

М. В. Горленко

Курс низших растений

**Москва
«Книга по Требованию»**

УДК 37-053.2
ББК 74.27я7
М11

М11 **М. В. Горленко**
Курс низших растений / М. В. Горленко – М.: Книга по Требованию, 2013. – 520 с.

ISBN 978-5-458-26750-2

Учебник дает полное представление об организмах, условно объединенных под названием "низшие растения". В настоящем курсе наиболее подробно рассматриваются водоросли и грибы. Однако, поскольку курс низших растений общеобразовательный, в книгу включены разделы о дробянках и о вирусах. В основу данного издания были положены лекции по курсу низших растений, подготовленные сотрудниками биологического факультета МГУ. Наряду со сведениями о биологии, систематике и эволюции низших растений, большое внимание в книге уделено их роли в природе и жизни человека. Учебник предназначен для студентов биологических специальностей университетов. Может быть полезен студентам сельскохозяйственных вузов агрономических специальностей.

ISBN 978-5-458-26750-2

© 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

целлюлозу. У них имеется в разной степени выраженный половой процесс, как правило, наблюдается смена ядерных фаз (гаплоидной и диплоидной).

Эукариоты обычно делят на два самостоятельных царства — животные и растения. Некоторые систематики выделяют в самостоятельное царство грибы.

С одной стороны, грибы по ряду свойств близки к животным. К таким свойствам относятся характер обмена, связанный с образованием мочевины; гетеротрофный тип питания; содержание в стенке в том или ином количестве хитина у представителей подавляющего большинства таксонов; образование запасного продукта — гликогена, а не крахмала.

С другой стороны, питание путем всасывания, а не заглатывания пищи (адсорбтивное или осмотрфное), неограниченный рост, наличие клеточной стенки и другие признаки грибов напоминают растения. Предполагается, что грибы возникли в то время, когда происходило разделение организмов на животные и растения.

В настоящем учебнике под названием низшие растения условно объединены следующие группы организмов: вирусы, вириоды; прокариоты — отдел дробянки, включающий микоплазмы, бактерии, спирохеты, актиномицеты и отдел синезеленые водоросли (цианобактерии); эукариоты — ряд отделов, относящихся к водорослям: эвгленовые, хризофитовые, пиропитовые, зеленые, разножгутиковые, или желтозеленые, диатомовые, бурые, красные; отдел миксомицеты и отдел грибы, представители которых не содержат хлорофилл; специальный отдел составляют лишайники — симбиотические организмы, в состав которых входят водоросль и гриб.

Большинство прокариот гетеротрофы, а часть из них — паразиты человека, животных, растений и микроорганизмов. К таковым относят микоплазмы, многие бактерии и часть актиномицетов, а также неклоточные организмы — вирусы и вириоды. К фототрофным и хемоавтотрофным прокариотам принадлежат пурпурные и зеленые бактерии и синезеленые водоросли. Из группы эукариот водоросли — фототрофы, живут в воде. Лишь некоторые виды выходят на сушу, и среди них известны даже паразитные виды. Из отдела зеленые водоросли на суше живут плеврококк, трентеполлия, в районе тропиков на листьях высших растений паразитирует водоросль цефалеорус.

Миксомицеты и грибы — гетеротрофы. Они ведут паразитный или сапротрофный образ жизни. Сапротрофы встречаются в воде, в почве и других субстратах. Лишайники живут на почве, коре деревьев, на камнях, скалах.

При исследовании низших растений используют сравнительно-морфологический метод с привлечением электронного и сканирующего микроскопа, изучается также онтогенез и филогенез организмов. Широко применяют чистые культуры — выращивание организмов на твердых и жидких природных и синтетических питательных средах, сравнительно-биохимические и физиологические исследования и т. п.

Грибы и водоросли, так же как и другие организмы, подразделяют на следующие систематические градации: вид — род — семейство — порядок — класс — отдел.

По В. Л. Комарову, вид «есть совокупность особей, происходящих от общего предка и под влиянием среды и борьбы за существование обособленный отбором от остального мира живых существ, вместе с тем вид — определенный этап в процессе эволюции». К этому общему понятию следует добавить, что к определенному виду относятся особи, имеющие сходные важнейшие признаки (размер, цвет, форма спор и т. п.) и одинаковые требования к условиям существования, общий ареал, скрещивающиеся между собой и дающие плодовитое потомство. Вид у грибов представляет подвижную популяцию или группу популяций, состоящую из форм, рас, биотипов, имеющих общую морфологию, но различающихся друг от друга главным образом по физиологическим признакам, вирулентности, отношению к внешним факторам и т. п. Например, возбудитель стеблевой ржавчины злаков относится к роду *Puccinia* и называется *Puccinia graminis* — пукциния злаковая. Внутри этого вида выделяются формы, почти не отличимые по морфологии, но заражающие только определенный род злаков. Они обозначаются словами специализированная форма — *forma specialis* (f. sp.). Например, на пшенице паразитирует *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* — пшеничная форма возбудителя стеблевой ржавчины. Специализированные формы в свою очередь разделяются на более мелкие единицы, заражающие какой-либо один или группу близких сортов пшеницы и носящие название физиологических рас. Выделяются они при помощи заражения определенной группы сортов. Расы разделяют на более узкоспециализированные биотипы.

Внутривидовые различия известны и у продуцентов антибиотиков и других физиологически активных веществ, которые называют изолятами и штаммами. Например, у одного из продуцентов пенициллина — гриба *Penicillium chrysogenum* — есть штаммы разной степени антибиотической активности вплоть до таких, которые совсем не образуют антибиотик, хотя по всем признакам и относятся к указанному виду.

Такого же рода внутривидовые различия известны и у водорослей. Там применяют термин подвид, связанный с основным видом по морфологии и отчасти экологическим особенностям, имеющий какие-либо отличия и занимающий в природе определенное место. Крупный альголог А. П. Скабичевский считает, что подвид — производное вида, способный превратиться в новый вид. Подвиды известны и у других низших растений. Есть у водорослей и формы, возникающие вследствие мутационного процесса.

Близкородственные виды включают в роды, роды — в семейства, семейства — в порядки, объединяемые в классы, а последние — в отделы. Под отделами понимают или отдельные стволы эволюции, или части этих стволов, имеющие общий длительный этап исторического развития, отделившиеся от основного ствола в связи с изменением условий существования.

Наука о низших растениях дала начало нескольким научным дисциплинам. Микробиология занимается изучением бактерий и близких к ним организмов, их биологии, роли в природе, практического значения. Микология те же вопросы исследует у грибов, вирусология —

у вирусов, альгология — у водорослей, лихенология — у лишайников.

В последние годы внутри этих дисциплин выделяются частные отрасли науки. Например, микология состоит из следующих разделов. Общая микология занимается вопросами систематики, географии, биологии, физиологии, генетики, экологии и эволюции грибов. В задачи сельскохозяйственной микологии входят изучение особенностей развития грибов как возбудителей болезней растений, характера их воздействия на них, взаимоотношений паразитных грибов и растений и, наконец, разработка способов борьбы с грибными болезнями растений и животных. Здесь же исследуется роль грибов в круговороте веществ в природе, в почвообразовательном процессе и т. п. Медицинская и ветеринарная микология занимается изучением грибов как возбудителей болезней человека и животных и способов борьбы с ними. Промышленная (техническая) микология рассматривает грибы как продуценты физиологически активных веществ, выявляя возможность использования этих веществ в народном хозяйстве (антибиотики, ферментные препараты и др.). Эта же отрасль микологии разрабатывает способы промышленного разведения грибов, а также мероприятия по защите поврежденных грибами материалов и изделий. Существует также почвенная, водная микология и др.

ВИРУСЫ

В и р у с ы — большая группа организмов, отличающихся очень мелкими размерами (как правило, меньше 200 нм), отсутствием клеточного строения и облигатно-паразитическим способом существования. В связи с тем что вирусы невозможно наблюдать с помощью светового микроскопа и выращивать на искусственных питательных средах, их обнаружение и изучение представляют большие трудности. Они вызывают тяжелые заболевания растений, животных и человека и поэтому привлекают к себе пристальное внимание. Первые обнаруженные на рубеже XIX и XX вв. вирусы оказались возбудителями серьезных болезней — мозаики табака, ящура крупного рогатого скота, желтой лихорадки человека. Открытие вирусов связано с работами русского ботаника Д. И. Ивановского, который в 1892 г. описал некоторые свойства вируса табачной мозаики, отличающие его от бактерий. В настоящее время патогенные вирусы известны для большинства растений и животных, и если у какой-то группы организмов они не найдены, то это вызвано скорее всего недостаточной изученностью данной группы. Например, наибольшее практическое значение среди низших организмов имеют бактерии — возбудители инфекционных болезней человека. Паразитирующие на них вирусы (бактериофаги) были обнаружены еще в первой четверти XX в. Через 30 лет в связи с развитием антибиотической промышленности начали широко изучать актиномицеты. При этом оказалось, что почти все они имеют специфические вирусы — актинофаги. Первый гриб, у которого был обнаружен вирус, — культивируемый шампиньон. Вслед за ним вирусы были найдены у дрожжей и пенициллов, т. е. объектов практически важных и поэтому более подробно изученных.

С развитием методов электронной микроскопии, препаративной и аналитической биохимии стало возможным не только увидеть вирусы, но и изучить их химический состав и строение.

Лучше других изучены вирусы, поражающие бактерии, высшие растения и теплокровных животных.

Б а к т е р и о ф а г и имеют своеобразное строение: большинство состоит из головки, хвостового отростка и нитей отростка. Нити, соединяясь со специфическими участками на оболочке восприимчивой бактерии (рецепторами), обеспечивают адсорбцию фага на бактериальной клетке (рис. 1). В хвостовом отростке содержится фермент лизоцим, растворяющий бактериальную оболочку в месте прикрепления, и имеется механизм, прокалывающий разрыхленные ферментом слои, в результате чего содержимое фага внедряется внутрь клетки. Через 15—30 мин после заражения оболочка клетки разрывается, и клетка лизируется, освобождая потомство фага, которое насчитывает несколько сотен новых частиц. Диффундируя в окружающую среду, они заражают



Рис. 1. Адсорбция частиц бактериофага на поверхности бактериальной клетки

новые клетки, вызывая их лизис. Если фагом заражена жидкая культура бактерий, то через некоторое время в результате лизиса клеток бульон просветляется. При заражении бактериальной пленки (газона), растущей на плотной среде в чашке Петри, на газоне появляются стерильные пятна (бляшки), морфология которых зависит от наследственных свойств фага и бактерии и условий выращивания (рис. 2).

Вирусы высших растений в отличие от бактериофагов не имеют механизмов активного прободения клеточной оболочки, поэтому они могут попадать внутрь растений только через ранки. Некоторые вирусы легко проникают через мельчайшие механические повреждения, всегда имеющиеся на листьях и корнях растений (вирусы табачной мозаики, Х-вирус картофеля), большинство же попадает в растения с помощью переносчиков — насекомых с сосущим ротовым аппаратом (тли, цикадки), клещей, фитонематод и хит-

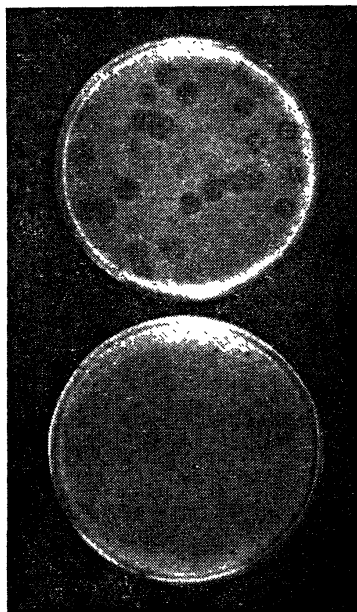


Рис. 2. Бляшки, образованные на газоне кишечной палочки различными бактериофагами

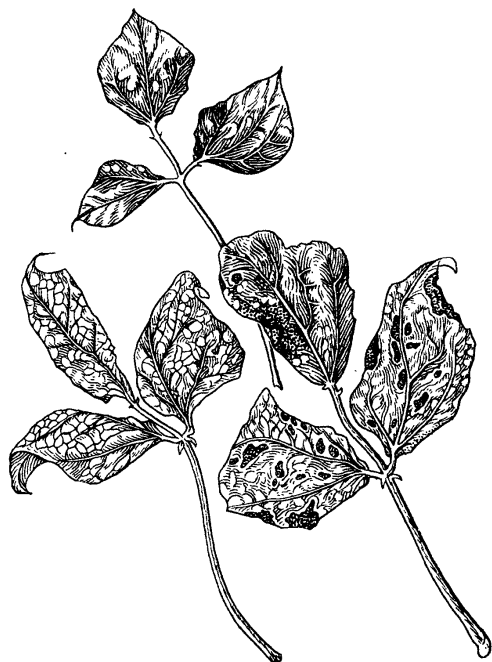


Рис. 3. Симптомы поражения листьев фасоли вирусом обыкновенной мозаики фасоли

ридиевых грибов (*Olpidium brassicae*, *Polymyxa graminis* и др.). Переходя с больных растений на здоровые, эти организмы передают вирусы в процессе питания.

Внутри растений одни вирусы локализируются в паренхимных клетках, разрушая хлорофилл и вызывая мозаичную окраску листьев (вирусы группы мозаик). Важнейшие представители этой группы — вирусы мозаики табака, свеклы, фасоли (рис. 3), X- и Y-вирусы картофеля. Другие вирусы (группы желтух) попадают в сосудистую систему, вызывая различные уродства — карликовость, «ведьмины метлы», позеленение цветков, скручивание листьев. Важнейшие представители желтух — вирусы закручивания овса, скручивания листьев картофеля (рис. 4) и др.

Вирусы насекомых отличаются тем, что большинство из них находится внутри защитных белковых образований, сохраняющихся даже после разложения погибшего от болезни насекомого. Белковые капсулы, внутри которых содержится одна вирусная частица, называются *гранулами*; капсулы, содержащие большое число частиц, — *полиэдрами*. Эти капсулы, попадая внутрь насекомого с пищей, растворяются в желудке, который имеет щелочное значение pH, и освобождают вирусные частицы. Такие вирусы поражают в основном личинок бабочек — гусениц, вызывая у них болезни — гранулезы и полиэдрозы. Широко известен полиэдроз (желтуха) тутового шелкопряда, наносящий значительный урон шелководству.

Вирусы теплокровных животных и человека весьма разнообразны. Они могут поражать дыхательные пути, вызывая катары и сходные болезни (вирус гриппа, аденовирусы), нервную систему (вирусы полиомиелита, бешенства, энцефалитов), кровеносную систему (вирусы инфекционной желтухи, желтой лихорадки) и другие органы и ткани. Большая группа вирусов служит причиной возникновения злокачественных опухолей у птиц, млекопитающих и человека (вирусы саркомы кур, полиомы и др.). Для изучения вирусов ими заражают оплодотворенные куриные эмбрионы, которые служат хорошей питательной средой для



Рис. 4. Поражение картофеля вирусом скручивания листьев

многих вирусов, или клетки культуры живой ткани. Несмотря на большое разнообразие, все вирусы объединяют общие черты.

Химический состав. Большинство вирусов состоит лишь из белка и нуклеиновой кислоты. Белок многих вирусов, таких, как вирус табачной мозаики, полиомиелита и др., представлен большим числом одинаковых молекул. У других вирусов имеется несколько типов белка. Так, у бактериофагов различные молекулы белка составляют головку, отросток, фермент лизоцим и др. В отличие от всех других организмов в состав вирусных частиц входит лишь один тип нуклеиновой кислоты (у большинства вирусов растений — РНК, у вирусов насекомых — ДНК, у различных бактериофагов и вирусов животных — РНК или ДНК). Наиболее сложно устроенные вирусы (вирусы оспы, гриппа и др.) помимо белка и нуклеиновой кислоты имеют липиды и углеводы.

Строение. У всех вирусов молекула нуклеиновой кислоты находится внутри частицы и окружена симметрично расположенными молекулами белка. Чаще всего у вирусных нуклеопротеидов, называемых нуклеокапсидами, наблюдается два типа симметрии — спиральный и кубический. В первом случае белковые молекулы (субъединицы)

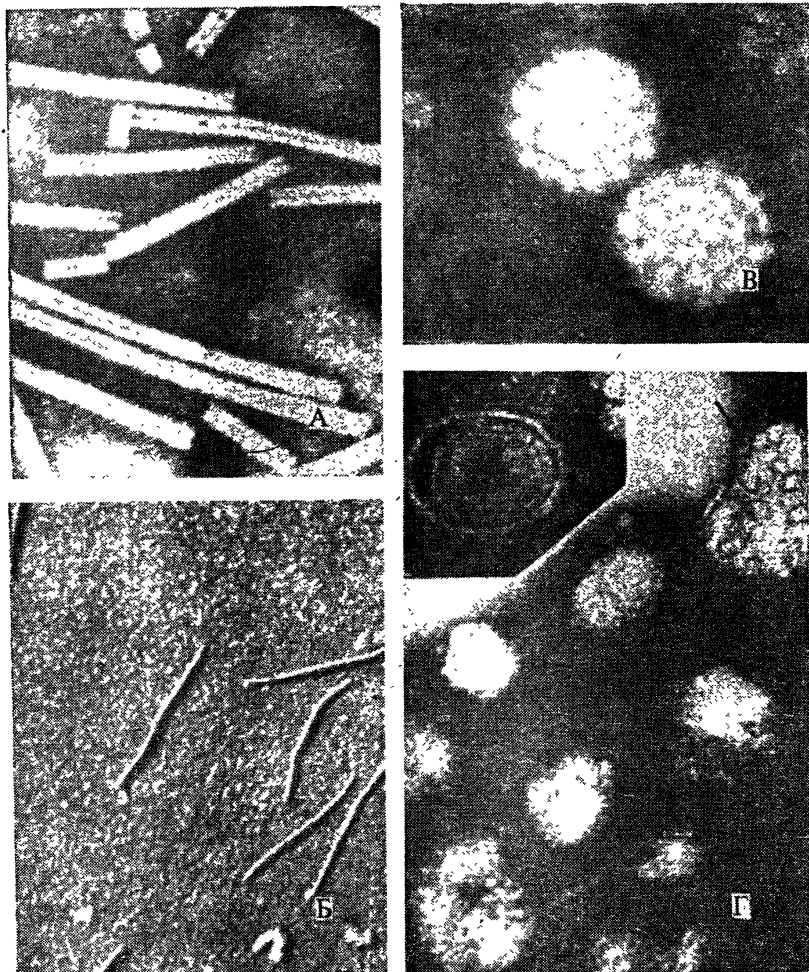


Рис. 5. Морфология некоторых вирусов: А — табачной мозаики; Б — вируса обыкновенной мозаики фасоли; В — вируса полиомиелита; Г — вируса чумы птиц

образуют вокруг нити РНК спираль с плотно прижатыми друг к другу витками. Такие вирусы имеют вид жестких палочек (вирус табачной мозаики — рис. 5, А) или гибких нитей (вирус Х-картофеля, мозаики фасоли — рис. 5, Б). При кубической симметрии группы белковых молекул — капсомеры — образуют вокруг молекулы нуклеиновой кислоты правильный многоугольник — нуклеокапсид (вирусы некроза

табака, полиомиелита — рис. 5, В). Так устроены простые вирусы. Сложные вирусы кроме нуклеокапсида имеют белково-липидную оболочку (вирусы гриппа, бронзовости томатов, чумы птиц — рис. 5, Г). На поверхности оболочки этих вирусов расположены молекулы гликопротеинов, углеводные участки которых выполняют функции рецепторов в процессе адсорбции вирусных частиц на мембране животных клеток.

Инфекционный процесс впервые был исследован у бактериофагов американскими вирусологами А. Херши и М. Чейз. Они заражали фагом бактерии, у которых стабильные изотопы фосфора и серы были заменены на радиоактивные. Потомство фага получило таким образом белок, меченный серой, и нуклеиновую кислоту, меченную фосфором. Меченый фаг вносили в суспензию бактериальных клеток, и после адсорбции частиц фага на бактериях сильным встряхиванием отделяли частицы фага от клеток. Бактерии осаждали центрифугированием и определяли радиоактивность в осадке (бактериальные клетки) и надосадочной жидкости (оторванные частицы фага). Оказалось, что весь радиоактивный фосфор находится внутри бактерий, а почти вся сера — вне их. Так было показано, что бактериофаг впрыскивает в бактерию лишь нуклеиновую кислоту, которая служит единственным посредником между поколениями фага. Вскоре после этих опытов немецкому и американскому биохимикам Г. Шрамму и Г. Френкелю-Конраду удалось разделить частицу вируса табачной мозаики на составляющие ее компоненты — белок и РНК. Заразить листья табака вирусным белком не удалось, в то время как при заражении РНК в листьях образовались типичные частицы вируса табачной мозаики. Исследования советского вирусолога В. М. Жданова показали, что частица вируса гриппа вскоре после проникновения в клетку животного освобождается от белка, молекулы которого разрушаются ферментами клетки. Таким образом, у разных вирусов роль нуклеиновой кислоты в инфекционном процессе очень высока.

Попав в клетку, нуклеиновая кислота вирусов чаще всего проникает в ядро и становится матрицей для последовательного синтеза ферментов (ранних белков), которые принимают участие в синтезе новых молекул вирусной нуклеиновой кислоты и структурного белка. «Строительный материал» и энергия потребляются из клетки хозяина, которая вследствие этого ослабляется или даже погибает.

Система вирусов

В большинстве прежних классификаций вирусы группировались по их хозяевам (вирусы растений, животных и т. д.). Советский вирусолог В. Л. Рыжков ввел более рациональную систему вирусов, учитывающую как их биологические свойства, так и их химический состав. Он разделил вирусы на пять классов: бактериофаги; мелкие, РНК-содержащие вирусы растений и животных; вирусы растений и животных, передающиеся членистоногими; вирусы насекомых с белковыми капсулами; крупные вирусы животных и растений, имеющие оболочку и липиды. В настоящее время большинство вирусологов придерживаются классификации, которая учитывает следующие свойства: 1) тип нуклеи-

новой кислоты (ДНК или РНК) и процентное содержание ее в частице; 2) наличие или отсутствие оболочки; 3) тип симметрии; 4) длина частицы (для вирусов со спиральной симметрией), количество капсомеров (для вирусов с кубической симметрией).

Вирусы, одинаковые по всем этим признакам, объединяют в группы, которые дифференцируются по кругу хозяев, инфекционному процессу, серологическим свойствам и т. п. Например, группа вируса табачной мозаики содержит большое число штаммов, различающихся по симптомам, вызываемым ими на растениях, и другим свойствам; группа вируса гриппа разделяется на вирусы А, В и С, которые в свою очередь состоят из большого числа серологических подтипов.

Природа вирусов

Вирусы — обособленная группа, резко отличающаяся от всех клеточных организмов. У них отсутствуют такие присущие всему живому признаки, как клеточное строение, рост особи, деление пополам (или почкование), запасание энергии в макроэргических молекулах. Такие отличия от присущих всему живому свойств, как деление перед репродукцией на отдельные составляющие молекулы и совмещение функций носителя информации и белковой матрицы в одной молекуле нуклеиновой кислоты, заставляют многих исследователей отказывать вирусам в праве называться живыми организмами. По их мнению, вирусы — это какие-то структуры, приобретшие способность к саморепродукции и ведущие вследствие длительной эволюции паразитическое существование.

О близости вирусов к нормальным клеточным органеллам свидетельствует открытие вироидов. Было выяснено, что возбудители некоторых болезней растений (веретеновидности клубней картофеля, экзкортикоза citrusовых) представляют собой очень короткую нить РНК, устойчивую к ферменту рибонуклеазе и поэтому способную длительное время существовать и репродуцироваться в растительной клетке. Вироид обладает инфекционностью и патогенностью, но не может быть назван организмом.

Важные факты в этом направлении были получены также при изучении взаимоотношений бактерий и бактериофагов. Некоторые фаги, названные умеренными, могут находиться в зараженной клетке в двух состояниях: 1) в автономном, при котором фаг размножается в цитоплазме и вызывает образование потомства и лизис клетки, и 2) в интегрированном, при котором фаговая ДНК, попадая в клетку, не вызывает образования потомства и лизиса клетки, а прикрепляется к ДНК бактерии и удваивается лишь при клеточных делениях, т. е. становится как бы частью бактериального генома.

В автономном и интегрированном состоянии могут находиться не только фаги. Известно, что некоторые штаммы кишечной палочки способны к своеобразному половому процессу — конъюгации с передачей фрагмента ДНК из одной клетки (донора) в другую (реципиент). Для того чтобы бактерия была способна к конъюгации, она должна обладать фактором пола (*F*), который может находиться как в цитоплазме,