

Седова Т.В.

**ОСНОВЫ цитологии
водорослей**

**Москва
«Книга по Требованию»**

УДК 502.5
ББК 20.1
С28

Седова Т.В.
С28 Основы цитологии водорослей / Седова Т.В. – М.: Книга по Требованию, 2013. – 188 с.

ISBN 978-5-458-30675-1

Одна из первых в мировой и отечественной литературе сводок по цитологии водорослей. Приводятся наиболее важные сведения о микроскопической и субмикроскопической организации, химическом составе и функциональной роли структур, свойственных клеткам водорослей. Обсуждаются особенности строения клеточных органелл и рассматриваются механизмы их взаимодействия друг с другом. Затрагиваются проблемы эволюции клеточных органелл, что важно для понимания путей становления растительной клетки как системы. Книга предназначена для широкого круга биологов, а также преподавателей университетов и педагогических вузов.

ISBN 978-5-458-30675-1

© Издание на русском языке, оформление
«YOYO Media», 2013

© Издание на русском языке, оцифровка,
«Книга по Требованию», 2013

Эта книга является репринтом оригинала, который мы создали специально для Вас, используя запатентованные технологии производства репринтных книг и печати по требованию.

Сначала мы отсканировали каждую страницу оригинала этой редкой книги на профессиональном оборудовании. Затем с помощью специально разработанных программ мы произвели очистку изображения от пятен, клякс, перегибов и попытались отбелить и выровнять каждую страницу книги. К сожалению, некоторые страницы нельзя вернуть в изначальное состояние, и если их было трудно читать в оригинале, то даже при цифровой реставрации их невозможно улучшить.

Разумеется, автоматизированная программная обработка репринтных книг – не самое лучшее решение для восстановления текста в его первозданном виде, однако, наша цель – вернуть читателю точную копию книги, которой может быть несколько веков.

Поэтому мы предупреждаем о возможных погрешностях восстановленного репринтного издания. В издании могут отсутствовать одна или несколько страниц текста, могут встретиться невыводимые пятна и кляксы, надписи на полях или подчеркивания в тексте, нечитаемые фрагменты текста или загибы страниц. Покупать или не покупать подобные издания – решать Вам, мы же делаем все возможное, чтобы редкие и ценные книги, еще недавно утраченные и несправедливо забытые, вновь стали доступными для всех читателей.



Серия Книжный Ренессанс

www.samizday.ru/reprint

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

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

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

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

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

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

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

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

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

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВОДОРΟΣЛЕЙ

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

ТИПЫ КЛЕТОЧНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ

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

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

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

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

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

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

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

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

ОДНОКЛЕТОЧНЫЕ И МНОГОКЛЕТОЧНЫЕ ВОДОРОСЛИ

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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