mushroom *Boletus rubinellus*. J. Cell Biol., 50, 3: 737—745.
- McLean R. J. 1968. Ultrastructure of *Spongiochloris typica* during senescence. J. Phycol., 4, 4: 277—283.
- Mehard C. W., Sullivan C. W., Azam F., Volcani B. E. 1972. Localization of silicon in subcellular organelles of diatoms. J. Cell Biol., 55, 2, part 2: 174a.
- Menke W. 1960. Das allgemeine Bauprinzip des Lamellarsystems der Chloroplasten. Experientia (Basel), 16, 12: 537—538.
- Mercer F. V., Bogorad L., Mullens R. 1962. Studies with *Cyandium caldarium*. I. The fine structure and systematic position of the organism. J. Cell Biol., 13, 3: 393—403.
- Messer G., Ben-Shaul Y. 1969. Fine structure of *Peridinium westii* Lemm., a freshwater dinoflagellate. J. Protozool., 16, 2: 272—280.
- Metzner J. 1945. A morphological and cytological study of a new form of *Volvox* II. Bull. Torrey Bot. Club, 72, 2: 121—136.
- Meyer A. 1883. Über die Kristalloide der Trophoplasten und über die Chromoplasten der Angiospermen. Bot. Zeitung, 41, 30: 493—498.
- Mignot J. P. 1966. Structure et ultrastructure de quelques Euglenomonadienes. Protistologica, 2, 3: 51—117.
- Mignot J. P. 1967. Quelques observations sur une *Euglena* du creux de Pisseport: *Euglena splendens* Dangeard 1901. Ann. Stat. Biol. Basse-en-Chandesse, 2: 161—188.
- Millington W. F., Gawlik S. R. 1970. Ultrastructure and initiation of wall pattern in *Pediastrum boryanum*. Amer. J. Bot., 57, 5: 552—561.

- Mishra A. 1969. Fine structure of the growing point of the coenocytic alga *Caulerpa sertularioides*. *Canad. J. Bot.*, 47, 10 : 1599—1603.
- Mix M. 1967. Zur Feinstruktur der Zellwände in der Gattung *Penium* (*Desmidiaceae*). *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, 80, 11 : 715—721.
- Mix M. 1972. Die Feinstruktur der Zellwände bei *Mesotaeniaceae* und *Gonatozygaceae* mit einer vergleichenden Betrachtung der verschiedenen Wandtypen der *Conjugatophyceae* und über deren systematischen Wert. *Arch. Mikrobiol.*, 81, 3 : 197—220.
- Moestrup Ø. 1970a. The fine structure of mature spermatozooids of *Chara corallina*, with special reference to microtubules and scales. *Planta*, 93, 3 : 295—308.
- Moestrup Ø. 1970b. On the fine structure of the spermatozooids of *Vaucheria sescuplicaria* and on the later stages in spermatogenesis. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, 50, 2 : 513—523.
- Moestrup Ø. 1972. Observation on the fine structure of spermatozooids and vegetative cells of the green alga *Golenkinia*. *Br. Phycol. J.*, 7, 2 : 169—183.
- Moestrup Ø., Hoffman L. R. 1973. Ultrastructure of the green alga *Dichotomosphon tuberosus* with special reference to the occurrence of striated tubules in the chloroplast. *J. Phycol.*, 9, 4 : 430—437.
- Moner J. G. 1955. Cell wall structure in *Pediastrum* as revealed by electron microscopy. *Amer. J. Bot.*, 42, 9 : 802—806.
- Moner J. G., Chapman G. B. 1960. The development of adult cell form in *Pediastrum biradiatum* Meyen as revealed by the electron microscope. *J. Ultrast. Res.*, 4, 1 : 26—42.
- Moner J. G., Chapman G. B. 1963. Cell wall formation in *Pediastrum biradiatum* as revealed by the electron microscope. *Amer. J. Bot.*, 50, 10 : 992—998.
- Mornin L., Francis D. 1967. The fine structure of *Nematodinium armatum*, a naked dinoflagellate. *J. Microsc.*, 6, 6 : 759—772.
- Müller D. G., Falk H. 1973. Flagellar structure of the gametes of *Ectocarpus siliculosus* (*Phaeophyta*) as revealed by negative staining. *Arch. Mikrobiol.*, 91, 4 : 313—322.
- Murakami S., Morimura Y., Takamiya A. 1963. Electron microscopic studies along cellular life cycle of *Chlorella ellipsoidea*. Studies on microalgae and photosynthetic bacteria, 10, 3 : 65—83.
- Neushul M. 1970. Afreze-etching study of the red alga *Porphyridium*. *Amer. J. Bot.*, 57, 10 : 1231—1239.
- Neushul M. 1971. Uniformity of thylakoid structure in a red, a brown and two blue-green algae. *J. Ultrast. Res.*, 37, 5—6 : 532—543.
- Neushul M., Dahl A. L. 1972. Ultrastructural studies of brown algal nuclei. *Amer. J. Bot.*, 59, 4 : 401—410.
- Neushul M., Liddle L. 1968. A light and electron microscopic study of primary heterogeneity in the eggs of two brown algae. *Amer. J. Bot.*, 55, 9 : 1068—1073.
- Nilshammer M., Waller B. 1974. Electron microscope studies on cell differentiation in synchronized cultures of the green alga *Scenedesmus*. *Protoplasma*, 79, 3—4 : 317—332.
- Northcote D. H. 1968. The organization of the endoplasmic reticulum the Golgi bodies and microtubules during cell division and subsequent growth. In: *Plant cell organelles*. London—New York : 179—197.
- Northcote D. H., Goulding K. J., Horne R. W. 1958. The chemical composition and structure of the cell wall of *Chlorella pyrenoidosa*. *Biochem. J.*, 70, 3 : 391—397.
- Northcote D. H., Goulding K. J., Horne R. W. 1960. The chemical composition and structure of cell wall of *Hydrodictyon africanum* Yaman. *Biochem. J.*, 77, 3 : 503—508.
- Ogawa H. 1971. Cytological observations of *Sargassum thunbergii* (Mert.) O. Kuntze. Records of oceanographic works in Japan, 11, 1 : 15—25.

- O h a d I., S i e k e v i t z P., P a l a d e G. E. 1967. Biogenesis of chloroplast membranes. I. Plastid dedifferentiation in a dark-grown algal mutant (*Chlamydomonas reinhardtii*). J. Cell Biol., 35, 3 : 521—552.
- O l t m a n n s F. 1923. Morphologie und Biologie der Algen. 3. Jena.
- O t t D. W., B r o w n R. M., Jr. 1972. Light and electron microscopical observations on mitosis in *Vaucheria littorea* Hofman ex. C. Agardh. Br. Phycol. J., 7, 3 : 361—374.
- O t t D. W., B r o w n R. M., Jr. 1974a. Developmental cytology of the genus *Vaucheria*. I. Organisation of the vegetative filament. Br. Phycol. J., 9, 2 : 111—126.
- O t t D. W., B r o w n R. M., Jr. 1974b. Developmental cytology of the genus *Vaucheria*. II. Sporogenesis in *V. fontinalis* (L.) Christensen. Br. Phycol. J., 9, 4 : 333—351.
- Q u a t r a n o R. S. 1972. An ultrastructural study of the determined site of rhizoid formation in *Fucus* zygotes. Exp. Cell Res., 70, 1 : 1—12.
- P a l i k P. 1944—1949. Kernteilung bei *Hydrodictyon utriculatum* Roth. Index Horti. Bot. Univ. Budapest., 7 : 150—172.
- P a n t a s t i c o J. B., L a n g N. J. 1968—1969. Electron microscope studies on the vegetative apex of *Chara braunii* Gm. II. Dictyosomes and endoplasmic reticulum. Philippine Agriculturist, 52, 7—8 : 458—476.
- P a r k R. B., P o n N. G. 1961. Correlation of structure with function in *Spinacea oleracea* chloroplasts. J. Mol. Biol., 3, 1 : 1—10.
- P a r k e M., G r e e n J. C., M a n t o n I. 1971. Observations on the fine structure of zooids of the genus *Phaeocystis* (Haptophyceae). J. Mar. Biol. Assoc. U. K., 51, 4 : 927—941.
- P a r k e M., M a n t o n I., C l a r k e B. 1955. Studies on marine flagellates. II. Three new species of *Chrysochromulina*. J. Mar. Biol. Assoc. U. K., 34, 3 : 579—609.
- P a r k e M., M a n t o n I. 1965. Preliminary observations on the fine structure of *Prasinocladus marinus*. J. Mar. Biol. Assoc. U. K., 45, 2 : 525—536.
- P a r k e M., R a y n s D. G. 1964. Studies on marine flagellates. VII. *Nephroselmis gilva* sp. nov. and some allied forms. J. Mar. Biol. Assoc. U. K., 44, 1 : 209—217.
- P a r k e r B. C., P r e s t o n R. D., F o g g G. E. 1963. Studies of the structure and chemical composition of the cell walls of *Vaucheriaceae* and *Saprolegniaceae*. Proc. Roy. Soc. Lond., ser. B, 158, 973 : 435—445.
- P a s c h e r A. 1907. Stadien über die Schwärmer einiger Süßwasseralgen. Bibliotheca Bot., 67, 1 : 1—116.
- P a s c h e r A. 1909. Über merkwürdige amoeboide Stadien bei einer höheren Grünalge. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 27 : 143—150.
- P a s c h e r A. 1912. Über Rhizopoden- und Palmellastadien bei Flagellaten (Chrysomonaden), nebst einer Übersicht über die braunen Flagellaten. Arch. Protistenkd., 25 : 153—200.
- P a s c h e r A. 1914. Über Flagellaten und Algen. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 32, 2 : 136—160.
- P a s c h e r A. 1915a. Studien über die rhizopodiale Entwicklung der Flagellaten. Arch. Protistenkd., 36, 1 : 81—136.
- P a s c h e r A. 1915b. Animalische Ernährung bei Grünalgen. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 33, 8 : 427—442.
- P a s c h e r A. 1917. Flagellaten und Rhizopoden in ihren gegenseitigen Beziehungen. Arch. Protistenkd., 38, 1 : 1—88.
- P e a t A., W h i t t o n B. A. 1967. Environmental effects on the structure of the blue-green alga *Chlorogloea fritschii*. Arch. Mikrobiol., 57, 2 : 155—180.
- P e t e r f i L. S., M a n t o n I. 1968. Observations with the electron microscope on *Asteromonas gracilis* Artari emend. [*Stephanoptera gracilis* (Artari) Wisl.], with some comparative observations on *Dunaliella* sp. Br. Phycol. Bull., 3, 3 : 423—440.

- Peterschilka F. 1922. Kernteilung und Pyrenoidvermehrung bei *Mougeotia*. Arch. Protistenkd., 45 : 153—162.
- Peyrière M. 1971. Etude infrastructurale des spermatocystes de *Griffithsia flosculosa* (Rhodophyceae). C. R. Acad. Sci., Paris, D273, 22 : 2071—2074.
- Pickett-Heaps J. D. 1967a. Ultrastructure and differentiation in *Chara* sp. I. Vegetative cells. Aust. J. Biol. Sci., 20, 3 : 539—551.
- Pickett-Heaps J. D. 1967b. Ultrastructure and differentiation in *Chara*. II. Mitosis. Aust. J. Biol. Sci., 20, 5 : 883—894.
- Pickett-Heaps J. D. 1968a. Ultrastructure and differentiation in *Chara* sp. III. Formation of the antheridium. Aust. J. Biol. Sci., 21, 2 : 255—274.
- Pickett-Heaps J. D. 1968b. Ultrastructure and differentiation in *Chara* (*fibrosa*). IV. Spermatogenesis. Aust. J. Biol. Sci., 21, 4 : 655—690.
- Pickett-Heaps J. D., 1968c. Microtubule-like structures in the growing plastids or chloroplasts of two algae. Planta, 81, 2 : 193—200.
- Pickett-Heaps J. D. 1969. The evolution of the mitotic apparatus: an attempt at comparative ultrastructural cytology in dividing plant cells. Cytobios, 1, 3 : 257—280.
- Pickett-Heaps J. D. 1970. Mitosis and autospore formation in green alga *Kirchneriella lunaris*. Protoplasma, 70, 3—4 : 325—347.
- Pickett-Heaps J. D. 1971. Reproduction by zoospores in *Oedogonium*. I. Zoosporogenesis. Protoplasma, 72, 2—3 : 275—314.
- Pickett-Heaps J. D. 1972a. Cell division in *Cosmarium botrytis*. J. Phycol., 8, 4 : 343—360.
- Pickett-Heaps J. D. 1972b. Reproduction by zoospores in *Oedogonium*. II. Emergence of the zoospore and the motile phase. Protoplasma, 74, 1—2 : 149—167.
- Pickett-Heaps J. D. 1972c. Cell division in *Tetraëdron*. Ann. Bot., 36, 147 : 693—701.
- Pickett-Heaps J. D. 1972d. Variation in mitosis and cytokinesis in plant cells: its significance in the phylogeny and evolution of ultrastructural systems. Cytobios, 5, 17 : 59—77.
- Pickett-Heaps J. D. 1972e. Cell division in *Klebsormidium subtilissimum* (formerly *Ulothrix subtilissima*), and its possible phylogenetic significance. Cytobios, 6, 23 : 167—183.
- Pickett-Heaps J. D. 1973a. Cell division and wall structure in *Microrospora*. New Phytologist, 72, 2 : 347—355.
- Pickett-Heaps J. D. 1973b. Cell division in *Tetraspora*. Ann. Bot., 37, 153 : 1017—1025.
- Pickett-Heaps J. D. 1974a. Cell division in *Bulbochaete*. I. Division utilizing the wall ring. J. Phycol., 9, 4 : 408—442.
- Pickett-Heaps J. D. 1974b. Cell division in *Bulbochaete*. II. Hair cell formation. J. Phycol., 10, 2 : 148—164.
- Pickett-Heaps J. D. 1974c. Cell division in *Stichococcus*. Br. Phycol. J., 9 : 63—73.
- Pickett-Heaps J. D. 1975. Green algae: structure, reproduction and evolution in selected genera. Massachusetts.
- Pickett-Heaps J. D., Fowke L. C. 1969. Cell division in *Oedogonium*. I. Mitosis, cytokinesis and cell elongation. Aust. J. Biol. Sci., 22, 4 : 857—894.
- Pickett-Heaps J. D., Fowke L. C. 1970a. Mitosis, cytokinesis, and cell elongation in the desmid, *Closterium littorale*. J. Phycol., 6, 2 : 189—215.
- Pickett-Heaps J. D., Fowke L. C. 1970b. Cell division in *Oedogonium*. II. Nuclear division in *O. cardiacum*. Aust. J. Biol. Sci., 23, 1 : 71—92.
- Pickett-Heaps J. D., Fowke L. C. 1970c. Cell division in *Oedogonium*. III. Golgi bodies, wall structure and wall formation in *O. cardiacum*. Aust. J. Biol. Sci., 23, 1 : 93—113.

- Pickett-Heaps J. D., Marchant H. J. 1972. The phylogeny of the green algae: a new proposal. *Cytobios*, 6, 24 : 255—264.
- Prescott G. W. 1968. The algae: a review. Boston.
- Preston R. D. 1968. Plant without cellulose (marine algae). *Sci. Amer.*, 218, 6 : 102—108.
- Pringsheim N. 1858. Beiträge zur Morphologie und Systematik der Algen. I. Morphologie der *Oedogonium*. *Jahrb. Wiss. Bot.*, 1 : 1—81.
- Pringsheim N. 1871. Über die männlichen Pflanzen und die Schwärmsporen der Gattung *Bryopsis*. *Monatsber. Acad. Wiss. Berlin*.
- Puiseux-Dao S. 1968. Les modifications ultrastructurales et l'élimination des déchets intraplastidaux chez le *Mougeotia* sp. *Conjugatophycées*, traite par la ribonucléase, puis replacé dans un milieu normal. *Mém. Soc. bot. France, Paris*, 1967 : 259—260.
- Puiseux-Dao S., Levain N. 1963. Etude cytologique d'un *Mougeotia* (Conjugatophycées). *J. Microsc.*, 2, 4 : 461—484.
- Ramus J. 1969a. Dimorphic pit connections in the red alga *Pseudogloiophloea*. *J. Cell Biol.*, 41, 1 : 340—345.
- Ramus J. 1969b. Pit connection formation in the red alga *Pseudogloiophloea*. *J. Phycol.*, 5, 1 : 57—63.
- Ramus J. 1972. The production of extracellular polysaccharide by the unicellular red alga *Porphyridium aerugineum*. *J. Phycol.*, 8, 1 : 97—111.
- Ramus J., Groves S. T. 1972. Incorporation of sulfate into the capsular polysaccharide of the red alga *Porphyridium*. *J. Cell Biol.*, 54, 2 : 399—407.
- Reichardt A. 1927. Beiträge zur Cytologie der Protisten (*Gloeodinium montanum*, *Cryptomonas ovata*, *Eremosphaera viridis* und *Kentrosphaera willii*). *Arch. Protistenkd.*, 59, 2 : 301—338.
- Reimann B. E., Lewin J. C., Volcani B. E. 1966. Studies on the biochemistry and fine structure of silica shell formation in diatoms. II. The structure of the cell wall of *Navicula pelliculosa* (Bréb) Hilse. *J. Phycol.*, 2, 2 : 74—84.
- Reisigl H. 1964. Zur Systematik und Ökologie alpiner Bodenalgae. *Österr. Bot. Zeitschrift*, 111, 4 : 402—499.
- Reymond O. 1975. La paroi cellulaire de *Coelastrum* (Chlorophycées). *Arch. Mikrobiol.*, 102, 2 : 95—101.
- Rietema H. 1971. Life-history studies in the genus *Bryopsis* (Chlorophyceae). IV. Life-histories in *Bryopsis hypnoides* Lamx. from different points along the European coasts. *Acta Bot. Neer.*, 20, 3 : 291—298.
- Rietema H. 1972. A morphological, developmental and caryological study on the life-history of *Bryopsis halymentiae* (Chlorophyceae). *Neth. J. Sea Res.*, 5, 4 : 445—457.
- Ringo D. L. 1967. Flagellar motion and fine structure of the flagellar apparatus in *Chlamydomonas*. *J. Cell Biol.*, 33, 3 : 543—571.
- Ris H., Plaut W. 1962. Ultrastructure of DNA-containing areas in the chloroplast of *Chlamydomonas*. *J. Cell Biol.*, 13, 3 : 383—391.
- Ris H., Singh R. N. 1961. Electron microscope studies on blue-green algae. *J. Biophys. et Biochem. Cytol.*, 9, 1 : 63—80.
- Roberts K., Gurney-Smith M., Hills G. J. 1972. Structure, composition and morphogenesis of the cell wall of *Chlamydomonas reinhardtii*. I. Ultrastructure and preliminary chemical analysis. *J. Ultrast. Res.*, 40, 5—6 : 599—613.
- Robinson D. G., White R. K. 1972. The fine structure of *Oocystis apiculata* W. West with particular reference to the wall. *Brit. Phycol. J.*, 7, 1 : 109—118.
- Robinson D. G., White R. K., Preston R. D. 1972. Fine structure of swimmers of *Cladophora* and *Chaetomorpha*. III. Wall synthesis and development. *Planta*, 107, 2 : 131—144.
- Round F. E. 1971. The taxonomy of the *Chlorophyta*. II. *Br. Phycol. J.*, 6 : 235—264.

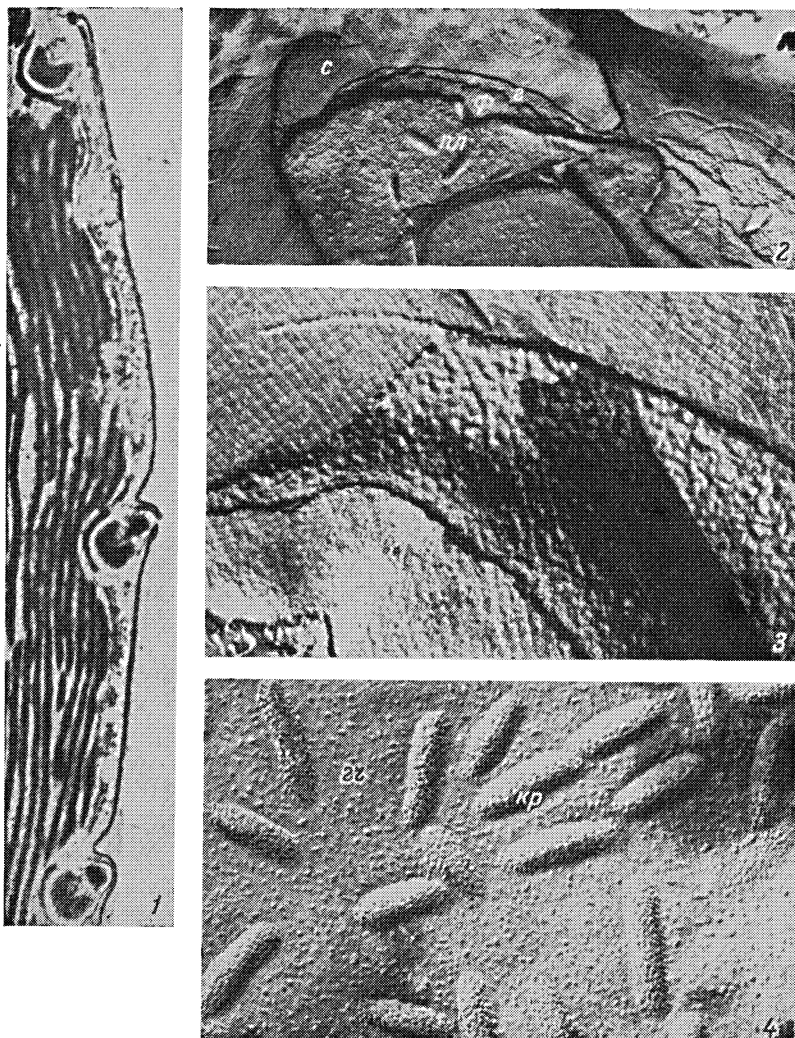
- Sabnis D. D. 1969. Observations on the ultrastructure of the coenocytic marine alga *Caulerpa prolifera* with particular reference to some unusual cytoplasmic components. *Phycologia*, 7, 1 : 24—42.
- Sager R., Palade G. E. 1954. Chloroplast structure in green and yellow strains of *Chlamydomonas*. *Exp. Cell Res.*, 7, 2 : 584—588.
- Sager R., Palade G. E. 1957. Structure and development of the chloroplast in *Chlamydomonas*. I. The normal green cell. *J. Biophys. et Biochem. Cytol.*, 3, 3 : 463—487.
- Sarma Y. S. R. K. 1963. Contributions to the karyology of the *Ulotrichales*. I. *Ulothrix*. *Phycologia*, 2, 4 : 173—183.
- Satir P. 1972. The sliding microtubule hypothesis of ciliary motion. *Acta protozool.*, 11, 32 : 279—286.
- Scherff A. 1900. «*Phaeocystis globosa*» nov. sp. nebst einigen Betrachtungen über die Phylogenie niederer, insbesondere brauner Organismen. *Wiss. Meeresunters.*, Kiel, Helgoland, N. F., 4, 1 : 1—28.
- Schimper A. F. W. 1883. Über die Entwicklung der Chlorophyllkörner und Farbkörper. *Bot. Zeitung*, 41, 7—9 : 105—167.
- Schlösser U. 1966. Enzymatisch gesteuerte Freisetzung von Zoosporen bei *Chlamydomonas reinhardtii* Dangeard in Synchronkultur. *Arch. Mikrobiol.*, 54, 2 : 129—159.
- Schmitz F. 1882. Die Chromatophoren der Algen. Bonn.
- Schmitz F. 1883. Untersuchungen über die Befruchtung der Florideen. *Sitzungsber. Akad. Wissensch. zu Berlin*, 1, 10 : 215—259.
- Schnepf E., Deichgräber G. 1969. Über die Feinstruktur von *Synura petersenii* unter besonderer Berücksichtigung der Morphogenese ihrer Kieselshuppen. *Protoplasma*, 68, 1—2 : 85—106.
- Schnepf E., Koch W. 1966. Über die Entstehung der pulsierenden Vakuolen von *Vacuolaria virescens* (*Chloromonadophyceae*) aus dem Golgi-Apparat. *Arch. Mikrobiol.*, 54, 3 : 229—236.
- Schönborn E. 1972. Experiments on the mechanism of chloroplast movement in light oriented chloroplast arrangement. *Acta Protozool.*, 11, 25 : 211—223.
- Schötz F., Bathelt H., Arnold C. G., Schimmer O. 1972. Die Architektur und Organisation der *Chlamydomonas* Zelle. Ergebnisse der Elektronenmikroskopie von Serienschritten und der daraus resultierenden dreidimensionalen Rekonstruktion. *Protoplasma*, 75, 3 : 229—254.
- Schulze K. L. 1939. Cytologische Untersuchungen an *Acetabularia mediterranea* und *Acetabularia wettsteinii*. *Arch. Protistenkd.*, 92, 2 : 179—225.
- Schussnig B. 1958. Der Feinbau der Plastiden von *Rhopalocystis ollifera*. *Arch. Mikrobiol.*, 31, 2 : 379—387.
- Schussnig B. 1960. Handbuch der Protophytenkunde. 2. Jena.
- Schweiger H. G., Berger S., Klopstech K., Apel K., Schweiger M. 1974. Some fine structural and biochemical features of *Acetabularia major* (*Chlorophyta, Dasycladaceae*) grown in the laboratory. *Phycologia*, 13, 1 : 11—20.
- Schwertner H. A., Butcher W. I., Richardson B. 1972. Structure and composition of *Oocystis polymorpha* cell walls isolated from the culture medium. *J. Phycol.*, 8, 2 : 144—146.
- Scott J. L., Dixon P. S. 1973. Ultrastructure of tetrasporogenesis in the marine red alga *Ptilota hypnoides*. *J. Phycol.*, 9, 1 : 29—46.
- Seckbach J. 1972. On the fine structure of the acidophilic hot spring alga *Cyanidium caldarium*, a taxonomic approach. *Microbios*, 5, 18 : 133—142.
- Silverberg B. A., Sawa T. 1973. An ultrastructural and cytochemi-

- cal study of microbodies in the genus *Nitella* (Characeae). Canad. J. Bot., 51, 11 : 2025—2032.
- Silverberg B. A., Sawa T. 1974. The ultrastructural study of the pyrenoid in cultured cells of *Chlorella variegata* (Chlorococcales). New Phytologist, 73, 1 : 143—146.
- Simon-Bichard-Bréaud J. 1972. Formation de la crypte flagellaire et évolution de son contenu au cours de la gamétogenèse mâle chez *Bonnamaisonia hamifera* Hariot (Rhodophycée). C. R. Acad. Sci., Paris, D274, 12 : 1796—1799.
- Singh S., Chowdary Y. B. K. 1974. On the cytology of two species of *Dictyosphaeria* Decaisne. Bot. Mar., 17, 3 : 161—163.
- Slankis T., Gibbs S. P. 1972. The fine structure of mitosis and cell division in the chrysophycean alga *Ochromonas danica*. J. Phycol., 8, 3 : 243—256.
- Smith G. M. 1913. *Tetrademus*, a new four celled coenobitic algae. Bull. Torrey Bot. Club, 40, 2 : 75—78.
- Smith G. M. 1914. The cell structure and colony formation in *Scenedesmus*. Arch. Protistenkd., 32, 3 : 278—297.
- Smith G. M. 1916. The cell structure and zoospore formation in *Pediastrum boryanum* (Turp.) Meneg. Ann. Bot., 30, 119 : 467—479.
- Smith G. M. 1918. The cell structure and autospore formation in *Tetraëdron minimum* (A. Br.) Hansg. Ann. Bot., 32, 128 : 459—464.
- Smith G. M. 1950. The freshwater algae of the United States. New York—Toronto—London.
- Sommerfeld M., Leeper G. 1970. Pit connections in *Bangia fuscopurpurea*. Arch. Mikrobiol., 73, 1 : 55—60.
- Sorokin C., Corbett M. K., Nishino S. 1972. Helical chloroplasts in a *Stichococcus* — type alga. J. Phycol., 8, 2 : 152—156.
- Staehelin A. 1966. Die Ultrastruktur der Zellwand und der Chloroplasten von *Chlorella*. Zeitschr. Zellforsch. u. Mikrosk. Anat., 74, 3 : 325—350.
- Starr R. C. 1954. Reproduction by zoospores in *Tetraëdron bitridens*. Amer. J. Bot., 41, 1 : 17—20.
- Starr R. 1955. A comparative study of *Chlorococcum* Meneghini and other sphaerical, zoospore — producing genera of the *Chlorococcales*. Indiana Univ. Publ., sci. ser., 20.
- Steinecke F. 1925. Zur Polarität von *Bryopsis*. Bot. Arch., 12, 49 : 97—118.
- Stewart K. D., Mattox K. L. 1975. Comparative cytology, evolution and classification of the green algae with some consideration of the origin of other organisms with chlorophyll A and B. Bot. Rev., 41, 1 : 104—135.
- Stewart K. D., Floyd G. L., Mattox K. R., Davis M. E. 1972. Cytochemical demonstration of a single peroxisome in a filamentous green alga. J. Cell Biol., 54, 2 : 431—434.
- Stewart K. D., Mattox K. R., Floyd G. L. 1973. Mitosis, cytokinesis, the distribution of plasmodesmata and other cytological characteristics in the *Ulotrichales*, *Ulvales* and *Chaetophorales*: phylogenetic and taxonomic considerations. J. Phycol., 9, 2 : 128—141.
- Stoermer E. F., Pankratz H. S., Bowen C. C. 1965. Fine structure of the diatom *Amphipleura pellucida*. II Cytoplasmic fine structure and frustule formation. Amer. J. Bot., 52, 10 : 1067—1078.
- Strasburger E. 1875. Ueber Zellbildung und Zellteilung. Jena.
- Strasburger E. 1880. Zellbildung und Zellteilung. 2. Jena.
- Strain H. H. 1951. The pigments of algae. In: Manual of Phycology, 27 : 243—262.

- Swift E., Remsen C. C. 1970. The cell wall of *Pyrocystis* spp. (*Dinococcales*). J. Phycol., 6, 1 : 79—86.
- Tamiya H. 1963. Cell differentiation in *Chlorella*. In: Cell differentiation, Cambridge : 188—214.
- Taylor D. L. 1972. Ultrastructure of *Cocconeis diminuta* Pantocsek. Arch. Mikrobiol., 81, 2 : 136—145.
- Thurston E. L., Ingram L. O. 1971. Morphology and fine structure of *Fischerella ambigua*. J. Phycol., 7, 3 : 203—210.
- Toth R. 1974. Sporangial structure and zoosporogenesis in *Chorda tomentosa* (*Laminariales*). J. Phycol., 10, 2 : 170—185.
- Tourte M. 1972. Mise en evidence d'une activité catalasique dans les peroxyosomes de *Micrasterias fimbriata* (Ralfs). Planta, 105, 1 : 50—59.
- Tôyama S. 1974. Electron microscope studies on the morphogenesis of plastids. IX. The phylogeny of photosynthetic apparatus with special reference to lamellar structure. Jap. J. Bot., 20, 7 : 413—438.
- Trainor F. R. 1964. Spine distribution in several *Scenedesmus* cultures. Amer. J. Bot., 51, 9 : 995—1001.
- Trainor F. R. 1966. *Scenedesmus* wall ornamentation. I. *Scenedesmus parisiensis* cultures. J. Phycol., 2, 2 : 85—89.
- Trainor F. R., Burg C. A. 1965a. Detection of bristles in *Scenedesmus* species. J. Phycol., 1, 3 : 139—144.
- Trainor F. R., Burg C. A. 1965b. *Scenedesmus obliquus* sexuality. Science, 148, 3673 : 1094—1095.
- Trainor F. R., Massalski A. 1971. Ultrastructure of *Scenedesmus* strain 614 bristles. Canad. J. Bot., 49, 8 : 1273—1276.
- Trainor F. R., Roskosky F. G. 1968. *Scenedesmus* wall ornamentation. IV. Apical openings and membranes. Bull. Torrey Bot. Club, 95, 1 : 11—15.
- Tripodi G. 1971. The fine structure of the cystocarp in the red alga *Polysiphonia sertularioides* (Grat.) J. Ag. J. Submicrosc. Cytol., 3, : 71—79.
- Tschermak-Woess E. 1953. Über auffallende Strukturen in den Pyrenoiden einiger Naviculoideen. Österr. Bot. Zietschr., 100, 1—2 : 160—178.
- Tuffery A. A. 1969. Light and electron microscopy of the sheath of a blue-green alga. J. Gen. Microbiol., 57, 1 : 41—50.
- Turner F. R. 1968. An ultrastructural study of plant spermatogenesis. Spermatogenesis in *Nitella*. J. Cell Biol., 37, 2 : 370—393.
- Turner J. B., Friedmann E. I. 1974. Fine structure of capitular filaments in the coenocytic green alga *Penicillus*. J. Phycol., 10, 2 : 125—134.
- Ueda K. 1960. Structure of plant cells with special reference to lower plants. IV. Structure of *Trachelomonas* sp. Cytologia (Tokyo), 25, 1 : 8—16.
- Ueda K. 1961. Structure of plant cells with special reference to lower plants. VI. Structure of chloroplasts in algae. Cytologia (Tokyo), 26, 3—4 : 344—358.
- Ueda K. 1963. A study on pyrenoid in *Chlorogonium elongatum*. Studies microalgae and photosynthetic bacteria. Tokyo : 41—48.
- Van Thinh L., Griffiths D. J. 1972. Ultrastructural changes accompanying the recovery of «giant» cells of the Emerson strain of *Chlorella*. II. Chloroplast development. Arch. Mikrobiol., 87, 1 : 61—75.
- Van Valkenburg S. D. 1971. Observations on the fine structure of *Dictyocha fibula* Ehrenberg. II. The protoplast. J. Phycol., 7, 2 : 118—132.
- Van Went J. L., Tommes P. M. L. 1972. Experimental fluid flow

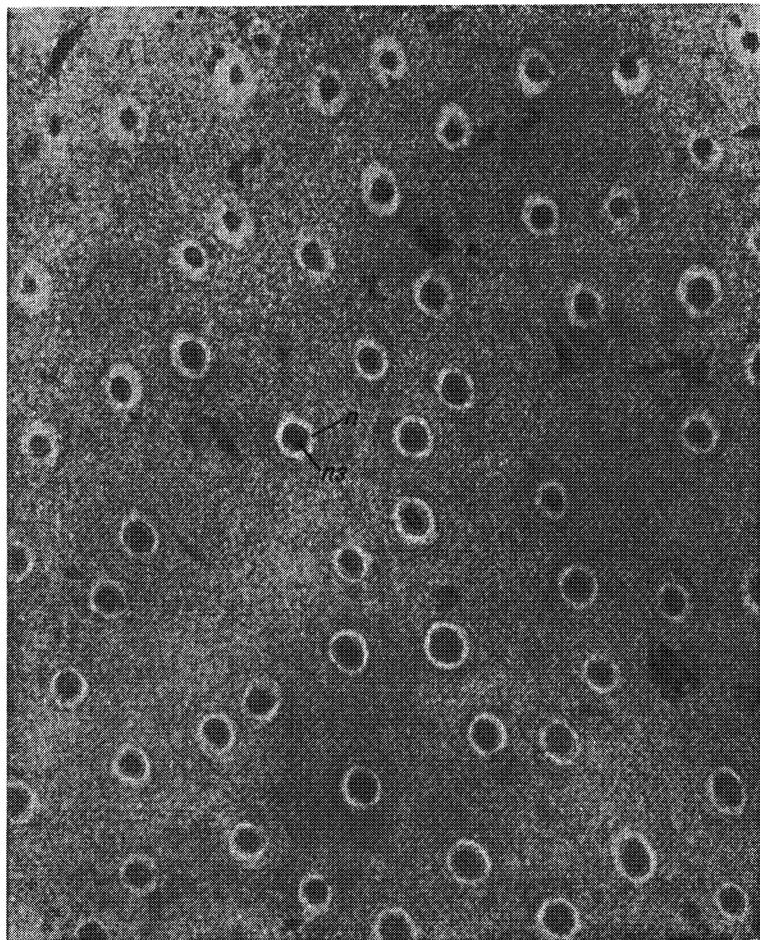
- through plasmodesmata of *Laminaria digitata*. Acta Bot. Neer., 21, 4 : 321—326.
- Varden D. F., Hars R. 1972. Variations circadiennes de l'ultrastructure des chloroplastes d'*Acetabularia*. II. Algues anuclées. J. Microsc., 15, 1 : 91—98.
- Vaucher J. P. E. 1803. Histoire des Conferves. Genève.
- Vernon G. M. 1970. Fine structure of the pyrenoid and chloroplast of *Chlamydomonas chlamydogama* Bold. J. Phycol., 6, Suppl.: 9—10.
- Waaland J. R., Waaland S. D., Bates G. 1974. Chloroplast structure and pigment composition in the red alga *Griffithsia pacifica*: regulation by light intensity. J. Phycol., 10, 2 : 193—199.
- Walne P. L. 1971. Comparative ultrastructure of eyespots in euglenoid flagellates. In: Contributions in Phycology. Kansas: 107—120.
- Walne P. L., Arnott H. J. 1967. The comparative ultrastructure and possible function of eyespots: *Euglena granulata* and *Chlamydomonas eugametos*. Planta, 77, 4 : 325—353.
- Wanka F. 1968. Ultrastructural changes during normal and colchicine-inhibited cell division of *Chlorella*. Protoplasma, 66, 1—2 : 105—130.
- Watson M. W., Arnott H. J. 1973. Ultrastructural morphology of *Microthamnion* zoospores. J. Phycol., 9, 1 : 15—29.
- Wehrmeyer W. 1970. Zur Feinstruktur der Chloroplasten einiger photoautotropher Cryptophyceen. Arch. Mikrobiol., 71, 4 : 367—383.
- Weise G., Drews G., Jann B., Jann K. 1970. Identification and analysis of a lipopolysaccharide in cell walls of the blue-green alga *Anacystis nidulans*. Arch. Mikrobiol., 71, 1 : 89—98.
- Werz G. 1964. Untersuchungen zur Feinstruktur des Zellkernes und des Perinucleären Plasmas von *Acetabularia*. Planta, 62, 3 : 255—271.
- Westbrook M. A. 1935. Observations on nuclear structure in the Florideae. Beih. Bot. Centralbl., 53, A : 564—585.
- Weatherbee R., Wynne M. 1973. The fine structure of the nucleus and nuclear associations of developing carposporangia in *Polysiphonia novae-angliae* (Rhodophyta). J. Phycol., 9, 4 : 402—407.
- White R. C., Barber G. A. 1972. An acidic polysaccharide from the cell wall of *Chlorella pyrenoidosa*. Biochem. biophys. acta, 264, 1 : 117—128.
- Willey R. L., Durban E. M., Bowen W. R. 1973. Ultrastructural observations of a *Colacium palmella*: the reservoir, eyespot and flagella. J. Phycol., 9, 2 : 211—215.
- Wilson H. J., Wanka F., Linskens H. F. 1973. The relationship between centrioles, microtubules and cell plate initiation in *Chlorella pyrenoidosa*. Planta, 109, 3 : 259—267.
- Wollenweber H. W. 1908. Untersuchungen über die Algengattung *Haematococcus*. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 26 : 238—298.
- Wollenweber H. W. 1926. Viervakuolige Chlamydomonaden. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 44. Bericht über die vierzigste Generalversammlung : 52—59.
- Woodcock C. L. F., Bogorad L. 1970. Evidence for variation in the quantity of DNA among plastids of *Acetabularia*. J. Cell Biol., 44, 2 : 361—375.
- Wujek D. E. 1968. Some observations on the fine structure of three genera in the *Tetrasporaceae*. Ohio J. Sci., 68, 3 : 187—191.
- Wujek D. E. 1971. Light and electron microscope observations on the pyrenoid of the green alga *Leptostira*. Michigan Academician, 3, 4 : 59—62.
- Wujek D. E., Chambers J. E. 1965. Microstructure of pseudocilia

- of *Tetraspora gelatinosa* (Vauch.) Desv. Trans. Kansas Acad. Sci., 68 : 563—565.
- Y a m a n o u c h i S. 1909. Mitosis in *Fucus*. Bot. Gaz., 47, 3 : 171—197.
- Z e t s c h e K. 1967. Unterschiedliche Zusammensetzung von Stiel- und Hutzellwand bei *Acetabularia mediterranea*. Planta, 76, 4 : 326—334.
- Z i m m e r m a n n W. 1921. Zur Entwicklungsgeschichte und Zytologie von *Volvox*. Jahrb. Wiss. Bot., 60, 2 : 256—294.
- Z i n g m a r k R. G. 1970. Ultrastructural studies on two kinds of mesocaryotic dinoflagellate nuclei. Amer. J. Bot., 57, 5 : 586—592.



- 1 — аджектосомы в перипласте *Chroomonas* sp. $\times 38\,000$. (Из: Gantt, 1971).
 2 — реплика скола клетки *Scenedesmus obliquus* на уровне оболочки. Видны три типа ее поверхностей. $\times 30\,800$. (Из: Громов и др., 1976).
 3 — то же крупным планом. $\times 160\,000$.
 4 — реплика скола клетки *Scenedesmus obliquus* на уровне плазмалеммы. $\times 77\,000$. (Из: Громов и др., 1976).

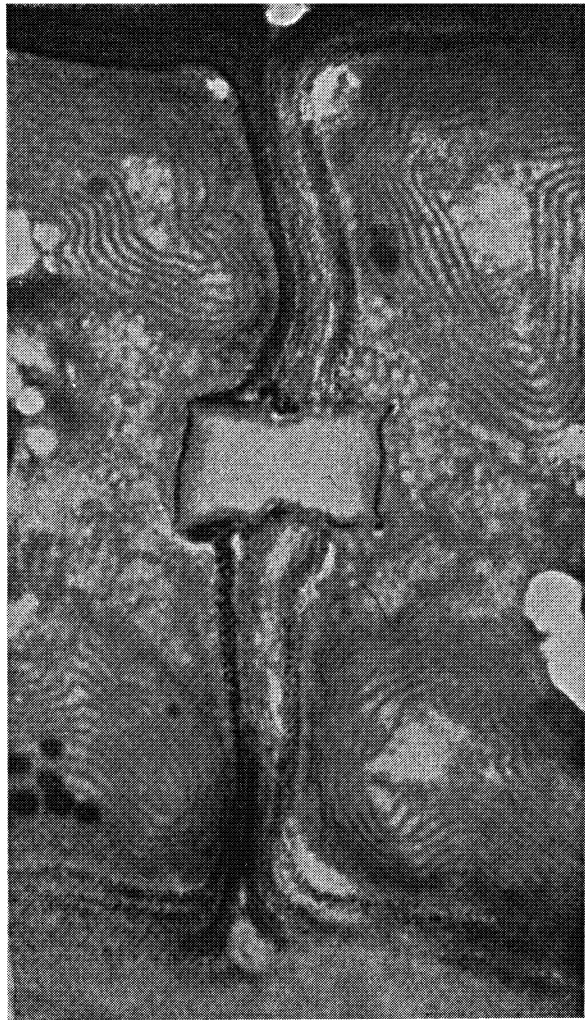
с — сетчатая поверхность; г — глобулярная поверхность; ф — фибриллярная поверхность; пл — плазмалемма; кр — карманы плазмалеммы; гч — глобулярные частицы.



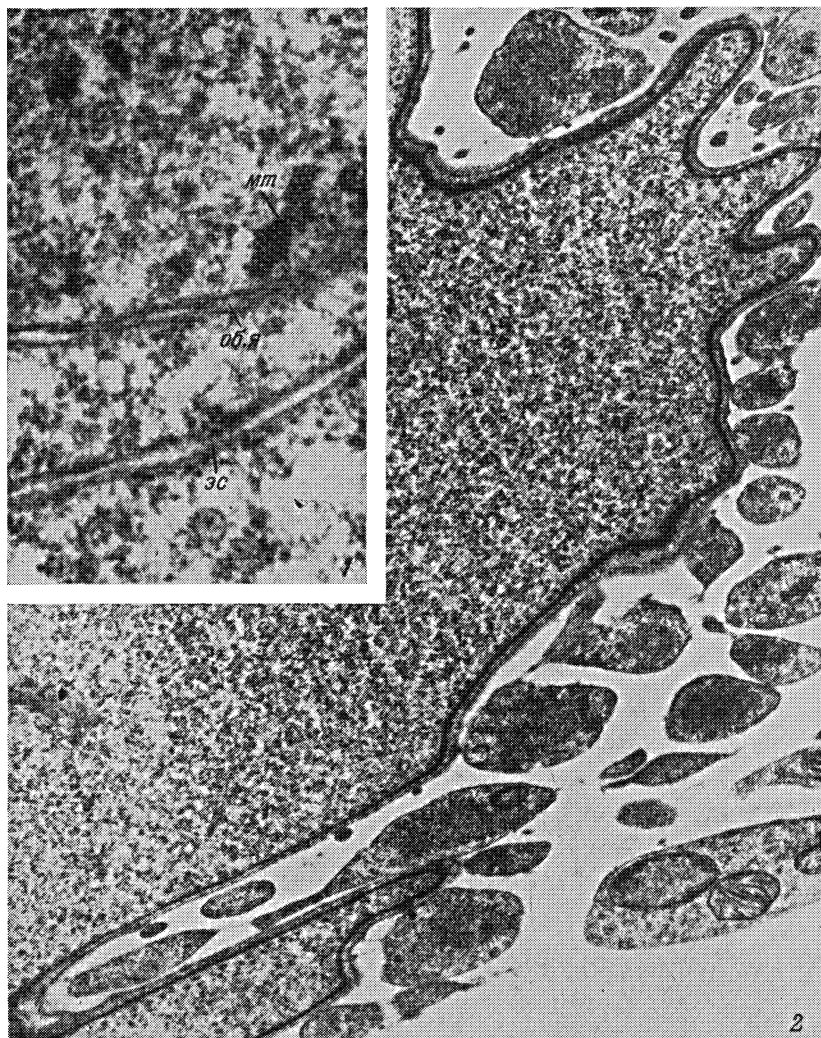
Поры с плазмодесмами на поперечном срезе оболочки *Nitellopsis obtusa*.
× 80 000. (Оригинал Л. А. Тихомировой).

n — пора; *nz* — плазмодесма.

ТАБЛИЦА III



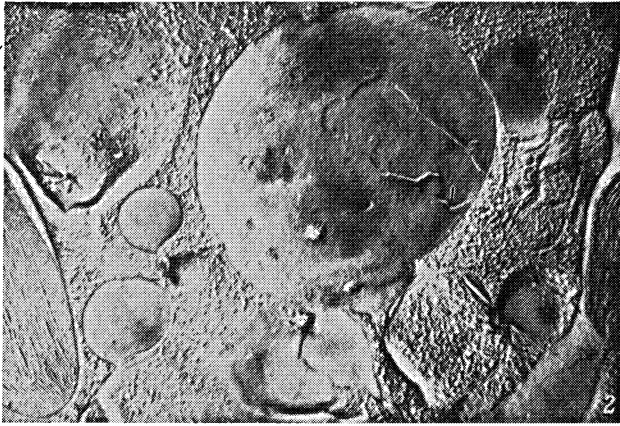
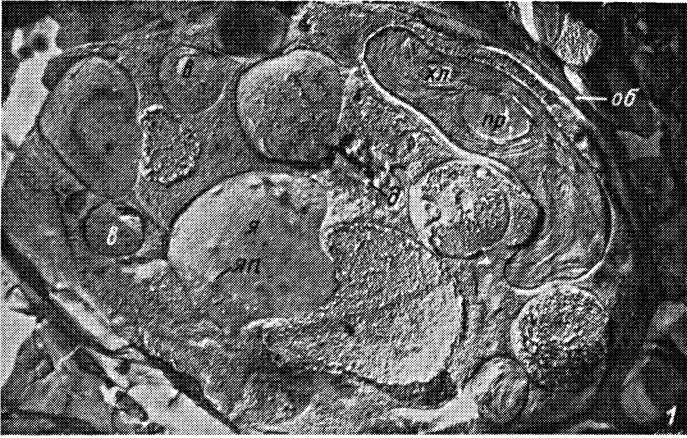
Закрытая пробкой сочленяющаяся пора между клетками в талломе *Thorea siekei* (продольный срез). $\times 33\ 000$. (Из: Bischoff, 1965).



1 — участок ядра *Chara fischeri* с прилегающим слоем цитоплазмы. $\times 50\,000$. (Оригинал Л. А. Тихомировой).

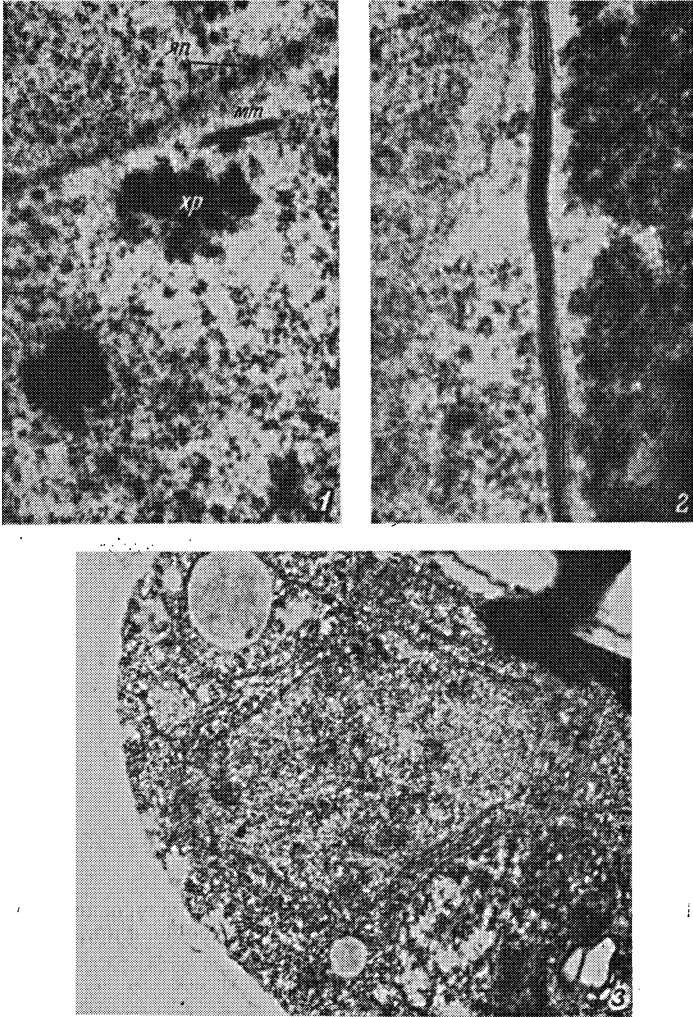
2 — участок ядра *Acetabularia mediterranea* из регенерирующего растения. $\times 10\,000$. (Оригинал Л. А. Тихомировой).

об. я — двухмембранная оболочка ядра; мт — пучок микротрубоччатых элементов; эс — канал эндоплазматической сети.



Реплики сколов клетки *Scenedesmus obliquus* на уровне цитоплазмы. 1 — $\times 23\ 000$; 2 — $\times 38\ 000$. (Из: Громов и др., 1976).

я — ядро; яп — пора в ядерной оболочке; хл — хлоропласт; пр — пиреноид; д — диктиосома; в — вакуоль; об — оболочка клетки.

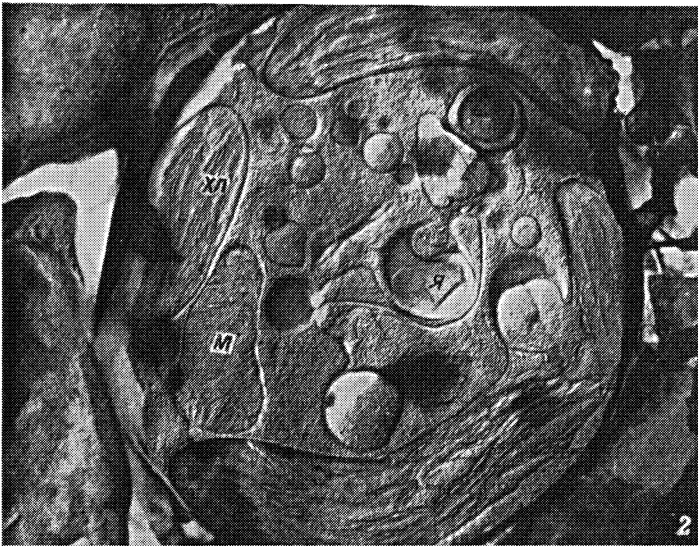
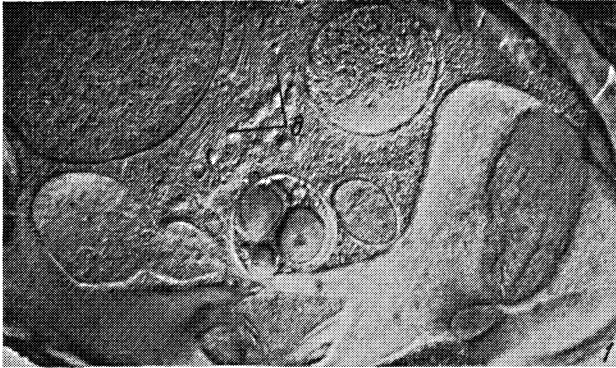


1 — участок ядра *Nitellopsis obtusa*. $\times 50\ 000$. (Оригинал Л. А. Тихомировой).

2 — пучок микротрубчатых элементов в ядре *Nitellopsis obtusa*. $\times 50\ 000$. (Оригинал Л. А. Тихомировой).

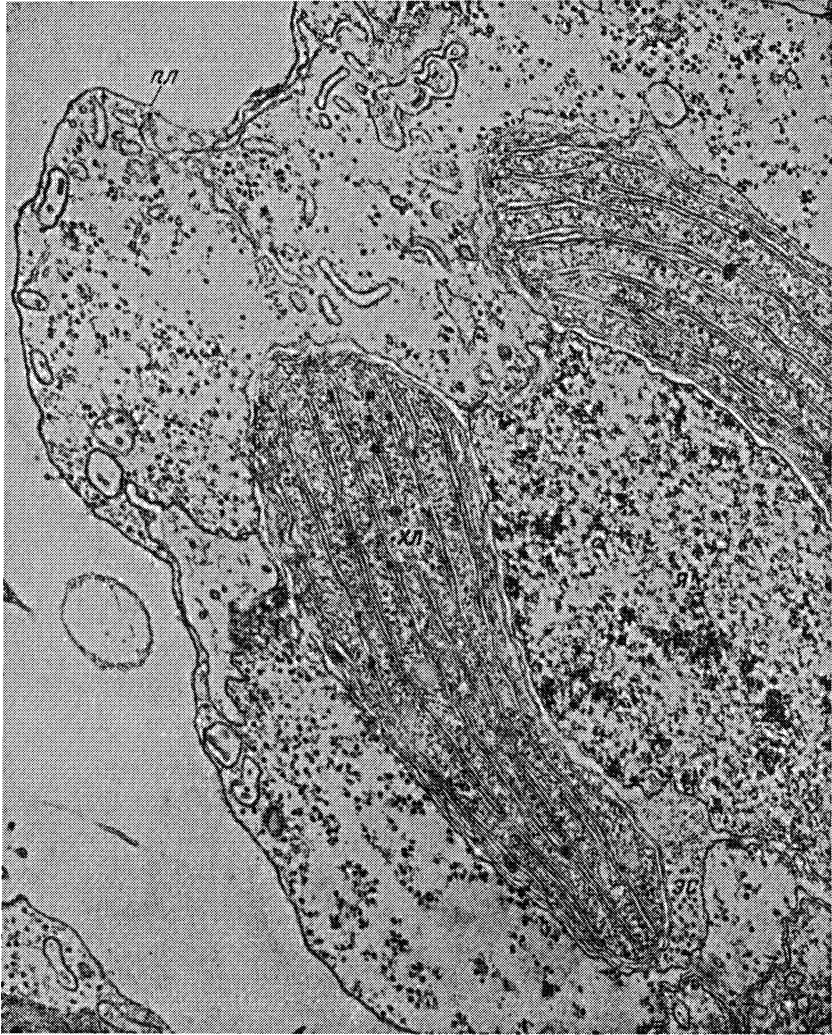
3 — анафазное ядро *Kirchneriella obeza* с центриолями и скоплениями микротрубочек в зоне полярных отверстий. $\times 20\ 000$. (Оригинал Б. В. Громова и К. А. Мамкаевой).

яп — поры в ядерной оболочке; хр — хроматиновые скопления; мт — фрагмент пучка микротрубчатых элементов.



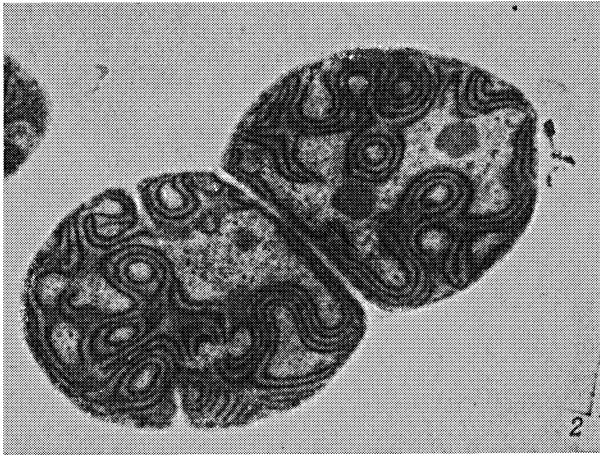
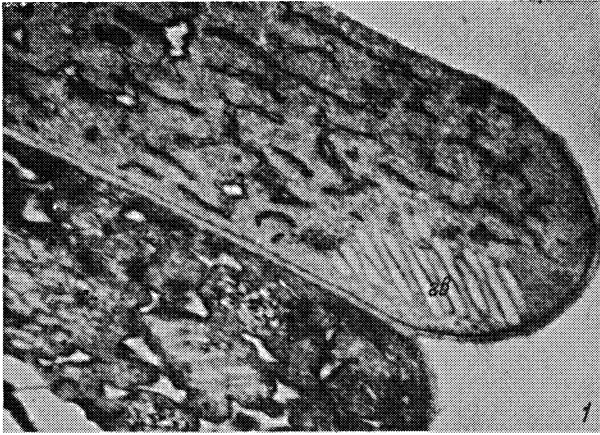
Реплики сколов (1, 2) замороженной клетки *Scenedesmus obliquus* на уровне цитоплазмы. $\times 40\ 000$. (Из: Громов и др., 1976).

δ — диктиосома; хл — хлоропласт; м — митохондрия; я — ядро.



Клетка *Ochromonas* sp. при выращивании на свету в минеральной среде.
 × 40 000. (Оригинал Н. Ф. Аникушина).

п.л. — плазмалемма; хл. — хлоропласт; эс — канал эндоплазматической сети; я — ядро.



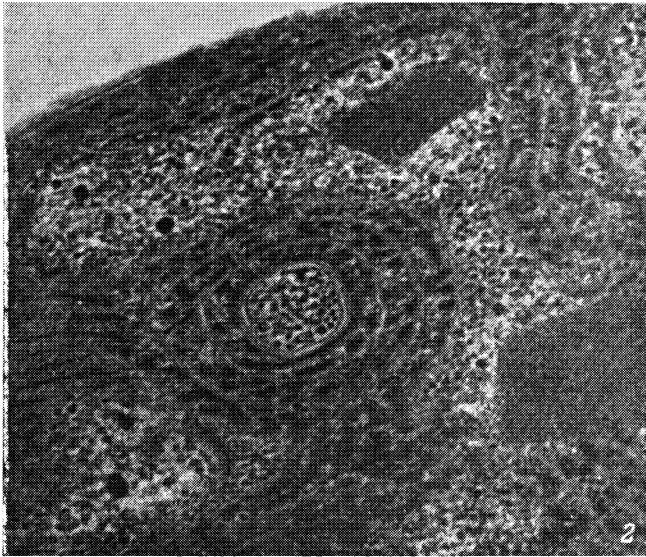
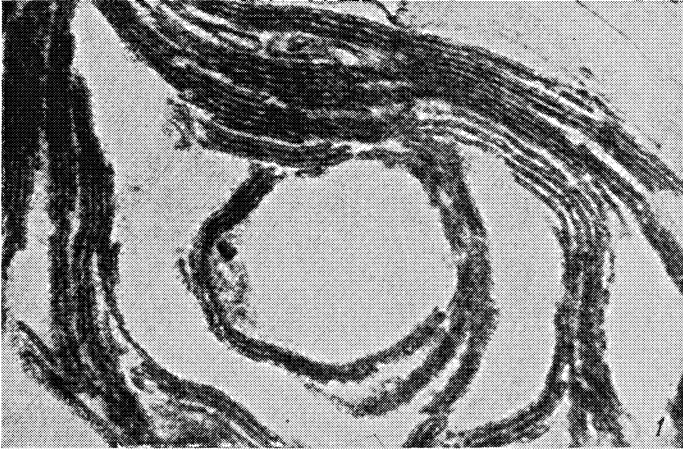
1 — участок вегетативной клетки *Anabaena karakumica*.
 $\times 32\ 000$. (Из: Громов и др., 1974).

2 — расположение дисков в вегетативных клетках
Nostoc calcicola. $\times 20\ 000$. (Оригинал Б. В. Громова и
 К. А. Мамкаевой).

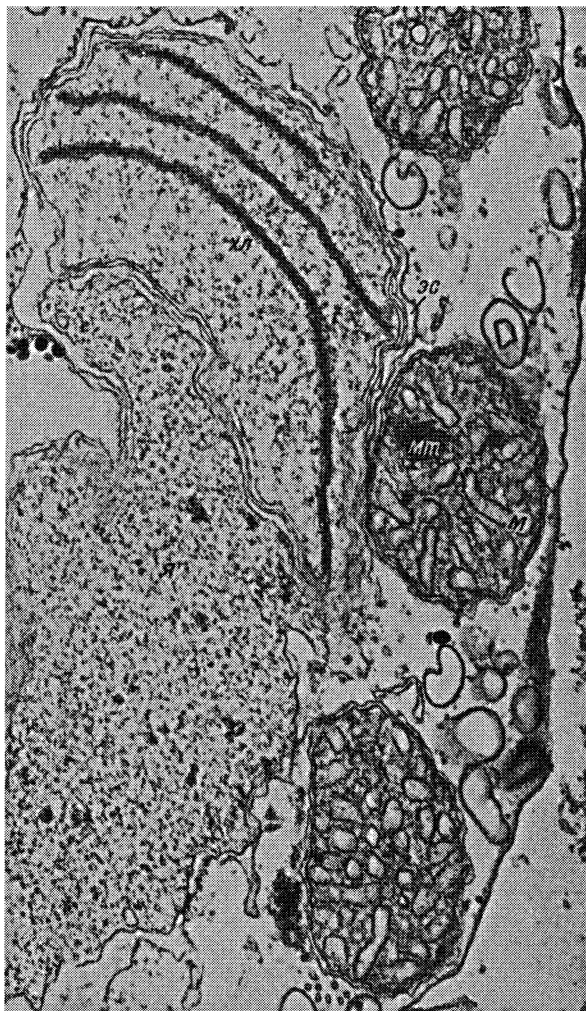
гв — газовые вакуоли.



Апикальная часть клетки *Ochromonas* sp. со жгутиковым аппаратом. $\times 40\ 000$. (Оригинал Н. Ф. Аникушина).

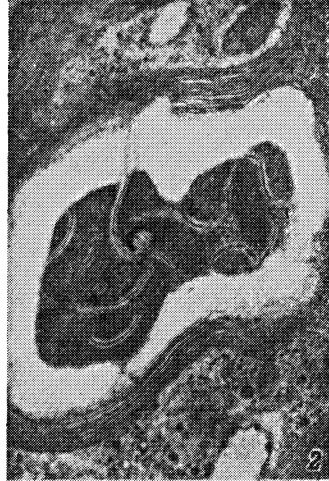


1 — расположение дисков в хлоропластах *Kirchneriella obesa*.
 $\times 30\ 000$. (Оригинал Б. В. Громова и К. А. Мамкаевой).
 2 — фикобилисомы на дисках *Nostoc* sp. $\times 110\ 000$. (Оригинал
 Б. В. Громова и К. А. Мамкаевой).



Клетка *Ochromonas* sp. при выращивании в темноте в условиях гетеротрофного питания. $\times 40\ 000$. (Оригинал Н. Ф. Аникушина).

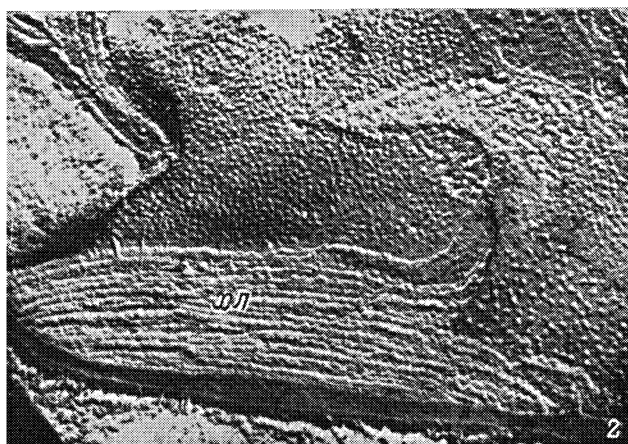
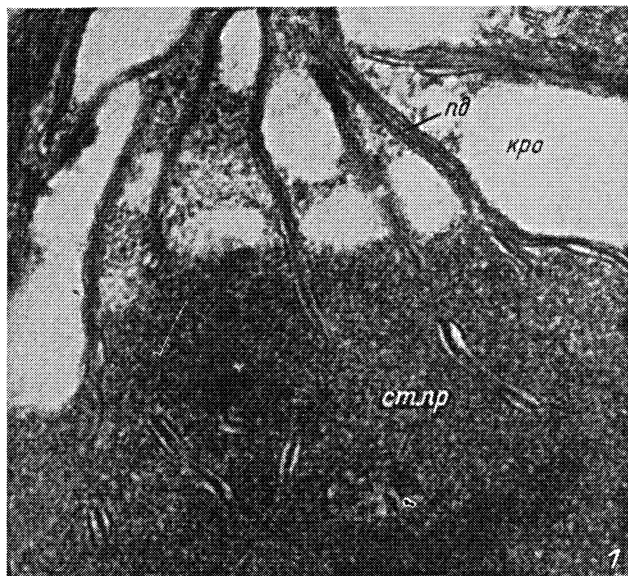
xl — хлоропласт с редуцированной ламеллярной системой; я — ядро; м — митохондрия с трубчатыми кристами и пучком микротрубочатых элементов (mt); эс — канал эндоплазматической сети, окружающий хлоропласт и переходящий в наружную мембрану ядерной оболочки.



Ультраструктурная организация пиреноида. (Оригинал Б. В. Громова и К. А. Мамкаевой).

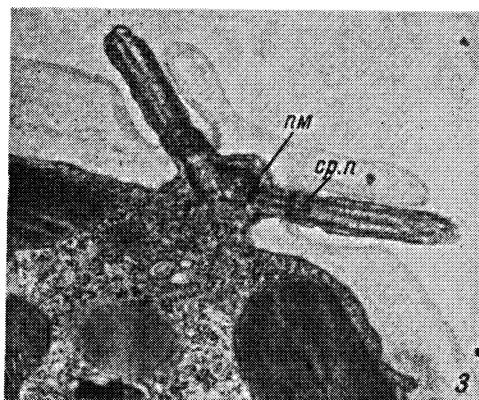
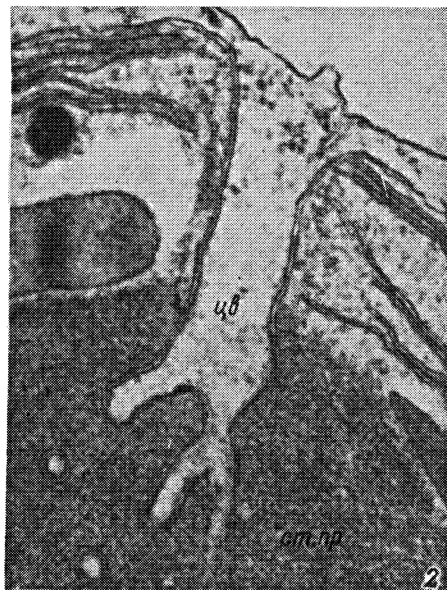
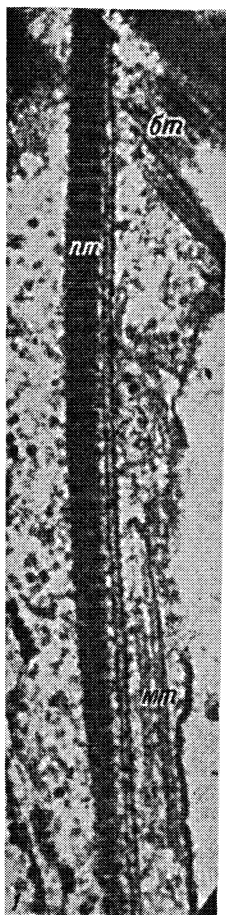
1 — *Dictyosphaerium* sp. $\times 39\ 000$; 2 — *Chlamydomonas* sp. $\times 25\ 000$; 3 — *Monoraphidium* sp. $\times 40\ 000$.

пр — пиреноид без крахмальной обкладки.



1 — фрагмент пиреноида *Monoraphidium braunii*.
 × 25 000. (Оригинал Б. В. Громова и К. А. Мамкаевой).
 2 — реплика скола хлоропласта *Scenedesmus obliquus*.
 × 90 000. (Из: Громов и др., 1976).

ст. пр — строма пиреноида; кро — крахмальная обкладка;
 пд — пачки дисков хлоропласта, входящие в пиреноид; хл —
 хлоропласт.

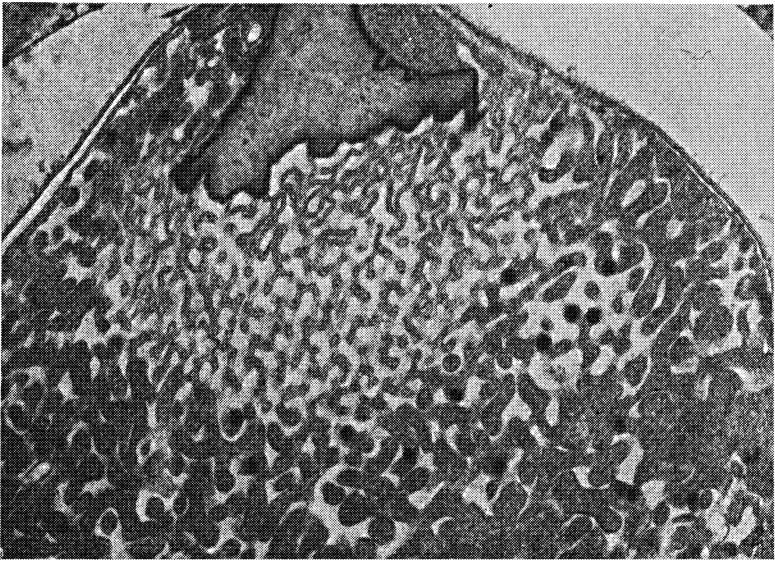
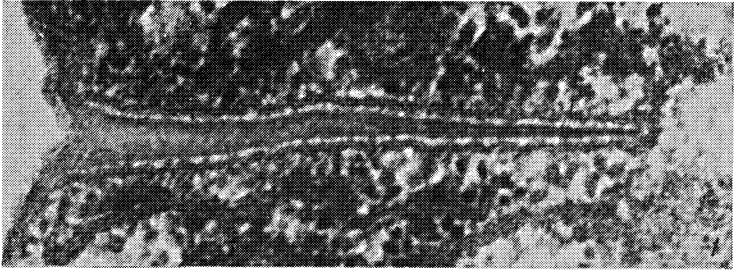


1 — фрагмент ризопласта *Oedogonium cardiacum*. $\times 79\ 000$. (Из: Pickett-Heaps, 1971).

2 — вырост цитоплазмы в пиреноиде *Oedogonium cardiacum*. $\times 50\ 000$. (Из: Hoffman, 1968a).

3 — перемычка между базальными телами у *Chlamydomonas* sp. $\times 30\ 000$. (Оригинал Б. В. Громова и К. А. Мамкаевой).

бт — базальные тела; пт — поперечноисчерченный тяж ризопласта; мт — микротрубоччатый тяж ризопласта; ст. пр — строма пиреноида; цв — цитоплазматический вырост; ср. п — срединная пластинка в жгутике; пм — перемычка между базальными телами.



1 — образование поперечной клеточной перегородки у *Nostoc* sp. $\times 105\,000$. (Оригинал Б. В. Громова и К. А. Мамкаевой).
 2 — участок гетероцисты *Anabaena spiroides* с пробкой. $\times 40\,000$. (Оригинал Н. Ф. Аникушина).

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

- Автоспора 11, 13, 21, 36, 111
 Агар-агар 32
 Адкрустация 32
 Акронема 92, 94
 Ампиопласт 13
 Амплексы 47, 70
 Анастральный ядерный аппарат см.
 Аппарат ядерный анастральный
 Аннзогамия 13, 74
 Аннзогамный вид см. Аннзогамия
 Антеридий 14
 Антерозонд см. Сперматозонд
 Аппарат Гольджи 18, 38, 45—47,
 50, 54, 55, 57, 58, 93, 108, 111,
 112, 128, 130
 — двигательный 53, 83, 84, 86—88,
 90, 97, 101, 102, 129—133
 — жгутиковый см. Аппарат двига-
 тельный
 — клеточного деления 108
 — митотический 53, 126, 127, 131
 — фотосинтетический 59—60, 64, 124
 — ядерный 7, 38, 124
 — — анастральный 100
 — — астральный 100
 Аплаоспора 13, 41, 111
 Аппикальный рост см. Рост аппикаль-
 ный
 Астральные лучи см. Лучи астраль-
 ные
 Астральный ядерный аппарат см.
 Аппарат ядерный астральный
 Астросфера 98
 Багрянковый крахмал см. Крахмал
 багрянковый
 Базальное тело см. Тело базальное
 Базальный рост см. Рост базальный
 Бородавочки см. Выросты клетки
 Борода кольцевая 107—110, 112,
 116, 118, 121, 122, 126, 129,
 130, 132, 134
 Вакуоль 13, 50, 57, 58, 70, 124
 — газовая 50
 — сократительная 18, 19, 50, 114, 115
 Валик 117, 118
 Веретено 19, 45, 48, 51, 52, 99—102,
 107, 109, 123, 124, 126—134
 — ацентрическое 53, 126, 127, 134
 — межзональное 109, 110, 123, 126
 Вздутное парабазальное см. Тело
 парабазальное
 Включения 57, 69, 124
 Влагалище 33, 119
 Водоросли колоннальные см. Коло-
 ния
 — мезокариотические см. Тип кле-
 точной организации мезокариоти-
 ческий
 — многоклеточные 7, 9, 11—13, 16,
 34, 39, 41, 42, 50, 58, 87, 89, 98,
 104, 105, 107, 111, 116—119, 122,
 124, 125, 127, 130, 132, 134
 — нитчатые см. Водоросли много-
 клеточные
 — одноклеточные 7, 9, 11, 16, 18—
 20, 30, 33, 34, 39, 41, 42, 55, 56, 58,
 63, 73, 74, 89, 98, 103—105, 112,
 124—126, 128, 130, 132—134
 — подвижные см. Клетка подвижная
 — прокариотические см. Тип кле-
 точной организации прокариоти-
 ческий
 — ценобиальные см. Ценобий
 — эукариотические см. Тип клеточ-
 ной организации эукариотический
 Волоски см. Матригонема
 Вторичная клеточная оболочка см.
 Оболочка клеточная вторичная
 Выросты клетки 9, 24, 29, 35, 36, 37
 Гамета 10, 13—15, 18, 20, 21, 42,
 48, 52, 79, 87, 89, 95, 96, 103,
 111, 113, 132

Гаметангий 14, 15, 121
 Гаметогенез 42, 46, 100, 106
 Гаметообразование см. Гаметогенез
 Гаптонема 90, 95, 96, 102, 131, 132
 Гетерогамия 13
 Гетероциста 121, 124
 Гидролаза 54
 Гипноспора см. Спора
 Гликолатдегидрогеназа 56, 125
 Гликолатоксидазы 56, 125, 127
 Глобулы осmioфильные 69
 Глюциды 57
 Голая клетка см. Клетка голая
 Граноподобные образования хлоропласта 63, 64, 125, 127
 Гранулы 8
 — метаболитические 61
 — структурные 8
 Грани 63, 65, 83

Двигательный аппарат см. Аппарат двигательный

Деление клеточное 11, 27, 32, 35, 45, 51—54, 57, 81, 104—124, 126—130, 132—134

— одновременное 104—106, 111

— перетяжкой 51, 106, 110, 120—122, 124, 126, 128, 130, 132, 133

— пиреноида см. Размножение пиреноида

— последовательное 104, 105, 106

— постепенное 104, 105

— прогрессивное см. Деление постепенное

— распада см. Деление одновременное

— сегментационное, или сегрегативное см. Деление постепенное

— симультанное см. Деление одновременное

— сукцессивное см. Деление последовательное

— хлоропласта см. Размножение хлоропласта

— ядерное см. Митоз

Диктиосома 32, 45, 46, 47, 49, 93

Диски пиреноида 64, 75, 76, 77, 78, 80

— фотосинтетического аппарата 59, 61—68, 70, 75—77, 79, 81, 124, 125, 127, 129—134

Дискоболоциты см. Структуры стрекательные

Диффузный рост см. Рост диффузный

ДНК 8, 39, 48, 61, 62, 72, 82

Домики 36, 37

Жгутик 7, 18, 19, 20, 37, 45, 48, 51, 52, 84, 86, 87, 90—98, 101—103, 106, 114, 125—133

— гладкий 92, 129, 131, 132

— двигательный 92, 97, 129

— длинный см. Жгутик двигательный

— короткий см. Жгутик рулевой

— опушенный 92, 129

— рулевой 92, 129

Жгутиковые корни см. Ризопласт

Жгутиковый аппарат см. Аппарат двигательный

Жиры см. Продукты ассимиляции

Запасные питательные вещества см.

Продукты ассимиляции

Зерна крахмала см. Крахмал

Зона меристемальная 13

Зооспора 11, 13, 18, 20—22, 27,

36, 40, 41, 46, 51—53, 87, 89,

91, 93, 96, 111, 113—115, 130

Зооспорангий 113, 115

Зооспорогенез 42, 100

Зубчики см. Выросты клетки

Изогамета см. Клетка половая

Изогамия 13, 71

Изогамный вид см. Изогамия

Инкрустация 32

Интеркалярный рост см. Рост интеркалярный

Каналы эндоплазматической сети см.

Сеть эндоплазматическая

Капсула 32, 33

Кариосома см. Хромоцентры

Карпогон 40

Каротин 64

Каротиноиды 64

Каталаза 55

Квантосома 66

Кислота альгиновая 128

Клетка апикальная 41, 56

— ассимиляционная 13

— бесполого размножения см.

Спора

— вегетативная 10, 14, 18, 26, 27,

32, 36, 39—41, 46, 53, 98, 105,

113, 116—118, 127—130

— генеративная 10

— голая 21, 33, 36, 121, 126, 130, 131

— коровая 13, 62, 128

— краевая 10

— меристемальная 13

— подвижная 15, 18, 45, 48, 50,

52, 83, 87, 89, 90, 92, 93, 96, 97,

98, 101—103, 105, 106, 123, 124,

126—128, 130, 132, 133

— покоящаяся 26

— покровная 13

— половая см. Гамета

Спора полового размножения см. Гамета
 — проводящая 13
 — репродуктивная 10, 13, 16, 20, 26, 80, 89, 128, 129
 — срединная 13
 — эпидермальная 32
 Клеточная оболочка см. Оболочка клеточная
 — пластинка см. Пластинка клеточная
 Клеточное деление см. Деление клеточное
 Коккоидное состояние см. Состояние коккоидное
 Кокколиты 26, 132
 Колония 7, 9, 11, 13, 33, 34, 36, 104, 124, 125, 127, 132, 134
 Колпачок 118
 Кольцевая борозда см. Борозда кольцевая
 Кольчатое тело см. Тело кольчатое
 Корни жгутиковые см. Ризопласт
 Крахмал 18, 57, 61, 68, 72, 81, 82, 125, 126, 127, 133
 — багряный 18, 58, 68, 72, 81, 133
 Крипты 91
 Кристаллы 8, 130
 — межламеллярные 69
 Кресты 48
 Ксантофилл 64
 Кутикула 32
 Кутин 32
 Ламеллярная система см. Система ламеллярная
 Ламинарин 18, 58, 72, 129
 Лейкозин 58, 130, 131
 Лигнин 32
 Лизосома 46, 54, 55
 Липиды 56, 58, 72
 Ломасома 57, 120
 Лучи астральные 20, 129, 134
 Макрогамета см. Гамета
 Масла см. Продукты ассимиляции
 Мастигонема 91—95, 126, 131, 133
 Мегаспора см. Спора
 Мезокариотический тип клеточной организации см. Тип клеточной организации мезокариотический
 Мезокариотическое ядро см. Ядро мезокариотическое
 Мезокариоты см. Тип клеточной организации мезокариотический
 Мембрана клеточная см. Плазмалемма
 — плазматическая см. Плазмалемма
 Меристемальная зона см. Зона меристемальная
 Меристемоплазма 13, 45, 48

Микрогамета см. Гамета
 Микротрубочки 49—54, 61, 68, 92, 94—101, 109, 110, 112, 120, 122, 127, 132
 Микротрубочкообразующие центры — МТОЦ см. Центры микротрубочкообразующие
 Микрофибриллы 8, 39
 Митоз 8, 10, 19, 20, 42—46, 48—49, 51, 53, 71, 78, 98, 100, 104—105, 107, 109, 112, 121, 123, 126, 128—134
 — ацентрический 54, 123
 — внутриядерный 44
 Митохондрия 18, 38, 47, 48, 50, 54, 58, 70, 86
 Многогранные тела см. Тела многогранные
 Монада см. Клетка подвижная
 Моноспора см. Спора
 Мурени 31
 Нуклеоид 8, 38, 39
 Нуклеоплазма 42, 43, 45
 Обкладка пиреноида 70, 72, 74—80, 82, 131
 Оболочка клеточная 7, 9, 11, 18, 19, 22, 26—28, 30—37, 41, 46, 49, 50, 52, 57, 70, 105, 107—122, 124—127, 129, 130, 132—134
 — — вторичная 27, 28, 30, 111
 — — первичная 27, 30, 111
 — — составная 27, 118
 — — сплошная 27
 — перинуклеарная 49, 110
 — хлоропласта 61, 65, 68, 69, 72, 79, 82, 84, 125, 128, 130, 131, 133
 — ядерная 8, 39, 42—45, 47, 49, 50, 52, 53, 69, 70, 78, 79, 97, 100, 126, 128—133
 Оогамия 14
 Оогоний 14, 113, 114, 134
 Организация монадная см. Клетка подвижная
 Организм колонпальный см. Колония
 — многоклеточный см. Водоросли многоклеточные
 — одноклеточный см. Водоросли одноклеточные
 Ослизнение оболочек 9, 33
 Особь одноклеточная см. Водоросли одноклеточные
 Отверстия полярные 100, 101, 129
 Пальмеллевидное состояние см. Состояние пальмеллевидное
 Панцирь 19, 23, 24, 26, 32, 37, 112, 113, 131, 132
 Парабазальное тело см. Тело парабазальное

- Парампион 18, 58, 72, 127
 Пектин 18, 28, 107
 Пелликула 22, 23, 36, 121, 126, 128
 Первичная клеточная оболочка см.
 Оболочка клеточная первичная
 Перегородка 27, 41, 45, 48, 52, 57,
 104, 105, 107—112, 114, 116, 117,
 122, 124, 126, 134
 Перетяжка см. Деление перетяжкой
 Перинуклеарная оболочка см. Обо-
 лочка перинуклеарная
 Перипласт 23—25, 36, 37, 51, 121,
 126, 130, 131, 133
 Пероксисома 55, 56
 Пигмент 15, 16, 59, 64, 83, 88, 124,
 125, 127, 133
 Пиреноглобулы 75
 Пиреноид 7, 14, 55, 58, 61, 64, 68,
 70—83, 87, 88, 125—127, 129—133
 — выступающий 72, 82, 127, 129,
 130, 132, 133
 — голый 75, 126, 132
 — погруженный 72, 125, 133
 — полупогруженный 72, 130, 133
 Пиреносома 74
 Пиренофор 74
 Плазмалемма 8, 21—27, 30, 33—36,
 46, 49—51, 53, 57, 68, 86, 94,
 97, 106—109, 111, 112, 114—116—
 119—121, 124, 126, 128, 130,
 132, 133
 Плазмодесма 9, 34, 121
 Плазмодий 106, 107
 Пластида см. Хлоропласт
 Пластинка клеточная 107—110, 116—
 118, 122, 126, 127
 — теки 24, 46
 — экваториальная 8, 124, 128
 Пластинчатые водоросли см. Водоросли многоклеточные
 Покров клеточный 15, 18, 21—26,
 36, 37, 84, 104, 107, 121, 122,
 126—128, 130—133
 Полисахариды 18, 28, 32, 46, 57,
 61, 68, 72, 133
 Полифенолы 57, 128
 Полифосфаты 58
 Полярные отверстия см. Отверстия полярные
 — шапочки см. Шапочки полярные
 Пory клеточного покрова 24, 25,
 34, 35, 50, 113, 120, 121, 124, 134
 — — — вторичные 35
 — — — закрытые 34
 — — — открытые 34
 — — — первичные см. Поры сочленяющиеся
 — — — сочленяющие 35, 134
 — ядра 8, 42, 43
 Пробка теки 24
 — оболочки 35, 120, 121, 124, 134
 Продукты ассимиляции 18, 57, 58,
 81, 82, 130—133
 Прокариотический тип клеточной организации см. Тип клеточной организации прокариотический
 Прокариоты см. Тип клеточной организации прокариотический
 Пространство перинуклеарное 42
 Протисты 19, 20
 Протозоа 19, 20
 Протопласт 21, 24, 27, 32—34, 37,
 39, 44, 55, 107, 111—113, 115, 121
 Протофиты 20
 Псевдоцилин 90, 91, 96
 Пузулы 50, 124
 Пузырьки 24, 50, 55, 57, 58, 107,
 109, 122, 128
 — аппарата Гольджи см. Пузырьки диктиосом
 — диктиосом 32, 45, 46, 47, 57, 68,
 93, 108, 112
 — эндоплазматической сети 49, 57,
 92, 96, 108
 Разделительная перегородка см.
 Перегородка разделительная
 Размножение пиреноида 78, 79, 80,
 81
 — хлоропласта 69, 71
 Резервные вещества см. Продукты ассимиляции
 Реснички 90, 91
 Ретиноид 85, 86
 Рибосомы 42, 43, 48, 49, 61, 66, 68,
 101
 Ризопд 12, 48
 Ризопласт 97, 98, 102, 127, 131
 Ризоподии 90, 102, 103
 РНК 72, 82
 Рост апикальный 13
 — базальный 13
 — диффузный 12
 — интеркалярный 13
 Сеть эндоплазматическая 18, 42, 46,
 49, 50, 52, 55, 56, 57, 58, 69, 70,
 82, 86, 92, 108, 110, 125—128,
 130—133
 Силиколемма 112, 132
 Синзооспора 41
 Система вакуолярная см. Вакуоль
 — ламеллярная 61, 62, 64, 65, 67, 68,
 75, 76, 78, 81, 83, 88, 125—127,
 130, 133, 134
 Скафидий 15
 Слизь 32, 33, 34
 Слоевнице см. Таллом
 Слон клеточной оболочки 28—31,
 33, 111, 114—117, 119

Состав пигментный см. Пигменты
 Состояние амебоидное см. Состояние ризоподальное
 — жгутиковое см. Клетка подвижная
 — коккоидное 9, 18, 89, 126, 130, 132
 — многоклеточное см. Водоросли многоклеточные
 — одноклеточное см. Водоросли одноклеточные
 — пальмеллеовидное 18, 34, 89
 — ризоподальное 21, 102, 103, 126, 132
 Сперматиды 53
 Сперматозоиды 14, 15, 19, 20, 36, 48, 90—93, 95, 103, 114
 Спермаций 40
 Спермий см. Сперматозоиды
 Спора 11, 13, 14, 40, 41, 79, 89, 103, 113
 Спорангий 14
 Спорообразование 106
 Стадия подвижная см. Клетка подвижная
 Стенка клеточная см. Оболочка клеточная
 Стигма 7, 18, 48, 49, 51, 61, 83—88, 92, 125, 126, 127, 129, 130, 131, 133, 134
 Строма пиреноида 75, 76, 79, 80, 82, 88
 — хлоропласта 61, 68, 75, 81, 88
 Структура многослойная 97
 — покровная см. Покров клеточный
 — стержнеподобная 95
 Структурные гранулы см. Гранулы структурные
 Структуры стрекательные 19, 24, 25, 46, 125, 128, 132, 133
 Сферосома 56
 Таллом 7, 11—16, 34, 40, 41, 48, 98, 104, 105, 107, 116, 121, 124—128, 130, 134
 — многоклеточный см. Водоросли многоклеточные
 — нитчатый см. Водоросли многоклеточные
 — пластинчатый см. Водоросли многоклеточные
 Тека 22—24, 36, 46, 51, 121, 125
 Тело базальное 94, 96—99, 101, 102, 127
 — жировое 56
 — ирисовое 57, 129, 134
 — кольчатое 8
 — линзовидное 85, 86
 — многогранное 8
 — Мона 55
 — парабазальное 84—86, 92, 128, 129, 131

— пластинчатое 85, 86
 — полярное 99
 — средней электронной плотности 8
 — цитоплазматическое 54
 Тетраспора см. Спора
 Тилакоид см. Диск
 Тип клеточной организации мезокариотический 8, 15, 16, 38, 39, 124
 — — — прокариотический 8, 16, 34, 38, 39, 119, 124
 — — — эукариотический 8, 15, 16, 19, 38, 39, 44, 49, 52, 68, 119, 125, 128, 133, 134
 Тирозин 56
 Трихогина 134
 Трихом 33
 Трихоциты см. Структуры стрекательные
 Тубулины 52
 Тяж поперечноисчерченный 97
 — цитоплазматический 78

Ундулиподии 91

Ферменты 18, 55, 56, 59, 72, 74, 82, 113
 Фибриллы клеточной оболочки 30, 31
 — хромосомные 8
 Физоды 56, 57, 129, 134
 Фикобилин 64, 67, 124, 133
 Фикобилисома 66, 67
 Фикопласт 109, 110, 122, 123, 126
 Фикоциан 64
 Фикозитрин 64
 Форма амебоидная см. Состояние ризоподальное
 — жгутиковая см. Клетка подвижная
 — коккоидная см. Состояние коккоидное
 — многоклеточная см. Водоросли многоклеточные
 — монадная см. Клетка подвижная
 — одноклеточная см. Водоросли одноклеточные
 — равножгутиковая 92, 131
 — разножгутиковая 84, 92, 129—131
 — ризоподальная см. Состояние ризоподальное
 Фосфатаза кислая 46, 54
 Фрагмопласт 109, 110, 117, 122, 126, 127
 Фукоидан 18, 28, 128

Харасомы 57
 Хлоропласт 7, 12—14, 16, 18, 49—51, 55—57, 59—79, 81—88, 118, 125—134

Хлорофилл 19, 59, 64, 66, 67, 68,
72, 76, 82, 124, 127, 128, 133, 134
Хоботок 90, 91, 129
Хроматин 42—44
Хроматоплазма 59
Хроматофор см. Хлоропласт
Хромосома 8, 39, 43, 44, 109, 124,
126, 128
Хромосомная фибрилла см. Фибрил-
ла хромосомная
Хромоцентры 43

Целлюлаза 113
Целлюлоза 18, 26, 31, 37, 129
Ценобий 9—11, 13, 29, 30, 34, 52,
84, 104, 127
Центриолы 45, 49, 51, 53, 54, 97—
102, 126—129, 131—134
— внеядерные 100
— внутриядерные 100
Центромеры 39
Центросомы 19
Центросферы 98
Центры микротрубочкообразующие
53, 54, 101
— митотические 100
Цистерны диктиосом 45, 46, 49
— эндоплазматической сети 49, 54
Цитокинез см. Деление клеточное
Цитоплазма 13, 43, 45, 49, 51, 53,
54, 56—59, 68, 82, 92, 94, 96,
100, 101, 109, 118, 130, 133

Чешуйки жгутика 93, 94, 126, 127
— клетки 25, 26, 35—37, 46, 93,
126, 131

Шапочки полярные 99
Шипики см. Выросты клетки
Шипы см. Выросты клетки

Щетинки см. Выросты клетки

Эджектосомы см. Структуры стре-
кательные
Экваториальная пластинка см. Пла-
стинка экваториальная
Экзоспора см. Спора
Эндоплазматическая сеть см. Сеть
эндоплазматическая
Эндоспора см. Спора
Энзимы 22, 35
Эукариотический тип клеточной ор-
ганизации см. Тип клеточной ор-
ганизации эукариотический
Эукариоты см. Тип клеточной ор-
ганизации эукариотический

Ядерное деление см. Деление ядер-
ное
Ядерный аппарат см. Аппарат ядер-
ный
Ядерная оболочка см. Оболочка
ядерная
Ядро 8, 18, 38—45, 47—49, 51—53,
56, 69, 70, 79, 80, 92, 93, 96,
97, 100—102, 104, 107, 109, 112,
114, 117, 118, 126, 128
— закрытое 100, 101
— мезокариотическое 8
Ядрышко 39, 40, 42—45, 70, 126, 128
Ядрышковое вещество 44
Яйцеклетка 14, 48, 90, 113, 114

УКАЗАТЕЛЬ РУССКИХ НАЗВАНИЙ ВОДОРОСЛЕЙ

- Багрянковые см. Красные
 Бурые 13, 19, 32, 37, 40, 46, 48, 56, 57, 63, 66, 68, 70—72, 92, 93, 98, 121, 128—132, 134
 Вольвоксовые 10, 13, 32, 33, 37, 56, 102, 106
 Десмидиевые 9, 28, 31, 34, 35, 45
 Диаомовые 19, 27, 32, 37, 46, 57, 63, 66, 72, 112, 132—134
 Динофлагеллаты 9, 15, 19, 25, 37, 39, 45, 48, 50, 51, 63, 66, 69, 72, 94, 103, 106, 124, 127
 Желтозеленые 27, 37, 63, 66, 71, 72, 92, 130, 131, 133, 134
 Зеленые 9, 13, 26, 37, 41, 45, 55, 56, 57, 59, 63, 65, 66, 69, 72, 78, 87, 89, 93, 109, 110, 121, 133
 Зеленые монады 48, 92, 101
 Золотистые 45, 63, 71, 72, 131—134
 Кокколиитофориды 25, 90
 Конъюгаты 33, 123, 125
 Красные 13, 31, 32, 35, 37, 40, 45, 57, 62, 65, 66, 68, 69, 72, 82, 89, 99, 103, 120, 121, 133, 134
 Криptomonады 15, 25, 37, 45, 51, 55, 63, 66, 69, 72, 78, 103, 106, 126, 132—134
 Празниокладовые 25, 93
 Силикофлагеллаты 25
 Синезеленые 7, 19, 28, 30, 32, 35, 37, 38, 39, 46, 47, 49, 50, 59, 66, 68, 71, 89, 119, 121
 Сифоновые 7, 13, 28, 40, 41, 45, 121
 Спирогира 61, 109
 Улотриксковые 13, 56
 Фукусовые 15
 Харовые 13, 15, 32, 37, 57, 69, 108, 127
 Хлорококковые 10, 28, 31, 33, 41, 45, 56, 89, 99, 123
 Хризмонады 19, 25, 37, 72, 87, 93, 97, 103, 106
 Эвглена 60
 Эвгленовые 18, 22, 45, 48, 51, 52, 55, 63, 66, 69, 71, 72, 86, 98, 103, 106, 107, 126, 127, 128, 134

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ ВОДОРΟΣЛЕЙ

- Acetabularia 28, 32, 40, 42, 53, 62, 66, 69
 Acrosiphonia 32
 Amphidinium 24, 77
 — carteri 24, 77
 Anabaena 21, 31
 Anacystis 28
 — nidulans 28
 Ankistrodesmus 11
 Aphanochaete 14
 Ascophyllum 90, 92
 Astasia 19
 Asteromonas gracilis 78
 Aureodinium pigmentosum 24

 Bacillariophyceae 16
 Bacillariophyta 15—17, 46, 64, 76, 87, 92, 128, 132
 Bangia 31
 Bangiophyceae 35, 41, 72
 Batophora 32, 53
 Batrachospermum sp. 62
 — moniliforme 66
 Biddulphia levis 95
 — pulchella 66
 Blidingia minima 77
 Bonnemaisonia hamifera 91
 Borodinella 115
 Botrydium granulatum 45
 Bryopsis 14, 48, 51, 74
 — halymeniae 40
 — hypnoides 45, 63, 87
 — plumosa 28, 66
 Bumilleria 47

 Carteria 91
 Caulerpa 13, 21, 45, 48, 68
 Centricophyceae 132
 Ceratium 24
 — furca 66
 Chaetophorales 34, 93, 109
 Chara 36, 51, 53, 57, 93, 97, 101
 Charophyceae 16
 Charophyta 12, 15, 16, 17, 57, 63, 64, 68, 93, 109, 125, 127
 Chlamydomonas 19, 55, 63, 68, 72, 74, 85, 95
 — chlamydogama 74, 75
 — eugametos 84
 — mexicana 113
 — moewusii 51, 62, 77, 96, 113
 — nasuta 72
 — noctigama 47
 — reinhardii 28, 31, 42, 51, 61, 65, 113
 — sphagnicola 73
 Chlorella 21, 28, 39, 47, 49, 51, 55, 66, 68, 74, 77, 89, 98, 99, 112
 — ellipsoidea 21, 65
 — pyrenoidosa 28, 46, 65, 66
 Chlorococcales 108, 109, 126
 Chlorococcum 30, 39, 63, 74, 83, 89
 — echinozygotum 63
 — infusionum 73, 83
 — multinucleatum 41
 — perforatum 83
 Chlorococcophyceae 10, 18, 89, 98
 Chlorogonium 55
 — euchlorum 73
 — maximum 14
 Chloromonadophyceae 16, 45
 Chlorophyceae 16, 93
 Chlorophyta 9, 14—18, 21, 25, 44—46, 49, 57, 61, 63, 64, 68, 72, 84, 89, 93, 109, 115, 122, 125—128, 130
 Chlorosarcinales 116
 Chorda tomentosa 98
 Chordariales 71
 Chromulina 77
 — pusilla 45
 Chroococcaceae 60
 Chroomonas 21, 23, 77, 78
 Chrysochromulina 90
 — megacilindra 90

- Chrysomonadophyceae 131, 132
 Chrysophyceae 16
 Chrysophyta 15—17, 21, 25, 46, 58,
 61, 64, 65, 75, 84, 90, 92, 128, 131
 Cladophora 41, 44, 45, 51, 73, 74
 Cladophorales 110
 Closterium 45, 53, 65, 66, 77, 107, 109
 — acerosum 77
 — ehrenbergii 43
 — littorale 49, 51
 Coccolithophoridophycidae 131
 Codium 14, 32
 — tomentosum 66
 Colacium palmella 95
 — vesiculosum 106
 Coleochaete 36, 56, 87, 93, 95, 97,
 109, 125, 126
 Conjugales 109
 Cosmarium 45, 53, 65, 77
 — botrytis 35, 51
 — lundelii 31
 Cryptomonas 78, 96
 — ovata 66
 Cryptonemiales 99
 Cryptophyceae 16
 Cryptophyta 15—17, 23, 25, 61, 64,
 65, 67, 75, 84, 92, 128, 132
 Cyanidium 59
 — caldarium 61
 Cyanophyceae 16
 Cyanophyta 15—17, 28, 62, 64, 124,
 125
 Cyllindrocapsa 115
 Cyllindrocystis 74

 Dasycladales 32
 Dasycladus 32
 Derbesia 91
 — tenuissima 28
 Detonula 66
 Dichotomosiphon 68
 Dictyocha fibula 45
 Dictyococcus cinnabarinus 65
 Dictyopteris 42
 Dictyosiphon 13
 Dictyosiphonales 71
 Dictyosphaeria caverosa 40
 Dictyosphaeriaceae 33
 Dictyota 42, 45, 91, 97
 Dictyotales 42, 72
 Dinobryon 36, 37, 85
 — divergens 36, 45
 Dinophyceae 16
 Dinophysis hastata 66
 Dinophyta 9, 16, 17, 23, 61, 64, 76,
 86, 87, 91, 92, 96, 102, 124,
 125
 Disporaceae 33
 Draparnaldia 13, 56, 73, 97, 103
 Dunaliella 46

 Ectocarpales 71
 Elachista 13
 Emergosphaera 41
 Enteromorpha 12, 21, 46, 77, 95
 Entosiphon 22
 Eremosphaera 39, 98, 99
 — viridis 40
 Erythrocytis saccata 45
 Eudorina 10, 14, 73
 — illinoisensis 10, 84
 Euglena 22, 44, 55, 77, 85, 91, 96
 — gracilis 71, 77, 84, 105
 — granulata 84
 — sanguinea 84
 — spirogyra 51
 Euglenophyceae 16
 Euglenophyta 14—18, 22, 25, 44,
 58, 61, 64, 84, 92, 125, 127
 Eustigmatophyceae 16, 47, 75, 84,
 97, 131
 Eustigmatophyta 47, 131
 Exuviella 24

 Fischerella ambigua 119
 Florideophyceae 35, 41, 72
 Follicularia 41
 Frittschiella 49, 51, 57, 108
 — tuberosa 12, 51, 63
 Fucales 72
 Fucus 28, 30, 34, 46, 90, 92, 99
 — serratus 90, 91

 Glaucocystis 67
 Glenodinium 22, 24, 85
 — foliaceum 24
 — hallii 24
 Golenkinia minutissima 95
 Gomphonema 46, 57
 Gonium 10
 Gonyaulax monilata 25
 — tamarensis 24
 Griffithsia globulifera 41
 Gymnodinium 22, 24
 — fuscum 24
 — veneficium 24
 — vitiligo 24
 Gyrodinium 24
 — colnii 24

 Haematococcus 30, 31, 33, 39
 — pluvialis 40
 Haptophyceae 16, 87, 90, 132
 Haptophyta 132
 Harveyella mirabilis 40
 Hemiselmis 77
 Heterococcophyceae 130
 Heterokontae 129
 Hormidium 56
 Hydrodictyon 19, 21, 41, 44, 49,
 51, 52, 73, 87, 96, 97

- africanum 28, 100
- reticulatum 89, 96, 100, 101
- utriculatum 39

Katodinium rotundatum 24

Kentrosphaera 73

Kirchneriella 11, 49, 51, 98, 99, 100, 101

Klebsormidium 56, 96, 97, 108, 109, 125

— flaccidum 87, 89

Kylinia 76, 77

Laminaria 129

Laminariales 72

Lithodesmium undulatum 46, 95

Micractinium 11

Micrasterias 55

— rotata 28

— thomasiana 43

Micromonas pusilla 93

Microspora 27, 44, 56, 108, 118, 126

Mischococcus sphaerocephalus 66

Mougeotia sp. 40, 61, 66, 73, 74, 77, 107

Myrmecia 87

Nemalion 76

— multifidum 77

Nemalionales 72

Nematodium 85

Netrium 56, 74

— digitus 43

Nitella 36, 56, 93, 97

Nitzschia sp. 66

Nostocaceae 60

Ochromonas 68, 96

— danica 53, 97

Oedogoniales 14, 34, 108, 109, 126

Oedogonium 14, 32, 48, 51, 53, 73, 91, 95, 109, 113, 117, 118

— cardiacum 45, 75, 78

— flavescens 40

— magnusii 40

Olisthodiscus 77

Oocystis 11, 28, 39, 45, 63, 74, 89

— apiculata 61

Oscillatoria princeps 31, 33, 34

— rubescens 31, 33, 66

Oscillatoriaceae 60, 120

Oxyrrhis 24

— marina 24

Padina 42

— arborescens 66

Palmella 63

Palmellaceae 33

Pandorina 10

Pavlova 90

Pediastrum 10, 19, 21, 34, 52, 77, 87, 95, 96

— biradiatum 47

Pedinomonadales 21

Pedinomonas 92

— minas 93

Pelvetia 90, 129

Penium 30, 31

Peranema 19

Peridinium cinctum 24

Phacotus 33, 37

Phaeophyceae 16

Phaeophyta 12, 14—17, 44, 45, 58, 61, 64, 65, 84, 92, 128, 129

Platychrysis 90

Platymonas 78

— suecica 45

Pleodorina 10

Pleurochloris 95

— commutata 75

Pleurochrysis 26

Pleurotaenium nodosum 26, 31

— trabecula 28

Porphyra 30, 32

— leucosticta 45, 48

— tenera 66

Porphyridium cruentum 31, 61

Prasinocladus 78, 93

— marinus 79, 93

Prasinophyceae 16, 93

Prasinophyta 93

Prorocentrales 24, 96

Prorocentrum 24

— gracile 25

Protosiphon 41, 98, 99

Prymnesium 90

Pseudochlorococcum 30

Pseudendoclonium 95

— basiliense 36

Pteromonas 33

Pyramimonas 77

Pyrrophyta 16

Radiofilum 56

Rhodella maculata 78

Rhodomella subfusca 66

Rhodomonas 78

Rhodophyceae 16

Rhodophyta 15—17, 31, 44, 58, 61, 64, 65, 76, 91, 133, 134

Rhodosorus marinus 76

Rhopalocystis 77

Sacchorhiza polyschides 40

Sargassum 98

— thunbergii 66

Scenedesmus 9, 29, 30, 31, 89, 98, 101

— acuminatus 35

— acutus 35, 73

— denticulatus 10

- *helveticus* 35
- *incrassatulus* 10
- *obliquus* 21, 31
- *opoliensis* 10
- *quadricauda* 10, 75, 81
- Schizochlamys gelatinosa* 75
- Schizomeris* 56, 91, 96, 97
- Scytosiphonales* 71
- Silicoflagellatophycidae* 45, 131
- Siphonales* 32, 68
- Sphacelariales* 71
- Sphaleromantis tetragona* 92
- Spirogyra* 30, 38, 43—45, 56, 66, 73, 77, 108, 109, 126
- *ellipsospora* 39, 40
- *majuscula* 39, 40
- *nitida* 73
- *punctulata* 40
- *setiformis* 73
- Spongiochloris* 30, 41
- *typica* 27
- Spongomorpha* 32
- Sporochnales* 72
- Stichochrysis* 64, 66
- Stichococcus* 108, 109
- Stigeoclonium* 19, 21, 46, 56, 91, 95—97, 100, 103, 108
- Synechococcus lividus* 33
- Synura* 26, 46, 93
- *echinulata* 93
- Tetracystis* 47, 82, 114, 115
- *aggregata* 63
- *aplanosporum* 63
- *excentrica* 84
- Tetraëdron* 49, 89, 98
- Tetraspora* 63, 99
- Trachelomonas* 23, 37, 49, 66

- Trentepohlia* 39, 40
- Tribonema* 47
- Trichloris* 91
- Trichosarcina* 56
- *polymorpha* 36

- Ulothrix* 12, 14, 56, 91, 97, 100, 108
- Ulotrichales* 32, 34, 109, 126
- Ulva* 77, 100
- Uronema* 39, 56, 73
- *terrestre* 40
- Urospora* 14, 20, 63, 91, 97
- *penicilliformis* 87

- Vacuolaria virescens* 45
- Vaucheria* 47, 63, 66, 73, 91, 96, 103
- *sessilis* 19, 95
- Vischeria* 95
- Volvocales* 14, 108, 109, 126
- Volvocophyceae* 18, 26, 31, 89, 101, 102
- Volvox* 10, 11, 32, 34, 39, 40, 49, 68, 96
- *globator* 10

- Warnowiaceae* 86
- Woloszynskia* 24
- *coronata* 24
- *micra* 24

- Xanthophyceae* 16
- Xanthophyta* 15—17, 44, 45, 47, 64, 65, 72, 82, 84, 86, 92, 128, 129, 130

- Zonaria* 42
- *farlowii* 40
- Zygnema* 26

ОГЛАВЛЕНИЕ

	Стр.
Предисловие	3
Глава 1. Общая характеристика водорослей	7
Типы клеточной организации	7
Одноклеточные и многоклеточные водоросли	9
Классификация водорослей и филогенетические связи	15
Глава 2. Клеточные покровы	21
Плазмалемма	21
Пелликула	22
Перипласт	23
Тека	23
Чешуйки	25
Клеточная оболочка	26
Глава 3. Внутриклеточные структуры водорослей, однотипные для растительных и животных организмов	38
Ядро	38
Аппарат Гольджи	45
Митохондрии	47
Эндоплазматическая сеть	49
Микротрубочки	50
Цитоплазматические тела	54
Включения	57
Глава 4. Внутриклеточные структуры, присущие водорослям как растительным организмам	59
Хлоропласт	59
Пиреноид	71
Стигма	83
Глава 5. Клеточные структуры, характерные для клеток водорос- лей и животных организмов	89
Двигательный аппарат	90
Центриоли	98
Глава 6. Цитокинез	104
Аппарат клеточного деления	108
Поведение клеточных оболочек при цитокинезе	110
Глава 7. Отделы водорослей и их цитологическая характеристика	123
Литература	135
Таблицы микрофотографий I—XVI между страницами	160—161
Предметный указатель	161
Указатель русских названий водорослей	167
Указатель латинских названий водорослей	168