

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

А. Д. ЗИНОВА

**ОПРЕДЕЛИТЕЛЬ
БУРЫХ ВОДОРОСЛЕЙ
СЕВЕРНЫХ МОРЕЙ
СССР**

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

А. Д. ЗИНОВА

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬ
БУРЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ
СЕВЕРНЫХ МОРЕЙ СССР



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

Москва • 1953 • Ленинград

Ответственный редактор

Заслуженный деятель науки РСФСР проф. *В. П. САВИЧ*

ПРЕДИСЛОВИЕ

XIX съезд Партии поставил перед советской наукой ответственные задачи: «Развивать дальше передовую советскую науку с задачей занять первое место в мировой науке. Направлять усилия ученых на более быстрое решение научных проблем использования громадных природных ресурсов нашей страны. Укреплять творческое содружество науки с производством, имея в виду, что это содружество обогащает науку опытом практики, а практическим работникам помогает быстрее решать стоящие перед ними задачи».¹

Для движения ботаники вперед по всем ее обширным разделам, в первую очередь необходимо знать, с каким видом растения имеешь дело. Не говоря уже о систематике, флористике и ботанической географии, но и для биологических, физиологических, химических и других научных экспериментов или изысканий, а также для хозяйственных целей в промышленности и сельском хозяйстве точное знание объекта исследования или использования является совершенно необходимым.

Для облегчения распознавания растений издаются определители, по которым без особого труда можно узнать (определить) любое растение. Определители одинаково нужны и научному работнику, и промышленнику, и сельскохозяйственному работнику.

Необходимо быстрее решать научные проблемы по использованию природных ресурсов нашей родины. Растительность, покрывающая нашу страну, входит в число указанных тов. Маленковым «громадных ресурсов» СССР. Растительность тундр, лесов, лугов, степей, пустынь, горных пастбищ, морей и континентальных водоемов и других местообитаний представляет собой неопенимое богатство. Для рационального использования этих богатств также надо знать, какие растения можно привлечь для удовлетворения нужд социалистического хозяйства.

Поэтому Отдел споровых растений Ботанического института им. В. Л. Комарова Академии Наук СССР поставил в число своих очередных задач составление определителей по всем группам обширного царства споровых растений. Кроме «Определителя бурых водорослей северных морей», мы подготавливаем определители красных и зеленых водорослей (для этих же морей), которые скоро будут сданы в печать.

Наши определители должны содействовать более интенсивному изучению морских водорослей. Если северные моря Европейской части СССР уже более или менее изучены (особенно трудами Х. Я. Гоби, А. А. Еленкина, Е. Ф. Гурьяновой, П. В. Ушакова, Е. С. Зиновой, А. Д. Зиновой и др.), то моря Азиатской части СССР изучены еще крайне слабо, сборы водорослей большей частью случайны и не систематичны;

¹ Г. М. Маленков. Отчетный доклад Центрального Комитета ВКП(б) XIX съезду партии. Ц. О. «Правда», № 280, стр. 7, от 6 X 1952.

белых мест на карте исследованности очень много, гербарии водорослей очень бедны по количеству видами и экземплярами.

Будем надеяться, что выпуск определителей морских водорослей наших северных морей явится стимулом для интенсивного изучения их периферийными учреждениями и промысловыми экспедициями и будет содействовать более полному познанию нашей водорослевой флоры для целей практического ее использования.

Заведывающий Отделом споровых растений
Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР,
заслуженный деятель науки РСФСР профессор *В. П. САВИЧ*

ВВЕДЕНИЕ

Все более и более широкое использование морских водорослей и их громадное значение в жизни целого ряда промысловых животных ставят вопрос о необходимости детального изучения морской водорослевой флоры наших огромных морских пространств. Всестороннее же изучение морских водорослей требует точного их определения, без чего невозможен ни один правильный вывод о значении того или иного вида.

Среди обширной русской литературы по морским водорослям, посвященной более чем наполовину их практическому использованию, не имеется пока еще определителей, которые охватывали бы все водоросли, обитающие в наших морях, и были бы снабжены подробными описаниями и изображениями этих водорослей.

Идя навстречу давно назревшей потребности в таких пособиях, Ботанический институт им. В. Л. Комарова Академии Наук СССР выпускает серию определителей по бурым, красным и зеленым водорослям, отдельно по северным, дальневосточным и южным морям СССР. Кроме описаний отдельных видов и форм, в определителях будут даны иллюстрации, изображающие как внешний вид, так и внутреннее строение водорослей, что крайне необходимо для точного их определения. Для облегчения работы, определители будут снабжены определительными таблицами для порядков, семейств, родов, видов и форм; кроме того, в первой серии — в «Определителях водорослей северных морей СССР» будут даны общие части, в которых будут указаны особенности морфологического и анатомического строения, характер развития и размножения каждой группы водорослей.

В определители будут включены все известные в настоящее время для СССР виды морских водорослей, поэтому они будут являться в известной мере и флористической сводкой по морям СССР. С целью обратить особое внимание на развитие и изменчивость отдельных видов водорослей, в определители будут включены также и все их формы, известные в настоящее время для наших морей (по имеющимся литературным данным), хотя весьма возможно, что многие из них, особенно у многолетних видов, являются только одной из стадий их жизненного цикла и, таким образом, не могут считаться определенной систематической единицей.

Для составления определителей по северным морям СССР были использованы как литературные источники, так и различные гербарные материалы.

Из числа использованных литературных материалов следует прежде всего отметить работы крупнейшего специалиста по морским водорослям СССР, доктора биологических наук Е. С. Зиновой, которые содержат основные сведения о флоре нашего севера. Кроме этих работ следует

также упомянуть таких авторов статей систематического и флористического характера, как Х. Я. Гоби, А. А. Еленкин, К. И. Мейер, Б. Флеров и Н. Н. Корсакова, Ф. Чельман и др.

Из гербарных материалов были использованы коллекции, хранящиеся в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова Академии Наук СССР, а также коллекции ботанических кафедр Ленинградского и Московского Государственных университетов. Кроме того, в распоряжении автора были многочисленные коллекции, собранные на нашем севере следующими лицами: Андреевым В., Бялыницким-Бирулей, фельдшером Быковым, Гайтеровой З., Гемп А., Головачевым, Горбуновым Г., Гурвичем Г., Гурьевой Т., Гурьяновой Е., Исаченко Б., Короткевичем З., Кузнецовым В., Либман Е., Матвеевой Т., Павловым С., Слестниковым Г., Соколовой Л., Ушаковым П., Хмызниковой, Цинзерлингом Ю. и доктором Шоаном.

В течение 1930—1940 гг. самим автором был собран обширный материал по морским водорослям в различных пунктах Зимнего, Терского и Летнего берегов и в Кандалакшском заливе Белого моря и в ряде мест Мурманского побережья.

Обработка всего материала производилась в Отделе споровых растений Ботанического института им. В. Л. Комарова Академии Наук СССР, частично под руководством доктора биологических наук Е. С. Зиновой.

ОБЩАЯ ЧАСТЬ

ОБЩИЕ СВЕДЕНИЯ О БУРЫХ ВОДОРОСЛЯХ

Бурые водоросли представляют собою большую группу растений довольно сложного строения и со сложным циклом развития, отличающуюся целым рядом особенностей от водорослей других групп и, в первую очередь, наличием у них, наряду с другими пигментами, пигментов бурого цвета, придающих им окраску от оливково-бурого до темнокоричневого цвета. Окраска бурых водорослей послужила основой для их наименования, а целый ряд характерных только для них черт, наряду с окраской, позволил выделить бурые водоросли в особый тип растений — тип *Phaeophyta*.

Бурые водоросли — большей частью крупные растения (видимые невооруженным глазом) самой разнообразной формы и различного внутреннего строения. Микроскопические формы среди бурых водорослей встречаются относительно редко, и в то же время только в этой группе водорослей имеются формы гигантских размеров, такие как *Macrocystis* или *Nereocystis*, достигающие 50—60 м длины.

Бурые водоросли — преимущественно морские растения; в пресных водах встречаются лишь некоторые представители 4—5 родов. Жизнь бурых водорослей тесно связана с различными твердыми субстратами, находящимися главным образом на дне водоемов. Этот образ жизни бурых водорослей зависит от их типа питания: бурые водоросли получают пищу из окружающей их воды; обмен веществ осуществляется обычно всей поверхностью тела водоросли, благодаря этому они не нуждаются в образовании специальной корневой системы, наподобие высших растений, служащей для получения необходимых пищевых элементов из почвы. Однако «корневая система» у бурых водорослей имеется, и у некоторых групп она очень сильно развита, например ризоиды ламинариевых. «Корни» бурых водорослей служат только для прикрепления их к грунту, и поскольку почва не является источником питания, бурые водоросли лучше всего развиваются на твердых субстратах, таких как скалы, валуны, подводные сооружения, к которым они обычно очень плотно прикрепляются и, таким образом, хорошо противостоят срывающему действию течений или прибоя. Практически, споры водорослей прикрепляются к любому твердому предмету, находящемуся в воде, однако далеко не все споры могут превратиться во вполне развитые растения; помимо неподходящих для их развития условий, такой субстрат, как мелкая галька, гравий, обломки раковин или дерева, благодаря своей легкости переносится течениями с места на место; подвергаясь постоянному истирающему действию движущегося субстрата, проростки водорослей легко разрушаются на первых же стадиях своего развития. Однако в местах с ослабленными течениями, где даже мелкие частицы грунта более или

менее неподвижны, создаются благоприятные условия для роста водорослей, и в таких местах можно встретить целые заросли их, разнообразного видового состава, даже такие крупные формы, как представители порядка ламинариевых.

Бурые водоросли могут поселиться не только на твердых минеральных субстратах, но также и на других организмах, как растительного, так и животного происхождения. Эпифитизм, т. е. поселение на других растениях, очень сильно развит среди морских водорослей; особенно часто это наблюдается в местах, где вода имеет несколько более низкую соленость по сравнению с нормальной соленостью морской воды (равной 34‰) и где она богаче органическими веществами. Нередки случаи поселения водорослей на различных водных животных, особенно на формах, ведущих прикрепленный к субстрату образ жизни, как, например, баланусы, мидии, устрицы и др. Водоросли были обнаружены и на плавающих или передвигающихся с места на место животных, таких как крабы или рыбы, а также на днищах различных судов.

Паразитических форм среди бурых водорослей очень мало, причем встречаются они только на растениях.

Поселяясь на других организмах, бурые водоросли и сами являются субстратом для поселения целого ряда растительных и животных организмов. Диатомовые, синезеленые, зеленые и красные водоросли, грибы, бактерии и различные представители из группы беспозвоночных животных встречаются в большом количестве на самых различных видах бурых водорослей, как на мелких, так и на крупных формах. Многие беспозвоночные животные находят для себя не только приют среди водорослей, но и пищу, так как они часто поедают те водоросли, на которых поселяются. Мелкие организмы, как бактерии и грибы, а возможно и различные водоросли, используют те органические вещества, которые бурые водоросли выделяют в процессе своей жизнедеятельности. За последнее время отмечен ряд случаев поражения некоторых видов бурых водорослей грибными организмами, проникающими в полости их клеток.

Бурые водоросли широко распространены в мировом океане: они известны всюду, как в суровой Арктике, так и в умеренных и тропических морях земного шара. Повсюду представители порядков ламинариевых и фукусовых образуют обширные заросли и создают основной фон морской донной растительности.

Бурые водоросли растут как в литоральной зоне — зоне приливов и отливов, так и в сублиторальной, расположенной ниже «0» глубин. Однако на очень большую глубину бурые водоросли не заходят; нижняя граница их распространения простирается в среднем до 15—20 м глубины, изменяясь несколько в ту или иную сторону в зависимости от местных условий. Имеющиеся указания о нахождении бурых водорослей на больших глубинах — до 100 м и более, по всей вероятности, объясняются сносом растений, сорванных с вышележащих мест обитания.

Ряд бурых водорослей в состоянии переносить большое опреснение воды, благодаря чему они часто встречаются в устьях рек и ручьев, в тех местах, куда еще может проникать сильно опресненная морская вода. В водах очень высоких соленостей бурые водоросли не развиваются.

За последние годы морские водоросли все более и более привлекают к себе внимание человека. Особенно широко используются водоросли в Японии, где не только просто собирают их, но и занимаются культурой некоторых видов. В Китае, Корее, Японии и на многочисленных островах Океании водоросли употребляются главным образом в пищу чело-

века. В указанных странах имеется немало рецептов для приготовления различных кушаний и приправ из морских водорослей, среди которых значительную роль играют так называемая «морская капуста» — *Laminaria japonica* и близкие к ней виды. Употребление водорослей в пищу следует особенно пропагандировать в северных прибрежных районах, где они могут служить дополнительным свежим продуктом и источником витаминов.

Употребление водорослей в корм животным и для удобрения полей и огородов известно очень давно, однако распространено недостаточно широко, и опять-таки, на севере это употребление водорослей имеет наиболее актуальное значение. Это тем более легко осуществимо, что море в больших количествах выбрасывает на берег разнообразные водоросли, которые часто пропадают бесцельно.

О лечебных свойствах морской капусты и некоторых других видов написано немало статей; особенно эффективно лечение ею желудочно-кишечных заболеваний, как у взрослых, так и у детей.

Наиболее интенсивно используются водоросли в различных отраслях промышленности. Когда-то имел большое значение поташ, добывавшийся из водорослей для стекольной промышленности; в годы первой империалистической войны из водорослей усиленно добывался иод; в настоящее время главными продуктами, добываемыми из бурых водорослей (преимущественно из ламинарий), являются альгин, маннит и некоторые другие вещества.

Заросли водорослей, где бурые весьма часто составляют основную массу, как уже указывалось выше, являются приютом для многих морских беспозвоночных животных, которые не только живут здесь, но и питаются водорослями. Обилие в зарослях беспозвоночных животных привлекает к ним для откорма многие породы рыб; некоторые из них мечут икру среди водорослей, обеспечивая своим малькам богатую кормовую базу и защиту от хищников. Кроме рыб, в местах массового развития водорослей питаются и вблизи от них гнездятся некоторые морские птицы. Выброшенные на берег и обнаженные во время отлива, водоросли привлекают ряд других животных, в частности некоторых домашних, например овец, коров или лошадей, которые охотно поедают их в свежем состоянии. Отмирающие водоросли, распадаясь, обогащают морскую воду или прибрежные участки, занятые выбросами, органическими и минеральными веществами, являясь источником удобрения в прибрежной полосе морей и океанов. Таким образом, морские водоросли, в том числе и бурые, играют немаловажную роль в экономике природы.

Наши северные моря богаты водорослями, они встречаются везде, где позволяют экологические условия, и в первую очередь там, где имеются подходящие для их прикрепления твердые грунты. Низкая температура воды не является препятствием для их развития; наоборот, в ряде случаев, в суровых арктических условиях у некоторых водорослей развиваются громадные слоевища. Однако температурный режим воды имеет очень большое значение в расселении отдельных видов и поэтому на нашем севере, как и в других частях Арктики, встречаются, в основном, водоросли, по характеру своего современного распространения являющиеся арктическими и субарктическими формами, но тем не менее в наших северных морях имеется ряд тепловодных элементов, обязанных своим присутствием или влиянию теплых струй Гольфстрима, проникающих в Арктику, или былым связям этих морей с более тепловодными морями. В составе флоры водорослей наших северных морей насчиты-

вается не более 1—2 эндемичных видов: почти все остальные виды являются пришельцами из северных областей Атлантического океана. Некоторые из водорослей, весьма вероятно, проникли в нашу флору из других мест Арктической области, главным образом из района Гренландии и арктической Америки, где в настоящее время концентрируется большая часть арктических видов. Но в то же время некоторые виды, например из рода *Alaria*, повидимому, возникли у наших арктических берегов. Влияния Тихого океана на флору нашего севера в настоящее время не заметно, и, за исключением трех видов, она не содержит типичных современных тихоокеанских форм.

МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ И АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ СЛОЕВИЩА

Бурые водоросли — многоклетные, сложно организованные растения, однако степень сложности их анатомического и морфологического строения весьма сильно варьирует. Имеется громадный диапазон от простых нитевидных форм, на которых развиваются только органы размножения, до очень сложно построенных водорослей из порядков фукусовых и ламинариевых, у которых и морфологическое, и анатомическое строение слоевища ушли очень далеко от примитивных нитевидных форм.

Разбирать отдельно морфологические и анатомические особенности в строении бурых водорослей у целого ряда групп очень трудно, так как они тесно переплетаются друг с другом, поэтому в дальнейшем изложении дается общий обзор строения слоевища по степени его усложнения, начиная с наиболее примитивных форм.

В основе строения бурых водорослей находится клеточная нить, обычно всегда более или менее разветвленная. Эту нить можно проследить во всех группах бурых водорослей, то в виде хорошо развитого нитевидного слоевища, то на первых стадиях развития водоросли, после прорастания зиготы или споры, или же, в ряде случаев, когда слоевища некоторых сложно организованных водорослей во время переживания неблагоприятного для их развития времени имеют вид нити.

Наиболее просто устроено слоевище микроскопических гаметофитов, например, в порядках *Desmarestiales* или *Laminariales*, спорофиты которых имеют весьма сложное строение. Эти гаметофиты состоят из беспрядочно разветвленных клеточных нитей; единственное усложнение в их строении вызывается развитием оогониев и антеридиев, причем и те и другие по внешнему виду мало отличаются от остальных вегетативных клеток (рис. 1).

В порядке *Ectocarpales*, наиболее примитивном в системе бурых водорослей, слоевище состоит из разветвленных клеточных нитей; но уже здесь имеются некоторые морфологические усложнения (рис. 2). Прежде всего, слоевище распадается на горизонтально и вертикально расположенные нити, клетки которых часто отличаются друг от друга по внешнему виду. Горизонтально расположенные базальные нити служат для прикрепления слоевища к грунту; в некоторых случаях они заменяются ризоидами — многоклетными, простыми или разветвленными нитями, отходящими от основания слоевища и служащими также для прикрепления водоросли к субстрату. От базального слоя у эктокарповых поднимаются вертикально расположенные нити, которые составляют обычно основную массу слоевища. Все клетки нитей снабжены хроматофорами; большая их часть способна к делению, чем и обеспечивается рост слоевища. На вертикальных нитях, иногда и на горизонтальных, развиваются

органы размножения, так называемые одноклетные и многоклетные спорангии. Спорангии резко отличаются от вегетативных клеток, имеют особую форму, характерную для каждого вида этой группы. Кроме органов размножения развиваются еще волоски, представляющие собой одноклетные, многоклетные, бесцветные, лишенные хроматофоров нити.

Волоски делятся на настоящие и ложные (Kylin, 1947). Настоящие волоски имеют в своем основании специальную зону роста, и, таким образом, увеличение их в размере не зависит от остального слоевища; нижние клетки, в которых происходит деление, обычно короче других и снабжены хроматофорами. Эти волоски могут развиваться в любой части

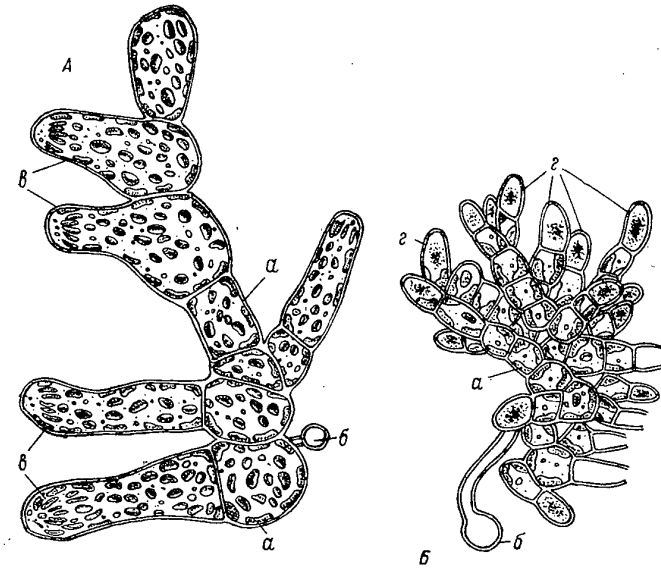


Рис. 1. Гаметофиты *Laminaria japonica* Aresch.; А — женский и В — мужской гаметофиты. а — вегетативные клетки, б — эмбриоспора, в — оогонии, з — антеридии. (Канда, 1936).

слоевища и всегда заметны благодаря своей хорошо выраженной зоне роста (рис. 12, з). Настоящие волоски широко распространены среди бурых водорослей и являются очень характерным для них образованием.

Ложные волоски представляют собой концы ветвей с сильно вытянутыми клетками, лишенными хроматофоров и являющимися непосредственным продолжением ветви; встречаются эти волоски довольно редко (рис. 2).

Примерно такой же характер строения слоевища имеется у водорослей из порядка *Tilopteridales* (рис. 3) и у некоторых представителей порядка *Punctariales* (*Phloeospora*, *Isthmoplea* и др.; рис. 4). В отличие от эктокарповых, клетки слоевища у этих водорослей местами довольно интенсивно делятся в продольном направлении, в результате чего слоевище в таких местах становится многорядным, полисифонным, иногда как бы пластинчатым.

Самые различные формы усложнения нитевидного типа строения слоевища наблюдаются в порядке *Chordariales*. Внешняя форма слоевища

этой группы водорослей мало разнообразна: обычно они имеют вид толстых нитей, пинуров, простых или разветвленных (*Chordaria*, *Eudesme*, рис. 5), или вид шарообразных масс (*Leathesia*, рис. 6), иногда густо покрытых длинными полосками (*Elachista*, рис. 7), или вид пластинок и корок (*Ralfsia*, рис. 8). Характерной чертой их является мягкая консистенция слоевища и большое количество слизи, покрывающей и пронизывающей его (за исключением корковидных форм).

Анатомическое строение этой группы водорослей более сложное. На первых стадиях развития слоевища обычно образуются клеточные нити, горизонтально расположенные на субстрате, которые, чаще всего, плотно соединяются друг с другом и образуют ложные пластины. В одних случаях эти пластины являются основной частью слоевища, в других случаях (более частых) такая пластина является только небольшим основанием, служащим для прикрепления слоевища к субстрату.

Ложно-пластинчатые формы встречаются преимущественно среди микроскопических форм (сем. *Myriophetaseae* и некоторые роды в сем. *Ectocarpaceae*). У этих форм основная пластинчатая часть, так называемая базальная пластина, состоит, большей частью, из одного ряда клеток, реже — из двух. На нижней ее поверхности иногда развиваются ризоидальные выросты или очень короткие нити, проникающие в ткани других водорослей, на которых чаще всего поселяются такие микроскопические формы. На верхней поверхности пластины развиваются, большей частью, очень короткие и неразветвленные, вертикально расположенные однорядные клеточные нити, настоящие бесцветные волоски, органы размножения — различной формы одноклетные и многоклетные спорангии и, иногда, парафизы (рис. 9).

Парафизами обычно называют особые крупные клетки или небольшие клеточные нити, развивающиеся на поверхности слоевища между органами размножения и служащие, вероятно, для защиты спорангиев, так как обычно они бывают намного крупнее последних и могут совершенно закрывать спорангии с поверхности.

Вертикальные нити в литературе часто называются ассимиляционными нитями, хотя клетки базальной пластины также содержат хроматофоры и, следовательно, принимают участие в ассимиляции.

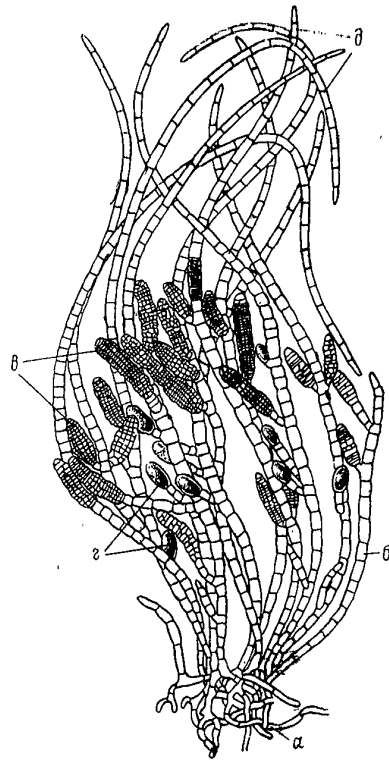


Рис. 2. *Ectocarpus cylindricus* Saund.: а — горизонтальные базальные нити, б — вертикальные нити, в — многоклетные спорангии, г — одноклетные спорангии, д — ложные волоски. (Сетчелл и Гарднер, 1925).

Пластинчатые и корковидные слоевища литодермы и ральфсии состоят из большого числа вертикальных клеточных нитей, очень плотно стоящих друг около друга (рис. 10). Органы размножения и парафизы развиваются на поверхности слоевища из конечных клеток вертикальных нитей. У некоторых видов ральфсии, слоевище которых имеет вид толстых корок, начинает обособляться особый ассимиляционный слой; хроматофоры у этих форм развиваются преимущественно в конечных клетках

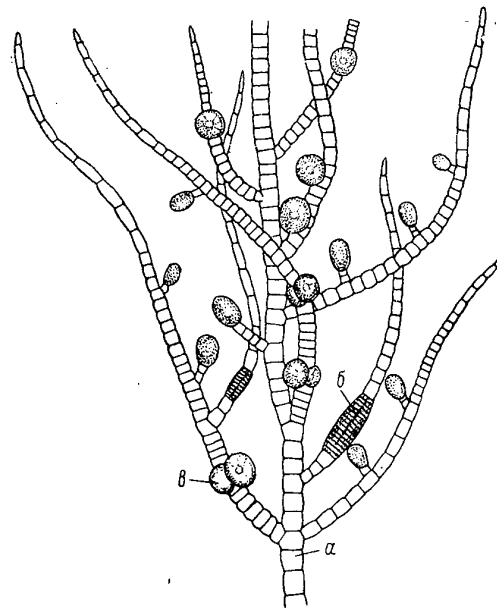


Рис. 3. *Haplospora globosa* Kjellm.: а — вегетативные однорядные клеточные нити, б — многоклетные спорангии — антеридии, в — оогонии. (Ньютон, 1931).

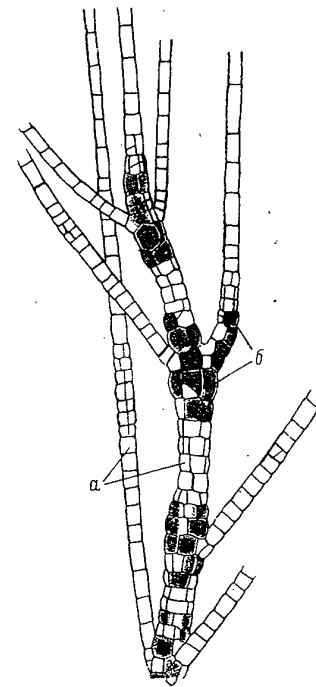


Рис. 4. *Phloeospora brachiata* (Harv.) Born.: а — вегетативные однорядные и многорядные нити, б — одноклетные спорангии. (Фрич, 1945).

вертикальных нитей, остальные клетки могут быть бесцветны, т. е. лишены хроматофоров.

Анатомическое строение остальных водорослей порядка хордариевых сильно отличается от только что описанного. Как уже указывалось выше, базальная пластина или базальные нити здесь очень мало развиты и служат только основанием слоевища, которым оно прикрепляется к субстрату. От этого основания поднимается или одна, сильно разветвленная нить, или целый пучок нитей, простых или разветвленных; эти нити собраны в одно компактное слоевище, между собой они не срастаются, обычно бывают соединены друг с другом слизистым веществом и составляют центральную, основную часть слоевища. Иногда они переплетаются, всегда направленными вниз, более тонкими, довольно длинными

нитеями, отходящими от отдельных клеток основных нитей. Это так называемые ризоидальные нити, или ризоиды. От настоящих ризоидов, развивающихся на наружной поверхности слоевища и служащих для укрепления слоевища на субстрате, эти ризоиды отличаются тем, что они развиваются внутри слоевища и, повидимому, служат для укрепления самого слоевища, для более тесного соединения нитей основной части слоевища.

При ограниченном росте в длину, нити основной части слоевища бывают короткими, чаще всего дихотомически разветвленными, и состоят из очень крупных, неправильной, округлой или овальной формы клеток. Такое слоевище имеет вид шариков или сферических масс с неровной поверхностью (рис. 6 и 11). Если слоевище интенсивно растет в длину, нити центрального пучка сильно увеличиваются в длину, клетки их довольно крупные и имеют цилиндрическую форму.



Рис. 5. Шнуровидное, разветвленное слоевище *Eudesme virescens* (Carm.) J. Ag. (Ориг.).

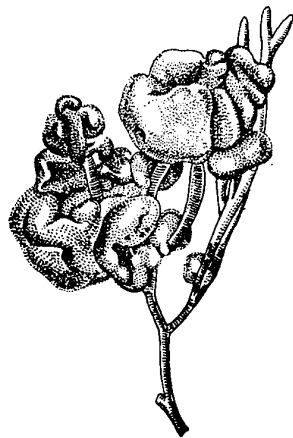


Рис. 6. *Leathesia difformis* (L.) Aresch.; внешний вид слоевища, прикрепленного к *Furcellaria fastigiata*. (Ольтманс, 1922).



Рис. 7. *Elachista scutulata* (Engl. Bot.) Duby; шаровидное, с длинными волосками слоевище. (Ольтманс, 1922).

рическую форму. Слоевище у таких водорослей цилиндрическое или тонко и толсто шнуровидное и в громадном большинстве случаев довольно интенсивно разветвленное (рис. 5 и 12).

На поверхности центрального пучка нитей развивается своеобразный коровой слой, состоящий из очень коротких, членистых нитей, образованный небольшим количеством мелких клеток, цилиндрическо-овальной, овальной или округлой формы. Нити эти носят название периферических, ассимиляционных, коровых нитей (рис. 12, в). Ранее они обычно назывались парафизами. Периферическими нитями они называются потому,

что расположены только по периферии слоевища, на внешней поверхности центрального пучка нитей, и представляют собой укороченные боковые побеги — ветви, с некоторыми особенностями в своем развитии, характерными для отдельных семейств. Название ассимиляционных нитей они приобрели благодаря тому, что хроматофоры развиваются только в клетках этих нитей и отсутствуют в клетках центрального пучка, которые вместе с ризоидальными нитями обычно бывают бесцветными.

Органы размножения — одноклетные и многоклетные спорангии и настоящие волоски развиваются у основания периферических нитей (рис. 12, г, д). В очень редких случаях можно встретить многоклетные спорангии, возникающие из клеток самих периферических нитей. Для спорангиев, расположенных в основании периферических нитей, последние служат хорошим защитным покровом, и это обстоятельство послужило, очевидно, поводом к наимено-

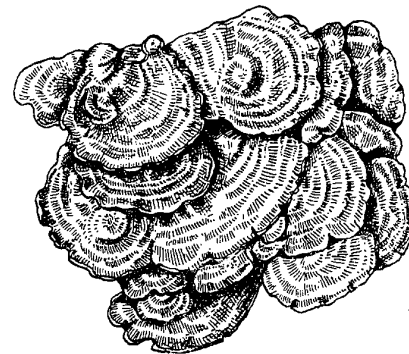


Рис. 8. Корковидное слоевище *Ralfsia deusta* (Ag.) J. Ag. (Ориг.).

ванию их парафизами. Однако в данном случае периферические нити совмещают две функции — ассимиляционную и защитную, и поэтому они не являются типичными парафизами.

У водорослей сем. *Ralfsiaceae* и сем. *Spermatocnaceae* коровой ассимиляционный слой образован одним или несколькими рядами плотно соединенных клеток, а не периферическими нитями. Однако при развитии спорангиев из клеток корового слоя возникают короткие членистые нити, такого же строения, как периферические, имеющие, однако, только защитное значение (рис. 13). У последнего семейства органы размножения часто собраны в небольшие группы — сорусы, разбросанные в различных местах слоевища. В сем. *Elachistaceae* периферические нити хорошо развиты только у рода *Elachista*, у других родов этого семейства они отсутствуют. Здесь им также принадлежит только защитная роль,

так как ассимиляционный процесс, в основном, совершается в особых длинных многоклетных нитях, которые произошли, по мнению ряда авторов, из волосков.

Ни настоящих, ни ложных волосков в этом семействе не имеется; органы размножения развиваются здесь как на конечных клетках нитей центрального пучка, так и на длинных, ассимиляционных нитях (рис. 14).

Очень близки к хордариевым по строению своего слоевища водоросли из порядка *Sporocnales*. Основная центральная часть слоевища состоит здесь также из пучка нитей, образованных бесцветными клетками цилиндрической формы. Коровой слой в этой группе имеет различное строение.

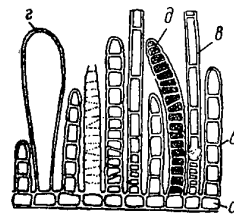


Рис. 9. *Ascocyclus orbicularis* (J. Ag.) Magn.: а — горизонтальная однослойная пластина, б — вертикальные нити, в — настоящие волоски, г — парафизы (аскоцисты), д — многоклетные спорангии. (Фрич, 1945).

У некоторых форм имеются вполне развитые периферические нити, обычно они очень короткие и состоят из 3—4 клеток (рис. 15, Б). У ряда

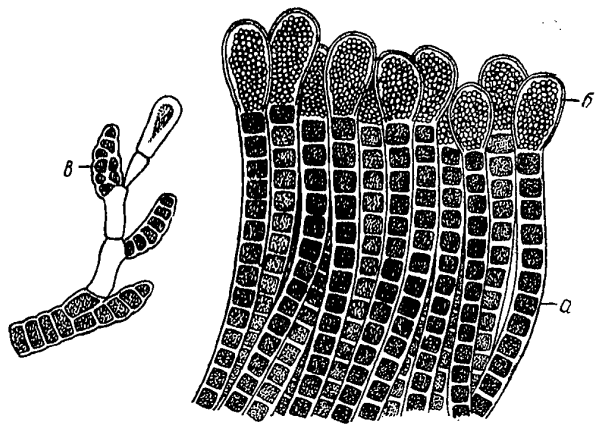


Рис. 10. *Lithoderma fatiscens* Aresch.: а — вертикальные нити, б — одноклетные спорангии, в — многоклетные спорангии. (Чельман, 1883).

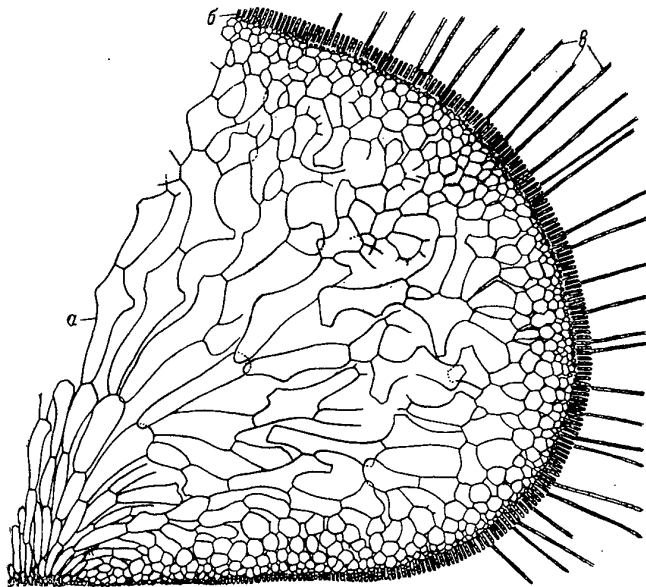


Рис. 11. *Leathesia difformis* (L.) Aresch.; продольный разрез слоевища: а — нити основной части слоевища, б — периферические нити, в — волоски. (Ольтманс, 1922).

других форм эти нити сильно редуцированы и состоят из 1—2 клеток, обычно широких и как бы сплюснутых; и, наконец, ряд видов имеет коро-

вой слой, состоящий из одного или нескольких рядов плотно соединенных клеток (рис. 15, А).

Среди спорохновых, у форм, имеющих хорошо развитые периферические нити, органы размножения — одноклетные спорангии развиваются между этими нитями и обычно бывают рассеяны по всему слоевищу (рис. 15, Б, в). В тех случаях, когда периферические нити развиты слабо или совсем отсутствуют, при образовании спорангиев, в различных местах слоевища развиваются небольшие группы многоклетных нитей — парафиз, простых или более, или менее разветвленных; спорангии, обычно, развиваются сбоку таких парафиз. Подобные группы парафиз со спорангиями бывают часто приурочены к определенным местам слоевища, имеют определенные очертания и тогда, в этом порядке, носят название рецептакул (рис. 16). На вершине каждой ветви у водорослей этого порядка развиваются пучки длинных, простых нитей, интенсивно окрашенных, так как они содержат хроматофоры, вследствие чего эти нити также принимают участие в ассимиляции (рис. 16, в, и 17, б). Настоящие бесцветные волоски в этой группе отсутствуют.

Внешний вид слоевища этой группы различен у разных родов. Чаще всего слоевище бывает грубонитевидным, обычно сильно разветвленным; иногда ветви собраны в пучки, которые сидят на вершине ниже расположенной ветви. Слоевище у рода *Carpomitra* плоское, узковетвистое, дихотомически разветвленное, с жилкой посередине (рис. 17). Органами прикрепления служат ризоиды.

К группе водорослей нитевидного типа строения относятся также представители порядка *Desmarestiales*. В центре слоевища десмарестиевых находится осевая, членистая, разветвленная нить, которая снаружи покрывается густым слоем отходящих от нее коротких, простых или разветвленных, нитей, носящих название гиф, или коровых нитей (рис. 18). Эти нити и образуют основную массу слоевища; конечные их клетки собраны в плотный коровой слой и снабжены хроматофорами. Органы размножения — одноклетные спорангии развиваются или в коро-

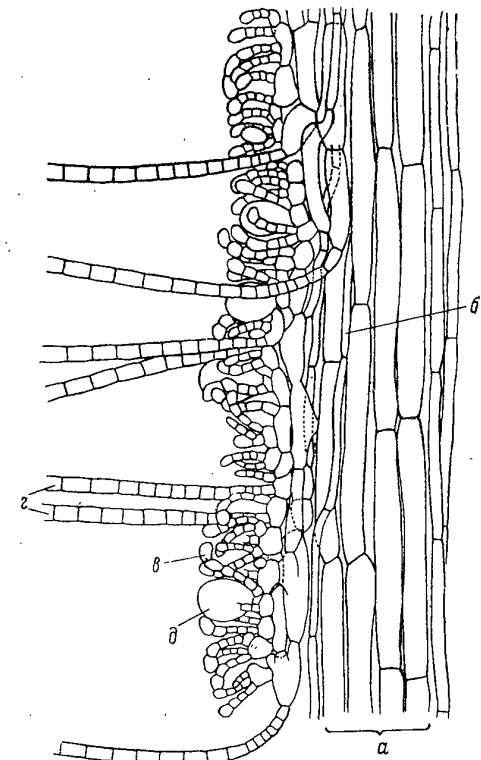


Рис. 12. *Mesogloia Andersonii* Farl.; продольный разрез слоевища: а — нити центрального пучка, б — внутренние ризоидальные нити, в — периферические ассимиляционные нити, г — настоящие волоски, д — одноклетные спорангии. (Куккук, 1929).

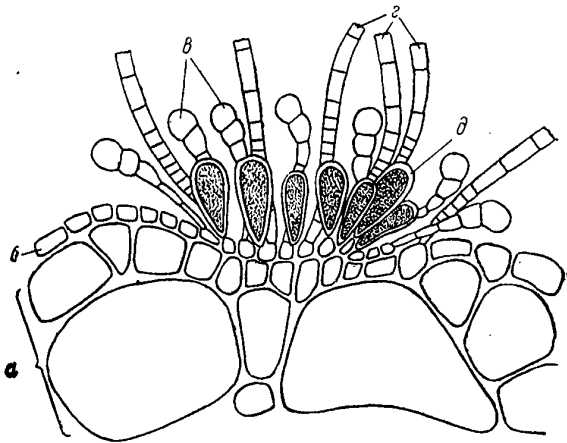


Рис. 13. *Spermatocnus paradoxus* (Roth) Kütz., часть поперечного среза: а — клетки основной части слоевища, б — коровой слой, в — периферические нити (парафизы), г — настоящие волоски, д — одноклетные спорангии. (Кюлин, 1947).

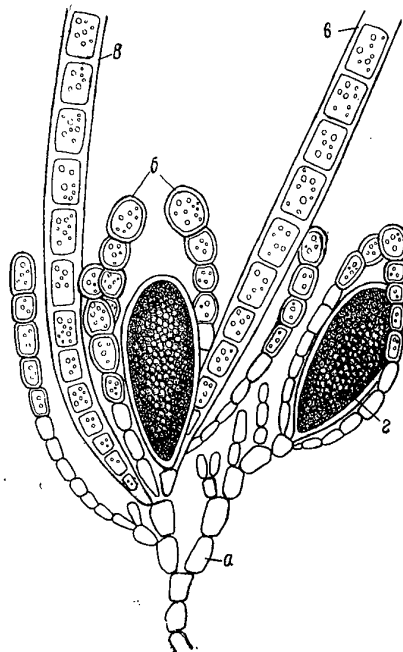


Рис. 14. *Elachista fucicola* (Velley) Agesch.; часть слоевища: а — нити центрального пучка, б — периферические нити, в — ассимиляционные нити, г — одноклетные спорангии. (Ориг. Е. Зиновой).

ном слое путем преобразования отдельных ассимиляционных клеток, или сбоку на особых разветвленных веточках, развивающихся из клеток корового слоя (рис. 19), которые часто бывают собраны мутовкой вокруг основной оси слоевища.

По внешнему виду представители десмарестиевых делятся на две группы: слоевище одной из них имеет вид тонких или довольно грубых, большей частью плоских, нитей, сильно разветвленных, слоевище другой группы — широкое и плоское, часто разветвленное; у некоторых видов оно состоит из очень широких, тонких пластин, снабженных по краю шиловидными выростами (рис. 20). Органами прикрепления

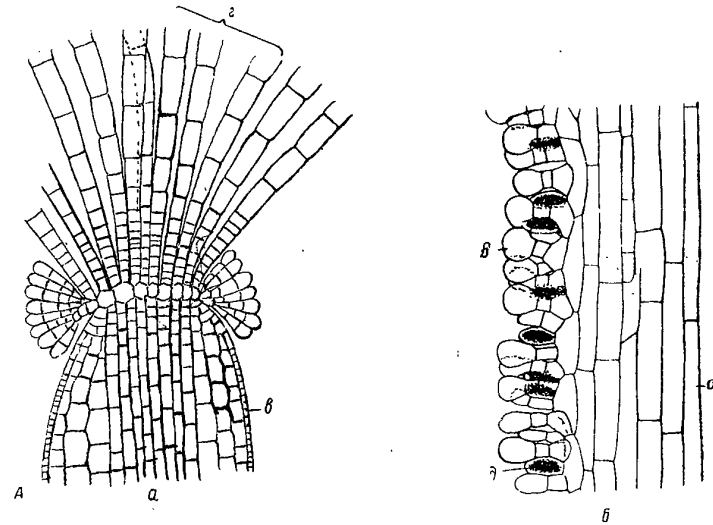


Рис. 15. А — *Carpomitra costata* (Stackh.) Batt. и В — *Nereia filiformis* (J. Ag.) Zanard.; продольные срезы: а — нити центрального пучка, б — периферические нити, в — плотный коровой слой, г — ассимиляционные нити, д — одноклетные спорангии. (Фрич, 1945).

служат дисковидные или конусовидные подошвы, которые возникают иначе, чем основания у группы хордариевых водорослей. Прорастающая, оплодотворенная яйцеклетка, делясь поперечными перегородками, дает кверху начало осевой нити, а книзу — ризоидальные выросты, которые разрастаясь, образуют густую массу разветвленных и переплетенных друг с другом ризоидов, уплотняющихся в конце концов в подошву. На молодых частях слоевища часто развиваются, обычно зимой и весной, пучки однорядных, сильно разветвленных и интенсивно окрашенных в зеленый цвет, нитей; после их отпадения на ветвях слоевища остаются шиловидные выросты.

Значительно большая часть бурых водорослей, в том числе и все крупные формы, относящиеся к порядкам *Laminariales* и *Fucales*, имеет иное анатомическое строение. Слоевище этих водорослей состоит не из отдельных клеточных нитей, а из более или менее плотно соединенных клеток, образующих клеточные ткани. В этой группе водорослей наблюдается высшая степень дифференциации как тканей, так и внешней формы слоевища.

Первые стадии развития слоевища в этой группе различны. У водорослей из порядков *Sphacelariales* и *Punctariales* вначале появляются короткие клеточные нити, которые плотно соединяясь друг с другом, как и у хордариевых, образуют основание слоевища в виде пластины или маленького конуса. У ряда форм ризоиды не уплотняются в подошву, а, сильно разрастаясь, образуют густые пучки, покрывающие основание слоевища. В порядках *Dictyotales* и *Cutleriales* вначале появляется группа клеток, которая в ряде случаев развивается в пластину; от этих клеток или пластины возникают как вертикальные слоевища, так и ризоиды.

У водорослей, относящихся к порядкам *Laminariales* и *Fucales*, первые стадии развития проходят по типу десмарестиевых. Ризоиды ламинариевых, позднее, или уплотняются в конусовидную или дисковидную подошву, или при помощи неоднократных делений клеток ризоидальных нитей превращаются в другой тип ризоидов со сложным анатомическим строением, и внешне напоминают корни высших растений. Ризоиды у фукусовых обычно уплотняются в подошву.

Строение вертикального слоевища в этой группе водорослей имеет различную степень сложности. Наиболее простое строение слоевища можно наблюдать, например, у *Omphalophyllum* или у *Desmotrichum undulatum* из порядка *Punctariales*. Слоевище этих водорослей состоит из 1—3-рядных пластин, все клетки которых одинаковы и все снабжены хроматофорами (рис. 21). Усложнение в строении слоевища идет

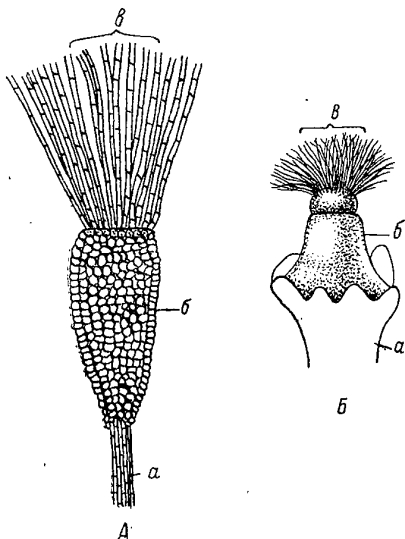


Рис. 16. А — *Sporochnus pedunculatus* (Huds.) Ag. и В — *Carpomitra costata* (Stackh.) Batt.; рецептакулы: а — часть вегетативной ветви, б — сорус со спорангиями — рецептакул, в — окрашенные ассимиляционные нити. (А — Ольтманс, 1922; В — Фрич, 1945).

вначале по пути выделения самостоятельного корового слоя, в клетках которого сосредоточены хроматофоры, в то время как остальные клетки, расположенные в центре слоевища, становятся бесцветными. В очень редких случаях можно встретить хроматофоры в центральных клетках слоевища. Почти все представители порядков *Punctariales*, *Sphacelariales*, *Cutleriales* и *Dictyotales* имеют слоевище, состоящее из одного или нескольких слоев бесцветных клеток, расположенных в центре и окруженных одним или несколькими рядами коровых, окрашенных клеток, обычно более мелких, чем клетки центральной части слоевища (рис. 22 и 27).

Некоторые уклонения в строении слоевища наблюдаются, например, у ряда видов рода *Dictyosiphon*, у *Coilodesme* из порядка *Punctariales* и других. Коровой слой этих водорослей вначале состоит из одного ряда плотно соединенных клеток, которые позднее расходятся и превращаются в подобие периферических нитей хордариевых, правда очень коротких, состоящих всего из 2—3 клеток. Клетки центральной части слоевища могут также расходиться, иногда очень сильно, в результате чего обра-

зуются большие межклетные пространства или даже полости. Клетки в таких случаях соединяются друг с другом посредством анастомоз — специальных выростов в различных местах клеток (рис. 23).

Дальнейшее усложнение в строении тканей происходит благодаря тому, что в этой группе водорослей появляются ризоидальные нити, напоминающие внутренние ризоиды порядка хордариевых, но носящие в отличие от последних название гиф. В небольшом числе и у весьма ограниченного числа видов они встречаются у водорослей порядка пунктариевых, но очень сильно развиты и имеются у всех водорослей в порядках ламинариевых и фукусовых. У пунктариевых гифы могут

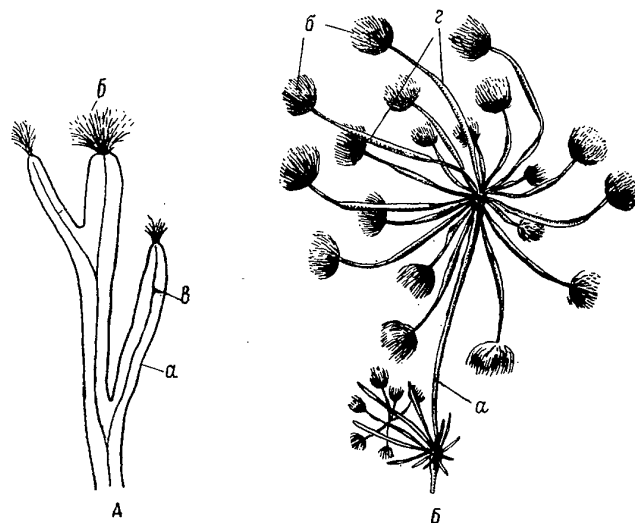


Рис. 17. А — *Carpomitra costata* (Stackh.) Batt. и В — *Bellotia eriophorum* Harv.: а — основное слоевище, б — пучки окрашенных ассимиляционных волосков, в — средний нерв, г — сорус (рецептакул). (Фрич, 1945).

отходить почти ото всех клеток центральной части слоевища, тогда как у фукусовых и ламинариевых они отходят преимущественно от самого внутреннего ряда клеток центральной части слоевища. Обычно они направлены к центру слоевища и, скопясь здесь, раздвигают ткани основной части, образуя промежуточный слой, состоящий из рыхло соединенных между собой нитей (рис. 24). У ламинариевых и фукусовых в центральном промежуточном слое к гифам присоединяются еще другие нити, особого устройства, это так называемые ситовидные трубки. Состоят эти нити из длинных цилиндрических клеток, концы которых расширяются, иногда очень сильно, и поперечные их перегородки пронизаны рядом отверстий, наподобие сита (рис. 25).

Таким образом, у фукусовых и ламинариевых водорослей наблюдается наибольшее усложнение и дифференциация в строении тканей. Здесь выделяются три слоя тканей, имеющих свои особые назначения: во-первых, центральный слой, состоящий из ситовидных трубок и гиф и являющийся проводящей тканью; во-вторых, средний слой, состоящий из

крупных, бесцветных клеток, заполненных запасными веществами, и, в-третьих, коровой слой, являющийся ассимиляционной тканью.

Здесь же следует указать еще на одну особенность в строении слоевища, свойственную ламинариевым и фукусом: это слизистые ходы, или слизистые железы, представляющие собой узкие полости, располо-

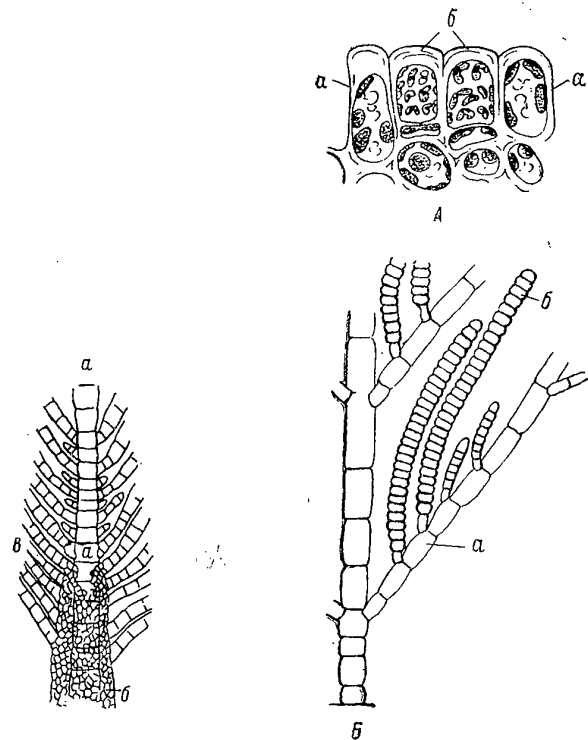


Рис. 18. *Desmarestia aculeata* (L.) Lamour.; вершина слоевища: а — центральная осевая нить, б — коровые нити, в — основания боковых веточек. (Фрич, 1945).

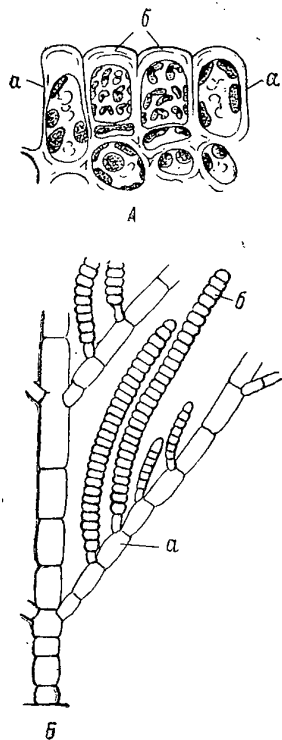


Рис. 19. А — *Desmarestia aculeata* (L.) Lamour. и Б — *Arthrocladia villosa* (Huds.) Duby; части слоевища: а — вегетативные клетки, б — одноклетные спорангии. (Фрич, 1945).

женные обычно в среднем слое, но встречающиеся также и в коровом, если он сильно развит, например в стволиках. Поверхность этих полостей обычно выстлана особыми мелкими секреторными клетками выделяющими слизь (рис. 26).

Настоящие бесцветные волоски широко распространены во всей разбираемой группе водорослей. У сфацелириевых, кутлеририевых, диктиотовых, а также почти у всех пунктаририевых и ламинариевых волоски расположены на поверхности слоевища и возникают из его наружных коровых клеток. Но в ряде случаев волоски развиваются из клеток среднего слоя и тогда их основание оказывается погруженным в слоевище

(рис. 23, в). В большинстве случаев волоски рассеяны по всему слоевищу, однако у ряда водорослей они собраны в группы (рис. 27) и, в том случае, когда они возникают из клеток среднего слоя, в месте их возникновения образуется небольшое углубление, которое у ламинариевых и, особенно,

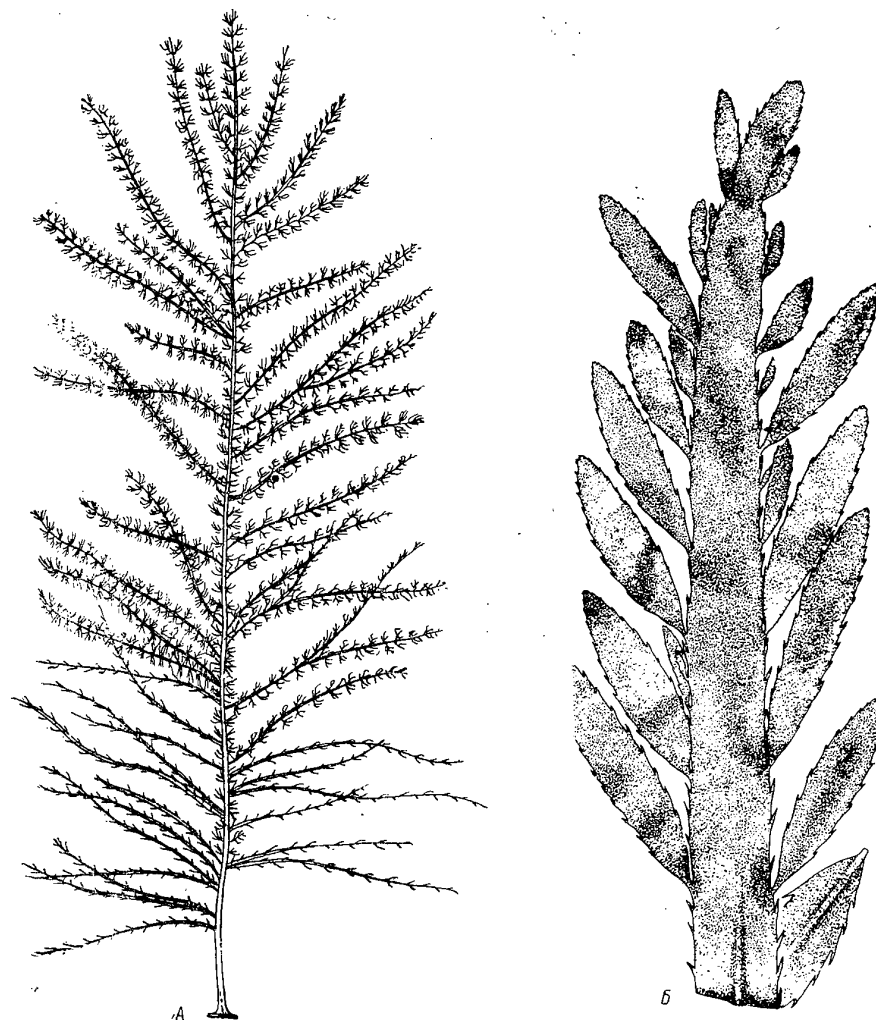


Рис. 20. А — *Desmarestia aculeata* (L.) Lamour. и Б — *Desmarestia munda* Setch. et Gardn.; внешний вид слоевища. (А — Ньютон, 1931; Б — Смес, 1944).

у фукусомых имеет довольно значительные размеры. Стенки таких углублений обычно бывают покрыты одним или несколькими рядами мелких клеток, и из этих клеток уже развиваются волоски. Такие углубления с волосками называются криптостомами (рис. 28).

Почти у всех водорослей сложного анатомического строения внизу основной части слоевища, имеющей самые различные очертания, имеется

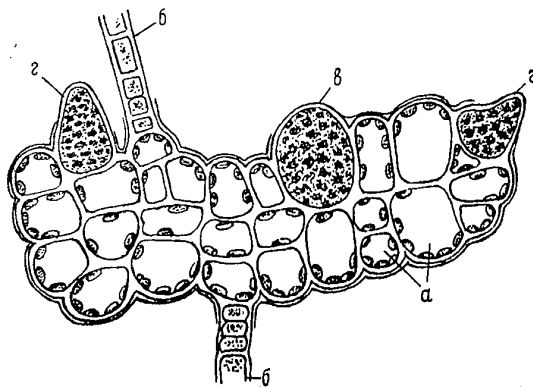


Рис. 21. *Desmotrichum undulatum* (J. Ag.) Reinke; поперечный срез слоевища: а — вегетативные клетки, б — настоящие волоски, е — одноклетный спорангий, з — многоклетный спорангий. (Ольтманс, 1922).

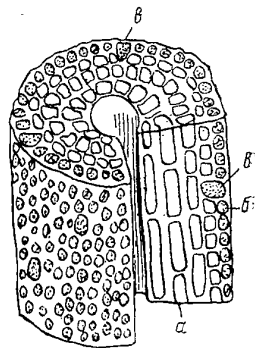


Рис. 22. *Dictyosiphon foeniculaceus* (Huds.) Grev.; часть слоевища: а — клетки центральной части слоевища, б — коровой слой, е — одноклетные спорангии, з — многоклетные спорангии. (Ньютон, 1934).

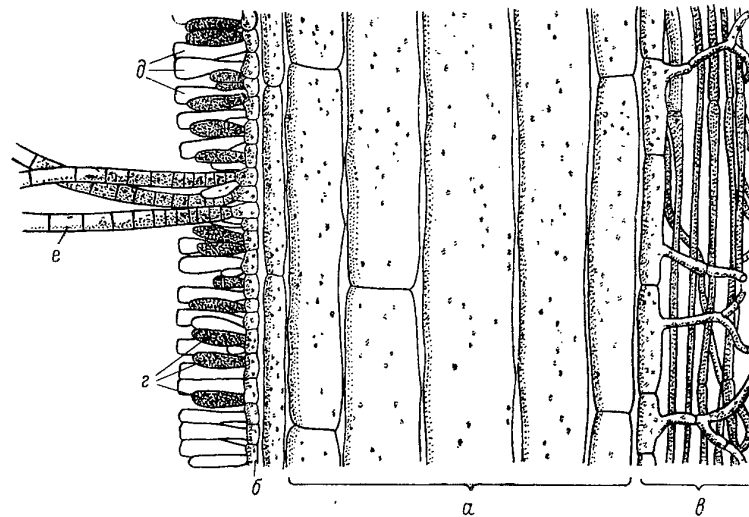


Рис. 24. *Chorda filum* (L.) Lamour.; продольный срез слоевища: а — клетки средней части слоевища, б — коровой слой, е — гифы, з — одноклетные спорангии, д — парафизы, е — волоски. (Ольтманс, 1922).

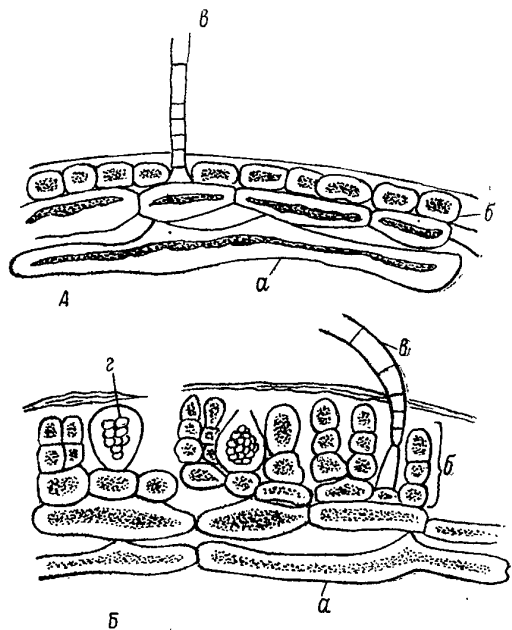


Рис. 23. *Dictyosiphon chordaria* Aresch.; продольные срезы слоевища (А — молодой, Б — более старой части): а — клетки центральной части слоевища с анастомозами, б — коровой слой, е — волоски, з — одноклетный спорангий. (Ориг.).

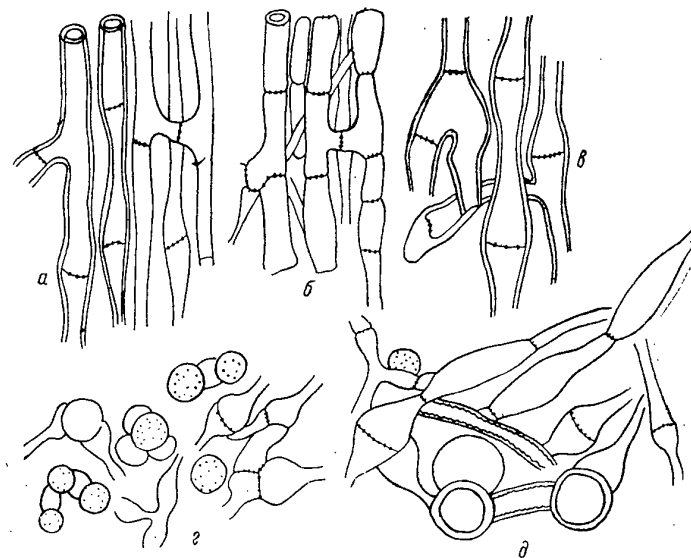


Рис. 25. Ситовидные трубки ламинариевых и фукусовых: а — *Fucus serratus* L.; б — *Fucus inflatus* Vahl.; в — *Alaria esculenta* (L.) Grev.; г — *Laminaria saccharina* (L.) Lamour.; д — *Laminaria digitata* (L.) Lamour. (Е. Зинова, 1914).

стебелек, обычно более плотный, чем вся остальная часть слоевища. Наиболее сильно такие стебельки развиты у ламинариевых водорослей, где они превращаются в настоящие стволы, часто очень длинные и довольно толстые. Анатомическое строение этих частей слоевища

сходно, в основном, с остальной вертикальной частью, но у фукусовых и, особенно, у ламинариевых имеется ряд отличительных черт. Обычно эти отличия сводятся, в основном, к уменьшению размера клеток и значительно большему их числу, чем это наблюдается в остальном слоевище (рис. 29). Более всего увеличивается в толщине коровой слой, который состоит из многих рядов клеток. У ряда водорослей из порядка ламинариевых в среднем слое стволы развиваются клетки с толстой блестящей оболочкой — так называемые механические клетки. В этом же слое у аляриевых водорослей можно наблюдать годовые кольца — перемежающиеся ряды более мелких и более крупных клеток.

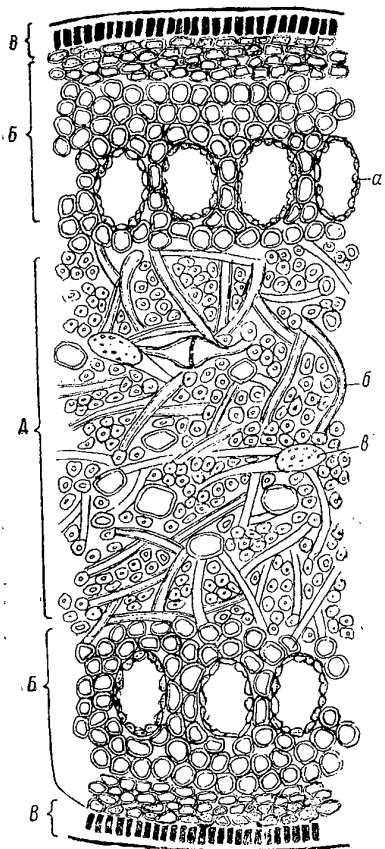


Рис. 26. *Laminaria Bongardiana* Post. et Rupr.; анатомическое строение стволыка на поперечном срезе: А — центральный слой; В — средний слой; В — коровой слой; а — слизистые ходы, б — гифы, в — ситовидные трубки. (Е. Зинова, 1933).

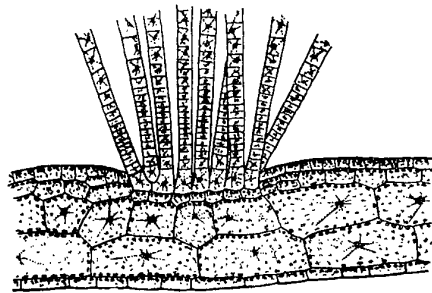


Рис. 27. *Cutleria multifida* (Smith) Grev.; поперечный срез слоевища спорифита (стадии аглаозонии) с группой волосков на поверхности слоевища. (Фрич, 1945).

В ряде случаев, у водорослей из порядка сфацелириевых развивается, помимо обычного, дополнительный коровой слой. Этот дополнительный слой или, как его называют, коровая мантия состоит из многочисленных, довольно коротких, разветвленных, нитевидных ризоидов, развивающихся на поверхности слоевища из клеток наружного ряда основного корового слоя. Коровая мантия может быть довольно толстой и покрывать почти все слоевище, за исключением молодых ветвей; иногда

она развивается только в основании вертикального слоевища (рис. 30). У некоторых видов этого порядка, у которых настоящей коровой мантии не образуется, все же на поверхности вертикального слоевища могут развиваться ризоиды, негустой сеткой покрывающие отдельные его места, преимущественно главную ось и основания главных ветвей.

Органы размножения в рассматриваемой группе водорослей располагаются или на поверхности слоевища (рис. 30), или погружены в коровой слой (рис. 23), а иногда и значительно глубже, как, например, у фукусовых, где органы размножения развиваются в специальных углублениях, сходных по строению с крипостомами и носящих название ска-

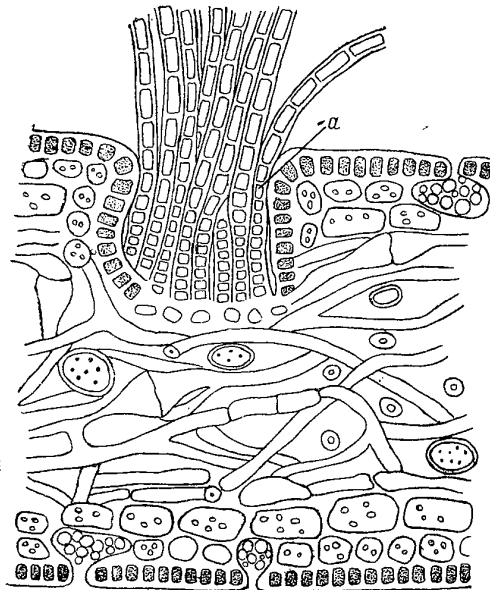


Рис. 28. *Undaria pinnatifida* Sur.; поперечный срез пластины с крипостомой (а). (Ориг. Е. Зиновой).

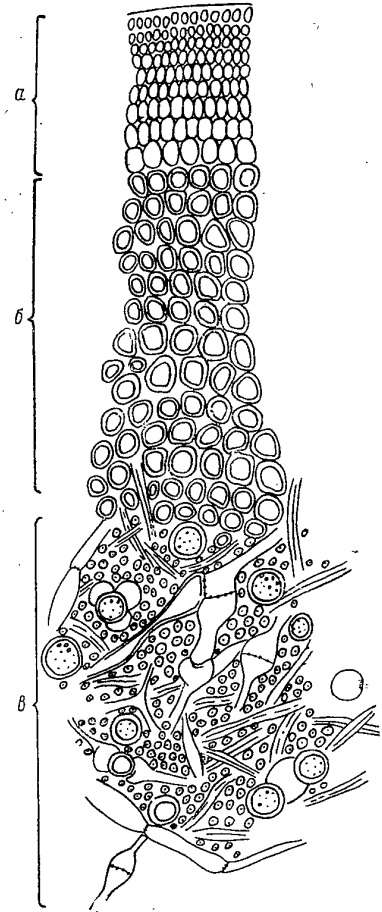


Рис. 29. *Laminaria digitata* (L.) Lamour.; анатомическое строение стволыка, поперечный срез: а — коровой слой, б — средний слой, в — центральный слой, состоящий из гиф и ситовидных трубок. (Е. Зинова, 1914).

фидий или концептакул (рис. 31). Органы размножения могут быть рассеяны по всему слоевищу или же собраны в сорусы; последние расположены или небольшими пятнами, или же занимают большие пространства, иногда захватывая всю поверхность слоевища. Положение и очертание сорусов иногда имеют систематическое значение. В порядке фукусовых, где органы размножения развиваются в специальных углубле-

ниях — скафидиях, последние часто сосредоточены в определенных местах слоевища, главным образом на концах ветвей. Концы ветвей

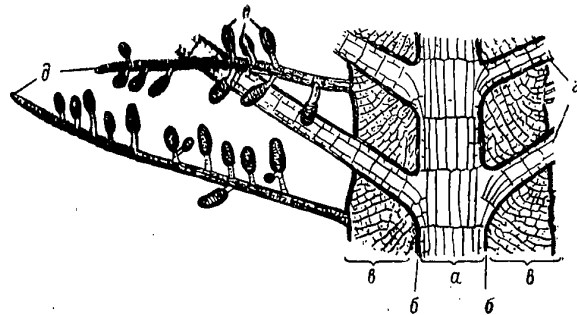


Рис. 30. *Chaetopteris plumosa* (Lyngb.) Kütz.; продольный срез части слоевища: а — основная часть слоевища, б — основной коровой слой, в — коровая мантия, г — боковые ветви, д — плодородные веточки, е — многоклетные спорангии. (Фрич, 1945).

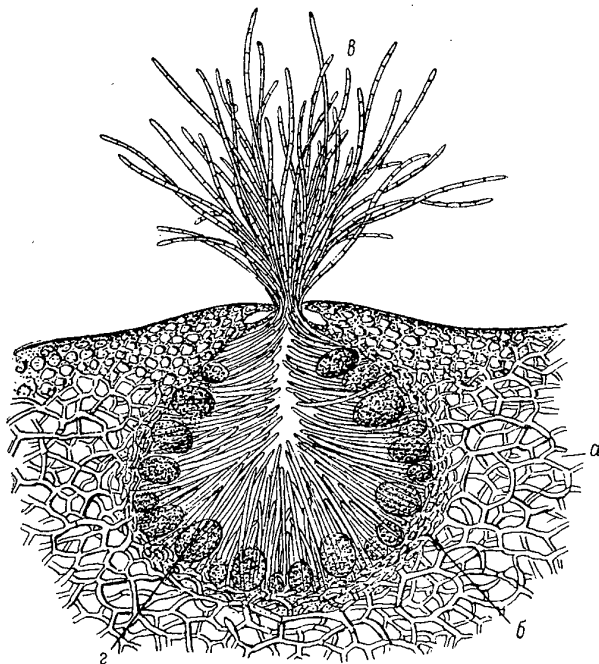


Рис. 31. *Fucus platycarpus* Thur.; продольный разрез через скафидий: а — ткань рецептакула, б — стенки скафидия, в — волоски, г — оогонии (антеридии на рисунке не заметны). (Ольтманс, 1922).

со скафидиями меняют свои очертания и приобретают различную форму, свойственную определенным видам или родам; эти образования носят

название рецептакул (рис. 41). Положение и форма рецептакул имеют важное систематическое значение.

В этой группе водорослей нередко встречаются парафизы, большей частью одноклетные. Особенно широко они распространены у ламинариевых, где образуют густой защитный слой (рис. 24, д). На верхушках парафиз у ламинариевых часто развиваются слизистые колпачки, сливающиеся на поверхности соруса в довольно толстый и плотный слизистый слой.

Внешняя форма слоевища изучаемой группы водорослей крайне разнообразна: здесь встречаются нитевидные и шнуровидно-цилиндрические, шарообразные и трубчатые, пластинчатые и лентовидные слоевища.

В порядке *Punctariales* слоевище имеет самую разнообразную форму, однако без особых морфологических усложнений. В большинстве случаев слоевище состоит из пластинчатого или ризоидного основания, тонкого и небольшого стебелька и основной части слоевища различных очертаний. Здесь можно встретить и различного вида пластины (рис. 32), цельные или рассеченные, часто с волнистыми краями, и цилиндрические, чаще всего разветвленные слоевища, нередко настолько тонкие, что напоминают нити (рис. 33), и слоевища в виде трубок (рис. 34) или шарообразных масс с полостью внутри (рис. 35) и др.

В порядках *Cutleriales* и *Dictyotales* преобладают пластинчатые, различных очертаний слоевища, очень часто дихотомически разветвленные (рис. 36); иногда встречаются слоевища в виде корок. У водорослей порядка *Sphacelariales* слоевище, в основном нитевидное, в молодых частях, а иногда и на большом протяжении моносифонное; чаще всего в виде небольших пучочков, напоминающих водоросли из порядка эктокарповых, пучки иногда бывают довольно крупные, в виде метелок (рис. 37); встречаются слоевища сильно перисто разветвленные, и тогда они напоминают по внешнему виду птичьего перья (рис. 38); у ряда водорослей развивается большое количество коротких веточек, собранных или в пучочки и разбросанных по длинным ветвям, или собранных в мутовки, которые густо покрывают длинные ветви.

Наибольшее разнообразие во внешней форме наблюдается у водорослей из порядков *Laminariales* и *Fucales*.

У ламинариевых основная часть слоевища — пластина всевозможных очертаний и различной степени расчлененности. Основание слоевища составляют конусовидные подошвы, или ризоиды, сложного анатомического строения, от которых поднимается часто длинный и толстый ствол. Ствол у большинства видов простой, нерассеченный, переходящий на своей вершине в пластинчатую часть слоевища; иногда ствол в верхней части распадается на многочисленные ветви, порою до нескольких метров длины (рис. 39, А).

Пластинчатая часть слоевища представлена или одной пластиной, или же пластины очень многочисленны; в последнем случае они распределяются на вершинах или по бокам ветвей (рис. 39, А). Пластины могут

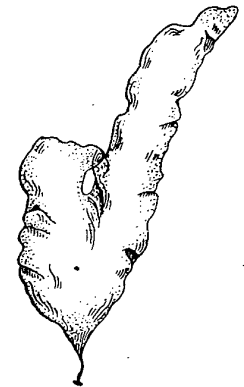


Рис. 32. *Ilea fascia* (Müll.) Fries.; пластинчатое слоевище. (Ориг.).

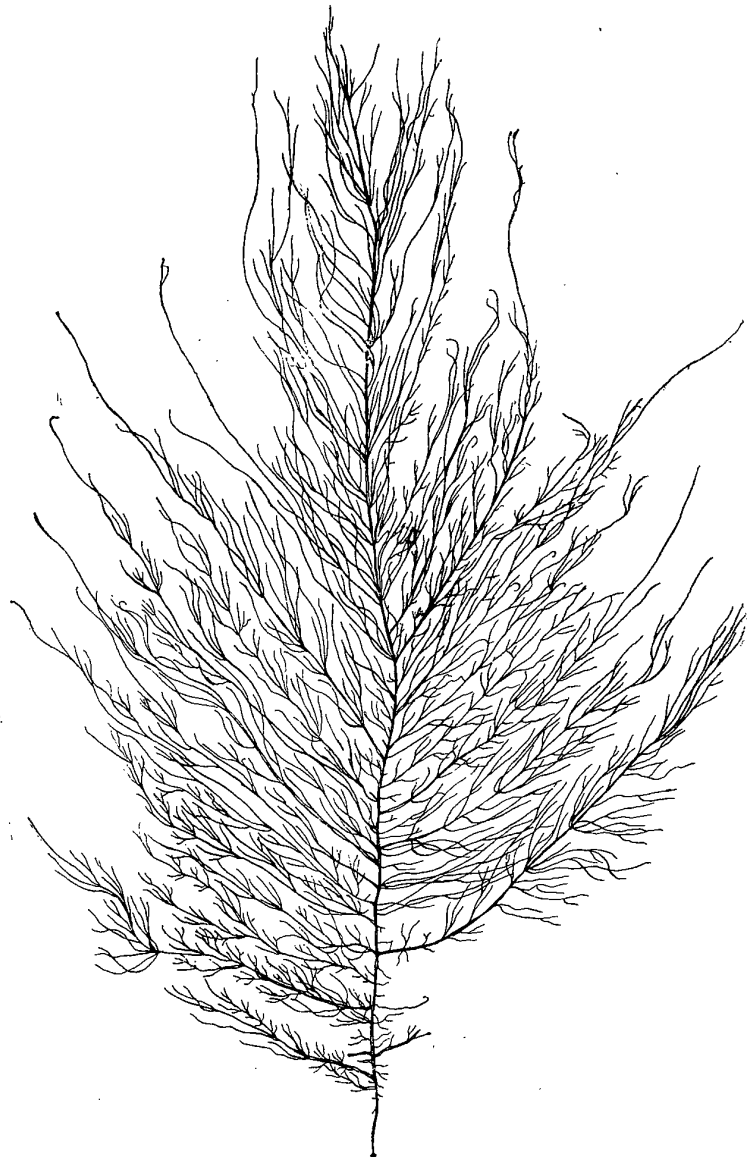


Рис. 33. *Dictyosiphon foeniculaceus* (Huds.) Grev.; нитевидное кустистое слоевище. (Ориг.).

быть цельными или рассеченными на ряд лопастей (рис. 39, В и Д). Поверхность пластин или гладкая и ровная, или испещрена морщинками, выпуклостями и впадинами, составляющими иногда очень сложный рисунок. Часто к ним присоединяется одно или несколько узких ребер, или в центре расположены одна или несколько (до трех) широких гладких полос; между ребрами или по всей поверхности пластины у некоторых видов встречаются крупные и мелкие отверстия (рис. 39, Б, Г, Ж и З). Кроме основных пластин, слоевище может быть снабжено дополнительными, которые располагаются рядом с основными на длинных ветвях

или занимают отдельные ветви, или же они расположены на стволике ниже основных пластин (рис. 39, Ж и З). Эти добавочные пластины заняты обычно сорусами с органами размножения (одноклеточными спорангиями) и парафизами и носят название спорофилл. В остальных случаях сорусы возникают на основной пластине, занимая

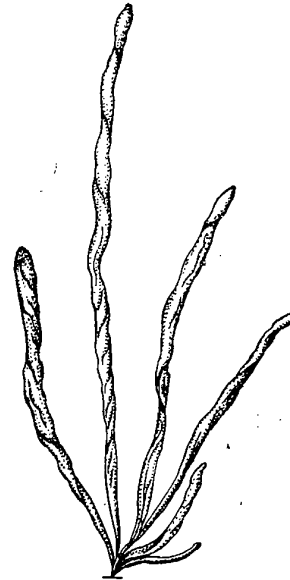


Рис. 34. *Scytosiphon lomentarius* (Lyngb.) J. Ag.; трубчатое слоевище. (Ориг.).

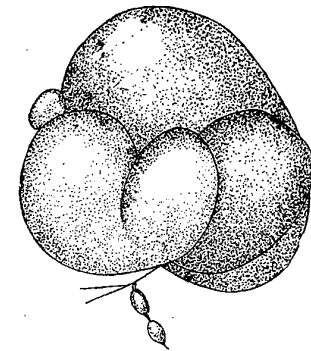


Рис. 35. *Colpomenia sinuosa* Derb. et Sol.; округло-сферическое слоевище. (Ориг. Е. Зиновой).

определенное место у различных видов. Кроме указанных особенностей, некоторые роды ламинариевых снабжены воздушными пузырями, достигающими у некоторых видов очень крупных размеров (рис. 39, И).

В порядке фукусовых преобладает цилиндрическое, сильно разветвленное слоевище, снабженное различной величины и формы воздушными пузырями, обычно небольшими листовидными пластинками, с жилкой посередине или без нее, и различной формы, чаще мелкими, рецептакулами, в которых развиваются органы размножения (сем. *Sargassaceae*, рис. 40). Нередки также плоские, лентовидные, сильно рассеченные слоевища, с жилкой посередине каждой ветви, с воздушными пузырями и воздушными полостями и различной формы, чаще крупными, рецептакулами, которые в этой группе имеют большое систематическое значение (сем. *Fucaceae*, рис. 41). Встречаются слоевища плоские, мясистые, сильно разветвленные или пластинчатые, напоминающие ламинариевые (рис. 42), или округлые и цилиндрические, очень мясистые, внешне сходные с

высшими растениями — кактусами (рис. 43), и ряд других. У пластинчатых и кактусообразных форм органы размножения развиваются в концептакулах — скафидиях, разбросанных по всему слоевищу. В отличие от ламинариевых, у фукусовых стволики короткие, а органами прикрепления служат конусовидные подошвы.

Воздушные пузыри и воздушные полости, широко распространенные у фукусовых, имеют различное происхождение. Воздушные пузыри возникают в процессе развития слоевища, в точке его роста, и развиваются одновременно с остальными, прилегающими к ним частями слоевища; это — постоянные морфологические образования, сохраняющиеся в течение всей жизни индивида. Воздушные полости, наоборот, возникают на уже вполне развившейся части слоевища, в определенных сезонах, и образуются путем разрыва тканей. Обычно они тоже приурочены к определенным местам слоевища, но представляют собой временное яв-

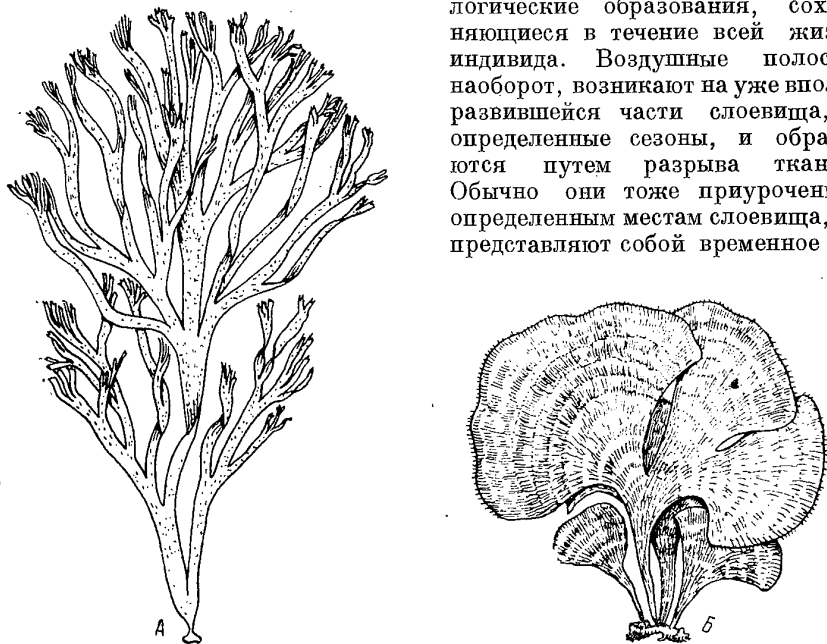


Рис. 36. А — *Cutleria multifida* (Sm.) Grev.; плоское, рассеченное на узкие лопасти слоевище; В — *Padina pavonia* (L.) Lamour.; плоское, веерообразное слоевище. (Ньютон, 1931).

ление. Просуществовав непродолжительное время, воздушные полости обычно спадаются, слоевище уплотняется и не всегда потом можно бывает обнаружить то место, где они были. Раздуваются иногда и рецептакулы, даже у тех видов, рецептакулы которых обычно плоские, мало отличающиеся от ветвей, например у *Fucus serratus*.

Клетки бурых водорослей, из которых построены их слоевища, состоят из оболочки, цитоплазмы, ядра, пластид, вакуолей и некоторых других включений.

В цитоплазме бурых водорослей различают два рода плазмы: киноплазму — стеклянисто-прозрачную массу, составляющую наружный слой плазмы, и гиалиновые нити, образующиеся во время деления ядра в стадии веретена, и трофоплазму — зернистую или пенистую массу, которая особенно хорошо видна, например, у представителей семейств *Sphacela-*

riaceae и *Tilopteridaceae*. Цитоплазма бурых водорослей обладает движением.

В клетках бурых водорослей обычно можно наблюдать одно, реже несколько ядер, например в клетках центральной части слоевища у фукусовых или ламинариевых (рис. 44, а). У большинства бурых водорослей по периферии ядра расположено основное ядерное вещество — хроматин, а посредине находится ядрышко (рис. 44, б). При митотическом делении ядрышко заметной роли не играет и не всегда доступно для наблюдения.

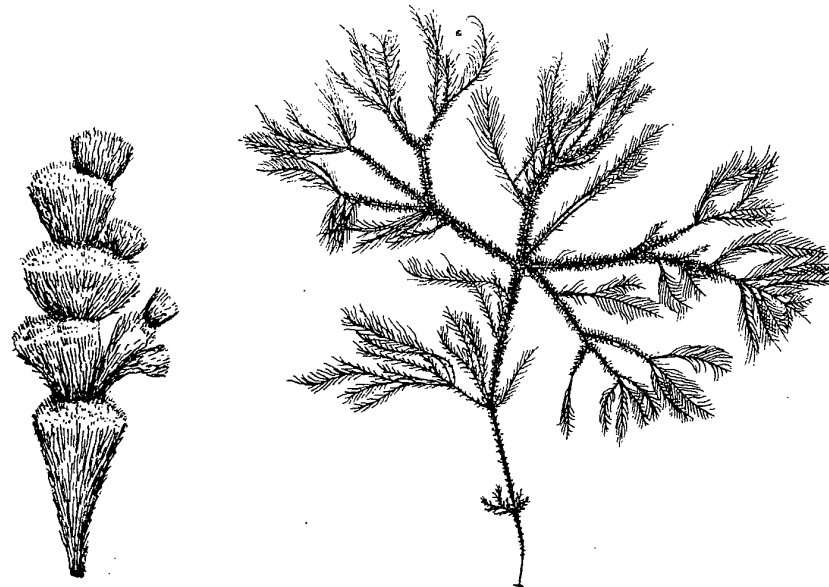


Рис. 37. *Styposcaulon scoparium* (L.) Kütz.; метловидное слоевище. (Ньютон, 1931).

Рис. 38. *Chaetopteris plumosa* (Lyngb.) Kütz.; перистое слоевище. (Ориг.).

Во время деления ядра, ряд авторов наблюдал образование центросом — особых телец, расположенных на полюсах ядра, от которых расходились гиалиновые лучи, состоящие из киноплазмы (рис. 44, в).

В клетках подавляющего большинства бурых водорослей имеется обычно несколько маленьких линзообразных или дисковидных хроматофоров — феопластов (рис. 45, а). У сравнительно небольшого числа бурых водорослей хроматофоры имеют пластинчатую, лентовидную и звездчатую формы; такие хроматофоры встречаются обычно в очень ограниченном количестве, чаще всего по одному или по два в каждой клетке (рис. 45, а, б, в). Форма хроматофора у некоторых видов варьирует в пределах даже одного индивида, например в вегетативных и репродуктивных клетках, однако у отдельных групп сохраняется общий тип формы феопласта, благодаря чему эта форма может служить систематическим признаком. У сложно организованных водорослей хроматофоры в большинстве случаев концентрируются в коровом, ассимиляционном слое,

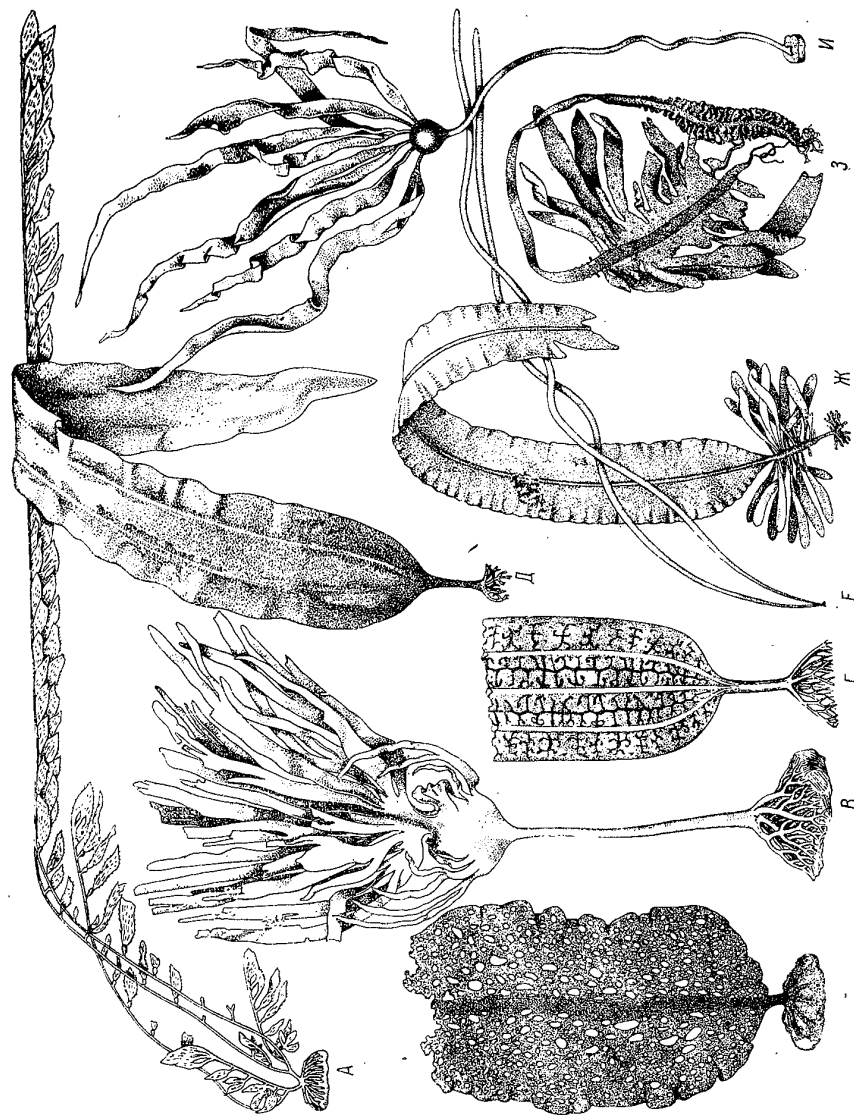


Рис. 39. Слоевища ламинариевых: А — *Agarum cribrosum* (Mert.) Bory; В — *Laminaria Cloustonii* Edm.; Г — *Costaria costata* (Turn.) Saund.; Д — *Laminaria japonica* Aresch.; Е — *Chorda filum* (L.) Lamour.; Ж — *Alaria oblonga* Kjellm.; З — *Undaria pinnatifida* (Harv.) Kjellm.; И — *Nereocystis Luetkeana* (Mert.) Post. et Rupr. (А, В, Д, Ж, И — Ольшманс, 1922; Г, З — Фрич, 1945).

остальные клетки слоевища обычно бывают бесцветные; однако имеется довольно много случаев, когда хромофоры встречаются и за пределами корового слоя, в клетках тканей, расположенных далеко от поверхности слоевища.

У ряда бурых водорослей обнаружены пиреноиды, обычно грушевидной формы, которые только своим нижним узким концом врастают в феопласт (рис. 45, д). По своему строению они напоминают типичные пиреноиды, широко распространенные у зеленых водорослей, но по химическому составу значительно от них отличаются.

Основным пигментом — красящим веществом феопласта — является фукоксантин (или фиксаксантин), окрашивающий бурые водоросли в различные оттенки от желтовато-оливкового до темнубурого цвета. Кроме фукоксантина хромофоры бурых водорослей содержат хлорофиллы, каротин и ксантофиллы. Наибольшее значение из этих пигментов, после фукоксантина, имеет хлорофилл, который, по исследованиям последних лет, встречается у бурых водорослей в двух модификациях: в виде хлорофилла «а», распространенного у всех представителей растительного царства, и в виде хлорофилла «с» (хлорофудина), известного только у бурых водорослей, диатомовых и динофлагеллят. Наличие хлорофилла «б», приводившегося ранее для бурых водорослей, в настоящее время не подтвердилось; эта модификация, по современным данным, присуща всем представителям высших растений, зеленым водорослям и евгленам.

Продуктом ассимиляции у бурых водорослей является не крахмал, а простые сахара, как глюкоза или декстроза, которые не накапливаются, а быстро переходят в другие углеводы. Продуктами накопления или запасными веществами у бурых водорослей являются ламинарин — декстриноподобный полисахарид, маннитол (маннит) — шестиатомный спирт и жиры. Из перечисленных веществ наиболее широко распространен маннит, который у ряда видов, при высыхании слоевища, часто выступает на его поверхности в виде белых, игольчатых кристаллов. Ламинарин встречается значительно реже и еще реже, повидимому, — жиры. Замечено, что жиры более всего накапливаются у водорослей, находящихся длительное время обнаженными во время отлива, например у *Pelvetia*.

Помимо указанных веществ, в цитоплазме бурых водорослей имеются, иногда в большом количестве, особые включения, носящие названия физодов или часто неправильно зерен фукозана, принимавшихся ранее за крахмал (рис. 45, е). Включения эти — физоды — имеют у разных водорослей различную форму, твердую или жидкую консистенцию и различаются по своим химическим свойствам, хотя, в общем, они очень близки друг

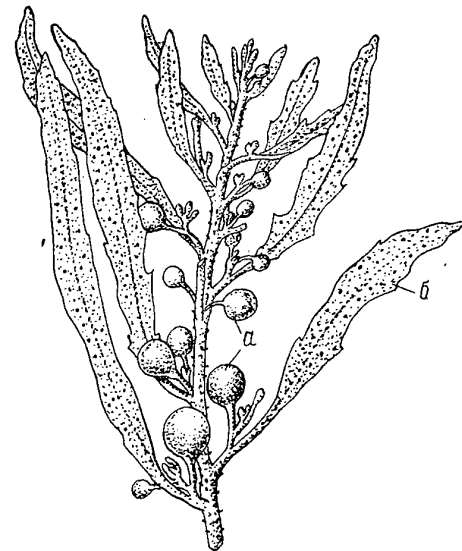


Рис. 40. *Sargassum*: а — воздушные пузыри, б — листовидные пластины. (Ольшманс, 1922).

к другу. Наиболее широко распространены и очень характерны для бурых водорослей физоды с фукозаном — зерна фукозана, дающие реакции танноидов и представляющие собой флоро-гликотанноиды. Происхождение физодов с достоверностью еще не выяснено.

Кроме хроматофоров в клетках бурых водорослей хорошо известны и хондриосомы, которые имеют вид зернышек, палочек или нитей (рис. 45, ж).

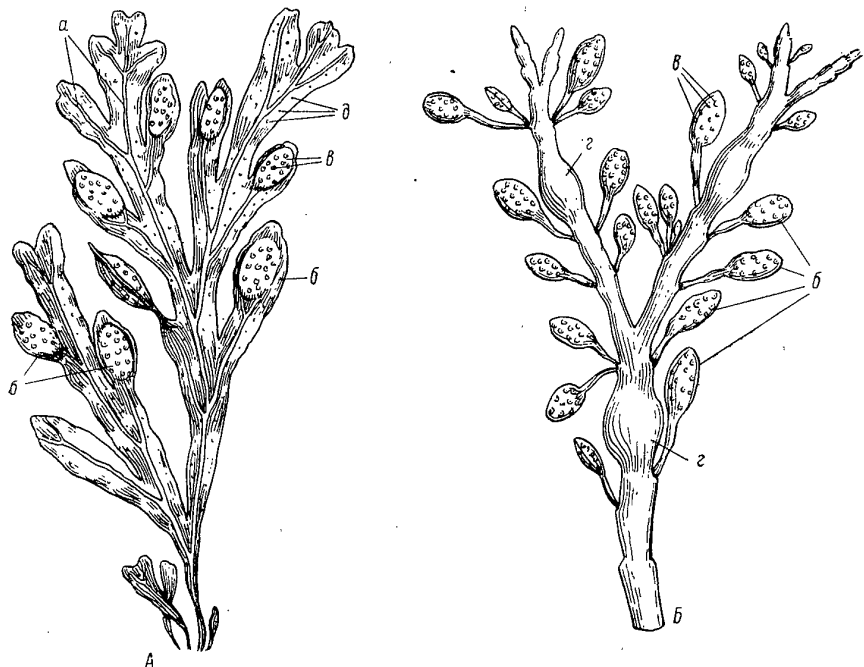


Рис. 41. А — *Fucus spiralis* L.; Б — *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis: а — средняя жилка, б — рецептакулы, в — скафидии, г — воздушные пузыри, ж — криптостомы. (Ньютон, 1931).

Клетки бурых водорослей, как и многие растительные клетки, имеют вакуоли, наполненные клеточным соком (рис. 45, з). Величина, количество и расположение вакуолей в клетке варьируют у разных видов. Также неоднороден и химический состав содержимого вакуолей не только у разных видов, но и у одного и того же индивида или даже в пределах одной клетки. Из растворенных в клеточном соке веществ наибольший интерес для практики представляют иодистые соединения, накапливающиеся у некоторых видов бурых водорослей в значительном количестве.

Оболочка клеток у бурых водорослей имеет сложное строение и сложный химический состав. В основном она состоит из двух слоев: внутреннего, довольно толстого, прилегающего к цитоплазме и часто имеющего тонкую структуру, и, обычно очень тонкого, наружного слоя. У водорослей со сложным анатомическим строением слоевища к наружному слою клеточной оболочки прилегает межклеточное вещество, которое у бурых водорослей встречается то в виде тонкой клеевой пластины,

то в виде более или менее мощного слизистого слоя. Поверхность слоевища обычно бывает покрыта дополнительной общей оболочкой — кутикулой, которая имеет много общего с кутикулой цветковых растений, но, возможно, несколько отличается от нее по химическому составу.



Рис. 42. *Durvillea antarctica* (Cham.) Hariot. (Фрич, 1945).

В химический состав клеточных оболочек бурых водорослей входят целлюлоза и пектиновые соединения; межклеточное вещество образовано пек-

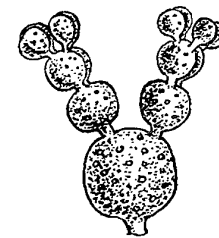


Рис. 43. *Hormosira Banksii* (Turn.) Decne. (Ольтманс, 1922).

тиновыми соединениями, но несколько иного состава, чем у оболочек. У бурых водорослей выделен целый ряд пектиновых соединений, но наиболее характерными и распространенными из них являются альгин, фуцин и фукоидин; первые два входят в состав оболочек, последний выделен из межклеточного вещества. Фукоидин, кроме того, является составной частью слизи, выделяемой слизистыми железами, встречающимися у ламинариевых и у некоторых других водорослей. Наиболее распространенным соединением, повидимому, является альгин (альгиновая кислота); который обнаружен у самых различных видов бурых водорослей и иногда встречается в очень больших количествах, как, например, у ламинарий, где он составляет до 35—40% их веса. Во

внешней оболочке эпидермальных клеток слоевища ламинарий были обнаружены оксидазы, которые разрушают иодистые соединения, диффундирующие из коровых клеток, и способствуют выделению наружу свободного иода (Данжар, 1950).

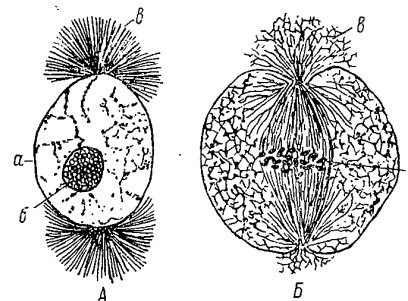


Рис. 44. Ядра бурых водорослей: А — *Dictyota dichotoma* (Huds.) Lamour., Б — *Stypocaulon scoparium* (L.) Kütz.: а — ядро, б — ядрышко, в — центросомы. (Фрич, 1945).

Клеточные оболочки иногда пропитываются различными солями, например известью у *Padina pavonia*. Впрочем, это явление среди бурых водорослей редкое.

Соединяются отдельные клетки между собой посредством отверстий, образующихся благодаря полному или частичному растворению в неко-

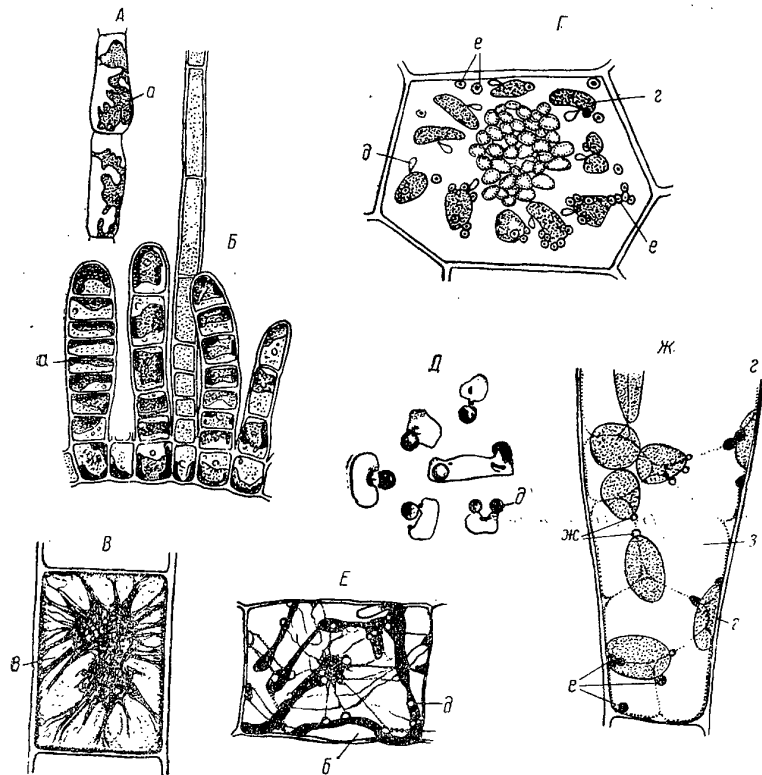


Рис. 45. Хроматофоры и другие элементы клеток у бурых водорослей: А — *Carpomitra costata* (Stackh.) Batt., клетки гаметофита; В — *Ascoscyclus secundus* Stroemf.; В — *Pylaiella fulvescens* (Schousb.) Born.; Г — *Asperococcus bullosus* Lamour.; Д, Е — *Ectocarpus siliculosus* (Dillw.) Lyngb.; Ж — *Fucus vesiculosus* L., клетки волосков; а — пластинчатые хроматофоры, б — лентовидные хроматофоры, в — звездчатый хроматофор, г — линзообразные и дисковидные хроматофоры, д — пиреноиды, е — фиады, жс — хондриосомы, з — вакуоли. (Фрич, 1945).

торых местах смежных оболочек, это позволяет плазме соседних клеток соединяться друг с другом. Благодаря растворению межклеточного вещества, а в отдельных случаях и клеточных оболочек, в слоевище образуются межклетные пространства или целые полости, иногда заполненные студенистым веществом.

РОСТ СЛОЕВИЩА И ЕГО ВОЗРАСТ

Увеличение размера слоевища, или его рост осуществляется благодаря делению его клеток. Однако способность к делению присуща далеко не всем клеткам, что особенно ярко выступает у сложно организованных

водорослей. Судя по тому, где в слоевище расположены деятельные клетки, у бурых водорослей различают три основных типа роста: диффузный, или рассеянный, интеркалярный, или промежуточный, и апикальный, или верхушечный.

У наиболее примитивных форм в порядках *Ectocarpales* и *Chordariales* наблюдается диффузный рост; в этом случае к делению способны почти все клетки слоевища в любой его части. Благодаря этой особенности клетки часто имеют различную величину, особенно в момент интенсивного роста, так как деление совершается не одновременно даже в соседних клетках.

Диффузный тип роста мало распространен среди бурых водорослей, чаще встречается рост интеркалярный, когда увеличение слоевища зависит от деятельности одной или нескольких клеток, расположенных в различных местах слоевища, между его основанием и вершиной. Часто рост приурочен к строго определенному месту, и тогда выделяется специальная зона роста. У ряда водорослей из порядков *Chordariales* и *Punctariales*, у всех представителей порядков *Sporocnanales* и *Cutleriales* такая зона роста расположена у вершины слоевища и состоит из одной или нескольких деятельных клеток. Кверху от этой зоны развивается один или несколько волосков, или периферических нитей (у хордариальных), книзу — основная часть слоевища; таким образом, основание слоевища всегда более старое, чем его вершина. Этот характер роста называется еще трихоталлическим.

В порядке *Laminariales* рост также осуществляется в интеркалярной зоне роста, состоящей из серии клеток, но расположенной не у вершины слоевища, а на границе между стволиком и пластиной; в этом случае основание стволика и вся верхняя часть пластины всегда будут более старыми частями. В отдельных случаях интеркалярная зона роста бывает приурочена и к другим местам слоевища; иногда встречается не одна, а несколько зон роста.

У водорослей из порядка *Spacelariales*, *Dictyotales* и *Fucales*, у некоторых представителей *Chordariales* и *Punctariales* рост осуществляется благодаря деятельности одной или нескольких верхушечных клеток; это — верхушечный рост, и в таких случаях от верхней клетки слоевища не отходят ни волоски, ни периферические нити. Особенно легко наблюдать такую верхушечную клетку у сфацелириевых, где она достигает очень крупных размеров. У фукусовых образуется целая серия деятельных клеток, расположенных обычно в особом углублении на вершине слоевища. Разновидностью верхушечного роста является краевой рост; наблюдается он в случае роста базальной пластины, состоящей из разветвленных нитей, где деятельно делятся конечные клетки таких нитей.

Продолжительность жизни у бурых водорослей колеблется в очень больших пределах, от одного года и до 20 лет. Большинство бурых водорослей, не только из числа мелких форм, но и крупные, как *Nereocystis* (до 40 м длины) или *Postelsia*, относится к однолетним организмам. Но немало имеется и таких форм, продолжительность жизни которых исчисляется в несколько лет.

Многолетние формы особенно широко распространены среди крупных водорослей из порядков *Laminariales* и *Fucales*. Однако далеко не все части слоевища являются многолетними. У ламинариевых многолетними частями обычно являются стволик и органы прикрепления, пластина в большинстве случаев разрушается ежегодно и каждый год, с началом вегетационного сезона отрастает вновь. Пластина, как правило, не сбрас-

сывается, наподобие листьев у цветковых, но разрушается. По окончании плодоношения разрушению подвергается сразу значительная площадь пластины, но все же часть пластины может сохраняться продолжительное время, и, например, у ламинарий часто можно видеть на новой пластине остатки старой. Особенно интересно сохранение старых пластин у арктического вида *Laminaria solidungula*, у которой можно видеть целую серию пластин (3—4) разного возраста, как бы нанизанных одна на другую.

У фукусовых, поскольку нарастание новых частей идет наверху слоевища, в течение ряда лет может сохраняться все слоевище, за исключением некоторых более старых частей, как, например, нижних ветвей у саргассовых, по отпадении которых остаются небольшие черешки. У фукусов разрушаются старые пластинчатые части, но сохраняются средние нервы, которые тогда принимают вид прутьевидных ветвей.

У ряда видов из более мелких форм разрушается вертикальное слоевище, но сохраняется часть основания, подошва или ризоиды. В следующий вегетационный сезон от такого сохранившегося основания отрастают новые вертикальные слоевища.

В арктических областях, повидимому, продолжительность жизни водорослей больше, чем в более южных широтах, и старое слоевище разрушается не всегда полностью. У многих водорослей можно бывает легко отличить на слоевище старые прошлогодние и третьегодние части от более молодых образований текущего сезона.

РАЗМНОЖЕНИЕ БУРЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ

Слоевище бурых водорослей способно возобновляться из отдельных своих частей. Поврежденное, иногда до самого основания, слоевище в большинстве случаев восстанавливает утраченные части. Эта способность наблюдается не только у примитивных, но и у сложно организованных водорослей, таких как фукусовые или ламинариевые. Регенерация, т. е. восстановление поврежденных частей, особенно ярко заметна у водорослей из сем. *Fucaceae*, например у фукуса, где на оборванных ветвях вырастают целые пучки молодых побегов. Обычно эти побеги имеют ограниченный рост, но в отдельных случаях они достигают значительной величины. На таких побегах, даже на самых маленьких, могут развиваться органы размножения; впрочем, последнее встречается не очень часто.

Способностью воспроизводить новые побеги у ряда водорослей обладает основание их слоевища. У некоторых видов эти основания сильно разрастаются и превращаются в одних случаях в подобие корок, в других — в своего рода корневища, стелющиеся по дну, от которых, после разрушения вертикальной части слоевища, через известный промежуток времени снова отрастают новые вертикальные побеги. Разрастаясь, такие части слоевища дают все большее количество вертикальных побегов и таким образом они служат не только воспроизведению разрушенного слоевища, но и увеличению числа особей того или иного вида. Как долго могут существовать такие образования, — пока не известно. Явление это следует рассматривать как биологическое приспособление к перенесению неблагоприятных для развития слоевища условий, и в известной мере, — к увеличению его долголетия, так как в таком виде слоевище может перезимовывать и вновь развиваться с наступлением нового вегетационного сезона.

Увеличение числа особей у ряда видов происходит благодаря образованию так называемых столонов — побегов, отходящих от их органов прикрепления. От этих столонов вырастают новые вертикальные слоевища в тот же вегетационный период. Образование столонов наблюдается у разных водорослей, как у мелких, например у сфацелириевых, так и у крупных форм, таких как ламинариевые, например у *Laminaria longipes*, *Ecklonia stolonifera* и др. (рис. 46).

Эти способы увеличения числа особей являются различными формами вегетативного размножения. К числу форм вегетативного размножения следует отнести и образование таких специальных органов, как особые вегетативные споры, встречающиеся среди эктокарповых и некоторых других водорослей, или вегетативные почки у сфацелириевых, о которых более подробно будет сказано ниже.

Наиболее обычными формами размножения является бесполое и половое; при этом образуются различного рода споры и гаметы, которые по отделении от материнского растения, сразу или после слияния друг с другом, превращаются в новые растения.

Половое и бесполое размножения у бурых водорослей тесно связаны друг с другом и представляют собой отдельные этапы единого процесса размножения. Появление нового поколения растений, сходных с исходной материнской формой, во всех группах бурых водорослей, за исключением фукусовых, — процесс довольно сложный. В основном, он заключается в том, что сначала на материнском растении, носящем название спорофита, развиваются споры — бесполое по своему характеру, прорастающие непосредственно в новое растение, так называемый гаметофит, который может очень сильно отличаться по анатомическому и морфологическому строению от спорофита. На этом новом растении — гаметофите развивается новый род спор — половых, или гамет, для прорастания которых требуется предварительное слияние их между собой. Растения, появившиеся из таких слившихся гамет, подобны исходной материнской форме, и на них снова развиваются бесполое по своему характеру споры.

Неблагоприятные для развития условия внешней среды могут тормозить правильность процесса размножения, нарушать правильное чередование гаметофита и спорофита.¹ Известен ряд водорослей, которые



Рис. 46. *Laminaria longipes* Kjellm. со стелющимися ризоидами, от которых отходят несколько пластин. (Окамура, 1936).

¹ Чередование гаметофита и спорофита носит в литературе наименование «чередования поколений». Но так как гаметофит и спорофит не являются действительными

в одних широтах размножаются только половым путем, а в других — только бесполом; другие виды в процессе своего развития совершенно утратили способность к развитию отдельных типов спор.

Среди бурых водорослей нередки случаи партеногенеза — прорастания женских гамет без предварительного их оплодотворения.

Таким образом, бурые водоросли существуют в природе в нескольких жизненных формах; одни из них непосредственно зависят от влияния условий внешней среды, другие связаны с процессом размножения; но и последние, в конечном счете, являются результатом приспособления организма к перенесению неблагоприятных для его развития условий, что подтверждается приуроченностью развития спорофита и гаметофита к определенным временам года.

У бурых водорослей гаметофиты и спорофиты в большинстве случаев резко различаются между собой не только по величине, но и по строению слоевища. Весьма часто один из них, главным образом гаметофит, существует в природе в виде растений микроскопической величины и нитевидного строения. Спорофит обычно не только крупнее гаметофита, но достигает и громадной величины, как, например, в порядке ламинариевых, и наиболее сложного морфологического и анатомического строения. Соотношение в величине и в строении гаметофита и спорофита различно в разных группах бурых водорослей и обычно более или менее определено для каждого порядка этого типа водорослей.

У эктокарповых гаметофит и спорофит более или менее одинаковой величины и одинакового анатомического и морфологического строения. На спорофите развиваются так называемые одноклетные спорангии, производящие зооспоры, т. е. подвижные споры, снабженные двумя жгутиками; зооспоры развиваются без оплодотворения в новые растения — гаметофиты. На гаметофите возникают многоклетные спорангии, или гаметангии, производящие гаметы, также подвижные и снабженные двумя жгутиками. Гаметы обычно отличаются друг от друга по величине; иногда они сходны морфологически, отличаясь друг от друга только по физиологическим свойствам. Гаметы различного пола копулируют друг с другом, в результате образуется зигота, которая и развивается уже в новое растение — спорофит (рис. 47).

Гаметы и зооспоры бурых водорослей обычно несколько грушевидной формы, с заостренным передним кондом; жгутики расположены на боковой поверхности гаметы или зооспоры, один из них значительно длиннее другого; более длинный жгутик направлен вперед, более короткий — назад.

Одноклетные и многоклетные спорангии отличаются друг от друга не только тем, что их споры имеют различное назначение, но и характер их возникновения и развития различен. В клетке водоросли, в которой начинается развитие зооспор, происходит многократное деление ядер, одно из которых является редукционным. По окончании делений все содержимое клетки распадается на 8—16—32—64 обособившихся участка плазмы, ясно ограниченных друг от друга, с ядром и другими клеточными элементами. Однако в старой материнской клетке не происходит образования новых клеточных перегородок, и все возникшие таким способом споры находятся в одной клетке, которая и получила благодаря этому название одноклетного спорангия (рис. 2 и 14). В клетке водо-

«поколениями», а представляют собой только определенные фазы развития нового поколения, то термин «чередование поколений» здесь не употребляется.

рослей, где идет образование гамет, также имеется многократное деление ядра, но редукционного деления в этом случае не происходит. Во время деления ядра и распада плазмы на отдельные части — гаметы — идет образование клеточных перегородок, благодаря чему материнская клетка оказывается поделенной на ряд мелких клеток, каждая из которых содержит по одной гамете. Это так называемые гаметангии, или многоклетные спорангии (рис. 2).

Сходные по величине и по строению гаметофиты и спорофиты имеются также в порядках *Sphacelariales*, *Tilopteridales* и *Dictyotales*. Однако каждая из этих групп имеет свои особенности в строении органов размножения, отличающие их не только друг от друга, но и от эктокарповых.

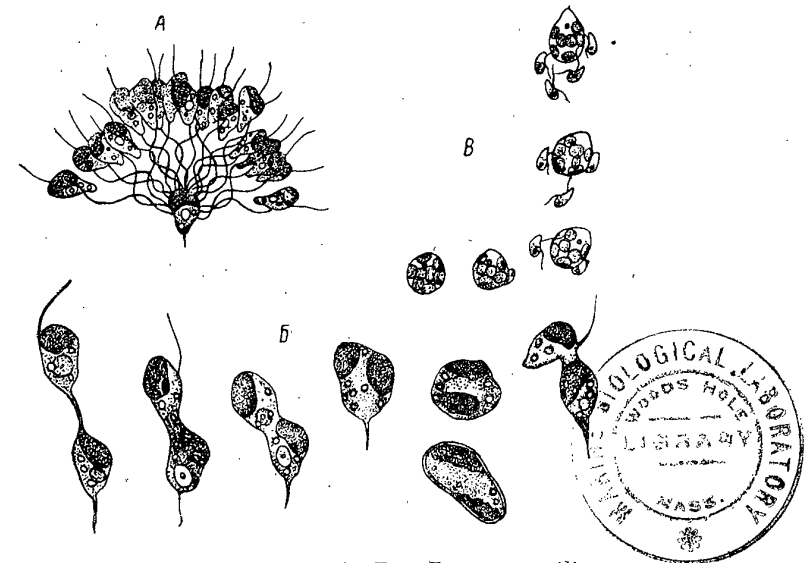


Рис. 47. Копуляция гамет: А—В — *Ectocarpus siliculosus* (Dillw.) Lyngb.; В — *Giffordia secunda* (Kütz.) Batt. (Ольшманс, 1922).

Ближе всего к эктокарповым по строению органов размножения стоит порядок сфацелариевых. Одноклетные и многоклетные спорангии этой группы проходят те же стадии развития, как и у эктокарповых, даже по внешней форме они имеют большое сходство с последними (рис. 30). Гаметы и споры подвижные, снабжены каждая двумя жгутиками; у части видов гаметы различаются только физиологически, у другой части имеются и морфологические отличия — по величине. Положение спорангиев на слоевище часто отличается от положения их у эктокарповых; кроме того, у многих видов спорангии развиваются на специальных коротких веточках, возникающих во время плодоношения (рис. 30).

У ряда видов из рода *Sphacelaria* имеются специальные органы вегетативного размножения. Это так называемые вегетативные почки, имеющие вид веточек, по своему анатомическому строению сходные с материнскими растениями. Вегетативные почки состоят из более или менее длинной ножки и нескольких лучевидных отростков, расположенных вокруг вершины этой ножки; сама вершина заканчивается крупной верху-

печной клеткой или длинным бесцветным волоском. Количество и величина лучевидных отростков изменяются у разных видов, иногда хорошо развитые отростки отсутствуют, на их месте видны небольшие бугорки, а ножка имеет вид палицы (рис. 48). Такие почки, отпадая от материнского растения, укрепляются на грунте и прорастают в новые растения.

Органы размножения тилоптеридовых и диктиотовых сильно отличаются от таковых эктокарповых и сфацелариевых. Прежде всего у них отсутствуют подвижные зооспоры, часть гамет также утратила способность движения. Споры, служащие для бесполого размножения, лишены жгутиков и очень крупны по сравнению со спорами, развивающимися в одноклетных спорангиях у эктокарповых или сфацелариевых. Кроме того, количество их в спорангии ограничено; так, у диктиотовых развивается только четыре споры, или, как они здесь называются, тетраспоры (рис. 49); у тилоптеридовых в одноклетном спорангии развивается только

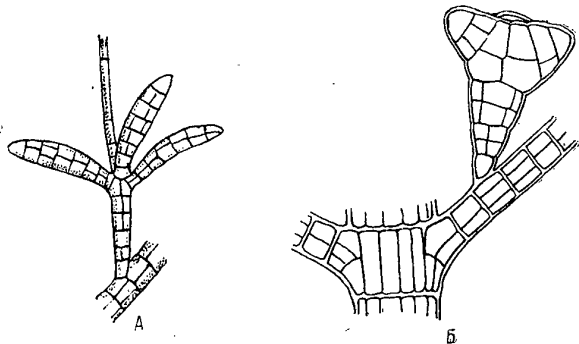


Рис. 48. Вегетативные почки у сфацелариевых: А — *Sphaclaria hystrix* Suhr; Б — *Sphaclaria plumula* Zanard. (Ольтманс, 1922).

одна спора, или иначе моноспора. Последние отличаются от остальных спор еще тем, что в них имеется часто не одно ядро, а два, четыре и более ядер (рис. 50).

Гаметы у водорослей этих двух порядков резко отличаются по величине. Крупные гаметы лишены жгутиков, так же как тетраспоры и моноспоры; подвижными остаются только мелкие гаметы, которые у этих порядков отличаются тем, что они бесцветны.

Таким образом, здесь появляется новый тип спор — крупных неподвижных яйцеклеток, снабженных хроматофорами, и мелких подвижных антерозоидов, лишенных хроматофоров. Яйцеклетки развиваются в оогониях — крупных клетках, содержащих у тилоптеридовых и диктиотовых по одной яйцеклетке; оогонии или рассеяны поодиночке на слоевище, или собраны группами в небольшие сорусы (у диктиотовых). Яйцеклетки тилоптеридовых, в противоположность моноспорам, имеют только одно ядро. Редукционное деление ядра у этих порядков происходит при образовании тетраспор и моноспор. Антерозоиды развиваются в антеридиях, которые у тилоптеридовых по внешнему виду напоминают многоклетные спорангии, а у диктиотовых образуют такие же сорусы, как и оогонии, отличаясь от последних тем, что они совершенно бесцветны, за исключением клеток, окружающих такой сорус (рис. 49 и 50).

Во всех остальных порядках бурых водорослей, кроме фукусовых, имеющих особый тип развития, гаметофиты и спорофиты различаются между собой как по величине, так и по строению. У кутлериевых гаметофит крупнее спорофита, у всех остальных гаметофит меньше спорофита.

В порядке *Cutleriales* гаметофит и спорофит сильно различаются по морфологическому строению слоевища. Спорофит представлен обычно в виде корок, стелющихся по субстрату; это так называемая стадия в виде корок, стелющихся по субстрату; это так называемая стадия аглаозонии, так как раньше спорофит кутлериевых описывался как самостоятельный организм и носил родовое название *Aglaozonia* (рис. 51). Слоевище гаметофита плоское, чаще лентовидное, сильно рассеченное, иногда более или менее цельное, пластинчатое, прикрепленное к грунту

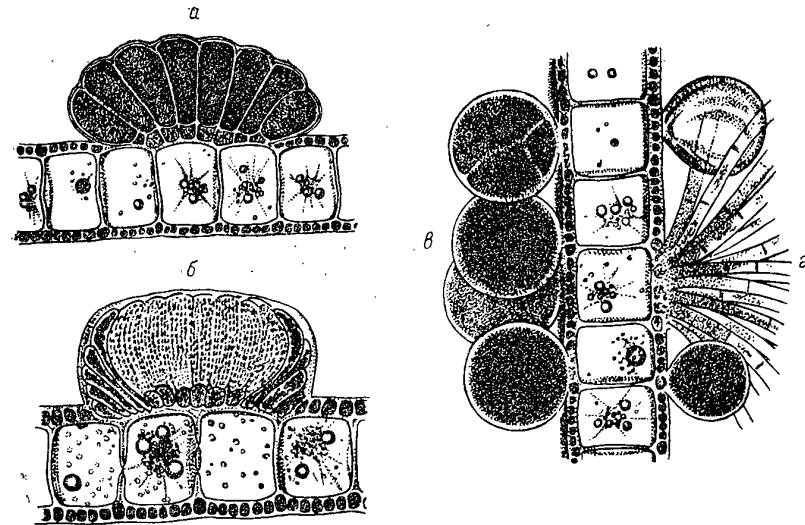


Рис. 49. *Dictyota dichotoma* (Huds.) Lamour.; поперечные срезы слоевища с органами размножения: а — сорус с оогониями, б — сорус с антеридиями, в — группа тетраспор, г — волоски. (Ольтманс, 1922).

ризоидами (рис. 36, А). Анатомическое строение гаметофита и спорофита сходно, отличаясь весьма незначительными деталями. Органами размножения являются зооспоры и гаметы; гаметы делятся на очень крупные, интенсивно окрашенные женские гаметы, и мелкие, светложелтого цвета, мужские. Одноклетные спорангии обычно собраны в сорусы, в каждом спорангии развивается небольшое число крупных зооспор. Многоклетные спорангии, или гаметангии, несущие мужские и женские гаметы, различаются между собой по форме, величине и окраске. Гаметангии с женскими гаметами имеют обычно небольшое число гнезд, с одной крупной темно окрашенной спорой в каждом гнезде; гаметангии с мужскими гаметами состоят из большого числа мелких гнезд, в каждом из них находится по одной гамете светлого цвета (рис. 51). Редукционное деление ядра происходит при образовании зооспор, так же как и во всех последующих порядках.

У спорохновых, десмарестиевых и ламинариевых гаметофит микроскопической величины и имеет вид беспорядочно разветвленных клеточ-

ных нитей; спорофит — крупное растение, сложного морфологического и анатомического строения. У большинства хордариевых и пунктариевых гаметофит также в виде микроскопической величины нитей; но у части водорослей этих порядков он имеет, повидимому, тождественное строе-

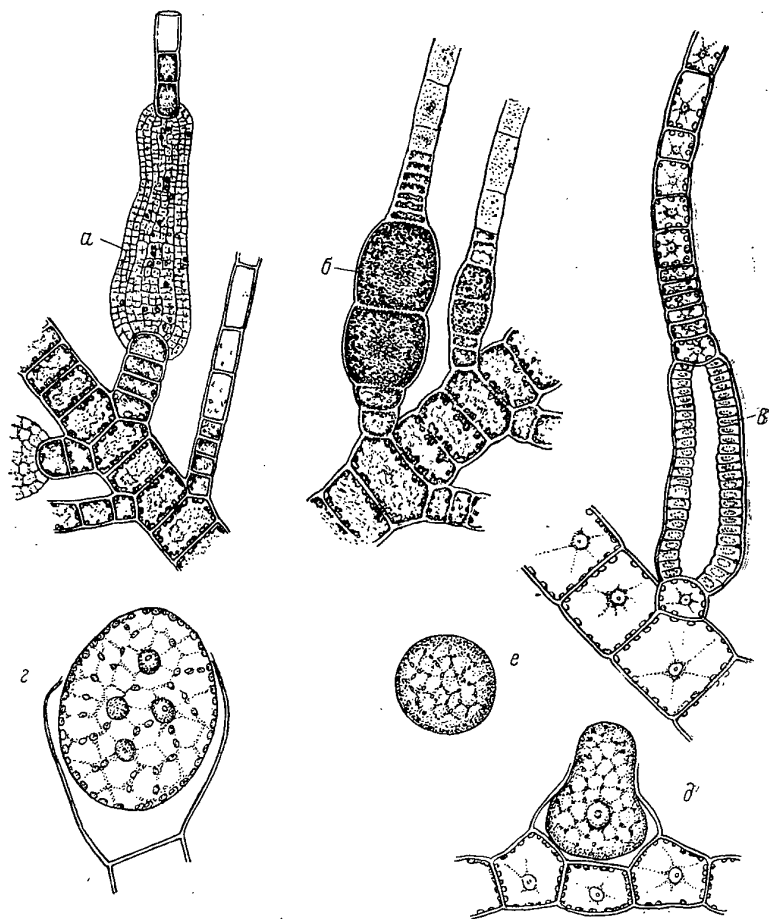


Рис. 50. *Tilopteris Mertensii* (Smith) Kütz.: а — многоклетный спорангий, б — моноспорангий; *Haplospora globosa* Kjellm.: в — многоклетный спорангий — антеридий (продольный разрез), г — моноспора (с 4 ядрами), д и е — яйцеклетки (с 1 ядром). (Ольшманс, 1922).

ние со спорофитом и если отличается от него, то весьма незначительно. Следует отметить, что развитие водорослей в этих группах мало изучено и, по всей вероятности, оба эти порядка не представляют гомогенных групп.

Бесполое размножение во всех этих группах осуществляется посредством подвижных зооспор, снабженных двумя жгутиками. Одноклетные спорангии содержат обычно большое число спор.

Половое размножение в этих группах различно. В порядках хордариевых и пунктариевых развиваются подвижные гаметы типа эктокарповых, причем у одной части видов гаметы различаются только физиологически, у другой группы делятся на крупные — женские гаметы и мелкие — мужские. В некоторых случаях мужские гаметы бывают более слабо окрашены, чем женские. У остальных трех порядков половое размножение идет по типу диктиотовых, т. е. здесь развиваются крупные неподвижные яйцеклетки и мелкие подвижные антерозоиды.

У десмарестиевых и ламинариевых строение гаметофита, оогониев:

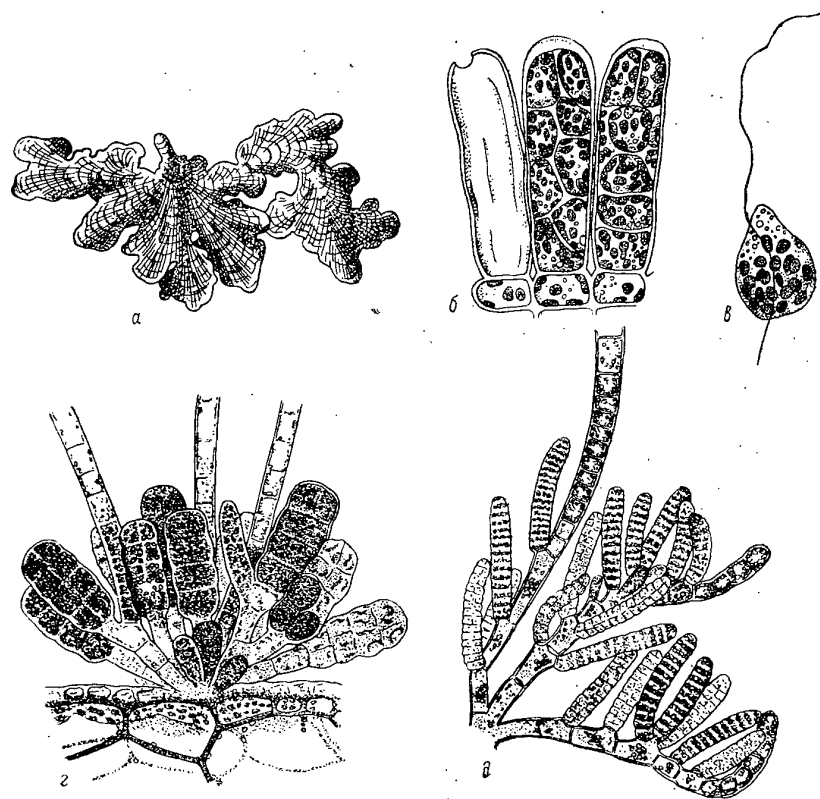


Рис. 51. *Cutleria multifida* (Smith) Grev.: а — слоевище в стадии аглазонемии, б — зооспорангий, в — отдельная зооспора, г — оогоний, д — антеридий. (Ольшманс, 1922).

и антеридиев весьма сходно. Гаметофиты состоят из беспорядочно разветвленных нитей, они обычно раздельнополы; мужской гаметофит разветвлен более женского, но клетки его мельче, чем у последнего. Оогоний и антеридии одноклетные, содержат по одной яйцеклетке или по одному антерозоиду, и располагаются на вершинах ветвей; причем антеридии обычно сидят группами по несколько вместе. Яйцеклетка никогда полностью не выходит из оогония, оставаясь прикрепленной к нему нижним концом; в таком виде оплодотворенная яйцеклетка развивается в новое

растение и женский гаметофит долгое время остается соединенным с молодыми проростками (рис. 52, А, Б).

Гаметофит спорохновых в основных чертах сходен с гаметофитами десмарестиевых и ламинариевых; он имеет вид сильно разветвленных

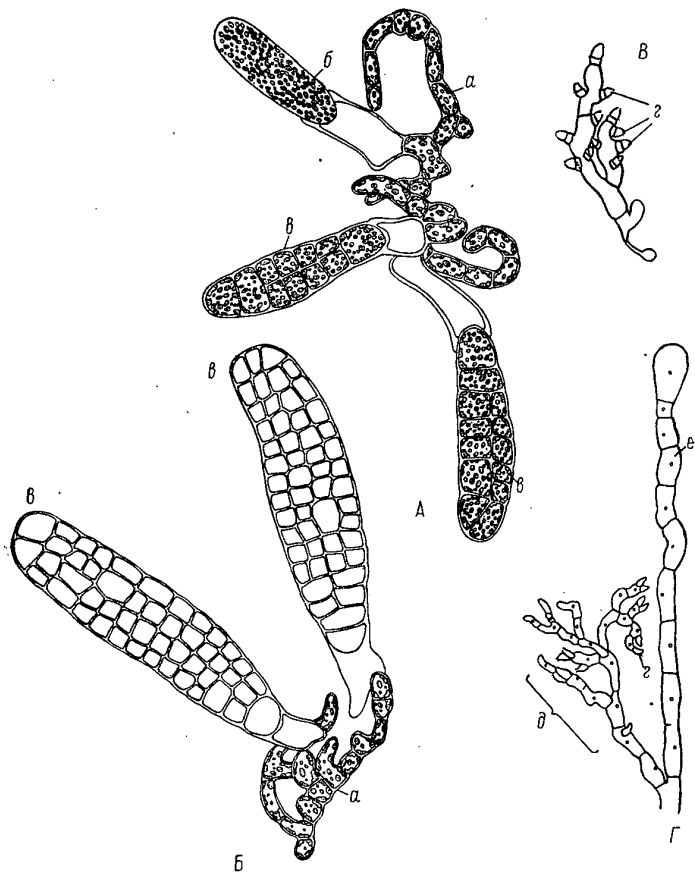


Рис. 52. Гаметофиты ламинариевых и спорохновых: А, Б — *Agarum cribrosum* Borg; женские гаметофиты (а) с оогонием (б) и молодыми спорофитами (с) на различных стадиях развития; В — *Nereia filiformis* (J. Ag.) Zanard.; мужской гаметофит с антеридиями (д); Г — *Carpinitra costata* (Stackh.) Batt.; проталлий с мужскими (д) и женскими (е) ветвями. (А, Б — Канда, 1941; В, Г — Фрич, 1945).

нитей (рис. 52, В, Г), на которых развиваются также одноклетные оогонии и антеридии с одной яйцеклеткой или одним антерозоидом. У некоторых видов антеридии двуклетные. Яйцеклетка прорастает, не выходя из оогония. Детали развития в этой группе мало изучены.

Наконец, в последнем порядке *Fucales* деления на гаметофит и спорофит не наблюдается совершенно, здесь известен только один половой процесс. В описанных выше скафидиях — концептакулах — разви-

ваются оогонии и антеридии или вместе в одном и том же скафидии, или в разных и на разных растениях. Оогонии, обычно крупные, возникают непосредственно от любой клетки, выстилающей полость скафидии, иногда в их основании бывает видна одноклетная ножка; антеридии же развиваются на специальных коротких разветвленных нитях, которые предварительно вырастают в полости скафидии. Как исключение можно встретить антеридий, сидящий непосредственно на дне скафидии, или оогонии, расположенные на разветвленных нитях. Кроме органов размножения, в скафидиях развиваются многочисленные волоски, расположенные у входа в скафидий, они обычно очень длинные и выступают наружу (рис. 31). В оогониях фукусовых после ряда последовательных делений возникает восемь ядер; однако не все они превращаются в деятельные яйцеклетки. У большинства видов фукусовых в оогонии развивается одна яйцеклетка, но можно встретить 2, 3 и так далее, до 8 яйце-

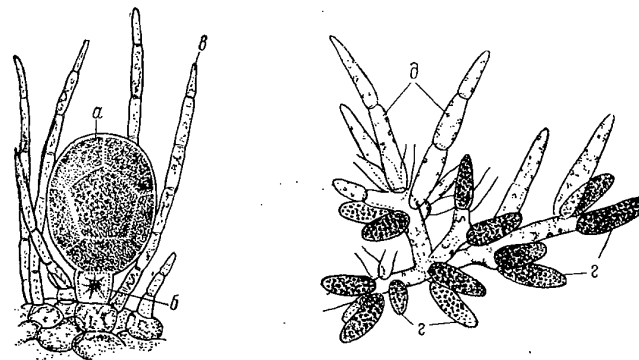


Рис. 53. *Fucus*: а — оогоний, б — ножка оогония, в — волоски, г — антеридии на специальных разветвленных нитях (д). (Ольтманс, 1922).

клеток у наиболее примитивных форм этого порядка. Ядра, не превращающиеся в яйцеклетки, полностью не исчезают, а остаются в оогонии в угнетенном состоянии; иногда некоторые из них могут стать деятельными и даже сливаться с антерозоидом. Число яйцеклеток в оогонии является у фукусовых систематическим признаком при разграничении родов. Антеридии фукусовых одноклетные, но содержат большое количество антерозоидов; последние всегда бесцветны и снабжены двумя жгутиками (рис. 53).

Оплодотворение происходит во внешней среде, после выхода яйцеклеток и антерозоидов из скафидии. Редукционное деление осуществляется при образовании органов размножения — яйцеклеток и антерозоидов.

О СИСТЕМЕ БУРЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ

В зависимости от строения слоевища у гаметофита и спорофита, от характера размножения и развития, бурые водоросли распадаются на ряд естественных групп — порядков. В настоящее время насчитывают 12 таких порядков, а именно: *Ectocarpales*, *Chordariales*, *Sporochneales*, *Cutleriales*, *Desmarestiales*, *Sphacelariales*, *Scytosiphonales*, *Punctariales*, *Laminariales*, *Tilopteridales*, *Dictyotales* и *Fucales*.

За исключением порядков *Chordariales* и *Punctariales*, все остальные порядки очень строго очерчены и часто весьма специализированы по строению слоевища и органов размножения, а также по характеру своего развития. Порядки хордариевых и пунктариевых довольно неоднородны, так как объединяют водоросли, которые отличаются друг от друга не только по строению слоевища, как у гаметофита, так и у спорофита, но и по типу роста, по характеру органов размножения и, отчасти, развития. Все эти детали изучены еще недостаточно, и поэтому указанные порядки объединяют водоросли по самым общим признакам. Подтверждением этому служит недавняя работа Фельдмана (Feldmann J. L'ordre des Scytosiphonales, 1949), в которой, на основе детального изучения строения некоторых родов из группы пунктариевых, выделен новый порядок *Scytosiphonales*, объединяющий водоросли, которые размножаются только посредством спор, развивающихся в многоклеточных спорангиях, у которых гаметофит сходен со спорофитом и которые содержат в своих клетках по одному пластинчатому хроматофору, в то время как у большинства остальных пунктариевых зооспоры развиваются в одноклеточных спорангиях, гаметофит микроскопической величины и в клетках содержится по несколько дисковидных хроматофоров.

Дальнейшее изучение этих водорослей, несомненно, даст еще много нового и интересного.

Расположение приведенных выше порядков в систему является еще дискуссионным вопросом. Благодаря вышеуказанной специализации в ряде порядков, очень трудно найти родственные связи между ними, поэтому вполне удовлетворительной естественной системы у бурых водорослей еще не имеется. Принятая большинством альгологов система Кюлина (Kyllin, 1933) очень условна и формальна.

По этой системе бурые водоросли делятся на 3 класса: *Isogeneratae*, *Heterogeneratae* и *Cyclosporeae* — по признаку наличия и величине гаметофита. Водоросли, у которых гаметофит сходен по своему строению со спорофитом, относятся к классу *Isogeneratae*; водоросли, у которых гаметофит отличается от спорофита, относятся к классу *Heterogeneratae*; водоросли, не имеющие раздельно существующих гаметофита и спорофита, относятся к классу *Cyclosporeae*.

В пределах класса *Heterogeneratae* выделены 2 подкласса: *Haplostichineae* и *Polystichineae* — по типу строения слоевища. В первом подклассе деление клеток происходит преимущественно в одном направлении — горизонтальном, чем обуславливается нитевидный тип строения; во втором подклассе деление клеток идет по двум направлениям — горизонтальному и вертикальному, благодаря чему слоевище имеет тканевый тип строения. Для класса *Isogeneratae* такого деления на подклассы не имеется, хотя оба типа строения слоевища там представлены.

В этой системе предполагаемое родство и естественная близость отдельных порядков учтены мало и формально. Так, например, фукусовые совершенно отделены ото всех групп, хотя они, без сомнения, родственны некоторым порядкам и, весьма вероятно, произошли от каких-либо близких к этим группам, но вымерших предков, достаточно высокоорганизованных.

В работе Фрича (Fritsch, 1945) дается, на наш взгляд, более естественное расположение групп водорослей; однако такие различные по строению водоросли, как эктокарповые, хордариевые и пунктариевые (включая и сцитосифонные — Фельдмана), объединены у него в один порядок *Ectocarpales*, с чем согласиться нельзя. По нашему мнению, у бурых водорослей

ясно намечаются две линии развития: по строению слоевища, типу роста и усложнению в характере размножения и развития.

Наиболее примитивным порядком можно считать порядок эктокарповых, представители которого имеют нитевидное слоевище. В одну сторону от него, возможно, развивались такие водоросли, как хордариевые, спорохновые и десмарестиевые, имеющие в основе нитевидное строение. В отдельных случаях в этих порядках можно наблюдать продольное деление клеток, которое могло усилиться и привести к появлению боковой ветви в виде порядка кутлериевых, которые очень близки к водорослям этой группы, особенно к спорохновым.

В другую сторону, вероятно, отделились водоросли, в клетках нитевидных слоевищ которых продольные деления клеток стали обычны, благодаря чему нитевидные слоевища приобрели тканевое строение разного типа. В этой линии основными представителями являются сцитосифонные, пунктариевые и ламинариевые. В качестве боковых ответвлений в самом начале этой линии следует поместить тилоптеридовые, как обладающие рядом примитивных признаков в строении слоевища и характере роста, но с появившимися, вместо зооспор, четырехъядерными моноспорами, которые при дальнейшем развитии могли превратиться в тетраспоры диктиотовых водорослей.

Сфацелиариевые являются, возможно, вторым ответвлением от второй линии, отходящим недалеко от пунктариевых; среди последних можно наблюдать водоросли с типичным верхушечным ростом, хотя и не так ярко выраженным, как это наблюдается у сфацелиариевых.

Фукусовые, которые всегда ставятся особняком вследствие отсутствия у них чередования гаметофита и спорофита, все же стоят ближе всего ко второй линии развития, благодаря исключительному сходству в строении слоевища у этой группы со слоевищем водорослей из порядка ламинариевых. Исчезновение гаметофита или спорофита, частичное или полное, наблюдается и теперь у целого ряда водорослей из различных порядков, и весьма возможно, что такие изменения происходили и ранее, причем эти изменения закрепились настолько, что привели к появлению новой, обособленной группы водорослей.

Бурые водоросли мы делим на два класса: *Phaeosporeae* и *Cyclosporeae*. (Названия эти существуют в альгологической литературе давно и применялись именно к указанным группам водорослей). К первому классу относятся те водоросли, которые имеют в своем развитии чередование гаметофита и спорофита; сюда относятся все вышеперечисленные порядки, кроме фукусовых. Ко второму классу относятся только фукусовые, отличающиеся от остальных водорослей, в основном, отсутствием деления на гаметофит и спорофит.

Учитывая усложнения в организации бурых водорослей, в настоящем определителе нами устанавливается следующее расположение их классов и порядков:

I. Класс *Phaeosporeae*

- 1-я линия развития: порядок *Ectocarpales*,
- » *Chordariales*,
- » *Sporochneales*,
- » *Cutleriales*,
- » *Desmarestiales*;