

УДК 582

Н.П. МАСЮК

Ин-т ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины,  
Украина, 01001 Киев, ул. Терещенковская, 2

**ОЦЕНКА ТАКСОНОМИЧЕСКОЙ ЗНАЧИМОСТИ НЕКОТОРЫХ  
МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ОДНОКЛЕТОЧНЫХ  
ЗЕЛЕННЫХ ЖГУТИКОВЫХ ВОДОРосЛЕЙ (*VRIDIPLANTAE*) С  
ПРИВЛЕЧЕНИЕМ ДАННЫХ МОЛЕКУЛЯРНОЙ КЛАДИСТИКИ**

Рассмотрены морфологические признаки одноклеточных зеленых жгутиковых водорослей (ЗЖВ), связанные с фотосинтетическим аппаратом (число, размеры, местоположение, форма пластид, структура их наружной и внутренней поверхностей, степень рассеченности и перфорированности, окраска, наличие/отсутствие пиреноидов, их число, положение, форма, структура пиреноидного матрикса и ассимиляционной обкладки). Показано, что в распределении различных вариантов этих признаков наблюдаются многочисленные параллелизмы как по горизонтали, так и по вертикали филогенетического древа эукариот, что существенно ограничивает их применение в систематике высших таксонов. Привлечение других критериев (биохимических, молекулярных) для оценки таксономической значимости указанных признаков подтверждает их низкий филогенетический вес. Стабильно наследуемые морфологические признаки, характеризующие фотосинтетический аппарат, успешно используются для диагностики видов и внутривидовых таксонов, однако применение их на более высоких (надвидовых) уровнях приводит к созданию искусственных единиц, удобных в практической работе, но не отражающих отношений родства. Молекулярные данные подтверждают их гетерогенность. Отсутствие надежных признаков, позволяющих группировать группы видов одноклеточных ЗЖВ, объединенных в клады на молекулярных дендрограммах, свидетельствует о преждевременности ревизии системы *Chlamydomonadales* на основе имеющихся сегодня данных молекулярных биологов. Такой ревизии должны предшествовать следующие предварительные этапы: 1) выяснение причин несоответствия фенотипических и генотипических систем на низших таксономических уровнях, 2) разработка морфолого-молекулярного стандарта вида, 3) поиск диагностических (фенотипических) признаков, филогенетически скоррелированных с генотипическими.

*Ключевые слова:* систематика, филогения, одноклеточные зеленые жгутиковые водоросли, фотосинтетический аппарат, признак морфологический, фенотипический, генотипический, диагностический.

**Введение**

Систематики, изучающие конкретную группу организмов, стремятся к созданию филогенетической системы, основанной на принципах родства, поскольку именно такая система обладает наивысшей эвристической и прогностической ценностью. Для создания такой системы обычно используют комплексы признаков (Масюк, 1973, 1981, 1985, 1986, 1993; Komárek, 1973), среди которых наиболее ценными считают признаки, характеризующие непосредственно генотип (Антонов, 1974, 1999, 2000а, б; Судына, 1976; Bhattacharya, 1997). Однако классификация водорослей (в т.ч. одноклеточных зеленых жгутиконосцев) до сих пор базировалась на легко фиксируемых признаках фенотипа (главным образом,

внешних, морфологических), филогенетическое значение которых в большинстве случаев оставалось невыясненным. Лишь в течение последних 15 лет в область систематики и филогенетики водорослей стали вторгаться специалисты, исследующие генотипы водорослей методами молекулярной биологии (Sogin, 1989, 1991, 1994; Freshwater et al., 1994; Surek et al., 1994; Bhattacharya, Medlin, 1995; Bhattacharya, Ehling, 1995; Palmer, Delwiche, 1996; Bhattacharya, 1997; Delwiche, Palmer, 1997; Turner et al., 1999 и др.). Попытки найти филогенетическую корреляцию<sup>1</sup> между фенотипическими (диагностическими<sup>2</sup>) и генотипическими признаками водорослей на наивысших таксономических уровнях (Масюк, Костиков, 2002; Massjuk, Kostikov, 2002; Масюк, Костиков, 2002) оказались обнадеживающими: молекулярные данные в основном подтвердили статус отделов водорослей, выделенных ранее на основе фенотипических признаков (морфологических, цитологических, включая ультраструктурные, биохимических, онтогенетических и др.), что свидетельствует о высокой филогенетической ценности последних.

В настоящее время внимание исследователей переместилось на более низкие таксономические уровни: видовой, родовой, семейственный (Buchheim et al., 1990, 1996, 1997a, b; Nozaki et al., 1995, 1997a, b, c, 1998a, b, 1999, 2000, 2002a, b; Nakayama et al., 1996; Hepperle et al., 1998; Morita et al., 1999; Proschöhd et al., 2001; и др.). Сделаны первые попытки реклассификации зеленых жгутиковых водорослей (ЗЖВ) на основе имеющихся к настоящему времени молекулярных данных (Nozaki et al., 1995, 1997a, 1999, 2000; Proschöhd et al., 2001).

Цель работы – анализ и сопоставление некоторых важнейших таксономических признаков, используемых в систематике ЗЖВ, для оценки их филогенетического и диагностического значения, что необходимо для обоснованного выбора критериев классификации зеленых жгутиконосцев на современном уровне знаний. Основное внимание уделено морфологическим (фенотипическим) признакам *Phytomonadina*<sup>3</sup>, связанным с фотосинтетическим аппаратом и их критической оценке в сопоставлении с данными, полученными на основании других, в первую очередь молекулярных подходов.

#### 1. Морфологические признаки, связанные с фотосинтетическим аппаратом зеленых жгутиковых водорослей

Фотосинтетический аппарат ЗЖВ, как и всех фотосинтезирующих эукариот, представлен структурно оформленной органеллой – пластидой и связанным с ней комплексом фотосинтетических пигментов (Седова, 1977). Пластиды являются носителями морфологических признаков, которые можно обнаружить с помощью светового и электронного микроскопов.

<sup>1</sup> Согласно Э. Майру (1971), филогенетическая корреляция – это соответствие (или сцепление) признаков, не скоординированных функционально.

<sup>2</sup> Не все фенотипические признаки являются диагностическими, однако все используемые до сих пор для диагностики таксонов признаки – фенотипические. Случаи успешного использования в диагностических целях генотипических признаков нам неизвестны.

<sup>3</sup> Обоснование термина *Phytomonadina* дано в нашей работе (Масюк, 2003).

1.1. Морфологические признаки, обнаруживаемые с помощью светового микроскопа

Хлоропласты ЗЖВ отличаются огромным разнообразием внешних морфологических признаков, таких как: их число в одной клетке, размеры, форма, степень рассеченности и перфорированности, структура наружной и внутренней поверхностей, окраска, наличие или отсутствие пиреноидов, их число в одной пластиде, местоположение, форма, структура пиреноидного матрикса, наличие/отсутствие ассимиляционной обкладки, ее структура.

**Число хлоропластов** в клетке колеблется от одного (*Chlamydomonas reinhardtii* Dang., *Dunaliella salina* Teod.) – двух (*Scherffelia deformis* Skuja) до многих (*Hafniomonas polychloris* (Ettl) Ettl, *Chloromonas vesterbottnica* (Skuja) Ettl). Обычно число хлоропластов у одноклеточных ЗЖВ (*Chlamydomonas* Ehrenb., *Carteria* Dies. emend. Francé, *Scherffelia* Pascher и др.) – хороший константный признак видового уровня.

**Размеры пластид** обычно находятся в прямой зависимости от размеров клеток и в обратной – от числа пластид: чем больше размеры клеток, тем больше размеры хлоропластов; чем больше их в одной клетке, тем они мельче. Поэтому во многих случаях этот признак является избыточным (по терминологии Э. Майра, 1971). Однако размеры хлоропласта не всегда строго коррелированы с размерами клеток, в этом случае соотношение объемов клетки и пластиды является константным диагностическим признаком на видовом уровне (ср.: *Chloromonas lunulatiformis* (Péterfi) Gerloff et Ettl и *C. scintillans* (Pascher) Gerloff et Ettl).

**По местоположению** в клетке различают хлоропласты пристенные (париеальные) и осевые (центральные). Этот диагностический признак используется как на родовом (*Carteria* – *Pseudocarteria* Ettl), так и на видовом (*Chlamydomonas reinhardtii* – *C. arachne* Pascher) уровнях. Однако четкую границу между осевым и пристенным хлоропластом провести невозможно из-за наличия промежуточных форм.

В дорзовентральных клетках хлоропласт обычно располагается на выпуклой (*Chloromonas chlorogoniopsis* (Ettl) Gerloff et Ettl, *C. lunulatiformis*, виды *Pedinomonas* Korsch.), реже – на вогнутой (*Mesostigma grande* Korsch.) стороне клетки. Этот признак рассматривается на видовом уровне (ср.: *Mesostigma grande* и *M. viride* Lauterb.).

**Форма хлоропластов** ЗЖВ отличается большим разнообразием. Горшковиные, чашевидные, блюдцевидные, корытоподобные, мантиевидные, трубчато-цилиндрические, H-образные, кольцевидные и полукольцевидные, дисковидные, звездчатые и др. (рис. 1) хлоропласты могут различаться также по своим контурам, толщине, характеру наружной и внутренней поверхностей и степени расчлененности.

Крупнейшие специалисты, изучавшие ЗЖВ (Pascher, 1927; Коршиков, 1938; Gerloff, 1940; Ettl, 1959, 1965, 1970, 1976а, 1979, 1983), придавали морфологии хлоропластов важное таксономическое значение на видовом уровне. А.А. Коршиков (Коршиков, 1938) рассматривал шесть основных типов формы хлоропластов: процельный, плевроцельный, амфицельный, эндоцельный, астероморфный, полимерный (рис. 2). Учитывая не только форму пластиды, но также количество и местоположение в ней пиреноидов, Х. Эттл (Ettl, 1983) только в пределах одного рода *Chlamydomonas* выделил девять основных типов формы

пластид (рис. 3): – *Euchlamydomonas* (= процельный по Коршикову), 2 – *Chlamydomella* (по Коршикову, процельный, но с боковым пиреноидом), 3 – *Bicocca* (по Коршикову, процельный, но с двумя пиреноидами), 4 – *Chlorogoniella* (= плевроцельный), 5 – *Pseudagloë* и 6 – *Agloë* (= амфицельный), 7 – *Amphichloris* (= эндоцельный), 8 – *Pleiochloris* (по Коршикову, процельный, но со многими пиреноидами), 9 – *Sphaerella* (= астероморфный). Таким образом, классификация хлоропластов по форме, представленная Х. Эттлом, в основном соответствует классификации А.А. Коршикова, но в зависимости от количества и положения пиреноидов, процельный тип хлоропласта Х.Этл разделил на четыре типа (*Euchlamydomonas*, *Chlamydomella*, *Bicocca*, *Pleiochloris*), а амфицельный тип в зависимости от положения ядра, спереди или сзади, – на два (*Agloë* и *Pseudagloë*). Кроме того, в схеме Х. Эттла отсутствует полимерный (по Коршикову) тип, т.к. Эттл считал, что расчлененные трещинами на отдельные фрагменты хлоропласты не имеют самостоятельного значения, поскольку являются производными других типов (Ettl, 1983).

Согласно выделенным девяти типам пластид Х. Эттл (Ettl, 1976a 1983) разделил большой (свыше 450 видов) род *Chlamydomonas* на девять групп видов, которые наделил соответствующими названиями: *Euchlamydomonas*, *Chlamydomella*, *Bicocca*, *Chlorogoniella*, *Pseudagloë*, *Agloë*, *Amphichloris*, *Pleiochloris*, *Sphaerella*. Следует подчеркнуть, что указанные группы автор считал искусственными выделами, созданными для удобства идентификации видов этого обширного рода, и поэтому, не рассматривая их в качестве таксонов, не присвоил им какой-либо таксономический ранг (Ettl, 1983). Последующие авторы (Proschöld et al., 2001) ошибочно называют эти заведомо искусственные выделы подродами или секциями.

Как А.А. Коршиков (Коршиков, 1938), так и Х. Эттл (Ettl, 1983) отмечали, что в пределах каждого из этих типов пластид существуют разнообразные морфологические варианты, нередко образующие параллельные ряды в разных группах видов. Так, в первой группе видов *Euchlamydomonas* пластиды могут быть: 1) гомогенными, с гладкой поверхностью, 2) пятнисто исчерченными, 3) перфорированными, 4) рассеченными вырезками на параллельные полосы, 5) звездчато рассеченными, 6) фрагментированными, 7) редуцированными (рис. 4). Первый из этих вариантов представлен также во всех остальных группах видов, исключая *Sphaerella*, второй имеется также в группах *Chlamydomella*, *Pseudagloë*, *Agloë* и *Amphichloris*, третий – у *Chlamydomella* и *Pleiochloris*, четвертый – у *Chlamydomella*, *Pseudagloë* и *Agloë*, пятый – у *Chlorogoniella*, *Agloë*, *Amphichloris*, шестой – у *Chlamydomella* и *Pleiochloris*, седьмой – у *Chlamydomella* и *Chlorogoniella* (см. рис. 4). Таким образом, многие типы хлоропластов в разных группах видов *Chlamydomonas* представлены параллельными морфологическими вариантами. Кроме того, в некоторых группах видов наблюдаются своеобразные морфологические варианты пластид, отсутствующие в других группах, например сетчатый в группе *Pleiochloris* (Ettl, 1983). Однако даже такая детальная классификация морфологических типов и вариантов пластид не охватывает всего их многообразия в пределах одного рода *Chlamydomonas*, так как между разными типами и вариантами существуют промежуточные формы.

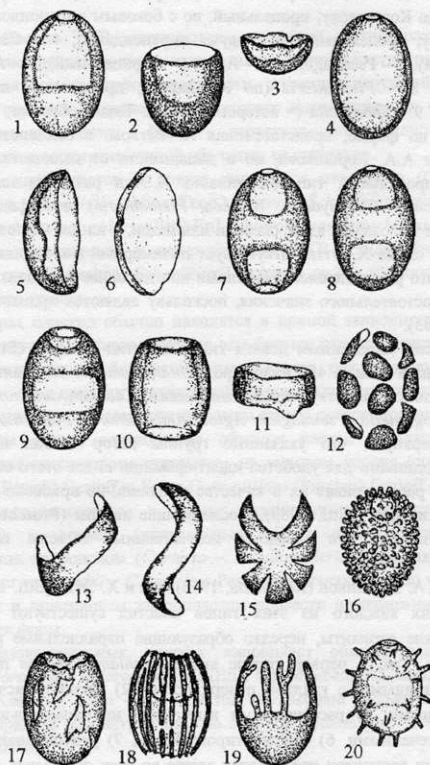


Рис. 1. Разнообразие формы пластид у зеленых жгутиковых водорослей: 1 - горшковидный; 2 - чашевидный; 3 - блюдцевидный; 4 - мангивидный; 5 - корытовидный; 6 - пластинчатый; 7 - H-образный, открытый сзади; 8 - H-образный, закрытый сзади; 9 - с внутренней вырезкой; 10 - цилиндрический; 11 - кольцевидный; 12 - дисковидные; 13 - лентовидный; 14 - лентовидно-спиралевидный; 15 - звездчатый пристенный; 16 - звездчатый центральный; 17 - перфорированный; 18 - бороздчато-ребриевидный; 19 - разрезанный по краю; 20 - с выростами на поверхности.

Подобные морфологические типы и варианты пластид (хотя и не всегда столь разнообразны) наблюдаются также в пределах других родов ЗЖВ: *Chloromonas Gobi emend. Wille* (Ettl, 1970), *Carteria* (Ettl, 1979), *Dunaliella* Teod. (Масюк, 1973).

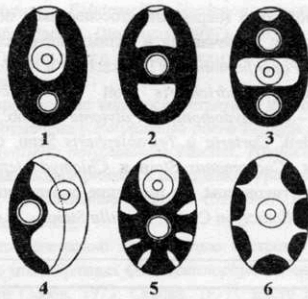


Рис. 2. Основные типы пластид у зеленых жгутиковых водорослей: 1 – процельный; 2 – амфицентральный; 3 – эндоцентральный; 4 – плевроцентральный; 5 – астероморфный; 6 – полимерный (по А.А. Коршикову).

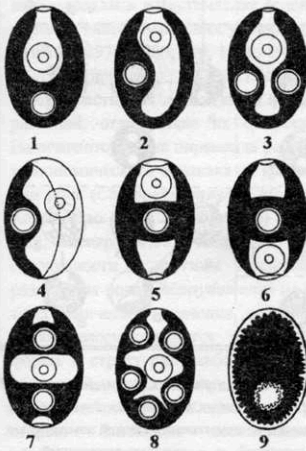


Рис. 3. Основные типы пластид у видов *Chlamydomonas* Ehrenb.: 1 – *Euchlamydomonas*; 2 – *Chlamydeila*; 3 – *Bicocca*; 4 – *Chlorogoniella*; 5 – *Pseudagloë*; 6 – *Agloë*; 7 – *Amphichloris*; 8 – *Pleiochloris*; 9 – *Sphaerella* (по X. Эттлу).

Окраска пластид ЗЖВ, как и у всех зеленых растений (*Viridiplantae*), травянисто-зеленая. Бледно-зеленая окраска, иногда наблюдающаяся у обитателей почв или водных биотопов, богатых органическими остатками, рассматривается как видовой или даже родовой признак (*Chlamydomonas pallida* Ettl, *C. pallens* Pringsh., *Phyllariochloris* Pascher et Jahoda). Постоянные обитатели биотопов, богатых органическими веществами, питающиеся гетеротрофно, бесцветны. Бесцветные жгутиконосцы нередко морфологически очень похожи на ЗЖВ, с

которыми они, по-видимому, имеют общее происхождение. Такие пары морфологических двойников (окрашенные/бесцветные) обычно рассматриваются на родовом уровне. Они встречаются в разных порядках класса *Chlorophyceae*: среди *Dunaliellales* – *Papenfussiomonas* Desikachary и *Hyalocardium* Ettl, *Dunaliella* и *Hyalielli* Pascher, *Quadrichloris* Fott и *Polytomella* Arago, среди *Chlamydomonadales* – *Chlamydomonas* и *Polytoma* Ehrenb., *Brachiomonas* Bohlin и *Hyalobrachion* Swindell, *Carteria* и *Tetraphlepharis* Senn, *Chlorogonium* Ehrenb. и *Hyalogonium* Pascher, *Coccomonas* Stein и *Chlamydolepharis* Francé. Известны также бесцветные жгутиконосцы, не имеющие окрашенных аналогов, например: *Aulacomonas* Skuja, *Collodictyon* Carter, *Furcilla* Stokes.

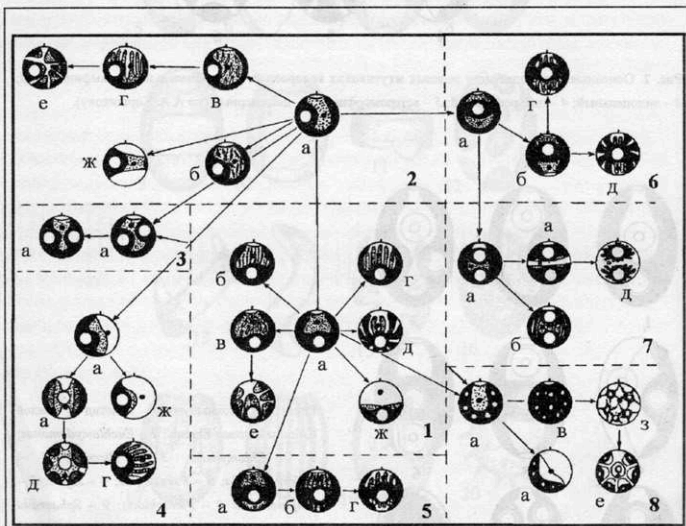


Рис. 4. Разнообразие вариантов в пределах основных типов пластид у видов *Chlamydomonas* Ehrenb. Типы пластид: 1 – *Euchlamydomonas*; 2 – *Chlamydelta*; 3 – *Bicocca*; 4 – *Chlorogoniella*; 5 – *Pseudagloë*; 6 – *Agloë*; 7 – *Amphichloris*; 8 – *Pleiochloris*. Варианты пластид: а – гомогенный с гладкой поверхностью; б – поштрихованный; в – перфорированный; г – лопастный; д – звездчато-рассеченный; е – фрагментированный; ж – редуцированный; з – сетчатый (схематизировано). Апоикальный конец клетки обозначен папиллой, ядро – черной точкой, пиреноид – белым кружочком, хлоропласт – черным или пунктированный (по X. Этглу).

Многие бесцветные жгутиконосцы (виды *Polytoma*, *Polytomella*, *Furcilla*, *Hyalogonium*) сохраняют бесцветную пластиду – лейкопласт (Lang, 1963; Belcher 1968; Moore et al., 1970; Масюк, Костиков, 1986; Масюк, Лилицкая, 1997), иногда также пиреноиды с крахмальной обкладкой и стигму (*Hyalogonium pascheri*

Pringsh., *Polytoma* spp. (Pringsheim, 1963; Ettl, 1983). Морфология лейкопласта, в частности у видов *Polytoma*, *Polytomella*, *Hyalogonium*), достаточно стабильна (Масюк, Костиков, 1986; Масюк, Лилицкая, 1997), однако, к сожалению, форма лейкопласта не всегда используется систематиками в качестве диагностического признака даже на видовом уровне.

Многие апохлоротические водоросли утратили не только пигменты, но и пластиды. Апопластия отмечена у *Polytomella parva* Pringsh., *P. capuana* Pringsh., *P. papillata* Pringsh., *Hyalicella polytomoides* Pascher, *Hyalocardium schilleri* Ettl и др. Обычно этот признак рассматривается на видовом уровне. В клетках одного из апопластидных видов *Hyalocardium printzii* (Schiller) Ettl находятся многочисленные цианеллы (Ettl, 1983).

**Пиреноид** – это электронно плотное тело в строюме пластид большинства водорослей и некоторых мохообразных (*Anthocerotophytina*), однако отсутствующее у других высших растений (Зеров, 1972; Седова, 1977), место локализации фермента рибулёзобифосфаткарбоксилазы/оксигеназы (РБФК, RuBisCo), участвующего в синтезе полисахаридов (Salisbury, Floyd, 1978; Владимирова и др., 1982; Lacoste-Royal, Gibbs, 1987; Kuchitsu et al., 1988; McKay, Gibbs, 1989).

Наличие или отсутствие, число пиреноидов и их локализация, морфология, наличие/отсутствие ассимиляционной обкладки и ее строение издавна использовались в систематике зеленых водорослей на видовом, родовом и более высоких таксономических уровнях (Pascher, 1927; Коршников, 1938; Gerloff, 1940; Griffiths, 1970, 1980; Ettl, 1970, 1976a, 1980, 1983; Nozaki et al., 1998a).

Пиреноид, полностью погруженный в строуму пластиды, и внутрипластидная локализация ассимилятов – признаки, общие для всех зеленых растений, отделяющие их от всех остальных представителей земной биоты. Наличие/отсутствие пиреноида рассматривается в системе ЗЖВ в качестве важного таксономического признака на уровне вида (*Dunaliella salina* – *D. paupera* Pascher) или рода (*Chlamydomonas* – *Chloromonas*; *Carteria* – *Provasoliella* A.R. Loeblich). Количество (один – множество) и локализация пиреноидов (базальный, латеральный, центральный, множество беспорядочно рассеяных по пластиде) в совокупности с другими признаками использованы на видовом уровне для разделения рода *Chlamydomonas* на группы видов (Ettl, 1976a, 1983), не имеющие таксономического значения, но облегчающие идентификацию видов. На видовом уровне рассматриваются также морфологические особенности пиреноида, его форма и структура. Наиболее приметные признаки связаны с ассимиляционной обкладкой, которая может быть сплошной или состоять из одной-двух скорлупок либо многих зерен, и способна окружать пиреноид со всех или только с трех сторон. Лишенные ассимиляционной обкладки (“голые”) пиреноиды обнаруживаются лишь с помощью электронного микроскопа, например у *Pedinomonas tenuis* Massjuk (Karpov, Tanichev, 1992).

### 1.2. Признаки, обнаруживаемые с помощью электронного микроскопа (ЭМ)

Тонкая структура хлоропластов у всех зеленых растений, включая ЗЖВ, довольно однообразна (Dodge, 1973; Pickett-Heaps, 1975; Седова, 1977). Двухмембранная оболочка пластиды, окружающая белковую строуму, с погруженной в нее ламеллярной системой, представленной собранными в пачки



тилакоидами, наличие граноподобных структур – все эти признаки довольно стабильно отмечаются у всех зеленых растений, имеют высокий таксономический вес (на уровне царства *Viridiplantae*) и поэтому на низших таксономических уровнях не используются.

У представителей *Prasinophyceae* отмечены некоторые особенности тонкой структуры тилакоидных мембран, отличающихся по размерам, числу и характеру расположения внутримембранных частиц (Krämer et al., 1988). Однако фрагментарность этих данных не позволяет использовать их в таксономических целях.

В отличие от ультраструктуры пластид, тонкая структура пиреноидов ЗЖВ весьма разнообразна. Наблюдаются компактные и сложные<sup>4</sup> или дисперсные<sup>5</sup> пиреноиды с околопиреноидными и/или внутрипиреноидными мембранными системами или без них, билентиккулярные или полипирамидальные пиреноиды, с инвагинированными выростами ядра, цитоплазмы или крахмальной обкладки или без них. Весьма разнообразны также картины внутрипиреноидных тилакоидных или ламеллярных интрузий (Седова, 1966, 1977; Dodge, 1973; Hori, Chihara, 1974; Pickett-Heaps, 1975; Hori et al., 1982; Болдина, 1986, 1990; Karpov, Taniehev, 1992; Hepperle et al., 1994; Nozaki et al., 1997c, 1998a; и др.).

Показано, что конкретные варианты тонкого строения пиреноидов являются константными признаками отдельных видов (например, в пределах родов *Pedinomonas* (Karpov, Taniehev, 1992), *Chlamydomonas* (Болдина, 1986, 1990), *Carteria* (Nozaki et al., 1997c), *Chlorogonium* (Nozaki et al., 1998a)). Однако обнаружить связь особенностей тонкой структуры пиреноидов с таксонами высших рангов не удалось, поскольку каждый класс, порядок, семейство и даже род ЗЖВ имеет несколько типов пиреноидов.

## 2. Параллелизмы, аналогии и гомологии; изменчивость рассмотренных признаков

Согласно теории эндосимбиотического происхождения пластид, все их разнообразие в мире эукариот возникло вследствие единого первичного акта симбиогенеза и нескольких последующих вторичных и третичных актов горизонтальной передачи пластид от одного хозяина к другому (см. обзоры: Delwiche, Palmer, 1997; Масюк, Костиков, 2002). С этой теорией хорошо согласуются многочисленные примеры параллелизмов в мире эукариот, проявляющиеся в морфологии фотосинтетического аппарата в разных стволах, эволюционных ветвях и на разных эволюционных уровнях филогенетического древа. Так, все разнообразие пластид: центральные, пристенные, чашевидные, корытовидные, поясковидные, лентовидные, дисковидные, спиралевидные, звездчатые и др. с гладкой или неровной (исчерченной, бугорчатой, складчатой, ребристо-бороздчатой) поверхностью, с ровными или изрезанными, лопастными краями, сплошные или рассеченные трещинами, перфорированные до сетчатых, с пиреноидами или без них – более или менее полно представлены в разных филах органического мира (у зеленых, красных, хромофитовых водорослей), в разных эволюционных ветвях одной филы (*Chlorophyceae* и *Trebouxiophyceae*) и даже в пределах отдельных родов на разных эволюционных уровнях (*Chlamydomonas*,

<sup>4</sup> По терминологии Dodge, 1973.

<sup>5</sup> По терминологии Karpov, Taniehev, 1992.

*Chlorococum* Menegh.). Как в разных филах, так и в пределах отдельных родов из одной филы можно проследить основные тенденции усложнения формы пластид: от одной большой до многих малых, от простых по форме до разнообразно усложненных путем образования неровностей (складок, гребней, бугров, ложбинок и пр.), лопастей, перфораций, пористых и сетчатых структур, вплоть до рассечения единой пластиды на многочисленные отдельности, что способствует увеличению ее фотосинтетической поверхности при тех же массе и объеме. Такие параллельные ряды форм пластид нередко наблюдаются как у филогенетически отдаленных [*Chlorophyceae* (Ettl, 1983) и *Xanthophyceae* (Ettl, 1978)], так и у близкородственных [*Chlamydomonas* (Ettl, 1976a), *Carteria* (Ettl, 1979; Nozaki et al., 1994), *Dunaliella* (Масюк, 1973), *Chlorogonium* (Ettl, 1983; Nozaki et al., 1998), *Vitreochlamys* (Korsch.) Batko = *Sphaerellopsis* Korsch. (Ettl, 1983; Nakazawa, Nozaki, 2000)] таксонов. Таким образом, морфология пластид водорослей демонстрирует примеры как отдаленных параллелизмов у филогенетически отдаленных групп водорослей, так и гомологических рядов наследственной изменчивости у близкородственных таксонов, причем многие варианты отдаленных параллелизмов и гомологических рядов изменчивости пластид почти тождественны.

Вместе с тем, форма пластид подвержена модификационным морфологическим изменениям в зависимости от условий окружающей среды (Масюк, 1973), а также регулярным возрастным изменениям в онтогенезе. Последние известны под названием "морфологической трансформации" или "пластидной перестройки" (рис. 5) (Ettl, 1976b, 1980, 1983). Так, у видов *Chlamydomonas* хлоропласты в процессе роста клеток утолщаются и расчленяются на отдельные фрагменты, а во время гаметогенеза происходят обратные изменения (Ettl, 1976b). В клетках *Planktosphaeria gelatinosa* G.S. Smith в процессе их онтогенетического развития наблюдается трансформация одной простой по форме, слабо рассеченной пластиды в сложную, более рассеченную, впоследствии распадающуюся на множество отдельных хлоропластов (Kouwets, 1995).

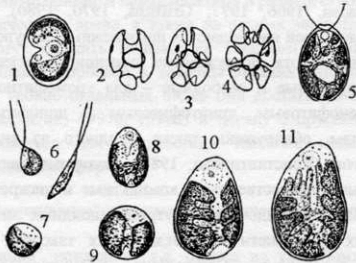


Рис. 5. Морфологическая трансформация пластид в онтогенезе *Chlamydomonas getleri* Ettl (1-5), и *Parietochloris ovoideus* Mikhailuyk et al. (6-11): 1 – простые чашевидные пластиды в клетке с делящимся протопластом; 2-4 – постепенное усложнение формы хлоропласта в процессе роста зооспоры; 5 – взрослая клетка с звездчато рассеченным лопастным хлоропластом; 6-7 – простые чашевидные хлоропласты в зооспорах и апланоспорах; 8-11 – постепенное усложнение и расчленение хлоропласта в процессе созревания вегетативных клеток (1-5 по Х. Эттлу; 6-11 по Т. Михайлюк).

Подобный путь морфологической трансформации проходят в онтогенезе пластиды у представителей других зеленых и хромофитовых водорослей: *Cocconeis* Ehrenb. (Geitler, 1972), *Chrysochromulina* Lackey (Parke et al., 1955; Parke, 1956, 1958), *Chlorangiella subarctica* (Skuja) Fott (Péterfi, Momeu, 1987), *Parietochloris* Watanabe et Floyd (Mikhailyuk et al., 2003). Расчленение пластиды может увеличить ее фотосинтетическую поверхность в 1,5 раза (Ettl, 1976b). Принимая во внимание форму пластид у наиболее продвинутых представителей красных, бурых, зеленых водорослей и высших наземных растений, можно полагать, что тенденция к расчленению пластид является общей для всего растительного мира и в филогенезе.

Таким образом, анализ разнообразия форм пластид в растительном мире, а также их изменений в онтогенезе отдельных видов свидетельствует об общей тенденции усложнения их формы вплоть до расчленения на отдельные фрагменты, что сопровождалось увеличением их фотосинтетической поверхности, а, следовательно, и продуктивности на единицу массы, причем аналогичные процессы усложнения формы пластид и их расчленения, по всей видимости, происходили параллельно в разных филах, повторяясь во многих эволюционных ветвях и на разных эволюционных уровнях.

В условиях, способствующих вторичному переходу к гетеротрофному способу питания (изобилие органических веществ, недостаток света) у представителей разных фил растительного мира, на разных эволюционных уровнях (включая уровень высших наземных растений) неоднократно отмечаются также параллельные модификационные и наследственные изменения в окраске пластид вплоть до вторичной утраты фотосинтетических пигментов (апохлороз) и фотосинтетического аппарата в целом (апопластия) (Масюк, 1993; Cavalier-Smith, 1995; Змигрович, 2003).

Многочисленным параллелизмам подвержены также признаки, связанные с пиреноидом (Седова, 1966, 1977; Griffiths, 1970, 1980). В разных филах эукариотических водорослей наблюдаются погруженные, полупогруженные и реже свободные пиреноиды (хотя погруженные пиреноиды более характерны для зеленой, а полупогруженные и свободные – для хромофитной линии). Однако свойственные эвгленофитовым, криптофитовым и динофитовым водорослям свободные пиреноиды, обнаружены также у одного из видов *Chlorococum* Menegh. (*Chlorophyta*) (Константинова, 1988). Полярные, неполярные и голые, целостные и сборные (множественные), компактные и дискретные пиреноиды с различными способами упорядочения внутрипиреноидных ламеллярных систем отмечены в разных филогенетически отдаленных таксонах водорослей. Так, характерные для *Xanthophyta*, *Chrysophyta*, *Bacillariophyta*, *Phaeophyta* и *Euglenophyta* голые пиреноиды (Седова, 1977; Ettl, 1980), наблюдаются также у зеленых жгутиковых водорослей (например, у *Pedinomonas tenuis* Massjuk (Karpov, Tanichev, 1992)).

Своеобразные полярные пиреноиды обнаружены у видов *Colacium* Ehrenb. (*Euglenophyta*), *Acanthosphaera* Lemm. и *Prasinocladus* Kuckuk (*Chlorophyta*). Многочисленные параллелизмы в локализации пиреноидов (центральные,

базальные, латеральные), их числе (один-два-много), форме (шаровидные, диско-видные, чашевидные, эллипсоидные, ромбовидные, палочковидные, полукольцевидные, неправильно-угловатые и др.), тонкой структуре наблюдаются у представителей как филогенетически отдаленных, так и близкородственных таксонов (например, более или менее полно они представлены у видов *Chlamydomonas*, *Carteria* и *Chlorogonium* Royce W. et G.S. West и *Netrium* (Näg.) Itzigs et Rothe).

В разных филах эукариотических водорослей отмечается общая для всего растительного мира тенденция редукции пиреноидов вплоть до их полного исчезновения у представителей таксонов, находящихся на вершинах разных эволюционных ветвей филогенетического дерева: *Ceramiales* (*Rhodophyta*), *Charales* (*Chlorophyceae*), многие виды *Laminariales* и *Fucales* (*Phaeophyta*), преобладающее большинство высших наземных растений (*Viridiplantae*).

Однако, редукция пиреноида наблюдается не только на вершинах основных стволов и эволюционных ветвей филогенетического дерева, но и у их основания. В частности, среди ЗЖВ наряду с обладающими пиреноидами видами *Dunaliella*, *Chlorogonium*, *Lobomonas* Dang, *Brachiomonas* Bohlin, известны также беспиреноидные представители (*Dunaliella paupera* Pascher, *Chlorogonium gerloffii* Ettl, *Brachiomonas crux* H. Ettl, *Lobomonas sphaerica* Pringsh.), наряду с родами *Chlamydomonas*, *Carteria*, имеющими пиреноид, – беспиреноидные *Chloromonas*, *Gloeomonas* Klebs emend. H. et O. Ettl, *Provasoliella*.

Очевидно, процессы редукции и восстановления пиреноидов среди ЗЖВ происходили неоднократно, параллельно в разных группах видов (Morita et al., 1999). Как и форма пластид, признаки, связанные с пиреноидами, подвержены также модификационной и возрастной изменчивости (Ettl, 1980; Nozaki et al., 1997c).

Таким образом, признаки, связанные с фотосинтетическим аппаратом ЗЖВ (форма пластид, наличие/отсутствие пиреноида и др.), в сильной степени подверженные наследственной и модификационной изменчивости, демонстрирующие многочисленные примеры параллелизмов в разных стволах и эволюционных ветвях филогенетического дерева, а также на разных эволюционных уровнях, по видимому, не могут служить надежными таксономическими критериями для группирования видов водорослей в таксоны высших рангов (от рода и выше). Вместе с тем, на уровне отдельных видов они достаточно стабильны (Болдина, 1990, 1998; Nozaki et al., 1997c, 1998a) и наряду с другими признаками могут успешно использоваться для диагностики таксонов низших рангов (видов, подвигов, разновидностей, форм).

### 3. "Взвешивание" признаков и таксономические решения

"Взвешивание" признаков, т.е. оценка их таксономического значения с позиций других систематических критериев и подходов – один из наиболее верных, испытанных путей в работе систематика (Майр, 1971).

У.Г. Шлоссер (Schlösser, 1976, 1984) на основании изучения автотрофных спорангиальных стенок у 65 штаммов *Chlamydomonas* разделил их на 15 групп. В отдельных случаях характеристики штаммов по типам хлоропластов и автотрофных спорангиальных стенок совпали. Например, *Chlamydomonas reinhardtii*, *C. globosa* Snow, *C. incerta* Pascher, *C. smithii* Hoshaw et H. Ettl,

обладающие пластидами типа *Euchlamydomonas*, оказались в одной группе № 1, выделенной по типу автолизингов; *C. aggregata* Deason et Bold, *C. humicola* Lucksch и *C. applanata* Pringsh. с хлоропластами типа *Chlorogoniella* оказались в автолизинговой группе № 7. Повторное критическое изучение морфологических признаков штаммов трех последних видов привело авторов к заключению, что они являются клонами, принадлежащими к одному виду (Ettl, Schlösser, 1992). Поэтому авторы объединили указанные выше виды в один вид под названием *C. applanata*, а два других названия (*C. aggregata* и *C. humicola*) были переведены в синонимы. Впоследствии это заключение было апробировано с помощью молекулярных данных (сиквенса SSU rRNA) (Gordon et al., 1995), подтвердивших полную идентичность штаммов, объединенных под названием *C. applanata*. Однако в большинстве случаев автолизинговые группы видов *Chlamydomonas* по Шлоссеру (Schlösser, 1976, 1984) не совпали с группами видов хламидомонад, выделенными Эттлом по морфологии их пластид. Так, другие представители группы *Euchlamydomonas* (по Х. Эттлу) распределились между разными автолизинговыми группами видов, выделенными Х. Шлоссером: *Chlamydomonas komma* Skuja, *C. angulosa* Dill, *C. debaryana* Gorosch., *C. inepta* H.Ettl попали в группу № 2, *C. iyengarii* Mitra и *C. sphaeroides* Gerloff – в группу № 5, *C. callosa* Gerloff – в группу № 6, *C. frankii* Pascher – в группу № 9, *C. segnis* Ettl – в группу № 10, *C. gelatinosa* Korsch. – в группу № 11, *C. monoica* Strehlow – в группу № 14. Последняя, кроме *C. monoica*, объединила три вида (*C. geitleri* Ettl, *C. pinicola* Ettl и *C. hindaktii* Ettl) из группы *Chlorogoniella* и два вида (*C. noctigama* Korsch. и *C. terricola* Gerloff) из группы *Chlamydella*. Впоследствии все шесть видов хламидомонад, попавшие в автолизинговую группу № 14 (по Шлоссеру), были объединены в один вид *C. noctigama* Korsch. (Ettl, Gärtner, 1995). Однако это таксономическое решение не все специалисты сочли полностью приемлемым (Костіков та ін., 2001), поскольку *C. terricola* имеет достаточно хорошо выраженные стабильные видовые диагностические признаки.

Молекулярные данные (полный или частичный сиквенса кодируемой ядром малой субъединицы рибосомальной РНК и хлоропластного гена *rbcL* и их филогенетический анализ (Buchheim et al., 1990, 1996, 1997a, b; Nakayama et al., 1996; Hepperle et al., 1998; Morita et al., 1999; Proschöld et al., 2001; Nozaki et al., 2002a) продемонстрировали полифилетичность родов *Chlamydomonas*, *Chloromonas*, *Polytoma*, семейств *Chlamydomonadaceae*, *Haematococcaceae*, *Phacotaceae*, порядка *Chlamydomonadales* и поставили под сомнение таксономическую значимость не только признаков, связанных с фотосинтетическим аппаратом ЭЖВ, но и других (тип структуры вегетативного тела, форма клеток, наличие/отсутствие и форма папиллы и др.), на которых зиждется традиционная система зеленых жгутиконосцев из класса *Chlorophyceae*.

Некоторые вторы (Buchheim et al., 1990) считают, что среди хламидомонад существует много самостоятельных монофилетических эволюционных линий, которые могут представлять разные семейства или даже порядки. Нуклеотидные последовательности SSU rRNA некоторых видов хламидомонад отличаются между собой не менее, чем таковые сои и цикадовых (Buchheim et al., 1990), а дивергенция между *Chlamydomonas reinhardtii* и *C. moewusii* по молекулярным данным эквивалентна расстоянию между хвощем и кукурузой (Jure et al., 1988). Тем не менее, молекулярные данные подтвердили стабильность и таксономическую значимость признаков, связанных с фотосинтетическим аппаратом, на видовом уровне (Nozaki et al., 1994, 1998a).

Несмотря на то, что до сих пор методами молекулярной биологии изучена небольшая часть видов ЗЖВ (около 10 % их видового состава в мировой флоре), что не найдены корреляции генетических признаков с фенотипическими, не разработан морфолого-генетический (морфолого-молекулярный) стандарт вида, уже сделаны первые не совсем удачные попытки ревизии системы одноклеточных ЗЖВ из родов *Chlamydomonas* и *Chloromonas* (Proschöld et al., 2001). К сожалению, описанные или переописанные этими авторами четыре рода (*Chlamydomonas* Ehrenb. emend. Proschöld et al., *Chloromonas* Gobi emend. Proschöld et al., *Oochlamys* Proschöld et al., *Lobochlamys* Proschöld et al.), хотя и поддержаны молекулярно-филогенетическими анализами данных секвенирования SSU rRNA, однако неоперабельны, поскольку не имеют четко обозначенных диагностических признаков<sup>6</sup>, по которым они отличаются от ближайших таксонов того же ранга (кстати, оставшихся не изученными с позиций новых подходов). Тем самым, представленные в работе (Proschöld et al., 2001) диагнозы не соответствуют требованиям Международного Кодекса Ботанической номенклатуры (МКБН, 2001, разд. 2, статья 32.2, совет 32В, с. 84, 86).

Существенное несовпадение филогенетических деревьев, построенных по молекулярным данным, и результатов исследования морфологов характерно почти для всех изученных в этом отношении групп эукариот в т.ч. водорослей (Антонов, 2000а; Marin et al., 2003; Gontcharov et al., 2003; Gontcharov, Melkonian, 2004). По мнению феносистематиков, выводы геносистематиков порой совершенно не согласуются с представлениями ботаников, и их нужно крайне осторожно использовать при пересмотре существующих систем (Maug, 1995; 1997; Takhtajan, 1997; Grant, 1998). Теснота связи генотип-фенотип не абсолютна и до конца не познана (Антонов, 2000б). Известно, что в разных таксонах и на разных уровнях их иерархии связь генотип-фенотип проявляется в неодинаковой мере (Антонов, 2000а). Скорость морфологической эволюции может опережать скорость эволюции молекулярной и наоборот (Антонов, 2000б). Кроме того, геносистематики обычно изучают эволюцию отдельных генов, а ботаники – эволюцию целых организмов, которые являются результирующей множества генов, поэтому полного совпадения в их филогенетических построениях не может быть в принципе (Антонов, 2000а).

В настоящей статье нет возможности подробно остановиться на методических проблемах современной геносистематики (зависимость результатов от выбора филогенетических маркеров, объектов исследования и аутгруппы от объема выборки, от методов построения и анализа дендрограмм, от возможных артефактов и пр.), нередко обуславливающих противоречивость сделанных выводов. Подчеркнем только, что уже сами геносистематики предостерегают от некритического восприятия результатов молекулярно-эволюционных исследований, которые “могут самым пагубным образом повлиять на развитие систематики и филогенетики. Особенно это касается тех исследований в которых описываются

<sup>6</sup> Авторы пытались использовать для характеристики описанных ими родов некоторые признаки фотосинтетического аппарата (ребристость, перфорированность, изрезанность хлоропластов на лопасти), однако эти признаки, как было показано ранее, многократно повторяются у других видов ЗЖВ и вряд ли могут служить в качестве диагностических на родовом уровне. Тип полового процесса также не является диагностическим признаком, достаточно четко очерчивающим описанные авторами (Proschöld et al., 2001) новые роды.

результаты изучения первичных структур отдельных генов... в пределах таксонов низшего ранга, а полученные данные немедленно используются для ревизии системы изучаемого таксона" (Антонов, 2000а, с. 4).

### Заклучение

Анализ распределения различных вариантов признаков, связанных с фотосинтетическим аппаратом, свидетельствует о том, что они подвержены наследственной и модификационной изменчивости как по горизонтали, так и по вертикали филогенетического древа эукариот. Это существенно ограничивает возможность их применения в систематике высших таксонов (на надвидовом уровне). Процедура "взвешивания" указанных признаков подтверждает их низкий филогенетический вес. Вместе с тем, достаточно стабильные на видовом уровне, эти признаки успешно используются в систематике ЗЖВ для диагностики видов и внутривидовых таксонов (Ettl, 1959, 1965, 1976а, 1979, 1983; Nozaki et al., 1997с, 1998а). Применение их на более высоких таксономических уровнях приводит к созданию искусственных гетерогенных таксонов, удобных в практической работе, но не отражающих отношений родства. Искусственный характер системы ЗЖВ в целом и в частности таких родов, как *Chlamydomonas*, *Chloromonas* и др., а также групп видов, выделенных в пределах рода *Chlamydomonas* в целях облегчения их идентификации, хорошо осознавал и неоднократно подчеркивал выдающийся систематик Х. Эттл (Ettl, 1976а, 1979, 1983). Применение молекулярных методов подтвердило, но не разрешило проблем, существующих в систематике одноклеточных ЗЖВ.

Современные молекулярные данные подтверждают гетерогенность таких родов, как *Chlamydomonas*, *Chloromonas*, *Polytoma*, *Haematococcus*, семейств *Chlamydomonadaceae*, *Haematococcaceae*, *Phacotaceae*, порядка *Chlamydomonadales*. Однако отсутствие надежных признаков, позволяющих однозначно диагностировать группы родственных видов, объединяемых в клады на молекулярных дендрограммах, свидетельствует о преждевременности и нецелесообразности ревизии системы ЗЖВ на основе данных геносистематики на современном этапе. Определение причин нестыковки систем, основанных на фенотипических и генотипических признаках, на низших таксономических уровнях, разработка морфолого-генетического (морфолого-молекулярного) стандарта вида и поиск диагностических фенотипических признаков, филетически скоррелированных с молекулярными генотипическими, являются необходимыми и неизбежными этапами на пути создания филогенетической системы эукариотических водорослей, в том числе и зеленых жгутиконосцев.

N.P. Massjuk

N.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine,  
2, Tereshchenkovskaya St., 01601 Kiev, Ukraine

### ESTIMATION OF TAXONOMIC VALUE OF SOME MORPHOLOGICAL CHARACTERS OF UNICELLULAR GREEN FLAGELLATED ALGAE (*VRIDIPLANTAE*) WITH COMMENTS ON MOLECULAR CLADISTICS

Some morphological characters of unicellular green flagellated algae inherent in their photosynthetic apparatus (plastids number, dimensions, localization, shape, structure of their outside and inside surfaces,

pyrenoids presence or absence, pyrenoids number, localization, shape, structure of pyrenoid matrix and starch shirt surrounded it) were observed. In the distribution of diverse states of these characters in different trunks and branches and at various levels of phylogenetic eukaryotic tree the numerous parallelisms were noted. This phenomenon limits the utilization of these characters in the systematics of higher taxa. Stable and hereditary at the species level these characters are used for identification of species and intraspecific taxa. Utilization of these characters at the superspecific levels stipulates an appearance of heterogeneous taxa, convenient for practice work. Their heterogeneity is confirmed by molecular data. There are no key characters outlining the groups of species within monophyletic clades at the molecular dendrograms. The clades recognized within *Chlorophyceae* by molecular methods do not correspond to any of the traditional classification systems. So the taxonomic revision of the traditional systems of unicellular green flagellated algae is untimely to-day. In advance it's necessary to realize three preliminary investigating stages at least: 1) to make clear why molecular dendrograms do not correspond to any of the traditional classification system at lower level; 2) to work out the morphological-molecular species standart; 3) to find out key characters correlating with genotypic ones.

**Keywords:** systematics, phylogeny, unicellular green flagellated algae, photosynthetic apparatus, character morphological, phenotypic, genotypic, key.

Антонов А.С. Геносистематика: достижения, проблемы и перспективы // Усп. соврем. биол. – 1974. – 77. – С. 31-47.

Антонов А.С. Существуют ли молекулярные предпосылки ревизии филогении и системы наземных растений? // Журн. общ. биол. – 1999. – 60, № 5. – С. 745-776.

Антонов А.С. О возможных причинах расхождения взглядов фено- и геносистематиков на филогению и систему высших растений // Ботан. журн. – 2000а. – 85, № 1. – С. 3-11.

Антонов А.С. Основы геносистематики высших растений. – М.: МАИК Наука / Интерпериодика, 2000б. – 136 с.

Болдина О.Н. Ультраструктурные особенности пиреноидов у некоторых видов *Chlamydomonas* // Тр. I Молод. конф. ботаников г. Ленинграда (апрель 1986 г.). – Л., 1986. – С. 161-165. – Деп. в ВИНТИ 25. 09.86 №6847-В.

Болдина О.Н. Ультраструктура некоторых видов *Chlamydomonas* в культуре: Автореф. дис... канд. биол. наук. – Л., 1990 – 16 с.

Болдина О.Н. Цитосистематика рода *Chlamydomonas* (*Chlorophyta*) // Проблемы ботаники на рубеже XX-XXI веков: Тез. докл. II (X) Съезда Русск. бот. о-ва (26-29 мая 1998). – СПб, 1998. – Т. 2. – С. 87.

Владимирова М.Г., Маркелова А.Г., Семенов В.Е. Выявление локализации рибулозобисфосфат-карбоксилазы в пиреноидах одноклеточных водорослей цитоиммунофлуоресцентным методом // Физиол. раст. – 1982. – 29, № 5. – С. 941-950.

Зерев Д.К. Очерк филогении бессосудистых растений. – Киев: Наук. думка, 1972. – 315 с.

Змитрович И.В. О приобретении и утрате пластид в эволюции эукариот // XI Межд. совещ. по филогении раст. Тез. докл. (Москва, 28-31 янв. 2003 г.). – М., 2003. – С. 46-47.

Константинова И.А. Специфическая внутриклеточная структура некоторых видов *Chlorococcium Menegh. (Chlorococcophyceae)* // Новости сист. низш. раст. – 1988. – 25. – С. 43-44.

Коршиков А.А. *Volvocineae* // Визначник прісноводних водоростей УРСР. Т. 4. – К.: Вид-во АН УРСР, 1938. – 184 с.

Костіков І.Ю., Романенко П.О., Демченко Е.М., Дарієнко Т.М., Михайлюк Т.І., Рибчинський О.В., Солоненко А.М. Водорості ґрунтів України (історія та методи дослідження, система, конспект флори). – К., 2001. – 300 с.

Майр Э. Принципы зоологической систематики. – М.: Мир, 1971. – 454 с.

Масюк Н.П. Морфология, систематика, экология, географическое распространение рода *Dunaliella* Teod. и перспективы его практического использования. – Киев: Наук. думка, 1973. – 244 с.

Масюк Н.П. Морфологический параллелизм и систематика водорослей // Проблемы эволюционной морфологии и биохимии в систематике и филогении растений. – Киев: Наук. думка, 1981. – С. 176-188.



- Масюк Н.П. Деякі проблеми еволюційної морфології водоростей // Укр. ботан. журн. – 1985. – 42, № 6. – С. 22-28.
- Масюк Н.П. Деякі методологічні аспекти систематики водоростей // Укр. ботан. журн. – 1986. – 43, № 6. – С. 1-8.
- Масюк Н.П. Эволюционные аспекты морфологии эукариотических водорослей. – Киев: Наук. думка, 1993. – 256 с.
- Масюк Н.П. Зеліні джугитикові водорості (*Phytomonadina*) у флорі України // Укр. ботан. журн. – 2003. – 60, № 6. – С. 602-620.
- Масюк Н.П., Костіков І.Ю. Рід *Polytomella* Aragao (*Dunaliellaceae*, *Volvocales*, *Chlorophyceae*, *Chlorophyta*) у флорі СРСР // Укр. ботан. журн. – 1986. – 48, № 5. – С. 100-104.
- Масюк Н.П., Костіков І.Ю. Водорості в системі органічного світу. – Київ: Академперіодика, 2002. – 179 с.
- Масюк Н.П., Костіков І.Ю. Современные взгляды на положение водорослей в системе органического мира // Альгология. – 2002. – 12, № 2. – С. 151-182.
- Масюк Н.П., Лилицкая Г.Г. Новый вид *Polytoma* Ehr. (*Chlorophyta*) // Альгология. – 1997. – 7, № 1. – С. 72-77.
- Международный кодекс ботанической номенклатуры (Сент-Луисский кодекс), принятый Шестнадцатым Международным ботаническим конгрессом. Сент-Луис, Миссури, июль-август, 1999 г. / Пер. с англ. Т.В. Егоровой. – СПб: Изд-во гос. хим.- фарм. акад., 2001. – 211 с.
- Седова Т.В. Пиреноид, его строение и функции // Ботан. журн. – 1966. – № 9. – С. 1345-1355.
- Седова Т.В. Основы цитологии водорослей. – Л.: Наука, 1977. – 172 с.
- Судьбина О.Г. Актуальні питання синтетичної теорії фітоєволюції // Укр. ботан. журн. – 1976. – 33, № 4. – С. 337-347.
- Belcher J.H. The fine structure of *Furcilla stigmatophora* (Skuja) Korshikov // Arch. Microbiol. – 60. – P. 84-94.
- Bhattacharya D. An introduction to algal phylogeny and phylogenetic methods // Origins of algae and their plastids. – Wien: Springer, 1997. – P. 1-11.
- Bhattacharya D., Ehling J. Actin coding regions: gene family evolution and use as a phylogenetic marker // Arch. Protistenk. – 1995. – 145. – P. 155-164.
- Bhattacharya D., Medlin L. The phylogeny of plastids: a review based on comparisons of small subunit ribosomal RNA coding regions // J. Phycol. – 1995. – 31. – P. 489-498.
- Buchheim M.A., Buchheim J.A., Chapman R.L. Phylogeny of *Chloromonas* (*Chlorophyceae*): a study of 18S ribosomal RNA gene sequences // J. Phycol. – 1997a. – 33. – P. 286-293.
- Buchheim M.A., Buchheim J.A., Chapman R.L. Phylogeny of the VLE-14 *Chlamydomonas* (*Chlorophyceae*) group: a study of 18S rRNA gene sequences // J. Phycol. – 1997b. – 33. – P. 1024-1030.
- Buchheim M.A., Lemieux C., Otis C., Gutell R.R., Turmel M. Phylogeny of *Chlamydomonadales* (*Chlorophyta*): A comparison of ribosomal rRNA gene sequences from the nucleus and the chloroplast // Mol. Phylogenet. Evol. – 1996. – 5. – P. 391-402.
- Buchheim M.A., Turmel M., Zimmer E.A., Chapman R.L. Phylogeny of *Chlamydomonas* (*Chlorophyta*) based on cladistic analysis of nuclear 18S rRNA sequences data // J. Phycol. – 1990. – 26. – P. 689-696.
- Cavalier-Smith T., Chao E.E., Allsopp M.T.E.P. Ribosomal RNA evidence for chloroplast loss within *Heterocontae*: pedinellid relationships and a revised classification of ochristan algae // Arch. Protistenk. – 1995. – 145. – P. 209-220.
- Delwiche C.F., Palmer J.D. The origin of plastids and their spread via secondary symbiosis // Origins of algae and their plastids. – Wien: Springer, 1997. – P. 53-86.
- Dodge J.D. The fine structure of algal cells. – London; New York: Acad. Press, 1973. – 261 p.
- Ettl H. Bemerkungen zur Artabgrenzung einiger Chlamydomonaden (Zur Kenntnis der Klasse *Volvocophyceae*. V) // Nova Hedw. – 1959. – 1/2. – S. 167-193.
- Ettl H. Über systematische Probleme in der Gattung *Chlamydomonas* // Phycologia. – 1965. – 5, N 1. – S. 61-70.
- Ettl H. Die Gattung *Chloromonas* Gobi emend. Wille (*Chlamydomonas* und die nächstverwandten Gattungen I) // Beih. Nova Hedw. – 1970. – 34. – 283 S.
- Ettl H. Die Gattungen *Chlamydomonas* Ehrenberg // Beih. Nova Hedw. – 1976a. – 49. – 122 S.

- Ettl H. Über den Teilungsverlauf des Chloroplasten bei *Chlamydomonas* // *Protoplasma*. – 1976b. – 88. – S. 75-84.
- Ettl H. *Chlorophyta* // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bd. 3. Teil 1. – Stuttgart; New York: Fischer, 1978. – 530 S.
- Ettl H. Die Gattung *Carteria* Diesing emend. Francé und *Provasoliella* A.R. Loeblich // *Beih. Nova Hedw.* – 1979. – 60. – 226 S.
- Ettl H. Grundriss der allgemeinen Algologie. – Jena: Fischer, 1980. – 549 S.
- Ettl H. *Chlorophyta* I. *Phycomonadina* // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bd. 9. – Jena: Fischer, 1983. – 807 S.
- Ettl H., Gärtner G. Syllabus der Boden-, Luft- und Flechtenalgen. – Stuttgart; Jena; New York: Fischer, 1995. – 697 S.
- Ettl H., Schlösser U.G. Towards a revisions of the systematics of the genus *Chlamydomonas* (*Chlorophyta*). I. *Chlamydomonas applanata* Pringsheim // *Bot. Acta*. – 1992. – 105, N 4. – P. 323-330.
- Freshwater D.W., Frederiq S., Butler B.S., Hommersand M.H., Chase M.W. A gene phylogeny of the red algae (*Rhodophyta*) based on plastid rbcL // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. – 1994. – 91. – P. 7281-7285.
- Geitler L. Die plastische Verformung reich gegliederter Chromatophoren während der Zellteilung und Zellorganisation von *Cocconeis* // *Österr. Bot. Z.* – 1972. – 120. – S. 207-212.
- Gerloff J. Beiträge zur Kenntnis der Variabilität und Systematik der Gattung *Chlamydomonas* // *Arch. Protistenk.* – 1940. – 94. – S. 311-502.
- Gontcharov A.A., Marin B., Melkonian M. Molecular phylogeny of conjugating green algae (*Zygnemataphyceae*, *Streptophyta*) inferred from SSU rDNA sequence comparisons // *J. Mol. Evol.* – 2003. – 56. – P. 89-104.
- Gontcharov A.A., Melkonian M. Unusual position of the genus *Spirotaenia* (*Zygnemataphyceae*) among streptophytes revealed by SSU rDNA and rbcL sequence comparisons // *Phycologia*. – 2004. – 43, N 1. – P. 105-113.
- Gordon J., Rumpf R., Shank S.L., Vernon D., Birky J.C.W. Sequences of the RRN 18 genes of *Chlamydomonas humicola* and *C. dysosmos* are identical, in agreement with their combination in the species *C. applanata* (*Chlorophyta*) // *J. Phycol.* – 1995. – 31. – P. 312-313.
- Grant V. Primary classification and phylogeny of the *Polemoniaceae*, with comments on molecular cladistics // *Amer. J. Bot.* – 1998. – 85. – P. 741-752.
- Griffiths D.J. The pyrenoid // *Bot. Rev.* – 1970. – 36. – P. 29-58.
- Griffiths D.J. The pyrenoid and its role in algal metabolism // *Sci. Prog. Oxf.* – 1980. – 66. – P. 537-553.
- Guillard R.R.L., Keller M.D., O'Kelly C.J., Floyd G.L. *Pycnococcus provasolii* gen. et sp. nov., a coccoid prasinonanthin-containing phytoplankton from the western North Atlantic and Gulf of Mexico // *J. Phycol.* – 1991. – 27. – P. 39-47.
- Hepperle D., Hindák F., Krienitz L. TEM-investigation and X-ray microanalysis of *Cephalomonas granulata* Higinbotham 1942 (*Chlorophyceae*, *Phacotaceae*) // *Biologia (Bratislava)*. – 1994. – 49, N 4. – P. 451-455.
- Hepperle D., Nozaki H., Hohenberger S., Huss V.A.R., Morita E., Krienitz L. Phylogenetic position of the *Phacotaceae* within the *Chlamydomophyceae* as revealed by analysis of 18S rDNA and rbcL sequences // *Mol. Evol.* – 1998. – 47. – P. 420-430.
- Hori T. Survey of pyrenoid distribution in the vegetative cells of brown algae // *Proc. 7th Int. Seaweed Symp.* Sapporo, 1971. – Tokyo, 1972. – P. 165-171.
- Hori T., Chihara M. Studies on the fine structure of *Prasinocladus ascus* (*Prasinophyceae*) // *Phycologia*. – 1974. – 13, N 4. – P. 307-315.
- Hori T., Norris R.E., Chihara M. Studies on the ultrastructure and taxonomy of the genus *Tetraselmis* (*Prasinophyceae*) I. Subgenus *Tetraselmis* // *Bot. Mag. Tokyo*. – 1982. – 95. – P. 49-61.
- Jupe E.R., Chapman R.L., Zimmer E.A. Nuclear ribosomal RNA genes and algal phylogeny – the *Chlamydomonas* example // *BioSystems*. – 1988. – 21. – P. 223-230.
- Karpov S.A., Tanichev A.I. The ultrastructural study of green alga *Pedinomonas tenuis* Massjuk 1970 with special reference to the flagellar apparatus // *Arch. Protistenk.* – 1992. – 141. – P. 315-326.
- Komárek J. Prospect for taxonomic developments // *Biology of the Blue-Green Algae*. – Oxford, 1973. – P. 482-486.

- Kouwets F.A.C. Ultrastructural aspects of the cell cycle in *Planktiosphaeria gelatinosa* (Chlorophyceae), with emphasis on the flagellar apparatus of the zoospore // Arch. Protistenk. – 1995. – 146. – P. 37-48.
- Krämer P., Wilhelm C., Wild A., Mörschel E., Rhiel E. Ultrastructure and freeze-fracture studies of the thylakoids of *Mantoniella squamata* (Prasinophyceae) // Protoplasma. – 1988. – 147. – P. 170-177.
- Kuchitsu K., Tsuzuki M., Miyachi S. Characterization of the pyrenoid isolated from unicellular green alga *Chlamydomonas reinhardtii*: particular form of RuBisCo protein // Protoplasma. – 1988. – 144, N 1. – P. 17-24.
- Lacoste-Royal G., Gibbs S. P. Immunocytochemical localization of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase in the pyrenoid and thylakoid region of the chloroplast of *Chlamydomonas reinhardtii* // Plant Physiol. – 1987. – 83, N 3. – P. 602-606.
- Lang N.J. Electron-microscopic demonstration of plastids in *Polytoma* // J. Protozool. – 1963. – 10. – P. 333-339.
- Marin B., Palm A., Kinberg M., Melkonian M. Phylogeny and taxonomic revision of plastid-containing euglenophytes based on SSU rDNA sequence comparisons and synapomorphic signatures in the SSU rDNA secondary structure // Protist. – 2003. – 154. – P. 99-145.
- Masyuk (Massjuk) N.P., Kostikov I.Yu. Modern views on the position of algae in the system of the organic world // Intern. J. Algae. – 2002. – 4, N 3. – P. 1-38.
- Mayr E. Systems of ordering date // Biol. Philos. – 1995. – 10. – P. 419-434.
- Mayr E. This is biology: The scene of the living world. – Cambridge, Mass.: Harvard Univ. Press, 1997.
- McKay R.M.L., Gibbs S.H. Immunocytochemical localization of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase in light-limited and light-saturated cells of *Chlorella pyrenoidosa* // Protoplasma. – 1989. – 149, N 1. – P. 31-37.
- Mikhailiyuk T.I., Demchenko E.M., Kondratyuk S.Ya. *Parietochloris ovoideus* sp. nova (Trebouxiophyceae, Chlorophyta), a new aerophyte algae from Ukraine // Algal. Stud. – 2003. – 110. – P. 1-16.
- Moore J., Cantor M.N., Sheller P., Kahn W. The ultrastructure of *Polytomella agilis* // J. Protozool. – 1970. – 17. – P. 671-676.
- Morita E., Abe T., Tsuzuki M., Fujiwara S., Sato N., Hirata A., Sonoike K., Nozaki H. Role of pyrenoids in the CO<sub>2</sub>-concentrating mechanism: comparative morphology, physiology and molecular phylogenetic analysis of closely related strains of *Chlamydomonas* and *Chloromonas* (Volvocales) // Planta. – 1999. – 208. – P. 365-372.
- Nakayama T., Watanabe S., Mitsui K., Uchida H., Inouye J. The phylogenetic relationship between the *Chlamydomonadales* and *Chlorococcales* inferred from 18S rDNA sequence data // Phycol. Res. – 1996. – 44. – P. 47-56.
- Nakazawa A., Nozaki H. Morphology and asexual reproduction of *Vitreochlamys aulata* // J. Japan. Bot. – 2000. – 75. – P. 42-46.
- Nozaki H., Atzawa K., Watanabe M.M. A taxonomic study of four species of *Carteria* (Volvocales, Chlorophyta) with cruciate anterior papillae based on cultured material // Phycologia. – 1994. – 33, N 4. – P. 239-247.
- Nozaki H., Jto M., Sano R., Uchida H., Watanabe M.M., Kuroiwa T. Phylogenetic relationships within the colonial Volvocales (Chlorophyta) inferred from rbcL gene sequence data // J. Phycol. – 1995. – 31. – P. 970-979.
- Nozaki H., Jto M., Sano R., Uchida H., Watanabe M.M., Takahashi H., Kuroiwa T. Phylogenetic analysis of *Yamagishiella* and *Platydorina* (Volvocaceae, Chlorophyta) based on rbcL gene sequences // Ibid. – 1997a. – 33. – P. 272-278.
- Nozaki H., Jto M., Uchida H., Watanabe M., Kuroiwa T. Phylogenetic analysis of *Eudorina* species (Volvocaceae, Chlorophyta) based on rbcL gene sequences // Ibid. – 1997b. – 33. – P. 859-863.
- Nozaki H., Jto M., Watanabe M.M., Takano H., Kuroiwa T. Phylogenetic analysis of morphological species of *Carteria* (Volvocales, Chlorophyta) based on rbcL gene sequences // Ibid. – 1997c. – 33. – P. 864-867.
- Nozaki H., Misawa K., Kajita T., Kato M., Nohara S., Watanabe M.M. Origin and evolution of the colonial Volvocales (Chlorophyceae) as inferred from multiple, chloroplast gene sequences // Mol. Phylogen. Evol. – 2000. – 17, N 2. – P. 256-268.

- Nozaki H., Ohta N., Morita E., Watanabe M.M. Toward a natural system of species *Chlorogonium* (Volvocales, Chlorophyta): A combined analysis morphological and rbcL gene sequence data // J. Phycol. – 1998a. – 34. – P. 1024-1037.
- Nozaki H., Ohta N., Takano H., Watanabe M.M. Reexamination of phylogenetic relationships within the colonial Volvocales (Chlorophyta): An analysis of atpB and rbcL gene sequences // Ibid. – 1999. – 35. – P. 104-112.
- Nozaki H., Ohta N., Yamada T., Takano H. Characterization of rbcL group IA introns from two colonial volvocalen species (Chlorophyceae) // Plant. Mol. Biol. – 1998b. – 37. – P. 77-85.
- Nozaki H., Onishi K., Morita E. Differences in pyrenoid morphology are correlated with differences in the rbcL genes of members of the *Chloromonas* lineage (Volvocales, Chlorophyceae) // J. Mol. Evol. – 2002a. – 55. – P. 414-430.
- Nozaki H., Takahara M., Nakazawa A., Kito Y., Yamada T., Takano H., Kawano S., Kato M. Evolution of rbcL group IA introns and intron open reading frames within the colonial Volvocales (Chlorophyceae) // Mol. Phylogenet. Evol. – 2002b. – 23. – P. 326-338.
- Palmer J.D., Delwiche C.F. Second-hand chloroplasts and the case of the disappearing nucleus // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 1996. – 93. – P. 7432-7435.
- Parke M. Studies on marine flagellates III. Three further species of *Chrysochromulina* // J. Mar. Biol. Ass. U.K. – 1956. – 35. – P. 387-414.
- Parke M. Studies on marine flagellates IV. Morphology and microanatomy of a new species of *Chrysochromulina* // Ibid. – 1958. – 37. – P. 209-228.
- Parke M., Manton I., Clarke B. Studies on marine flagellates. II. Three new species of *Chrysochromulina* // Ibid. – 1955. – 34, N 3. – P. 579-609.
- Pascher A. Volvocales / Süßwasserflora Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. H.4. – Jena: Fischer, 1927. – 506 S.
- Péterfi L.S., Momeu L. Observations on the ultrastructural cytology of *Chlorangiella subarctica* (Skuja) Fott (Tetrasporales, Chlorophyceae) // Arch. Protistenk. – 1987. – 134. – P. 125-135.
- Pickett-Heaps J.D. Green Algae. Structure, reproduction and evolution in selected genera. – Sanderland, Mass.: Sinauer Ass., 1975. – 606 p.
- Pringsheim E.G. Farblose Algen. – Stuttgart: Fischer, 1963.
- Proschöld Th., Marin B., Schlösser U.G., Melkonian M. Molecular phylogeny and taxonomic revision of *Chlamydomonas* Ehrenberg and *Chloromonas* Gobi, and description of *Oogamochlamys* gen. nov. and *Lobochlamys* gen. nov. // Protist. – 2001. – 152. – P. 265-300.
- Salisbury J.L., Floyd G.L. Molecular enzymatic and ultrastructure characterization of the pyrenoids of scaly green monad *Micromonas squamata* // J. Phycol. – 1978. – 14. – P. 362-368.
- Schlösser U.G. Entwicklungsstadien- und sippen spezifische Zellwand-Autolyse bei der Freisetzung von Fortpflanzungszellen in der Gattung *Chlamydomonas* // Ber. Deutsch. Bot. Ges. – 1976. – 89. – S. 1-56.
- Schlösser U.G. Species-specific sporangium autolysis (cell-wall-dissolving enzymes) in the genus *Chlamydomonas* // Systematics of the green algae / D.E.C. Irvine and D.M. John (eds.). – London: Acad. Press, 1984. – P. 409-418.
- Sogin M.L. Evolution of eukaryotic microorganisms and their small subunit ribosomal RNA // Amer. Zool. – 1989. – 29. – P. 487-499.
- Sogin M.L. Early evolution and origin of eukaryotes // Curr. Opinion in Genetics and Develop. – 1991. – 1. – P. 457-463.
- Sogin M.L. The origin of eukaryotes and evolution into major kingdoms // Early life on earth. Nobel Symp. N84 / Ed. by Bengtson S. – New York: Columbia Univ. Press, 1994. – P. 181-192.
- Surek B., Beemelmanns U., Melkonian M., Bhattacharya D. Ribosomal RNA sequence comparisons demonstrate an evolutionary relationship between *Zygnematales* and *Charophytes* // Pl. Syst. Evol. – 1994. – 191. – P. 171-181.
- Takhtajan A.L. Diversity and classification of flowering plants. – New York: Columbia Univ. Press, 1997.
- Turner S., Pryer K.M., Miao V.P.W., Palmer J.D. Investigating deep phylogenetic relationships among *Cyanobacteria* and plastids by small subunit rRNA sequence analysis // Eukaryot. Microbiol. – 1999. – 46, N 4. – P. 327-338.

Получена 24.02.04

Подписала в печать Н.В. Кондратьева