

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

А. Д. ЗИНОВА

**ОПРЕДЕЛИТЕЛЬ  
КРАСНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ  
СЕВЕРНЫХ МОРЕЙ  
СССР**

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

А К А Д Е М И Я   Н А У К   С С С Р

БОТАНИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ им. В. Л. КОМАРОВА

А. Д. ЗИНОВА

О П Р Е Д Е Л И Т Е Л Ь  
К Р А С Н Ы Х   В О Д О Р О С Л Е Й  
С Е В Е Р Н Ы Х   М О Р Е Й   С С С Р



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

Москва · 1955 · Ленинград

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Ответственный редактор

Заслуженный деятель науки РСФСР проф. В. П. САВИЧ

Настоящая книга является продолжением начатой в 1953 г. серии определителей по морским водорослям Советского Союза и охватывает все красные водоросли, которые были собраны в пределах северных морей СССР. Книга оформлена по типу «Определителя бурых водорослей северных морей СССР». Она содержит общую часть, в которой даются необходимые сведения о строении и размножении красных водорослей, и систематическую часть, в которой даны, по возможности, полные описания строения красных водорослей нашего севера.

Для облегчения работы по каждой систематической единице (порядок, семейство, род и вид) составлены определительные таблицы; в конце систематической части приложена вспомогательная таблица для определения только родов красных водорослей; почти все виды снабжены рисунками, отражающими их внешний вид и внутреннее строение.

Большая часть иллюстративного материала в систематической части оригинальна и сделана по гербарным образцам из наших северных морей. Кроме того использованы рисунки из работ Е. С. Зиновой по красным водорослям Мурмана. В тех случаях, когда автор не располагал гербарным материалом, иллюстрации выполнены по рисункам ряда других авторов. Описания и рисунки рода *Lithothamnion*, который автором критически не прорабатывался, взяты из работ Чельмана и Фосли.

Для общей части использованы главным образом работы Кюлина, Фрича и Данжара.

При составлении определителя были использованы как опубликованные данные по красным водорослям, так и гербарные материалы, хранящиеся в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова Академии Наук СССР и в Ленинградском и Московском Государственных университетах.

Из опубликованных работ наиболее важными являются в первую очередь статьи Е. С. Зиновой, затем работы систематического и флористического характера Х. Я. Гоби, А. А. Еленкина, К. И. Мейера, Б. К. Флерова, Н. Н. Корсаковой, Ф. Чельмана и некоторые другие.

Большая часть коллекций, собранных до 1935 г. и хранящихся в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова Академии Наук СССР, была обработана в свое время Е. С. Зиновой. Из коллекторов, сборы которых были ею обработаны, следует отметить Е. Л. Аббакумову, А. А. Еленкина, Г. П. Горбунову, Е. Ф. Гурьянову, Е. С. Зинову, Л. К. Лозина-Лозинского, Н. Поле, В. П. Савича, К. К. Сент-Илера, И. Д. Стрельникова и П. В. Ушакова как собравших наиболее обширные и интересные коллекции в различных местах наших северных морей.

При работе над определителем все эти коллекции критически просмотрены автором.

Кроме указанных материалов автор располагал обширными сборами, произведенными им самим, в некоторых случаях при помощи Е. Я. Зенковой, в различных пунктах Белого моря и Мурмана в течение 1930—1940 гг., и кроме того переданными ему для определения коллекциями, собранными Е. Л. Аббакумовой, В. Н. Андреевым, А. Бялыничиным-Бируллей, фельдшером Быковым, З. И. Гайтеровой, А. А. Гемп, К. П. Гемп, Головачевым, Г. П. Горбуновым, Г. С. Гурвичем, Т. П. Гурьевой, Е. Ф. Гурьяновой, Б. Л. Исаченко, Н. М. Книповичем, Е. С. Короткевичем, В. В. Кузнецовым, Е. Е. Либман, Т. А. Матвеевой, С. Г. Павловым, И. С. Сеем, Г. С. Сластиковым, Л. А. Соколовой, Б. А. Тихомировым, П. В. Ушаковым, Хмызниковой, Ю. Д. Цинзерлингом, доктором Шеяном.

Вся работа по изучению красных водорослей 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 КРАСНЫХ ВОДОРΟΣЛЯХ

К красным водорослям или багрянкам, как их называют в русской литературе, относится большая группа растений, тело которых имеет окраску от розового до темнокрасного, почти черного цвета, часто с синевато-фиолетовым оттенком, и в некоторых случаях голубоватого, голубовато-зеленого цвета. Эта окраска зависит от наличия в их клетках, наряду с хлорофиллом, в первую очередь таких пигментов, как красный фикоэритрин и голубой фикоцианин. Помимо окраски эти растения обладают особыми чертами строения своего тела, сложным циклом развития, отсутствием подвижных спор, сложным строением женского репродуктивного органа и др. Все эти особенности позволяют выделить их в особый тип растений — тип *Rhodophyta*.

В основной своей массе красные водоросли — довольно крупные растения, видимые невооруженным глазом; однако среди них нет таких гигантских форм, как среди бурых водорослей; наибольшая длина слоевища у красных водорослей не превышает одного метра. Среди красных водорослей имеется много очень мелких форм и значительное число видов, обладающих микроскопическими размерами. Встречаются здесь, правда в незначительном числе, одноклеточные и очень примитивно организованные формы; основная же масса водорослей этой группы относится к числу форм со сложным, многоклеточным строением.

Красные водоросли обитают преимущественно в морских водах. В противоположность бурым водорослям, в этой группе насчитывается целый ряд видов и даже отдельных родов, которые встречаются только в пресной воде; некоторые виды встречаются и в пресных и в морских водах. Так же, как и бурые водоросли, красные поселяются преимущественно на твердых субстратах или на различных предметах, а также на живых и мертвых организмах как животного, так и растительного происхождения. Получая питательные вещества из окружающей их водной среды, они не нуждаются в почве как источнике питания, к тому же мягкие грунты, как илы или песок, главным образом вследствие своей подвижности, не благоприятствуют развитию красных водорослей.

Среди красных водорослей встречается немало форм, ведущих паразитический или полупаразитический образ жизни, причем эти формы встречаются преимущественно на растительных организмах, главным образом на других видах багряных водорослей. Очень широко развит среди них и эпифитизм, т. е. поселение на других растениях, и в то же время красные водоросли являются субстратом для поселения организмов как из других групп растительного царства, так и из числа мелких животных, обитающих в водной среде.

Красные водоросли широко распространены в морях Земного Шара; они встречаются как в холодных арктических, так и в теплых тропических водах, причем в умеренных и тропических областях по числу видов, а иногда и по биомассе превосходят другие группы водорослей.

Что касается распределения по глубинам, то багрянки обитают и в литоральной и в сублиторальной зонах. Многие из них прекрасно переносят интенсивное солнечное освещение, но обычно при этом меняют свою окраску, становясь более бледно окрашенными по сравнению с индивидуумами, растущими в затененных местах, под покровом других водорослей или в щелях и трещинах скал. Сильное освещение приводит часто почти к полному обесцвечиванию слоевища, однако не приостанавливает жизнедеятельности этих багрянок. У некоторых форм, повидимому, имеются особые приспособления в клетках, в виде телец, обладающих большим лучепреломлением, которые, по мнению ряда авторов, служат для рассеивания света. Помимо обесцвечивания, наблюдалось также и появление зеленой окраски у некоторых видов, находившихся в условиях более сильного освещения по сравнению с нормальными условиями существования. Ряд красных водорослей обладает способностью восстанавливать свою естественную окраску при изменении условий освещения; такое восстановление наблюдалось даже у засушенных гербарных образцов, пролежавших некоторое время при полном отсутствии света.

В сублиторальной зоне красные водоросли обычно численно превосходят бурые и зеленые. Здесь они поселяются не только вместе с ними в более высоких горизонтах сублиторали, но и спускаются значительно глубже, где образуют заросли, состоящие исключительно из красных водорослей. Все же на очень большие глубины красные водоросли не проникают вследствие отсутствия там света, необходимого для процессов их жизнедеятельности. В особо благоприятных условиях — в местах с большой прозрачностью воды — красные водоросли были встречены на 100—120 м (и даже 180 м) глубины; обычной же границей их массового распространения являются глубины в 40—60 м в зависимости от благоприятных для их поселения грунтов.

В наших северных морях красные водоросли встречаются везде, где имеются более или менее подходящие условия для их развития. Температурный режим не является препятствием для их проникновения в наиболее высокие широты. Красные водоросли были обнаружены даже в таких морях с суровым климатом, как Карское море и другие моря, расположенные к востоку от него, вплоть до Берингова пролива. Наибольшее число видов и наиболее густые заросли красных водорослей имеются в западных областях нашего севера, там, куда проникает еще струя теплого течения Гольфстрима, или в местах, расположенных значительно южнее по сравнению с остальными районами, как, например, в Белом море. На Крайнем Севере число видов красных водорослей резко падает, в восточные районы проникают лишь отдельные формы, как, например, *Phycodrys sinuosa*, *Phyllophora interrupta*, *Ceratocolax Hartzii*, *Petrocelis polygyna*, *Polysiphonia arctica* и некоторые другие. Если в Белом море и на Мурмане в литоральной зоне растет значительное число багрянок и такие из них, как *Halosaccion ramentaceum*, *Rhodymenia palmata*, *Porphyra umbilicalis* или *Bangia fuscopurpurea*, местами образуют целые заросли, то в более северных и восточных районах красные водоросли растут исключительно в сублиторальной зоне.

Несмотря на то что большая часть территории наших северных морей лежит за полярным кругом, во флоре красных водорослей встре-

чается довольно много теплолюбивых форм, правда почти исключительно в Баренцовом и Белом морях. Некоторые из таких форм, например *Polysiphonia nigrescens*, *Cystoclonium purpureum*, *Ahnfeltia plicata*, растут в больших количествах; большая же часть теплолюбивых багрянок была найдена в единичных экземплярах. Здесь они, очевидно, достигали своей крайней северо-восточной границы распространения.

Основная масса багрянок в наших морях является пришельцами из Атлантического океана; некоторые виды, как, например, *Halosaccion arcticum*, *Dilsea integra*, *Polysiphonia arctica*, *Callymenia Schmitzii* и другие, являются обитателями Северного Ледовитого океана. Из числа тихоокеанских видов можно назвать только *Phycodrys jimbrata* и *Halosaccion firmum*. Большой интерес в отношении географического распространения представляет *Pantoneura Baerii*, которая обитает в западной половине Северного Ледовитого океана у берегов Арктической Америки, Гренландии, в Баренцовом, Белом и Карском морях, отсутствует в восточной половине Арктики и встречается вновь в северной части Охотского моря; в больших количествах она растет только в Белом и Охотском морях. Значительная часть красных водорослей (около 40 видов) наших северных морей относится к субарктическим формам, т. е. к таким формам, которые в настоящее время обитают вблизи полярного круга по обе его стороны; 20 видов относятся к числу холодно-бореальных видов, т. е. распространенных в северных частях Атлантического океана южнее полярного круга; примерно по 12 видов насчитывается арктических, тепло-бореальных и арктическо-бореальных форм. К последним относятся виды, широко распространенные как в северной половине Атлантического океана, так и во многих частях Северного Ледовитого океана. Таким образом мы видим, что благодаря влиянию Гольфстрима в нашей водорослевой флоре имеется много тепловодных элементов, чего не наблюдается в других местах Северного Ледовитого океана, расположенных в тех же широтах.

Так же как и бурые водоросли, багрянки имеют большое практическое значение. С давних пор в ряде стран человек употребляет в пищу некоторые виды красных водорослей в качестве приправы к другим блюдам или добывает из них желеобразные вещества для приготовления студней и желе. Студенистые вещества, из которых особенно известен агар, добывают промышленным способом и используют в пищевой и кондитерской промышленности, а также в микробиологических и других научно-исследовательских работах для приготовления питательных сред при выращивании различных организмов. В мировом хозяйстве для добытия студенистых веществ используются некоторые виды родов *Ahnfeltia*, *Chondrus*, *Gelidium*, *Gigartina*, *Phyllophora*, *Euclima* и др. Из филлофоры у нас до войны добывали иод; но теперь это производство оставлено и филлофора идет только на изготовление агара; для этой же цели используется и анфельция.

В некоторых странах, например в Японии, ведется культура некоторых багрянок в естественных условиях, путем расчистки и увеличения площади, годной для поселения нужной водоросли. Для этой цели употребляют камни, которые укладывают на определенной глубине, или пучки веток древесных пород, нижние концы которых закапывают в мягкий грунт. На ветках или на новых камнях оседают и прорастают споры культивируемых водорослей. Подобные работы производят только на мелководье в прибрежной полосе, где во время отлива удобно собирать растущие там водоросли.

МОРФОЛОГИЯ И АНАТОМИЯ КРАСНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

В основной своей массе красные водоросли являются многоклеточными, сложно организованными растениями; вместе с тем среди них имеются — правда немногочисленные — формы, состоящие всего из одной клетки, как, например, *Chroothese* или *Porphyridium* (рис. 1 А, В).

В основе строения всех многоклеточных красных водорослей, так же как и бурых, находится клеточная нить, причем в этой группе водорослей ее можно отчетливо проследить во всех порядках и почти у всех форм.

Наиболее примитивные черты строения наблюдаются у водорослей из класса *Protofloridae* или *Bangioideae*. Только здесь встре-

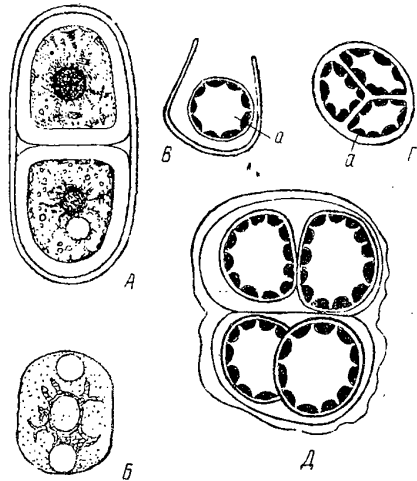


Рис. 1. Одноклеточные слоевища. А — *Chroothese mobilis* Pasch. et Petr.; В — *Porphyridium cruentum* (Ag.) Naeg.; С, Д — *Rhodospira sordida* Geitl. а — автоспора. (По Кюлину, 1937).

чаются одноклеточные слоевища и здесь же можно наблюдать и наиболее просто организованные многоклеточные водоросли. Однорядные клеточные нити таких багрянок, как *Asterocytis*, *Goniotrichum* (рис. 2, А и В; рис. 38), представляют собой ряд клеток, окруженных общей оболочкой; никаких усложнений в морфологическом строении, кроме ветвления, здесь не имеется. Слоевище прикрепляется к грунту своей базальной клеткой, в органы размножения превращаются или отдельные клетки, или части этих клеток,

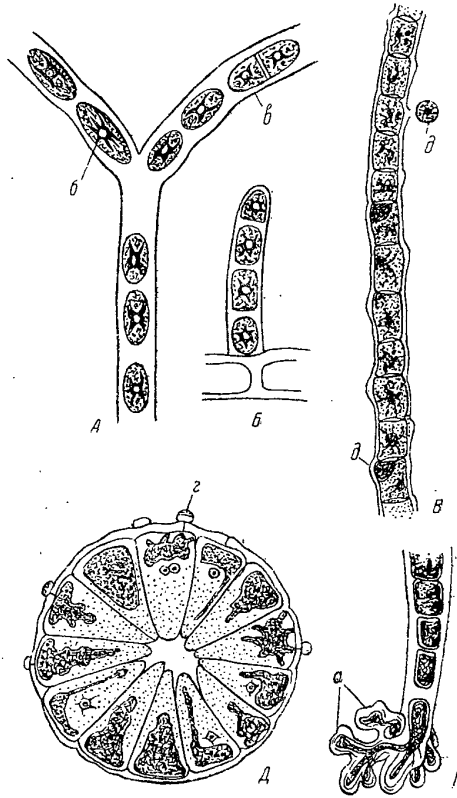


Рис. 2. Нитевидные слоевища. А и В — *Asterocytis ramosa* (Thw.) Gobi; В и Г — *Erythrotrichia carnea* (Dillw.) J. Ag.; Д — *Bangia fuscopurpurea* (Dillw.) Lyngb., поперечный срез многорядной части слоевища. а — ризоидальные выросты; б — звездчатый хромофор; в — пиреноид; г — сперматий; д — моноспора. (По Кюлину, 1937).

при этом они часто не очень сильно отличаются от соседних вегетативных клеток.

Усложнение в организации слоевища в этом классе у нитевидных форм происходит за счет появления продольного деления клеток, благодаря чему слоевище становится многорядным, например, у *Bangia* (рис. 2, Д; рис. 43), и за счет образования различного рода выростов у клеток, расположенных в основании слоевища, в результате чего создается особый орган прикрепления (рис. 2, Г, а); органы размножения у этих водорослей более дифференцированы, часто собраны в группы, которые могут изменять внешний облик слоевища.

У багрянки *Compsopogon* выделяется наружный ряд более мелких окрасленных клеток, образующих коровой слой, который покрывает центральную осевую нить, состоящую из крупных, почти бесцветных клеток (рис. 3). По строению слоевища эта багрянка стоит ближе к представителям класса *Florideae*, однако по характеру органов размножения она напоминает некоторых членов класса *Bangioideae*, систематическое положение ее еще не ясно.

Кроме нитевидных форм, в классе *Bangioideae* имеются также и пластинчатые формы. К самым примитивным из них относятся микроскопические пластиночки *Erythrocladia*, состоящие из рыхло или плотно соединенных коротких клеточных нитей (рис. 4, А), клетки которых более или менее сходны между собой. Пластины *Porphyropsis* (рис. 4, В и В) состоят из более или менее плотно соединенных клеток, но в ее основании заметен уже небольшой бугорок, служащий для прикрепления к грунту; клетки такого бугорка обычно сходны с клетками остального слоевища, но иногда они имеют небольшие выросты, направленные к грунту. Подобного рода выросты у клеток в основании слоевища, но длинные и многочисленные, как у бангии, имеются в пластинах у рода *Porphyra*, который

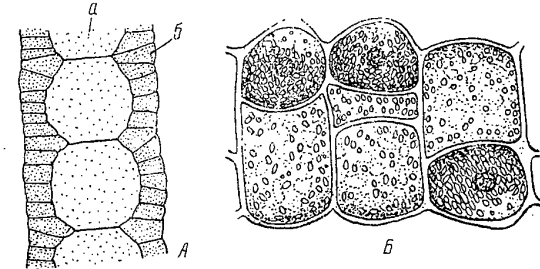


Рис. 3. *Compsopogon coeruleus* (Balb.) Mont. А — продольный срез слоевища; В — часть коровых клеток со спорангиями. а — осевая нить слоевища; б — коровой слой. (По Кюлину, 1937).

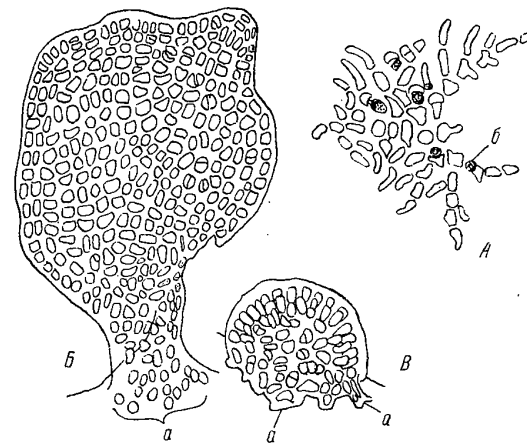


Рис. 4. Пластинчатые слоевища. А — *Erythrocladia irregularis* Rosenv.; В и В' — *Porphyropsis coccinea* (J. Ag.) Rosenv. а — выросты в основании пластины; б — моноспорангии. (По Кюлину, 1937).

по своей организации стоит выше рода *Porphyropsis*. У пластин порфиры, кроме хорошо развитого органа прикрепления, имеющего вид присоски — подошвы, имеются усложнения в строении органов размножения и в характере их расположения в слоевище, что служит даже систематическим признаком в разграничении видов у этого рода. Усложнение в строении слоевища *Kyliniella* состоит в том, что у нее слоевище делится на две части: микроскопическую базальную пластину и поднимающийся от нее пучок однорядных клеточных нитей (рис. 5).

Для всей этой группы красных водорослей следует отметить еще следующие черты, отличающие их от

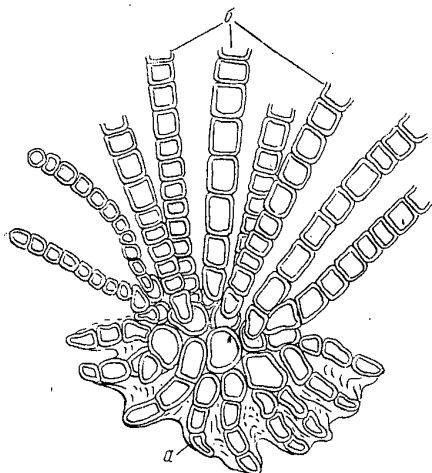


Рис. 5. *Kyliniella latvica* Skuja. а — базальная пластина; б — вертикальные нити. (По Кюлину, 1937).

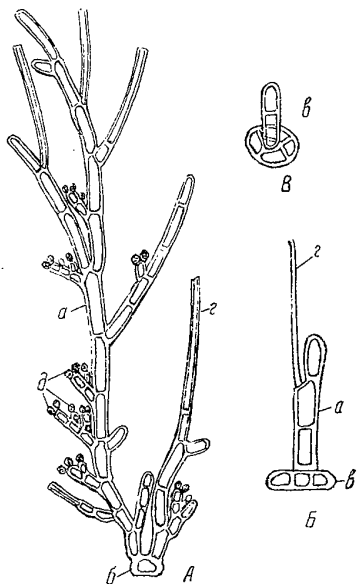


Рис. 6. А — *Kylinia rhipidandra* (Rosenv.) Parcnf.; Б и В — *Kylinia secundata* (Lyngh.) Parcnf. а — нитевидное однорядное слоевище; б — базальная клетка; в — базальная пластина (с поверхности и на разрезе); г — волосок; д — сперматангии. (По Кюлину, 1937).

остальных багрянков: отсутствие межклеточных соединений, которые хорошо развиты у всех остальных красных водорослей; общую для всех звездообразную (лучевую) форму хроматофора; почти у всех форм центральное положение пиреноида в хроматофоре, а также примитивные черты в строении и развитии органов размножения и не всегда ясно выраженную смену гаметофита и спорофита, о чем будет сказано дальше (см. стр. 28).

Все остальные багрянки, объединенные в класс *Florideae*, обладают в различной степени сложно построенным многоклеточным слоевищем. Наиболее просто организованное слоевище имеет вид однорядных клеточных нитей, как правило разветвленных (рис. 6). Прикрепляется к грунту такое слоевище посредством развивающихся в его основании ризоидальных нитей, базальных пластинок или небольших подошв и присосок, состоящих из плотно соединенных, часто бесцветных коротких клеточных нитей. Конечная клетка ветвей может сильно удлиниться и приобретать вид волоска; кроме того на концах веточек развиваются настоящие во-

лоски, обычно состоящие из одной очень длинной и бесцветной клетки. В нижней части слоевища, иногда и на значительном его протяжении могут образовываться длинные тонкие нити, которые, стелясь по слоевищу и переплетаясь между собой, образуют рыхлый, не сомкнутый коровой слой. Органы размножения возникают сбоку ветвей или на их вершинах и по своему строению отличаются от соседних вегетативных клеток.

Усложнением в организации нитевидного слоевища следует считать появление многочисленных дополнительных коротких веточек (рис. 7), обычно довольно сильно разветвленных, которые в одних случаях местами, в других более или менее плотным слоем окружают основную нитевидную ось и ее разветвления. Там, где эти веточки развиты

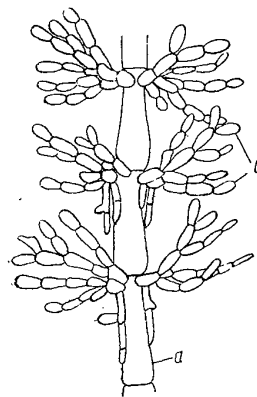


Рис. 7. *Sirodotia suecica* Kütz. а — центральная осевая нить; б — боковые короткие разветвленные веточки. (По Кюлину, 1937).

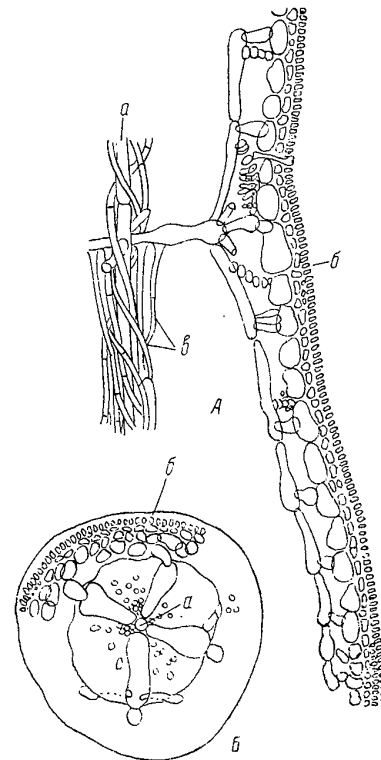


Рис. 8. А — *Lemanea australis* Atkins., часть продольного среза слоевища; Б — *Lemanea annulata* Kütz., поперечный срез слоевища. а — центральная осевая нить; б — коровой слой, состоящий из сильно разветвленных нитей; в — гифы или ризоидальные нити. (По Кюлину, 1937).

по всей периферии слоевища и расположены сомкнутым слоем, они образуют так называемый коровой слой или кору багрянков. Строение такого корового слоя очень разнообразно и порой весьма сложно.

Коровые нити могут быть различной длины и в различной степени сильно или слабо разветвлены; чаще всего они меньше ветвятся вблизи центральной осевой нити и сильно у периферии слоевища, где образуют густо разветвленные пучочки (рис. 7). Обычно конечные клетки коровых нитей самые мелкие, по сравнению с остальными клетками слоевища, и интенсивно окрашены, так как в них сосредоточена ассимиляционная

деятельность растения; в литературе они часто носят название ассимилляторов. Клетки внутренней части корового слоя чаще бесцветны или слабо окрашены; у форм с хорошо развитым коровым слоем клетки центральной оси и ее разветвлений бесцветны; в них, как и в клетках внутренней части корового слоя, можно наблюдать отложение запасных веществ.

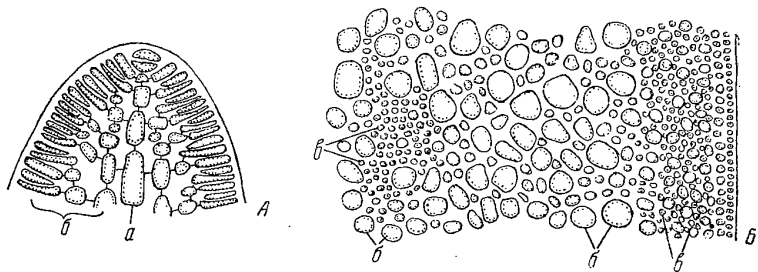


Рис. 9. *Gelidium cartilagineum* (L.) Gail. А — продольный разрез верхней слоевища; В — поперечный срез слоевища. а — центральная осевая нить; б — разветвленные нити корового слоя; в — мелкие клетки ризоидальных нитей. (По Кюлину, 1937).

В ряде случаев как вокруг осевой нити, так и в коровом слое, в наружной и внутренней его частях, развиваются длинные или короткие бесцветные, редко окрашенные нити: это так называемые гифы или ризоидальные нити. Иногда гифы развиваются в очень большом количестве, составляя значительную часть тела слоевища, например у *Lemanea*, *Gelidium* или *Cystoclonium* (рис. 8 и 9).

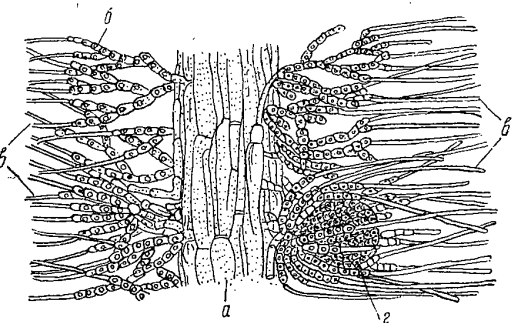


Рис. 10. *Helminthora divaricata* (Ag.) J. Ag. а — центральный пучок осевых нитей; б — нити корового слоя; в — волоски; г — цистокарп. (По Кюлину, 1937).

В центре слоевища. Вокруг пучка осевых нитей, так же как и вокруг одной центральной оси, у некоторых форм развиваются гифы.

В альгологической литературе водоросли, в основе строения которых лежит одна осевая нить, носят название одноосевых; водоросли же, обладающие пучком осевых нитей, называются многоосевыми. Ольтманс (Oltmanns, 1904) соответственно различал центрально-нитевой (одноосевой) и фонтанный (многоосевой) типы строения. Одноосевой тип строения наблюдается в порядках *Gelidiales* и *Ceramiales*, многоосевой в по-

рядке *Rhodymeniales*; в порядках же *Nemalionales*, *Cryptonemiales* и *Gigartinales* встречаются оба эти типа строения.

Органы размножения у водорослей с рыхлым коровым слоем расположены внутри корового слоя и обычно не заметны с поверхности (рис. 10, в). Очень часто концы коровых нитей этих водорослей снабжены волосками (рис. 10, в).

Слоевища водорослей с рыхлым коровым слоем чаще всего имеют цилиндрическую или сдавленно-цилиндрическую, иногда почти плоскую форму; обычно они бывают довольно обильно разветвлены (рис. 11). Очень часто такие слоевища сильно пропитаны студенистым веществом и тогда они наощупь очень мягки и слизисты; благодаря студенистому веществу, которое соединяет коровые нити в компактную массу, слоевище кажется состоящим из плотно соединенных друг с другом клеток.



Рис. 11. А — *Nemalion multifidum* (Web. et Mohr) J. Ag.; В — *Lemanea catenata* Kütz. (По Кюлину, 1937).

Водоросли с очень рыхлым коровым слоем встречаются преимущественно в порядке *Nemalionales*, куда относятся багрянки с наиболее примитивными чертами строения. Такие формы имеются и в порядке *Cryptonemiales*, однако здесь, как и в последующих порядках, коровой слой претерпевает значительные изменения, состоящие главным образом в том, что его строение значительно упрощается, коровые нити сильно укорачиваются и более плотно прилегают друг к другу; в результате наблюдается более плотно построенное слоевище, в котором зачастую трудно бывает различить центральную ось и ее ответвления (рис. 12 и 13). В ряде случаев укорочение коровых нитей и сближение клеток настолько сильно, что у взрослого слоевища нельзя найти следов его нитевидной структуры и оно кажется имеющим плотное, как бы тканевое строение. Только изучение точки роста таких водорослей позволяет видеть, что клетки их здесь отчленяются от центральной осевой клетки таким образом, что образуются короткие нити, клетки которых не имеют никаких сообщений с клетками соседних нитей, а только плотно к ним примыкают. В этом отношении большой интерес представляют растущие вершины представителей из семейств делессериевых и родомеловых (рис. 14 и 15).

Длина коровых веточек, степень их развития и степень уплотнения как корового слоя, так и центральной части слоевища сильно варьируют, но можно отметить, что уплотнение и вторичное упрощение в строении



слоевища увеличиваются от наиболее примитивных по своему развитию красных водорослей к наиболее высоко развитым формам.

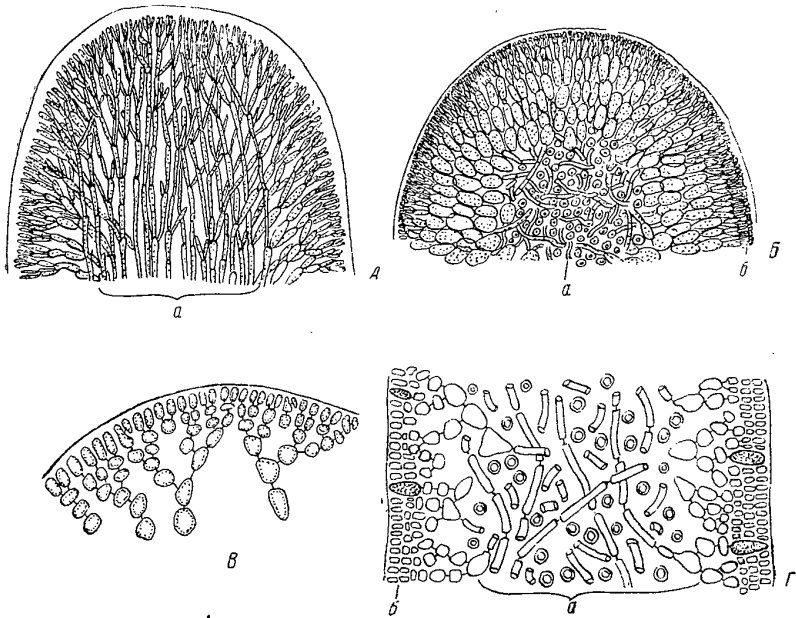


Рис. 12. А — *Furcellaria fastigiata* (Huds.) Lamour., продольный разрез вершины слоевища; В — то же, поперечный срез цилиндрической части слоевища; С — *Schizymenia pacifica* Kyl., продольный разрез вершины слоевища; Д — то же, поперечный срез пластинчатой части слоевища. а — центральный пучок нитей; б — сильно уплотненный коровой слой. (По Кюлину, 1937).

В каждом порядке имеются некоторые отступления от намеченной линии развития, но лишь в немногих случаях трудно бывает решить, к ка-

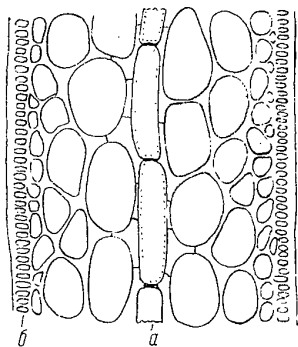


Рис. 13. *Nypnea musciformis* (Wulf.) Lamour. Продольный срез слоевища. а — центральная осевая нить; б — плотный коровой слой. (По Кюлину, 1937).

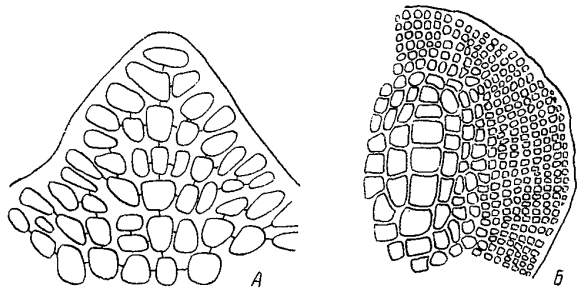


Рис. 14. *Yendonia crassifolia* (Rupr.) Lam. А — растущая вершина, черточки — плазматические тяжи — соединяют клетки, отделившиеся друг от друга; В — поперечный срез стебелька. (По Кюлину, 1924).

кому типу строения относятся те или иные багрянки; к числу таких относятся, например, *Callophyllis* (рис. 16).

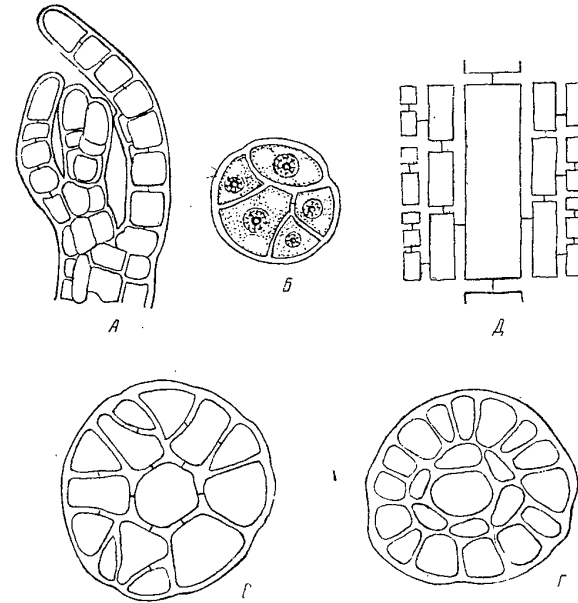


Рис. 15. *Rhodomela virgata* Kjellm. А — растущая вершина; В — отделение первичных сифонов в растущей вершине; С и Д — поперечные срезы слоевища на более поздней стадии развития; Е — схема соединения клеток в многорядном слоевище на продольном срезе. (По Кюлину, 1937).

Органы размножения у форм с уплотненным строением слоевища развиваются у представителей порядков *Nemalionales* и *Cryptonemiales*

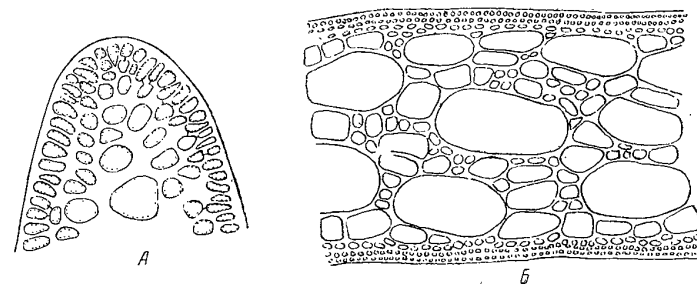


Рис. 16. А — *Callophyllis obtusifolia* J. Ag., растущая вершина плоского слоевища с несколькими деятельными клетками; В — *Callophyllis edentata* Kyl., поперечный срез слоевища. (По Кюлину, 1937).

преимущественно внутри корового слоя, в остальных порядках цистогарпы постепенно выступают на поверхность слоевища. У представителей

порядков *Gelidiales*, *Gigartinales* и *Rhodymeniales* цистокарпы имеют еще вид бугорков, возвышающихся над поверхностью слоевища, тогда как в порядке *Ceramiales* они уже полностью расположены на его поверхности. В порядке *Ceramiales* очень часто встречаются особого рода веточки, состоящие из однорядных клеточных нитей, простых или разветвленных, бесцветных или, чаще, слабо окрашенных в розоватый цвет. Веточки эти расположены на вершине и вблизи вершины основного слоевища и его ветвей, появляются в определенное время года, главным образом во время плодоношения, и потом опадают (рис. 17, а). Эти веточки носят название трихобластов. У некоторых форм на них развиваются сперматангии, цистокарпы и иногда на их базальной клетке возникает боковая ветвь слоевища

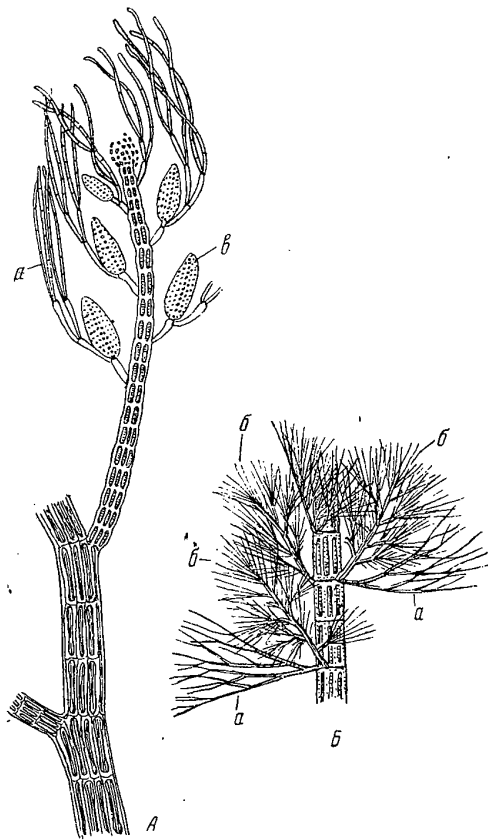


Рис. 17. Трихобласты. А — *Polysiphonia violacea* (Roth) Grev; В — *Brongniartella byssoides* (Good. et Wood.) Schmitz. а — трихобласты; б — боковые ветви слоевища; в — сперматангии. (А — по Гауку, 1885; В — по Кюлину, 1937).

(рис. 17, б). У *Brongniartella* трихобласты не отваливаются, а являются постоянным образованием и интенсивно окрашены (рис. 17, В).

У некоторых форм концы ветвей могут сильно удлиниться и спирально скручиваться; благодаря таким усикам водоросли цепляются за другие, рядом с ними расположенные (рис. 112).

Встречаются здесь и волоски, которые в противоположность нитевидным формам образуются не на концах ветвей, а на поверхности слоевища (рис. 18). Базальной клеткой волоска служит одна из коровых клеток, которая у некоторых форм бывает крупнее остальных. В семействе *Co-*

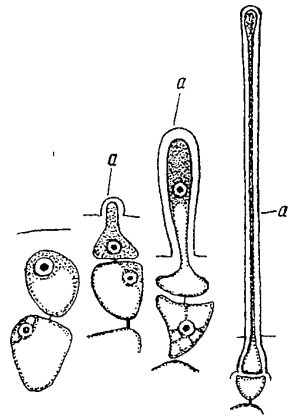


Рис. 18. Образование волосков у *Cystoclonium purpureum* (Huds.) Batt. а — волосок. (По Кюлину, 1937).

*rallinaceae* базальная клетка волоска очень велика и снабжена особым выростом, от которого уже и начинается волосок (рис. 19); эти клетки носят название трихоцитов, а в более старой литературе обозначались термином гетероциты.

Одни из красных водорослей в классе *Florideae* прикрепляются к субстрату посредством ризоидов, имеющих вид длинных одноклеточных нитей, свободные концы которых образуют род присоски, в виде лопастного диска (рис. 20, А); у других форм в основании слоевища развиваются многоклеточные ризоидоподобные, часто разветвленные побеги (рис. 20, В и В'). Из них некоторые являются столонами, т. е. побегами, от которых возникают новые растения (рис. 20, Г, Д). Нередки также однослойные или многослойные пластинки; последние часто превращаются в компактную, плоскую или коническую подошву или диск (рис. 20, Д). Нередко на ветвях слоевища, соприкасающихся с грунтом, или на ризоидальных побегах возникают дополнительные органы прикрепления в виде присосок, состоящих из группы коротких нитей с бесцветными клетками, собранными в компактные сильно укороченные веточки с дисковидным свободным концом (рис. 20, е).

Внешняя форма красных водорослей из класса *Florideae* очень разнообразна; здесь встречаются как нитевидные, так и цилиндрические, шнуroidные, пластинчатые или плоские, разветвленные и не разветвленные слоевища. Среди нитевидных форм встречаются слоевища, как состоящие из однорядных клеточных нитей, например у *Callithamnion* или *Kylinia* (рис. 6), так и имеющие сложное строение, например у *Polysiphonia* (рис. 17, А) и других. Особенно разнообразна внешняя форма у водорослей с плоским слоевищем; здесь встречаются пластины, простые или рассеченные на лопасти и снабженные в основании крошечным стебельком с подошвой; у других форм плоское слоевище сильно расчленено на различной формы ветви, которые у большинства видов расположены в одной плоскости (рис. 21). Пластинчатые слоевища некоторых водорослей бывают снабжены одним или несколькими ребрами или нервами, разнообразной формы отверстиями или выростами (рис. 21 и 22). Пластины с нервами нередко напоминают листья цветковых растений; это сходство еще более увеличивается, когда такие «листья» располагаются на черешках и стеблях, образовавшихся из ребер и жилок после разрушения пластинчатой части.

Края пластинчатых слоевищ могут быть гладкими или волнистыми и даже курчавыми; часто края имеют всевозможные выросты, мелкие или очень крупные; у некоторых форм на этих выростах развиваются органы размножения (рис. 23). Крупные выросты по краю слоевища по своей форме обычно напоминают основную пластину и носят название пролификаций.

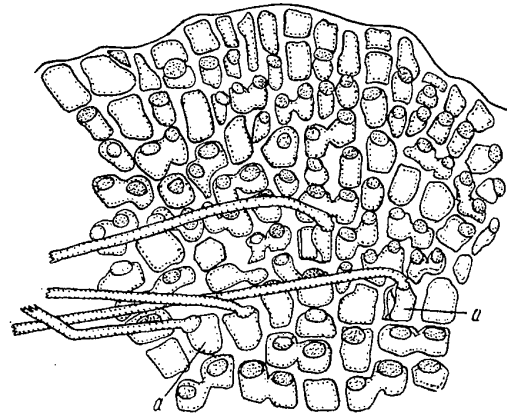


Рис. 19. Трихоциты (а) у *Melobesia Lejolisii* Rosan. (По Кюлину, 1937).

Встречаются также слоевища в виде пленок или корок, некоторые из них частично или полностью пропитываются известью. Среди красных водорослей имеется целое семейство *Corallinaceae*, все представители которого имеют кальцинированные слоевища; кроме корковидных форм

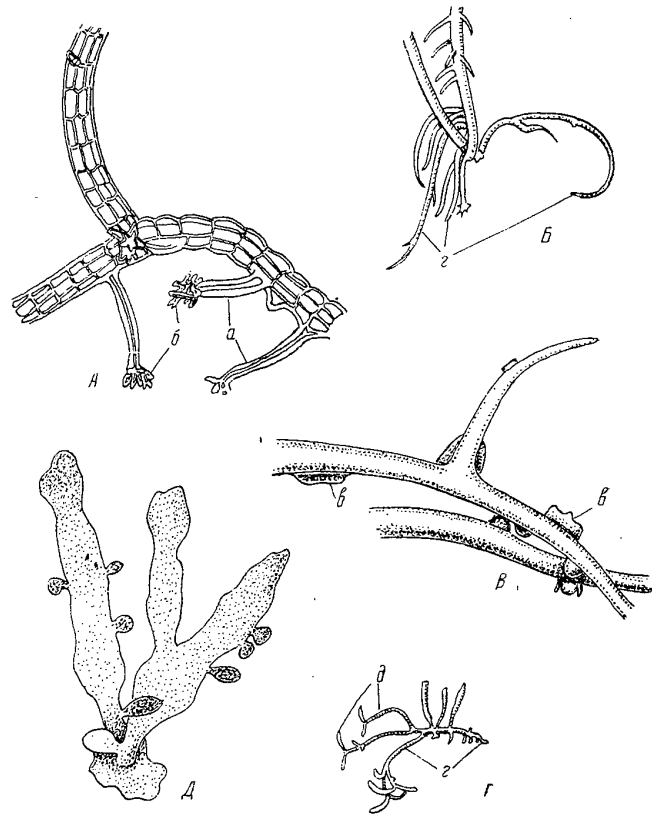


Рис. 20. Органы прикрепления. А — *Brongniartella byssoides* (Good. et Wood.) Schmitz, одноклеточные ризоиды с присоской; В и В' — *Cystoclonium purpureum* (Huds.) Batt., ризоидообразные побеги; Г — *Furcellaria fastigiata* (Huds.) Lamour., ризоидообразные побеги со столонами; Д — *Phyllophora Traillii* Holm. et Batt. с плоской подошвой. а — ризоиды; б — присоска с лопастными краями; в — многоклеточная присоска; г — ризоидообразные побеги; д — столоны. (А, В, Г — по Розенвинге, 1931; В' — по Фричу, 1945).

здесь же встречается большое число кораллоподобных слоевищ и слоевищ, состоящих из кальцинированных члеников, соединенных друг с другом короткими не пропитанными известью участками слоевища (рис. 24).

Как уже упоминалось выше (стр. 5), среди красных водорослей имеется немало полупаразитических и паразитических форм. Слоевище таких водорослей сильно редуцировано и имеет вид шариков с ровной или очень неровной поверхностью или вид пучочков, состоящих из толстых цилиндрических или уплощенных веточек (рис. 98 и 122). В некоторых

случаях основная часть слоевища целиком погружена в тело водоросли-хозяина и на поверхности последнего развиваются только органы размножения, как, например, у *Choreonema* (рис. 24). Достоинно внимания то обстоятельство, что главная масса таких паразитических форм обитает только на других красных водорослях, причем в систематическом отношении они близко родственны своим хозяевам.

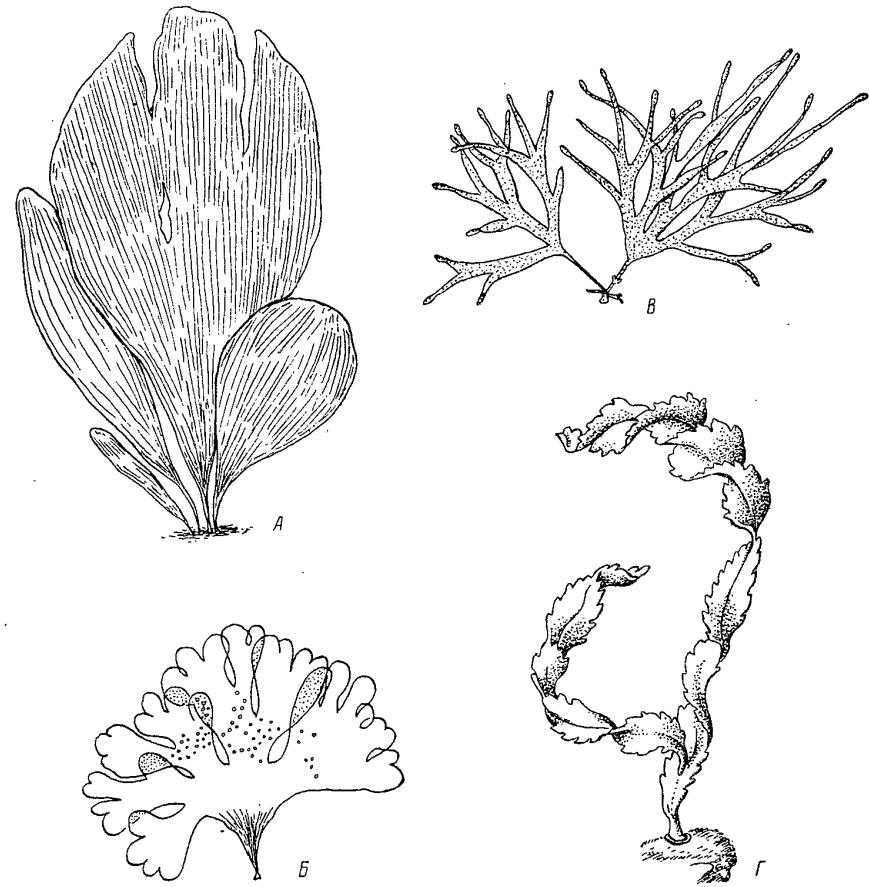


Рис. 21. Внешняя форма красных водорослей. А — *Dilsea edulis* Stackh.; В — *Myriogramme Bonnemaisonii* Kyl.; В' — *Rhodymenia attenuata* Daws.; Г — *Vidalia volubilis* (L.) J. Ag. (А и В — по Ньютон, 1931; В' — по Смицу, 1944; Г — по Кюлину, 1937).

Рост слоевища у красных водорослей в классе *Bangioideae* осуществляется посредством деления клеток в любой части слоевища. В классе *Flo-rideae* рост происходит благодаря деятельности одной (у односеменных форм; рис. 14) или нескольких (у многосеменных форм) верхушечных клеток (рис. 12); лишь в немногих случаях наблюдается краевой рост, где деятельностью оказываются многие краевые клетки (рис. 12, В). Этот тип роста Кюлин (Kulín, 1937) считает вторичным явлением, происшедшим от односеменных и многосеменных форм.

Деятельная верхушечная клетка отделяет книзу небольшое количество клеток при помощи поперечных или косых перегородок. Каждая из этих первичных клеток дает начало основным частям слоевища: его осевым нитям, основным ветвям и коровым нитям. Этот процесс возникновения ткани слоевища разнообразен у разных водорослей, часто очень сложен, но постоянен и характерен для отдельных групп багрянок.

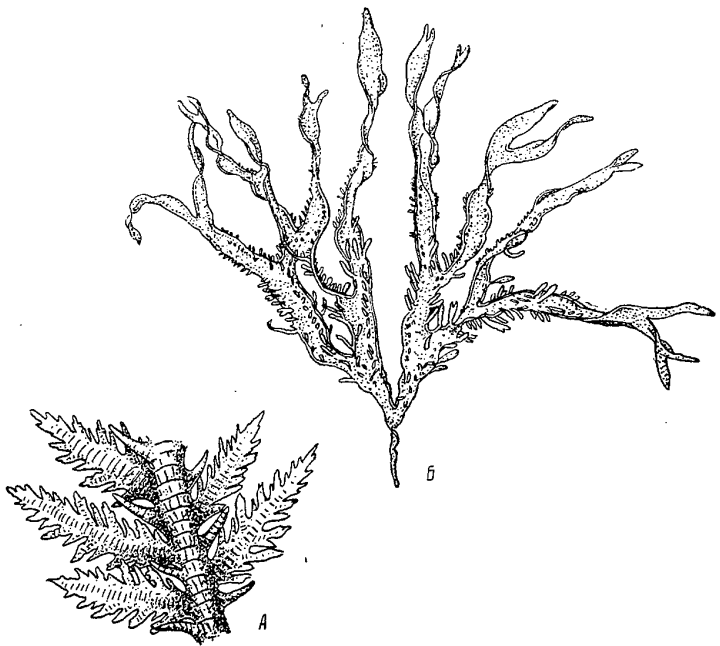


Рис. 22. Внешняя форма красных водорослей. А — *Dipterosiphonia heteroclada* (J. Ag.) Falkenb.; В — *Gigartina cristata* (Setch.) Setch. et Gardn.; В — *Phycodrys Setchellii* Skottsbl. (А — по Фричу, 1945. В, В — по Смицу, 1944).

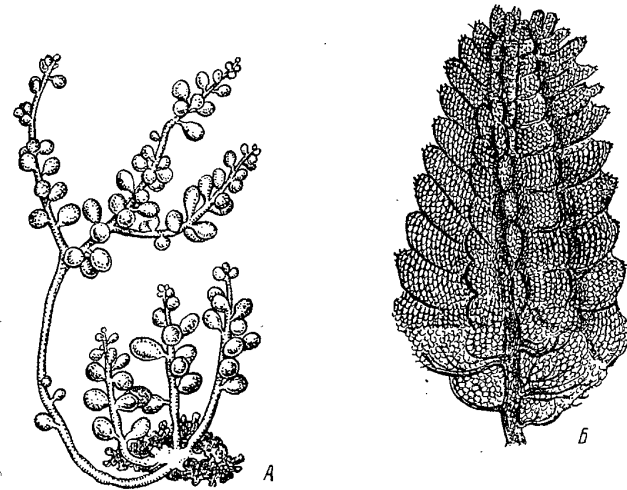
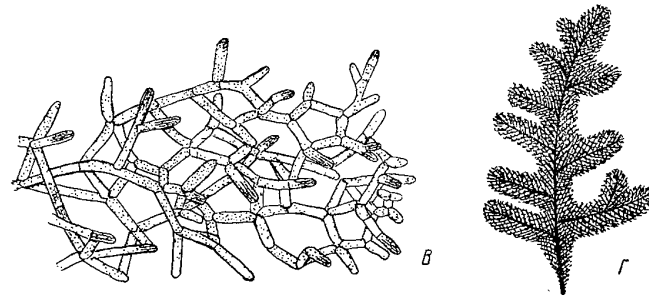


Рис. 23. Внешняя форма красных водорослей. А — *Botryocladia uaria* (Wulf.) Kyl.; В — *Dictyurus purpurascens* Borg; В — *Halodyction mirabile* Zanard.; Г — *Thuretia quercifolia* Decne. (По Кюлину, 1937).



Что касается ветвления слоевища, то среди красных водорослей наблюдаются различные типы ветвления; чаще всего встречается моноподиальный тип, но известны также и симподиальный и дихотомический типы. Последний встречается у многих представителей багрянок и часто сопровождается появлением вторичных боковых ветвей, отходящих в различных местах слоевища. К таким вторичным боковым побегам часто относятся и вышеупомянутые пролификации, как, например, у *Rhodymenia* (рис. 125, 128 и 129).

Расположение ветвей у красных водорослей довольно разнообразно. Весьма часто все ветви бывают расположены в одной плоскости, даже у сильно разветвленных форм; этот характер наблюдается как при моноподиальном, так и при симподиальном и дихотомическом типах ветвления, как у плоских, пластинчатых, так и у нитевидных и шнуровидных слоевищ. Расположение ветвей вокруг основной оси наблюдается преимущественно при моноподиальном типе ветвления, причем ветви здесь могут быть расположены в строго определенном порядке, отходя на определенном расстоянии друг от друга по восходящей спирали (рис. 25). Правильность такого расположения может затушевываться появлением дополнительных вторичных ветвей.

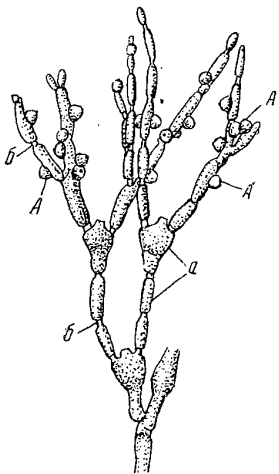


Рис. 24. *Corallina rubens* L. с *Choreonema Thuretii* (Born.) Schmitz (A); a — кальцинированные членики, б — участки слоевища, не пропитанные известью. (По Гауку, 1885).

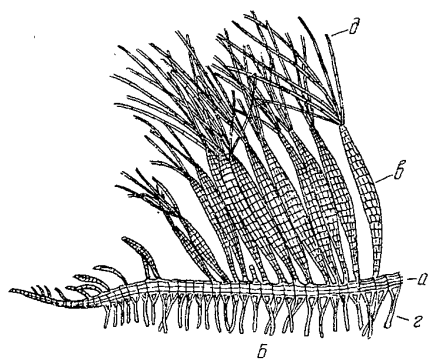
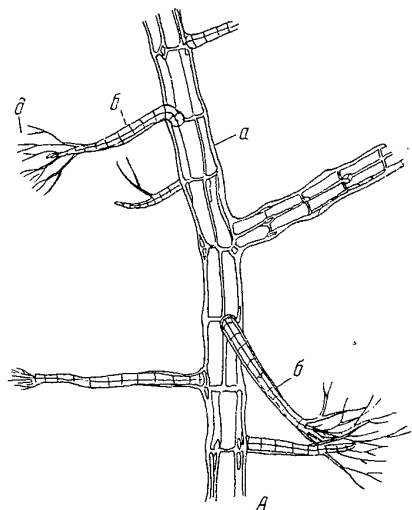


Рис. 25. А — *Polysiphonia violacea* (Roth) Grev., боковые веточки, расположенные по спирали; В — *Siactothamnion cyathophilum* Voerg., дорзивентральное строение слоевища. a — основная нитевидная часть слоевища; б — боковые ветви; в — вертикальные побеги; г — ризоиды; д — трихобласты. (А — по Розенвинге, 1923 — 24; В — по Фричу, 1945).

Широко распространено среди багрянок очередное и супротивное расположение ветвей, положение их к тому же и в одной плоскости придает слоевищу перистый вид, так широко распространенный среди красных водорослей (рис. 22 и 23). Довольно редко встречается мутовчатое поло-

жение ветвей (рис. 137). Следует отметить еще так называемое дорзивентральное ветвление, встречающееся преимущественно среди родомеловых и заключающееся в основном в том, что основные или вторичные ветви у них расположены только на одной стороне основной оси или ветвей. У этих водорослей часто основная часть слоевища стелется по субстрату; на стороне, обращенной к субстрату, развиваются органы прикрепления, на противоположной же стороне развиваются вертикальные побеги, которые могут ветвиться или любым из выше приведенных способов, или же только в одном направлении, на одной из своих сторон (рис. 25, В). Здесь можно наблюдать самые причудливые формы слоевища (рис. 23).

Клетки, из которых построено тело красных водорослей, состоят из оболочки, цитоплазмы, ядра, пластид, вакуолей и других включений.

Оболочка клеток красных водорослей состоит в основном из двух слоев, из которых внутренний слой образован целлюлозой, а наружный пектиновыми соединениями; целлюлоза отсутствует у ряда водорослей из класса *Bangioideae*. Снаружи слоевище бывает покрыто тонкой оболочкой — кутикулой, но иного строения, чем у цветковых растений; возможно, что это довольно толстый слой пектиновых веществ. У многих красных водорослей внешняя часть оболочки сильно желатинизирована или превращена в пектиновую слизь (у водорослей со слизистым слоевищем).

Пектиновые вещества клеточной оболочки являются солью кальция особых пектиновых кислот. Пектиновые вещества багрянок способны растворяться и давать сильно слизистые растворы. Слизь эта, имеющая общее название желёзы, имеет различный химический состав у разных водорослей; из слизей особенно известны: агар — найденный у *Eucheuma*, *Gelidium*, *Ahnfeltia*, карраген — у *Chondrus* и *Gigartina* и нори — у *Porphyra*. В последнее время усиленно изучается состав желёзы у различных видов багрянок, благодаря чему установлен целый ряд разновидностей приведенных выше слизей.

В оболочках некоторых багрянок (*Cystoclonium*, *Gelidium*, *Laurencia*) был обнаружен амилоид. У кораллиновых, у *Galaxaura* и *Liagora* клеточные стенки пропитаны известью, которая сначала выступает в срединной пластинке, а затем проникает в целлюлозный слой; вокруг цитоплазмы у этих водорослей обнаружен особый тонкий слой оболочки, лишенный извести. Химические анализы показали, что состав известковых соединений различается у разных видов; так, у *Galaxaura* был обнаружен арагонит, тогда как у кораллиновых — кальцит. Имеются также указания о нахождении в оболочках багрянок соединений органической серы, магния и железа.

Отличительной особенностью клеточных оболочек красных водорослей является их способность к сильному набуханию после отмирания клетки в некотором изменению их химической природы, благодаря чему они с трудом поддаются окраске при их исследовании.

Рост оболочки происходит путем откладывания новых слоев на старые, разрыва и раздвигания последних, так что, например, оболочки верхушечных клеток у *Bornetia* имеют вид вставленных друг в друга частей (рис. 26); новые слои откладываются всегда под известным углом; вся оболочка имеет слоистый вид.

Цитоплазма красных водорослей обладает большой вязкостью и очень плотно пристает к клеточным стенкам. Плазма красных водорослей очень чувствительна к изменению степени солености окружающей ее среды, чем объясняется уменьшение размера слоевища и степени его разветвле-

ния, а также сильное уменьшение количества видов в морях с пониженной соленостью воды.

Вегетативные клетки многих видов багрянок содержат одно ядро, к такому относятся представители класса *Bangioideae*, порядка *Nemalionales* и водоросли, стоящие на более низкой ступени развития в порядках *Cryptonemiales* и *Gigartinales*. У многих видов верхушечные клетки, молодые клетки и клетки корового слоя — с одним ядром, тогда как более старые клетки в стволиках и главных ветвях содержат много ядер; это наблюдается у водорослей из порядков *Gelidiales*, *Rhodymeniales*, *Ceramiales* и у многих представителей порядков *Cryptonemiales* и *Gigartinales*. В порядке *Ceramiales* у *Antithamnion* клетки всегда одноядерны, тогда как у *Callithamnion* встречаются виды и с одноядерными и с многоядерными клетками.

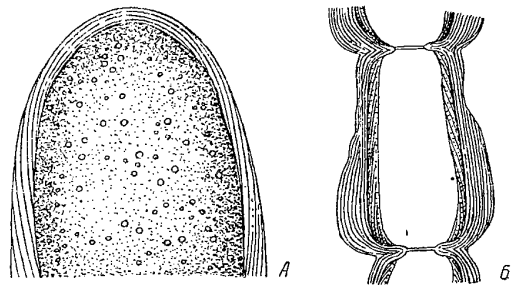


Рис. 26. Оболочки клеток. А — *Bornetia secundiflora* (J. Ag.) Thur.; В — *Antithamnion cruciatum* (Ag.) Naeg. (По Кюлину, 1937).

У некоторых видов *Polysiphonia*, *Vidalia* и *Plocamium* отдельные ряды клеток содержат по одному ядру, тогда как окружающие их более мелкие клетки многоядерны; клетки центральных нитей некоторых видов часто одноядерны, а окружающие их клетки могут содержать много ядер.

Органы размножения — тетраспоры, карпоспоры и спермации — всегда одноядерны; но даже у форм, клетки которых снабжены только одним ядром, вокруг

яйцеклетки или вокруг ауксиллярных клеток появляются клетки, содержащие по несколько ядер.

В ядре красных водорослей всегда имеется довольно крупное ядрышко, в отдельных случаях наблюдалось и по несколько мелких ядрышек. Во время деления ядра у некоторых видов были обнаружены центросомы, расположенные у полюсов веретена. В клетках красных водорослей находится один или несколько хроматофоров различной формы и величины (рис. 27). Как уже упоминалось выше (стр. 10), у всех представителей класса *Bangioideae* в каждой клетке имеется один звездообразный хроматофор, в центре которого расположен один пиреноид (рис. 1 и 2). В классе *Florideae* такое же звездообразное строение хроматофора наблюдается у водорослей порядка *Nemalionales*, стоящих на низкой ступени развития. Хроматофоры этих же водорослей имеют и пиреноид, расположенный или в центре, или сбоку хроматофора. При боковом положении пиреноида хроматофор приобретает вид лопастной пластины. Но уже и в этом порядке появляются хроматофоры лентовидной или пластинчатой формы, снабженные еще пиреноидом.

У водорослей остальных порядков пиреноид уже не встречается, а хроматофор в большинстве случаев имеет или лентовидную, или линзообразную форму и различные переходы между этими основными формами. Водоросли, стоящие на более низкой ступени развития, обладают хроматофором лентовидной формы, линзообразные же хроматофоры встречаются главным образом у форм, стоящих на высокой ступени развития. Количество хроматофоров в клетке также увеличивается от более низких

по развитию форм к более высоким. Форма хроматофора может быть различна в разных клетках одного и того же индивидуума, например в крупных центральных клетках *Ceramium* хроматофор имеет вид мелких лент, тогда как в мелких коровых клетках — вид лопастных пластин. Однако форма хроматофора характерна для отдельных крупных групп. Центральные клетки сложно организованных форм лишены хроматофора.

В хроматофорах багрянок содержится несколько пигментов; наиболее важными из них являются хлорофилл, фикоэритрин и фикоцианин; кроме перечисленных в них имеются каротин и ксантофил.

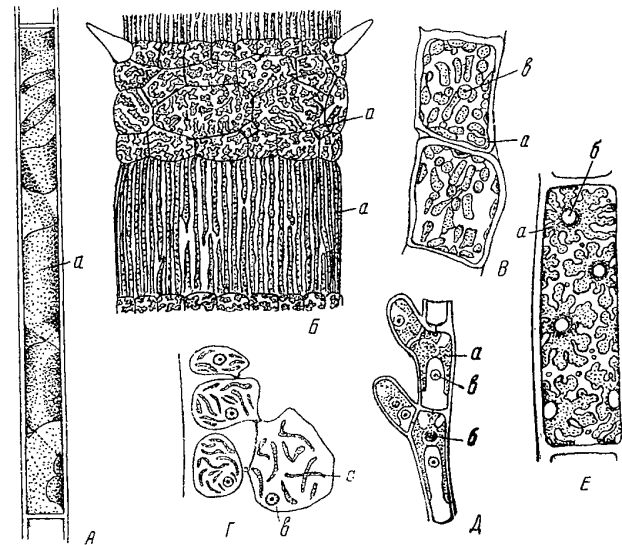


Рис. 27. Хроматофоры. А — *Rhodochorton chantransioides*; В — *Ceramium* sp.; С — *Cystoclonium purpureum* (Huds.) Batt.; Д — *Asparagopsis armata* Harv.; Е — *Kylinia rhipidandra* (Rosenv.) Papenf.; Е — *Kylinia floridulum* (Rosenv.) Papenf. а — хроматофоры; б — пиреноиды; в — ядра. (По Кюлину, 1937).

Хлорофилл находится обычно в очень небольшом количестве и встречается в модификации «а», распространенной во всех группах растительного царства, и недавно открытой модификации «d», присущей только багрянкам (Manning and Strain, 1943). Главными представителями каротиноидов являются лютеин и β-каротин; первый из них распространен у зеленых водорослей и встречается у *Chrysophyceae*, второй у всех групп растительного царства. Фикоэритрин, в форме γ-фикоэритрина (фикобилин), и фикоцианин (γ-фикоцианин) встречаются только у багрянок. Фикоэритрин и фикоцианин синезеленых водорослей отличаются от этих пигментов красных водорослей и представляют собой другие их модификации. Недостаточно еще полными исследованиями у красных водорослей обнаружен ряд пигментов, встречающихся главным образом у синезеленых и золотистых водорослей; имеются также некоторые пигменты, общие с эвгленовыми, бурыми и диатомовыми водорослями.

Кюлин (Kylin, 1937) указывает, что интенсивный красный цвет имеют багрянки, обитающие в сублиторали или на значительных глубинах, их окраска обусловлена наличием фикоэритрина, фикоцианин у этих водорослей отсутствует. Литоральные формы приобретают различные оттенки от буро-красного до красно-фиолетового цвета, у таких багрянок наряду с фикоэритрином обнаружен и фикоцианин. С увеличением силы света красные водоросли сначала становятся светлокрасными, затем приобретают желтоватую окраску и, наконец, могут полностью обесцветиться. На основании изменений окраски Кюлин выделяет несколько типов по цвету, у которых соответственно меняется состав пигментов.

Кроме упомянутых красных и буро- или фиолетово-красных групп, он отличает красный цвет с бурым оттенком, характерный для типичных представителей родомеловых, благодаря наличию у них особой модификации фикоэритрина, затем серый и темнозеленый цвета пресноводных багрянок *Balrachospermatum* и *Lemanea*, обусловленные определенными сочетаниями фикоэритрина и фикоцианина; синезеленый и яркозеленый цвета других пресноводных багрянок обязаны наличию фикоцианина и отсутствию фикоэритрина; белый цвет наблюдается у паразитических багрянок.

Для защиты от интенсивных солнечных лучей у некоторых багрянок,

особенно обитающих в тропических и субтропических морях на незначительной глубине, имеются в клетках особые мелкие тельца протеиновой, иногда танноидной природы, которые обладают способностью рассеивать световые лучи (рис. 28, а). Проведенные наблюдения показывают, что при сильном освещении эти тельца располагаются у наружной стенки поверхностных клеток корового слоя слоевища, тогда как хроматофоры передвигаются на боковые и задние стенки. При слабом освещении тельца передвигаются на боковые стенки, уступая место хроматофорам. Эти тельца, носящие название иридирующих телец, в падающем свете придают водорослям голубовато-стальной блеск. У некоторых видов вместо мелких телец возникает в клетке линзообразное тело, которое с понижением интенсивности освещения растворяется (рис. 28, б).

Продуктом ассимиляции у красных водорослей является полисахарид, или так называемый крахмал багрянок. Химическая природа его еще окончательно не установлена, но считают, что он химически отличается от крахмала цветковых растений и очень близок к амилопектину и гликогену. Это глюцидное вещество имеет у разных багрянок различную химическую и физическую природу, благодаря чему при окрашивании иодом у разных водорослей приобретает различную окраску. Крахмал багрянок представляет собой полутвердые тела разнообразной формы; в них порой можно наблюдать концентрические зоны с уплотненной цен-

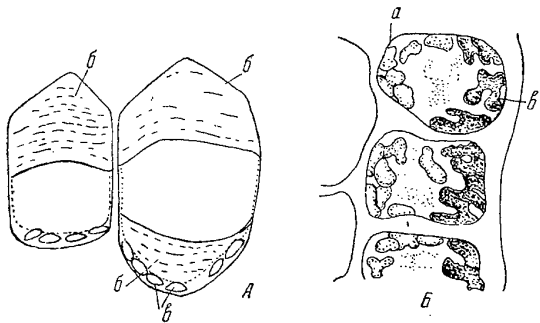


Рис. 28. Иридирующие тельца. А — *Gastroclonium clavatum* (Roth) Ardiss.; В — *Nyctophyllum* sp. а — мелкие иридирующие тельца; б — крупные иридирующие тела; в — хроматофоры. (По Кюлину, 1937).

тральной частью; в поляризованном свете тела дают черный крест; крахмальные зерна багрянок расположены в клетке вне пластид, чем они еще отличаются от обычных крахмальных зерен (рис. 29).

Крахмал багрянок образуется только у водорослей из класса *Florideae*; в классе *Bangioidae* продуктом ассимиляции является, по видимому, гликоген; последний в большом количестве накапливается у пресноводных багрянок. У некоторых видов, особенно летом, встречаются галактосид глицероля и флоридосид; простые сахара изредка встречаются в очень малых количествах; жиры в этой группе не известны.

Простые сахара, галактосид и флоридосид, так же как и ряд других веществ, по указанию Кюлина (Kylin, 1937), находятся в вакуолях, которые, как и у других растений, являются составной частью клетки. Химический состав сока вакуолей у багрянок очень разнообразен и различен у разных видов красных водорослей.

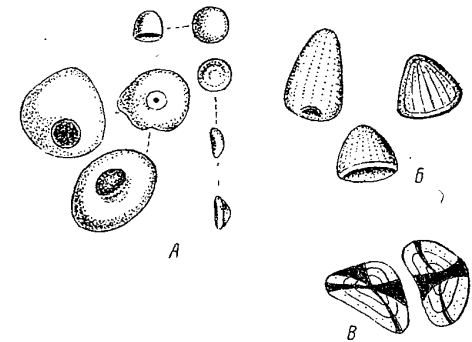


Рис. 29. Крахмальные зерна. А — *Ptilota plumosa* (L.) Ag.; В — *Gracilaria dura* (Ag.) J. Ag.; В — ? (А и В — по Кюлину, 1937; В — по Фричу, 1945).

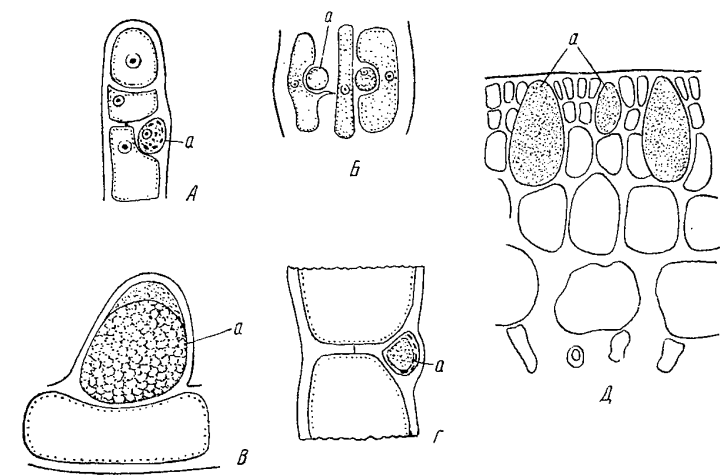


Рис. 30. Железистые клетки (а). А и С — *Trailliella intricata* Batt.; В — *Falkenbergia Hillebrandii* (Born.) Falkenb.; В — *Antithamnion plumula* (Ell.) Thur.; Д — *Opuntiella californica* (Farl.) Kyl. (По Кюлину, 1937).

Одной из особенностей красных водорослей является наличие у них особых клеток, носящих название пузырчатых, друзовых или железистых (рис. 30). Эти клетки, встречающиеся чаще всего у поверхности

слоевища, заполнены полностью или частично бесцветным, сильно свето-преломляющим веществом. Исследования различных авторов показали, что эти клетки содержат иодистые или бромистые соединения и белковые вещества. Чаще всего у самых различных водорослей встречались иодистые соединения.

Другой особенностью багрянок является вторичное соединение соседних клеток друг с другом. При делении клетки материнская и дочерняя клетки остаются соединенными друг с другом посредством поры, образовавшейся во вновь возникшей перегородке. Это — так называемая первичная пора, которая имеется у всех представителей класса *Florideae* и отсутствует в классе *Bangioideae*. Кроме первичной поры у целого ряда форм в классе *Florideae*, преимущественно у высокоразвитых его представителей, имеются еще и вторичные поры, которые соединяют уже не материнские и дочерние клетки, а рядом расположенные, соседние, с которыми до этого никакого сообщения не имелось. Эта вторичная пора возникает следующим образом: одна из клеток отчленяет от себя маленькую дочернюю клетку, с которой остается соединенной посредством первичной поры. Стенка, разделяющая обе клетки, постепенно утолщается и отодвигает дочернюю клетку к соседней, с которой она смыкается и в конце концов сливается; но пора, соединявшая материнскую и дочернюю клетки, остается и после слияния дочерней клетки с соседней и становится теперь порой, соединяющей соседние клетки (рис. 31). Такими вторичными порами клетка может соединяться со всеми рядом с ней лежащими; кроме того, в отдельных случаях наблюдалось по нескольку вторичных пор между двумя соседними клетками.

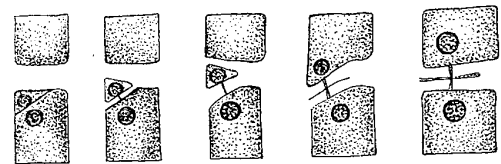


Рис. 31. Образование вторичных пор у *Polysiphonia violacea* (Roth) Grev. (По Кюлину, 1937).

Поры красных водорослей образуются в возникающей при делении клеток оболочке, в месте, где проходит соединительная линия между двумя сестринскими ядрами. Отверстие в перегородке затянуто очень тонкой плазматической перепонкой. По обе стороны перепонки образуется по толстой пластине, имеющей утолщенные края и тонкую середину. Обе пластины соединены друг с другом при помощи плазменных тяжей, которые пронизывают первичную перепонку (рис. 31).

#### РАЗМНОЖЕНИЕ КРАСНЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ

Размножение багрянок — процесс сложный, в общих чертах сходный с размножением бурых водорослей, но имеющий целый ряд специфических черт, отличающих багрянки от других групп растений.

Как уже отмечалось выше (стр. 10), водоросли из класса *Bangioideae* отличаются от остальных красных водорослей не только по строению слоевища, но и по характеру размножения. У форм, стоящих на самых низких ступенях развития, имеется только вегетативное размножение. Виды *Porphyridium* размножаются путем деления их клеток на две новые клетки. У *Chroothese* и *Rhodospira* новые клетки могут быть окружены довольно долгое время материнской оболочкой (рис. 1). Обособление спор как таковых можно считать с момента появления автоспор, образование ко-

торых принципиально не отличается от вегетативного деления клеток на две. Таких спор у *Rhodospira* образуется от 4 до 16 (рис. 1, Г, а).

У *Porphyridium* возникают моноспоры (споры, развивающиеся по одной в клетке), которые обладают амёбовидным движением. Моноспоры встречаются у всех остальных представителей класса *Bangioideae*, как просто, так и более сложно организованных. У *Asterocytis* образуется уже два вида спор — голые моноспоры, вскоре после выхода из клетки покрывающиеся оболочкой и прорастающие в новые растения, и акинеты, споры, покрытые оболочкой еще в материнской клетке и представляющие собой, повидимому, покоящиеся споры. В моноспоры превращается или вся вегетативная клетка, или только ее часть, отделившаяся предварительно от нее путем деления, например у *Erythrotrichia* (рис. 2, В, в). При образовании моноспор у *Bangia* вегетативная клетка может делиться на 2—4 споры.

Половое размножение известно у целого ряда родов класса *Bangioideae*, например у *Erythrotrichia*, *Bangia*, *Porphyra*. В ряде клеток этих водорослей, путем неоднократных делений, образуются спермации — мелкие, бесцветные, лишенные оболочки споры, с одним ядром и хорошо заметным хроматофором. У *Erythrotrichia* спермации, а также и моноспоры способны несколько двигаться на месте, но механизм этого движения не известен. У остальных водорослей спермации лишены движения.

Другие клетки указанных родов превращаются в женские органы размножения — карпогоны, ничем не отличающиеся по виду от вегетативных клеток. У некоторых видов *Porphyra* на наружной стороне клеток образуется очень короткий трубчатый вырост — прообраз трихогены остальных красных водорослей, стоящих на более высокой ступени развития (рис. 52). Спермации прилипают или к поверхности слоевища над карпогоном, или к трихогине; оболочки их в месте соприкосновения растворяются, и содержимое спермации переливается в карпогон. После оплодотворения в карпогоне развивается одна или несколько карпоспор; карпоспоры лишены оболочки и после выхода из карпоспорангия способны к амёбовидному движению. Спустя некоторое время карпоспора покрывается оболочкой и начинает прорастать.

Карпоспоры бангии и порфиры прорастают в однорядные клеточные нити; у порфиры эти нити разветвлены и в их клетках обнаружены не звездчатые, а лентовидные хроматофоры. В клетках этих нитей развиваются моноспоры, из которых возникает новое слоевище бангии и порфиры. Таким образом, у этих водорослей имеется уже чередование гаметофита и спорофита.

Редукционное деление, повидимому, имеет место при первом делении оплодотворенной яйцеклетки; таким образом, бангиевые являются гаплоидными растениями.

По характеру размножения в классе *Bangioideae* различают 3 группы, обособленные в отдельные порядки; к первой группе относятся водоросли, которые размножаются только вегетативным путем (порядок *Porphyridiales*); вторая группа объединяет формы, образующие моноспоры, служащие для бесполого размножения (порядок *Goniotrichales*); и наконец, в третью группу входят водоросли, имеющие половое и бесполое размножение и чередование гаметофита со спорофитом (порядок *Bangiales*).

В классе *Florideae*, за немногими исключениями, имеются половое и бесполое размножения, чередование гаметофита и спорофита; почти как правило, этот процесс происходит сходно у всех багрянок из класса *Florideae*, изменяясь лишь в деталях, характерных для отдельных групп.



Исключение из этого правила составляет только порядок *Nemalionales*; кроме того отдельные отклонения имеются и в других порядках.

Бесполое размножение в порядке *Nemalionales*, в который входят багрянки с наиболее примитивными чертами развития, происходит при помощи моноспор, у некоторых видов способных к амёбовидному движению, частично при помощи тетраспор.

У большей части видов этого порядка моноспоры развиваются на вполне развитых растениях, обычно на концах ветвей (рис. 53) или ассимиляционных нитей. У некоторых же, например у *Batrachospermum*, моноспоры развиваются на однорядных разветвленных клеточных нитях, по внешнему виду сходных с *Chantransia*. На таких нитях позднее развивается нормальное слоевище; эта стадия носит название молодой шантранзиевидной стадии развития.

Тетраспоры, т. е. споры, возникающие по 4 в одной клетке (тетраспорангии), являются основным органом бесполого размножения у подавляющего большинства красных водорослей. Тетраспорангии у нитевидных форм развиваются на концах ветвей или на маленьких дополнительных веточках, возникающих сбоку ветвей и обычно называемых ножками, подставками или рукоятками. Иногда такие веточки отсутствуют, и тогда тетраспоры бывают расположены сбоку клетки, чаще на небольшом ее выросте, это сидячие тетраспоры (рис. 32, А). Чаще всего тетраспоры развиваются в коровом слое водорослей, на коровых нитях (рис. 32, Б). У некоторых видов на поверхности слоевища образуются группы однорядных клеточных нитей — нематемии, и тетраспоры развиваются на этих нитях или между ними, на поверхности основного слоевища (рис. 32, В). В семействе *Corallinaceae* тетраспоры возникают в особых углублениях — концептакулах, по несколько вместе на его дне и боковых стенках; часто они бывают отделены друг от друга стерильными нитями — парафизами (рис. 32, Г, Д, е). Концептакулы открываются наружу одним или несколькими отверстиями; в последнем случае на нем имеется род крышечки, которая пронизана отверстиями, сообщающимися с тетраспорангией, каждый тетраспорангий имеет свой выход (рис. 32, Д, д). Концептакулы встречаются и у некоторых других водорослей.

Тетраспорангии чаще развиваются в основном слоевище, но нередко можно видеть их в особых выростах слоевища, имеющих различную форму и расположенных или по краю слоевища у пластинчатых форм, или на его поверхности. В семействе *Delesseriaceae* тетраспорангии развиваются кроме того в особых плодоносных листочках, отходящих от среднего ребра или жилки (рис. 32, а). У дазиевых имеются так называемые стихидии — плодоносные листочки, развивающиеся на особых дополнительных веточках (рис. 32, ж). Тетраспорангии у *Polysiphonia* возникают в периферических сифонах.

Большой частью тетраспорангии расположены поодиночке, иногда же они собраны в небольшие группы в виде цепочек, цепочки эти иногда имеют разветвленный вид (рис. 33).

По характеру деления, происходящего в тетраспорангии, в результате которого возникают тетраспоры, различают крестообразно, зонально или тетраэдрически разделенные тетраспорангии. В крестообразно разделенном тетраспорангии вначале возникает поперечная стенка, затем обе половины делятся в продольном направлении. Продольные деления в верхней и нижней половине тетраспорангия могут проходить в одной плоскости или в разных, направленных перпендикулярно друг к другу (рис. 32, В). При зональном делении все плоскости деления параллельны

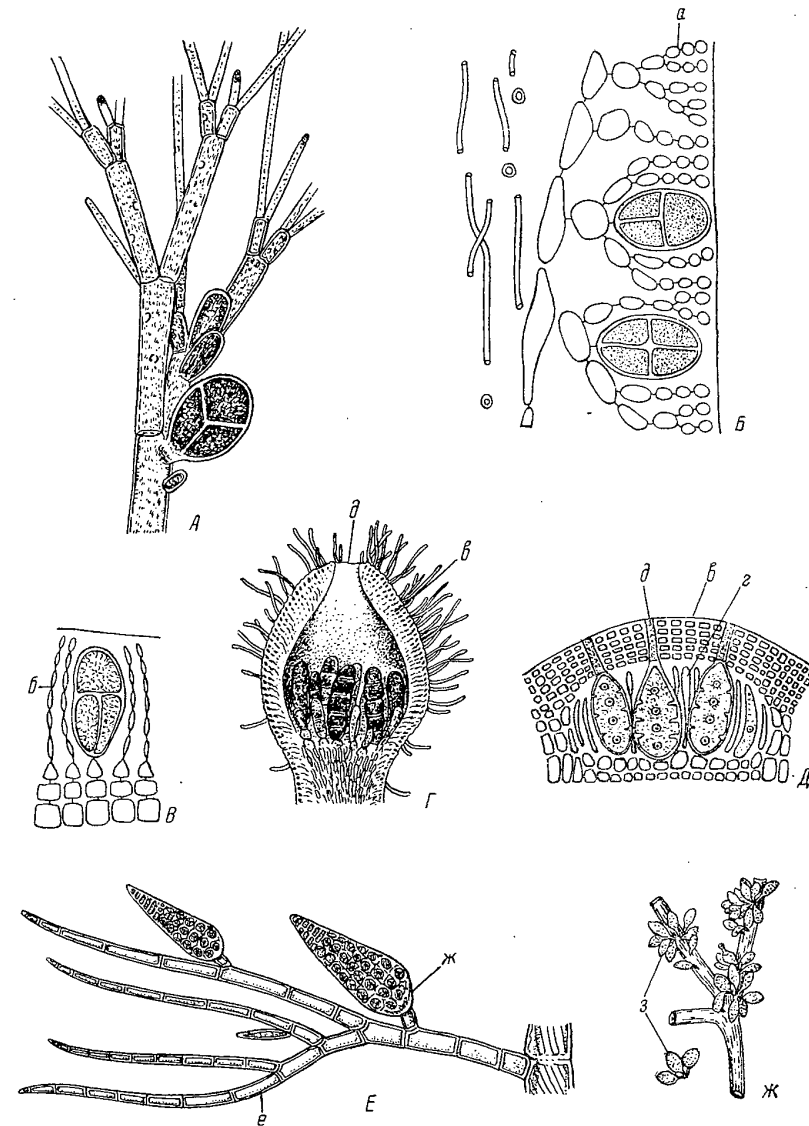


Рис. 32. Тетраспоры. А — *Callithamnion corymbosum* (Sm.) Lyngb.; В — *Nemastoma Laingii* Kyl.; С — *Peyssonelia Dubyi* Crouan.; Д — *Corallina mediterranea* Aresch.; Е — *Epilithon membranaceum* (Esp.) Heydr.; F — *Dasya arbuscula* Ag.; G — *Delesseria sanguinea* (L.) Lam. а — коровые нити; б — нити нематемии; в — концептакулы; г — парафизы; д — выходные отверстия; е — трихобласты; ж — стихидий; з — плодоносный листочек. (А—Д — по Кюлину, 1937; Е — по Ньютон, 1931; Ж — по Гауку, 1885).

друг другу и в таком случае тетраспоры расположены в один ряд (рис. 32, Г). При тетраэдрическом делении плоскости деления направлены друг к другу под косым, а не под прямым углом, как это имеет место при крестообразном делении (рис. 32, А).

В громадном большинстве случаев при образовании тетраспор происходит редукционное деление. У водорослей, размножающихся только тетраспорами, например у *Rhodochorton* или *Lomentaria* (из порядка *Nemalionales*) или *Rhododermis* (из порядка *Cryptoneimiales*), редукционного деления не происходит.

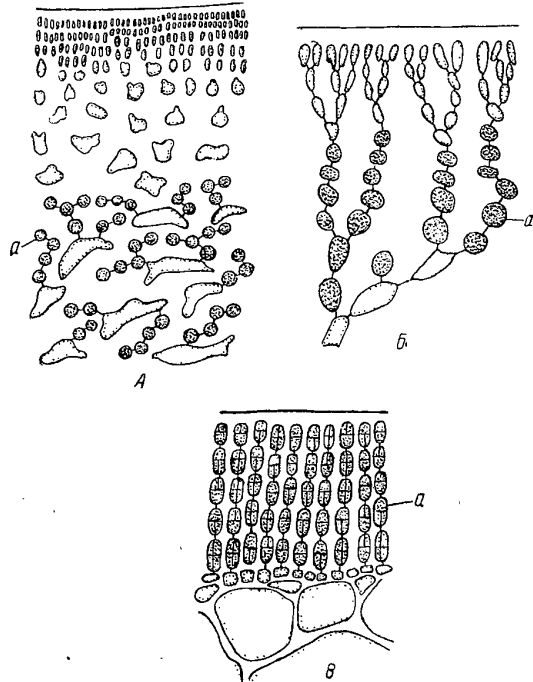


Рис. 33. Тетраспоры (а). А — *Iridaea cordata* Kyl.; В — *Rhodoglossum affine* (Harv.) Kyl.; В — *Stenogramma interrupta* Harv. (По Кюлину, 1937).

ного деления при их образовании не происходит (рис. 34, В). К таким же параспорам относят и споры *Seirospora*, которые расположены у этой водоросли не группой, а цепочкой (рис. 34, В). Параспоры же рода *Monospora* представляют собой типичные моноспоры.

Из тетраспор, полиспор и частично из моноспор развивается гаметофит, т. е. растение, несущее половые органы размножения.

Половое размножение у красных водорослей из класса *Florideae* происходит при помощи сперматид и ♀ яйцеклетки; последняя развивается в особой клетке, носящей название карпогона.

В сперматангиях — мужских органах размножения багрянок — возникает по одному сперматидию в каждой сперматангии. Сперматидии лишены способности к движению и поэтому пассивно переносятся водой с места на место. Некоторые авторы наблюдали у сперматидий амёбовидные движения.

Кроме моноспор и тетраспор у красных водорослей известны полиспоры и параспоры. У некоторых водорослей материнская клетка спорангия вначале одноядерная, становится многоядерной и затем в ней возникает несколько одноядерных спор. При образовании этих полиспор происходит редукционное деление; из них, так же как из тетраспор, возникают гаметофиты; таким образом, они по своему характеру гомологичны тетраспорам (рис. 34, А).

Под названием параспор в литературе приводятся споры различного характера. У *Plumaria*, *Ceramium* и *Callithamnion* возникают особые группы спор, которые, по мнению Кюлина (Kylin, 1937), являются вегетативными спорами, так как редукционного деления при их образовании не происходит (рис. 34, В). К таким же параспорам относят и споры *Seirospora*, которые расположены у этой водоросли не группой, а цепочкой (рис. 34, В). Параспоры же рода *Monospora* представляют собой типичные моноспоры.

Сперматангии развиваются на поверхности слоевища, на конечных клетках коровых нитей и большей частью собраны в обширные группы — сорусы, беловатого или бледножелтоватого цвета; в отдельных случаях группы сперматангиев погружены в небольшие углубления слоевища, а у семейства *Corallinaceae* развиваются в особых мужских концептакулах. У нитевидных форм сперматангии собраны кучками на вершине или сбоку ветвей (рис. 6, δ); у дазиевых они развиваются на стихидиях, а у родомеловых на трихобластах; в последнем случае они имеют вид различной формы конусов (рис. 17, ε). В некоторых случаях сперматангии развиваются в нематетях, на их нитях. Чаще всего сперматангии расположены на поверхности слоевища в один ряд, но у некоторых форм они расположены довольно длинными вертикальными рядами.

Карпогон — женский орган размножения — представляет собой отдельную клетку, богатую содержимым, делящуюся на 2 части: брюшную, собственно карпогон, и трихогину, различной длины волосовидное образование на вершине брюшной части, с полостью внутри (рис. 35, б и в). Карпогон возникает обычно на клетках внутренней части корового слоя, таким образом он достаточно глубоко погружен в ткани слоевища; только у нитевидных форм и у многих представителей из порядка *Ceramiales* карпогон возникает у поверхности или на поверхности слоевища. С внешней средой погруженный в слоевище карпогон сообщается посредством трихогины, которая достигает поверхности слоевища и своим верхним концом выступает наружу. Трихогина имеется не только у погруженного в слоевище карпогона, но у всех карпогонов красных водорослей вообще и является их отличительной чертой.

Принесенные водой сперматидии оседают на вершине трихогины, оболочки их растворяются, и через образовавшееся отверстие ядро сперматидии по полости трихогины переходит в брюшную часть карпогона. После слияния ядер яйцеклетки и сперматидии трихогина отделяется от брюшной части карпогона слизистой пробкой и вскоре отмирает.

Образовавшаяся в карпогоне зигота не проходит стадии покоя, а начинает свое дальнейшее развитие, которое идет по-разному у разных групп. Так как в этом развитии имеется очень много деталей, характеризующих не только большие группы водорослей, но и отдельные роды и даже виды, в дальнейшем изложении будет указано только на основные черты развития зиготы, конечным результатом которого являются карпоспоры — споры, из которых вырастает новое растение — спорофит, т. е. растение, несущее бесполое органы размножения.

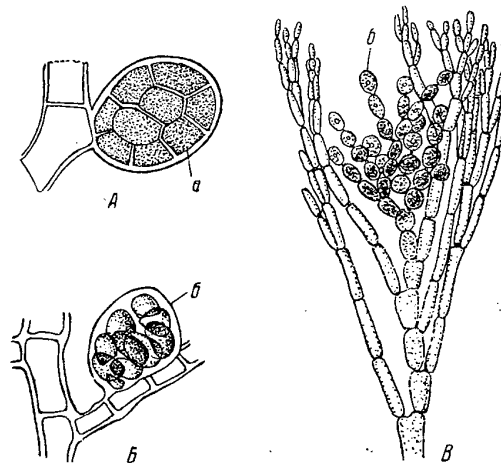


Рис. 34. Полиспоры (а) и параспоры (б). А — *Pleonosporium vancouverianum* J. Ag.; В — *Callithamnion Hookeri* (Dillw.) Harv.; В — *Seirospora Griffithstana* Harv. (По Кюлину, 1937).

Прежде всего следует отметить, что карпогон не всегда представлен в виде одной клетки. Обычно развивается несколько богатых содержимым клеток, которые собраны в короткие ряды; эти ряды клеток носят название карпогонной ветви или карпогонной нити (рис. 35, а). Собственно карпогон — это конечная клетка карпогонной ветви. У некоторых видов карпогонная ветвь может отчленять с боков по одной или по несколько клеток и таким образом становится разветвленной. Чаще всего карпогонные ветви состоят из 3—4 клеток; в порядке *Ceramiales* в карпогонной ветви всегда четыре клетки, в порядке *Rhodymeniales* 3—4 клетки, у целого ряда видов из других порядков карпогонная ветвь может состоять из 5—11 клеток; одноклеточная карпогонная ветвь встречается у водорослей из порядков *Nemalionales* и *Gelidiales*. Клетка, от которой отходит карпогонная ветвь, называется несущей или базальной.

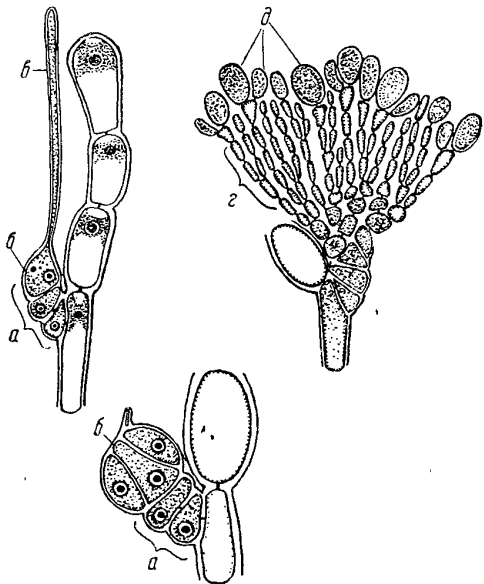


Рис. 35. Развитие карпоспор *Helminthorha Calvadosii* Namel. а — карпогонная ветвь; б — карпогон; в — трихогиня; г — нити гонимобласта; д — карпоспоры. (По Кюлину, 1937).

источником питания для развивающегося гонимобласта и поэтому называются питающими клетками. У красных водорослей различают различные типы питающих клеток, но они делятся на 2 основные группы: 1) просто питающие клетки, часто соединенные в нити и собранные в более или менее крупный комплекс — питающую ткань; нити гонимобласта развиваются среди таких клеток или нитей и получают от них питательные вещества; и 2) особые, так называемые ауксиллярные клетки, которые являются не только поставщиками или проводниками из материнского растения питательных веществ, но и имеют особое назначение, заключающееся в том, что карпогон сливается с такими клетками, ядро карпогона переходит в ауксиллярную клетку и нити гонимобласта развиваются уже не от карпогона, а от ауксиллярной клетки.

У отдельных групп багрянок встречаются или только питающие клетки, или только ауксиллярные, или те и другие вместе.

Соединение ауксиллярных клеток с карпогоном осуществляется или путем непосредственного их слияния, или через так называемые соеди-

нительные нити, которые развиваются от карпогона и состоят из 1—2 или очень многих клеток и достигают значительной длины. По этим нитям оплодотворенное ядро карпогона передвигается в ауксиллярную клетку. Как установлено исследованиями, слияния ядер карпогона и ауксиллярной клетки не происходит.

Для систематики имеет большое значение происхождение ауксиллярных клеток: они возникают или совершенно отдельно от карпогона, на соседних или даже значительно удаленных от него нитях корового слоя или клетках слоевища; или же они развиваются вместе, на одной клетке коровой нити или на особой веточке коровой нити; или в ауксиллярную клетку превращается одна из клеток карпогонной ветви. В том случае, если карпогон и ауксиллярные клетки образуются рядом друг с другом, их комплекс обозначают термином прокарп. Различают еще и время появления ауксиллярных клеток: они могут образоваться до оплодотворения или только после оплодотворения яйцеклетки; это имеет большое принципиальное значение и характерно для больших групп красных водорослей.

Особенности развития зиготы в отдельных порядках красных водорослей класса *Florideae* заключаются в следующем.

Порядок *Nemalionales*. Нити гонимобласта в большинстве случаев развиваются непосредственно от карпогона; у ряда водорослей карпогон делится предварительно на 2 части и нити гонимобласта развиваются из верхней клетки; у некоторых видов оплодотворенное ядро переходит из карпогона в ниже его лежащую клетку карпогонной ветви и от последней развиваются нити гонимобласта. У сложно организованных форм, во время и после оплодотворения, стерильные клетки карпогонной ветви, несущая клетка и нижняя отделившаяся клетка карпогона могут сливаться друг с другом в различных комбинациях; образовавшаяся в результате слияния крупная клетка становится источником питательных веществ для развивающегося гонимобласта.

У некоторых форм сразу после оплодотворения наблюдается редукционное деление; имеет место развитие тетраспор взамен карпоспор.

Порядок *Gelidiales*. Нити гонимобласта развиваются от карпогона и расходят среди многочисленных, мелкоклеточных нитей, содержащих питательные вещества и специально возникающих вокруг карпогона.

Порядок *Cryptonemiales*. Карпогонные нити возникают на коровых нитях или на особых ответвлениях этих нитей. Образуются специальные ауксиллярные клетки, которые развиваются или на отдельных от карпогона коровых нитях, или на одной и той же нити, или на специальном ответвлении коровой нити, на котором развивается и карпогон, образуя таким образом прокарп. Ауксиллярные клетки могут быть удалены от карпогона на значительное расстояние. Имеются соединительные нити, которые развиваются от карпогона или от одной из клеток карпогонной ветви, с которой предварительно сливается карпогон. Нити гонимобласта возникают от ауксиллярных клеток.

Порядок *Gigartiniales*. Карпогонная ветвь у всех представителей порядка короткая и состоит из 3—4 клеток. Имеются ауксиллярные клетки, которые или отстоят далеко от карпогона, и тогда развиваются длинные соединительные нити, каждая из которых соединяется с ауксиллярной клеткой; или ауксиллярные клетки расположены вблизи от карпогона, причем в ауксиллярную клетку может преобразоваться несущая клетка или ее ответвление, таким образом, здесь происходит объединение карпогона и ауксиллярной клетки в прокарп. В последней группе водорослей,

кроме ауксиллярных клеток, могут дополнительно развиваться специальные питающие клетки. Нити гонимобласта возникают от ауксиллярной клетки.

Порядок *Rhodymeniales*. Карпогонная ветвь короткая, состоит из 3—4 клеток. Несущая клетка обычно велика и содержит много ядер. Имеются ауксиллярные клетки, возникающие до оплодотворения яйцеклетки и развивающиеся на клетке, отчлняющейся от несущей клетки карпогонной ветви; таким образом, они расположены вблизи карпогона и вместе с ним составляют настоящий прокарп. Карпогон непосредственно сливается с ауксиллярной клеткой и от последней возникают нити гонимобласта.

Порядок *Ceramiales*. Карпогонная ветвь неразветвленная и всегда состоит из 4 клеток; иногда встречается по две карпогонных ветви на одной несущей клетке. Имеются ауксиллярные клетки, которые развиваются на несущей клетке карпогонной ветви. Ауксиллярные клетки образуются у всех без исключения представителей порядка только после оплодотворения яйцеклетки. Встречаются редуцированные соединительные нити, состоящие из 1—2 клеток, отчлняемых карпогоном; в некоторых случаях ауксиллярная клетка после слияния с карпогоном делится на 2 клетки и нити гонимобласта развиваются только из верхней клетки. У всех представителей порядка на несущей клетке кроме карпогонной ветви и ауксиллярной клетки возникают еще одна или две стерильные веточки.

Другие наиболее характерные детали развития зиготы и образования карпоспор, присущие более мелким систематическим подразделениям, приводятся в систематической части, в описании семейств, родов и видов отдельных водорослей.

За вполне развитым гонимобластом со зрелыми карпоспорами сохранилось старое название цистокарпа, которым ранее обозначали группу карпоспор. Рядом авторов в понятие цистокарп включается и его оболочка, хотя следует отметить, что она имеется далеко не у всех багрянок.

Цистокарп обычно расположен в более молодых частях слоевища и часто выступает над поверхностью слоевища в виде утолщений или бугорков; у многих форм он развивается на поверхности слоевища (рис. 36, А), обычно окружен оболочкой, состоящей из коротких однорядных или многорядных нитей, расположенных вокруг цистокарпа в виде розетки (рис. 36, В); или оболочка сплошная, возникшая путем разрастания окружающих коровых клеток или клеток периферических сифонов; такие цистокарпы имеют овальную, шаровидную или кувшинообразную форму (рис. 159). Оболочку имеют также и цистокарпы, выступающие над поверхностью слоевища в виде бугорков; она возникает обычно из клеток окружающего его корового слоя (рис. 36, Г и Д). Не лишены оболочки и некоторые цистокарпы, которые остаются погруженными в слоевище; от стерильных клеток слоевища их отделяют или специально возникающие нити, или измененные нити корового слоя, или же нити питающей ткани. Нити питающей ткани не только окружают цистокарп, но и пронизывают его во всех направлениях и весьма часто делят на части нити гонимобласта с карпоспорами на небольшие группы (рис. 36, Г, Д). Питающие нити встречаются не только в цистокарпах, погруженных в слоевище, но и в тех, которые выступают над ним или расположены на поверхности. У очень многих видов цистокарп не имеет никакой оболочки и развивается или среди коровых нитей (рис. 36, В), или значительно глубже, часто в центральной части слоевища; в ряде случаев он окружен полостью, главным

образом у форм с рыхлым слоевищем. Обычно не имеют особой оболочки и цистокарпы, расположенные в нематетиях и концептакулах.

Цистокарпы встречаются не только на основном слоевище, но и на особых выростах, образующихся по краю и на поверхности слоевища,

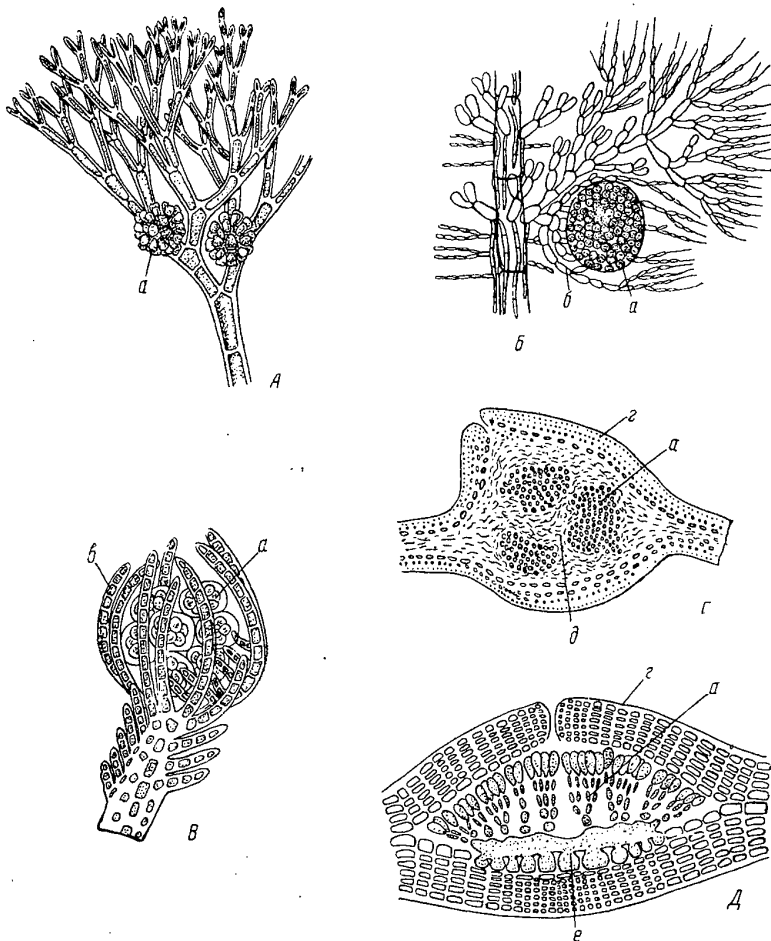


Рис. 36. Цистокарпы. А — *Callithamnion corymbosum* (Sm.) Lyngb.; В — *Thuretelopsis Peggiana* Kyl.; С — *Plumaria elegans* (Bonnem.) Schm.; Д — *Callymenia reniformis* (Turn.) J. Ag.; Е — *Nitophyllum mirabile* Kyl. а — цистокарп; б — коровые нити; в — специальные нити, окружающие цистокарп; г — оболочка цистокарпа; д — нити питающей ткани; е — плацентная клетка или клетка слияния. (А и В — по Ньютон, 1934; В, Г, Д — по Кюлину, 1937).

или на особых веточках-трихобластах, стихидиях или на плодоносных листочках.

Положение цистокарпа, его форма и характер оболочки более или менее характерны для отдельных порядков красных водорослей. Так, в порядке *Nemalionales* цистокарпы расположены на поверхности слоевища

у нитевидных форм и не имеют никакой оболочки; у сложно организованных слоевищ они обычно находятся внутри слоевища — среди нитей корового слоя или во внутренней полости слоевища. Специальная оболочка вокруг цистокарпа встречается как исключение, обычно он ее не имеет. С поверхности слоевища цистокарпы обычно не заметны. В порядке *Gelidiales* цистокарп расположен в центральной части слоевища; особые нити, возникающие из ткани, окружающей гонимобласт, отодвигают от него прилегающие клетки слоевища, и с поверхности цистокарпа имеет вид небольших вздутий. В порядке *Cryptonemiales* цистокарпы встречаются как в центральной, так и в коровой частях слоевища; внутри слоевища они часто собраны в концептакулы; во многих случаях выступают над поверхностью слоевища в виде бугорков, которые у *Callophyllis* снабжены особыми выростами; у некоторых видов цистокарпы развиваются в нематоидиях, расположенных на поверхности слоевища. Цистокарпы имеют часто свою особую оболочку, носящую название перикарпа, которая возникает или из клеток коровых нитей, окружающих цистокарп, или из клеток, расположенных рядом с карпогонными ветвями или ауксиллярными клетками. Внутри цистокарпа встречаются нити питающей ткани или стерильные нити гонимобласта. Для выхода карпоспор у некоторых форм имеется специальное отверстие в оболочке цистокарпа, у других таких отверстий не бывает. В порядке *Gigartinales* цистокарпы расположены во внутренней части корового слоя или в центральной части слоевища; чаще всего они выступают над поверхностью слоевища в виде бугорков. Оболочка цистокарпа образуется из более или менее сильно разросшейся над ним части корового слоя. Специальное отверстие для выхода карпоспор может иметься или же отсутствует. Питающие нити у ряда видов окружают цистокарп внутри слоевища и расходятся среди нитей гонимобласта. В порядке *Rhodymeniales* цистокарп расположен всегда на поверхности слоевища и имеет вид бугорков; окружен оболочкой, образованной разросшейся частью корового слоя, с выходным отверстием или без отверстия; внутри цистокарпа обычно имеется полость, иногда заполненная сетевидной тканью. В порядке *Ceramiales* цистокарпы расположены на поверхности слоевища или выступают над поверхностью в виде бугорков, в последнем случае они развиваются в центральной части слоевища. Цистокарпы всегда с оболочкой, или бесцветной слизистой, или образованной несколькими рядами клеток и имеющей чаще кувшинообразную форму, или из однорядных или многорядных коротких нитей, расположенных вокруг цистокарпа в виде розетки.

Очень часто в зрелом цистокарпе, а иногда и на более ранних стадиях развития гонимобласта, у многих водорослей образуется так называемая плацентная клетка или клетка слияния (рис. 36, e); эта клетка возникает в результате слияния между собой ауксиллярных клеток, клеток карпогонных ветвей, нитей гонимобласта, несущей клетки и некоторых других клеток, принимающих участие в развитии карпогона, в различных комбинациях у разных видов. Она имеет большие размеры и разнообразную форму, чаще всего снабжена многочисленными, различного вида выростами. Клетка эта заполнена богатым содержимым и служит источником питания развивающегося гонимобласта.

Половые и бесполовые органы размножения у красных водорослей более или менее строго распределены между разными растениями — гаметофитом и спорофитом; исключения встречаются довольно редко. Гаметофит и спорофит у красных водорослей, за небольшими исключениями, сходны между собой по величине, по морфологическому и анатомическому

строению. У громадного большинства багрянок наблюдается правильная смена гаметофита и спорофита. Однако известны случаи, когда в природе гаметофит и спорофит представлены не в равных пропорциях. В различных географических пунктах или в местах, сильно отличающихся по степени солености воды, может преобладать или гаметофит, или спорофит. В северных холодных областях у некоторых красных водорослей гаметофит развивается преимущественно летом, спорофит же зимой.

Известны случаи, когда спорофит развивается на гаметофите, как, например, у *Phyllophora Brodiaei*, у которой спорофит имеет вид шариков, равивающихся на верхних краях пластинчатого слоевища гаметофита; ранее он принимался и описывался как отдельный вид, паразитирующий на данном растении. Такие случаи известны у ряда других родов красных водорослей.

Также известны случаи развития тетраспор и цистокарпа на одном и том же растении или развития тетраспор на нитях гонимобласта. У некоторых видов не известны тетраспоры, возможно, что они развиваются на карликовых растениях, еще не обнаруженных исследователями. С другой стороны, имеются формы, у которых не обнаружены половые органы размножения.

#### О СИСТЕМЕ КРАСНЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ

Красные водоросли как обособленная группа впервые выделяются в самом начале XIX столетия в работе Лямуру (Lamourou, 1813). Но расположение известных к тому времени родов красных водорослей в определенном порядке проведено несколько позднее К. Агардом (С. А. Agardh, 1824) в его работе о системе водорослей; им было намечено несколько триб красных водорослей. Развернутая система багрянок была дана в течение 1842—1876 гг. Я. Агардом (J. G. Agardh), который обработал огромное количество водорослей, собранных в этот период многочисленными экспедициями, изучавшими различные моря Земного Шара. Я. Агард в своих книгах проводит деление багрянок на серии, порядки, трибы и семейства.

Красные водоросли привлекали к себе внимание многих исследователей. Их строение, размножение и развитие являлись объектами многочисленных исследовательских работ, в результате которых в систему багрянок вносились все новые и новые коррективы.

Основоположником современной системы красных водорослей является Ф. Шмитц (F. Schmitz), который много работал над изучением размножения багрянок и дал новую систему, опубликованную в 1889 г. и позднее в 1892 г. в известном издании Энглера и Прантля (Engler und Prantl). По этой системе оформлялись все работы еще в текущем столетии. Дальнейшие уточнения и изменения нашли себе отражение в книгах Ольтманса (Oltmanns, 1922), посвященных морфологии и биологии водорослей.

Современная система красных водорослей, принятая большинством альгологов, основана на многочисленных работах Кюлина, изучавшего не только строение, размножение и развитие багрянок, но и их физиологию и биохимию. Эта система еще далека от совершенства, многое еще в развитии красных водорослей остается темным и не изученным, однако она в достаточной степени правильно отражает эволюцию красных водорослей.

Ниже приводится система Кюлина, принятая и в настоящем определителе. Следует отметить, что в систематическую часть определителя вошли только те подразделения, представители которых встречаются

в наших северных морях (подразделения, еще не встреченные у нас, в нижеприведенной системе отмечены звездочкой).

Тип Rhodophyta

Класс Bangioideae

\*Порядок Porphyridiales

\*Семейство *Porphyridiaceae*

Порядок Goniotrichales

Семейство *Goniotrichaceae*

\*Семейство *Phragmonemataceae*

Порядок Bangiales

Семейство *Erythrotrichiaceae*

Семейство *Bangiaceae*

\*Порядок Compsogonales

\*Семейство *Compsogonaceae*

Класс Florideae

Порядок Nemalionales

Семейство *Acrochaetiaceae*

\*Семейство *Batrachospermataceae*

\*Семейство *Lemaneaceae*

\*Семейство *Naccariaceae*

\*Семейство *Bonnemaisoniaceae*

\*Семейство *Thoreaceae*

\*Семейство *Helminthocladiaceae*

Семейство *Chaetangiaceae*

Порядок Cryptonemiales

Семейство *Dumontiaceae*

\*Семейство *Gloiosiphoniaceae*

\*Семейство *Endocladaceae*

Семейство *Polydeaceae*

\*Семейство *Rhizophyllidaceae*

Семейство *Squamariaceae*

Семейство *Hildenbrandtiaceae*

Семейство *Corallinaceae*

\*Семейство *Grateloupiaceae*

\*Семейство *Tichocarpaceae*

Семейство *Callymeniaceae*

Семейство *Choreocolacaceae*

Порядок Gigartinales

Семейство *Crouoriaceae*

\*Семейство *Nemastomacaceae*

\*Семейство *Sebdeniaceae*

\*Семейство *Calosiphoniaceae*

\*Семейство *Gracilariaceae*

\*Семейство *Plocamiaceae*

\*Семейство *Sphaerococcaceae*

\*Семейство *Stictosporaceae*

\*Семейство *Sarcodiaceae*

Семейство *Furcellariaceae*

Семейство *Solieriaceae*

\*Семейство *Rissoelaceae*

\*Семейство *Rhabdoniaceae*

Семейство *Rhodophyllidaceae*

\*Семейство *Hypneaaceae*

\*Семейство *Mychodeaceae*

\*Семейство *Dicranemaceae*

\*Семейство *Acrotillaceae*

Семейство *Phyllophoraceae*

\*Семейство *Gigartinaceae*

Порядок Rhodymeniales

\*Семейство *Champiaceae*

\*Семейство *Lomentariaceae*

Семейство *Rhodymeniaceae*

Порядок Ceramiales

Семейство *Ceramiaceae*

Семейство *Delleseriaceae*

Семейство *Rhodomelaceae*

\*Семейство *Dasyaceae*

В наших северных морях встречается 93 вида и 73 формы красных водорослей, относящихся к 45 родам, 21 семейству и к 7 порядкам.