

Огляд відділів евкаріотичних водоростей. I.

Завідувач кафедри ботаніки,
доктор біологічних наук,
професор
О.Є. Ходосовцев

Херсон - 2006

План лекції

1. Огляд систем водоростей
2. Дискристатні водорості (Discrystates)
3. Тубулокристатні Водорості (Tubulocristates)
 - 3.1. Амебозойні водорості (Amoebozoa)
 - 3.2. Хромофітові водорості (Stramenopiles)
 - 3.3. Альвеолятні водорості (Alveolata)

1. Огляд систем водоростей

Водорості – поліфілетична біологічна група безсудинних спорових рослин, які характеризуються оксигенним фотосинтезом.

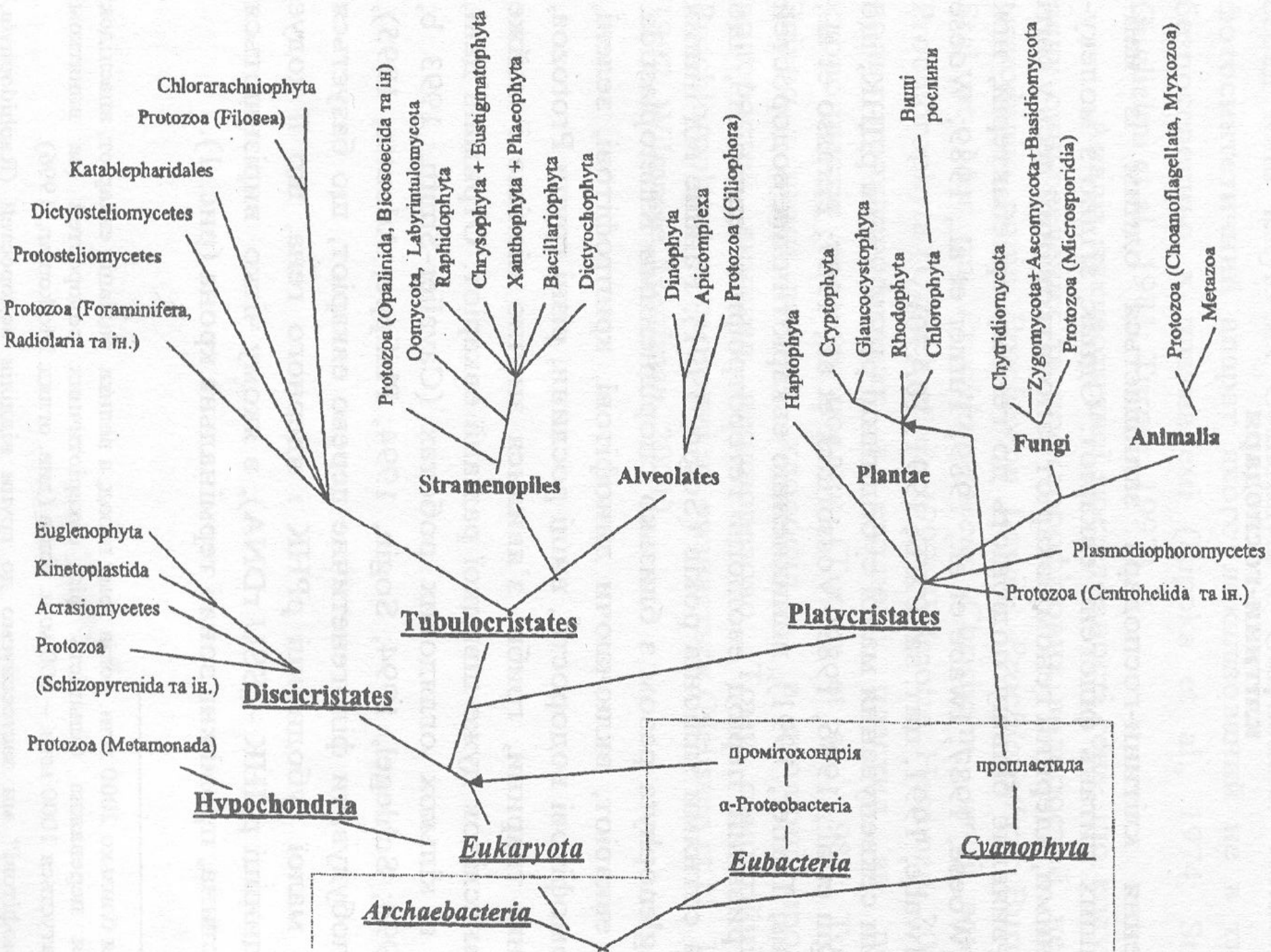
Системи водоростей мали дві тенденції:

- скорочення відділів і збільшення класів,
- скорочення класів і збільшення відділів.

М. Шадефо (1960) – 4 відділи (Cyanophyta, Rhodophyta, Chromophyta, Chlorophyta), 2 царства (Procaryota, Eucaryota).

Д. Зеров (1972) – 11 відділів (Cyanophyta, Rhodophyta, Chloromonadophyta, Euglenophyta, Cryptophyta, Pyrrophyta, Diatomophyta, Chrysophyta, Xanthophyta, Chlorophytina, Phaeophyta), 2 царства (Procaryota, Eucaryota).

Н. Масюк, Н. Кондратьева (1990) - 13 відділів (Cyanophyta, Prochlorophyta, Euglenophyta, Dinophyta, Cryptophyta, Chrysophyta, Raphidophyta, Bacillariophyta, Xanthophyta, Rhodophyta, Phaeophyta, Chlorophyta, Charophyta), 2 царства (Procaryota, Eucaryota), 2 надцарства (Procariota, Eucariota)



2. Дискристатні водорості (Discrystates)

Відділ Euglenophyta

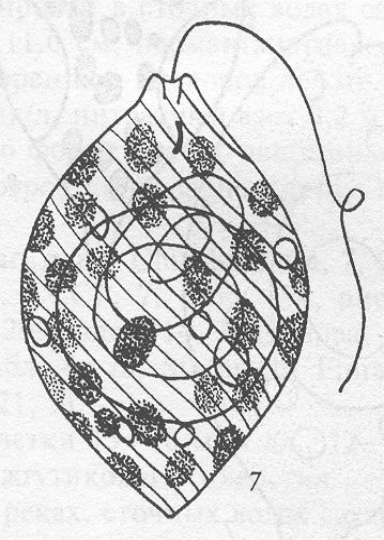
900 видів

А – пелікула (г – гребень, б – борозда, ки – гачковидний згиб);

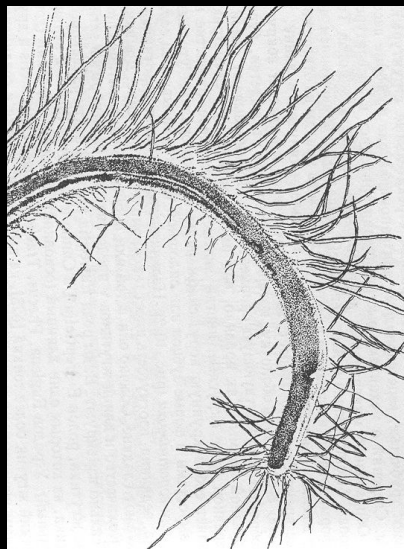
Б – джгутик (із з'єднаними у пучки гребінчастими мастигонемами);

В – глотка (жг – джгутик, фр – фоторецептор, ст – стигма, бт – базальне тіло, р – резервуар);

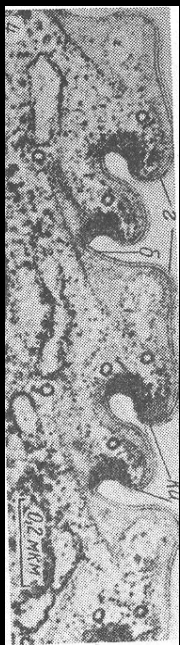
Г – будова стигми (пг – пігментні глобули, пт – парабазальне тіло).



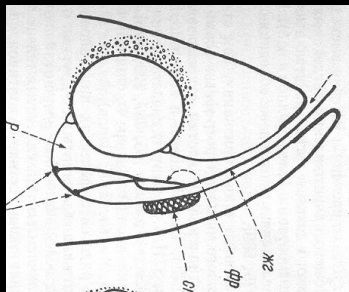
Leptoclinis fusiformis (Garter) Lemm.



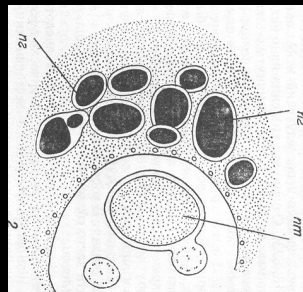
Б



А



В



Г

Основні ознаки

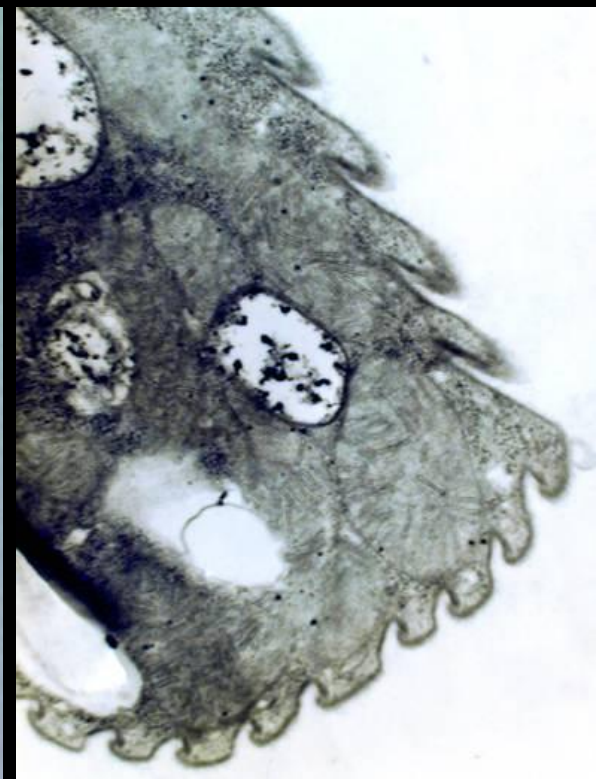
1. Пелікула білкової природи, будиночки з пектинових речовин.
2. Джгутики (два ізоконтні, два гетероконтні, один, а другий редукований) з простими, з'єднаними у пучки **гребінчастими мастигонемами та волокнистою повстю**, субапікальні, виходять із глотки.
3. Тип мітозу – закритий, починається з поділу ядерця (ендосоми), дочірні ядерця стають центрами організації веретена, хроматин в інтерфазі конденсований, центріолі відсутні (**евгленоїтоз**).
4. Фоторецептор (дихроїчний білковий кристал) знаходиться в парабазальному тілі короткого джгутика, а стігма в цитоплазмі.
5. Актин-міозиновий цитоскелет ("**евгленоїдні**" рухи).
6. Тип мітохондріальних крист: **дисковидні**, трубчасті, платівчасті.
7. Тип пластид: вторинно-симбіотичні хлоропласти з 3 мембранами.
8. Хлорофіл a + b, запасуюча речовина - парамілон (в цитоплазмі).



Euglena

10/03/2021

(Фото І.Ю. Костікова)



Пелікула

7

Філогенетичні зв'язки

1. *Euglenophyta* утворює монофілетичну групу і є найдревнішими еукаріотичними водоростями.
2. Для евгленофітових та близьких груп характерні своєрідні дисковидні кристи з потоншеною основою.
3. Філогенетично найближчою до евгленофітових є група гетеротрофних джгутикових організмів – *Kinetoplastida*, які можна об'єднати у царство *Euglenobiontes* (Кусакин, Дроздов, 1998).
4. Близькими до евгленофітових є також слизовики *Acrasiomycota* та деякі найпростіші – *Schizopirenida*.

3. Тубулокристатні Водорості (Tubulocristates)

Група об'єднує різноманітні за способом живлення організми: гетеротрофні, що належать тваринного світу – *Protozoa* (частково), грибоподібних організмів – *Muchomycota* (частково), *Oomycota*, *Labyrinthulomycota* та водоростей – хлорарахніофітових та динофітових.

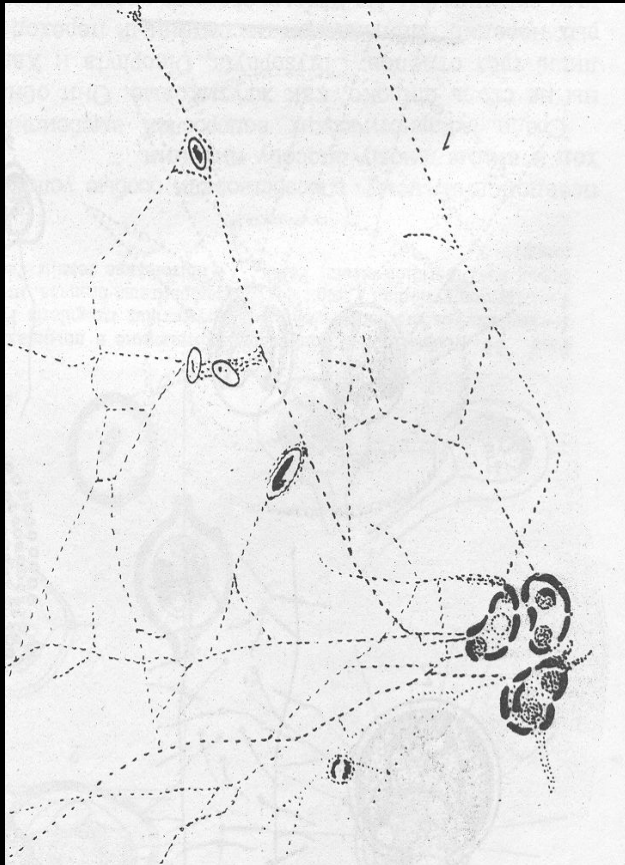
Для цієї групи однією з фенотипічних ознак була будова крист (трубчасті), однак пізніше виявилось, що ця ознака варіабільна.

Фенотипічні ознаки зараз шукають на ультраструктурному рівні, можливо, що однією з ознак, що контролюється ядерним геномом, є тип фоторецептора в монадних клітинах та стадіях. У всіх *Tubulocristates* він розташований в парабазальному потовщенні. У *Platycristates* такий тип фоторецептора не виявлено.

3.1. Амебозойні водорості (Amoebozoa)

Відділ Chlorarachniophyta

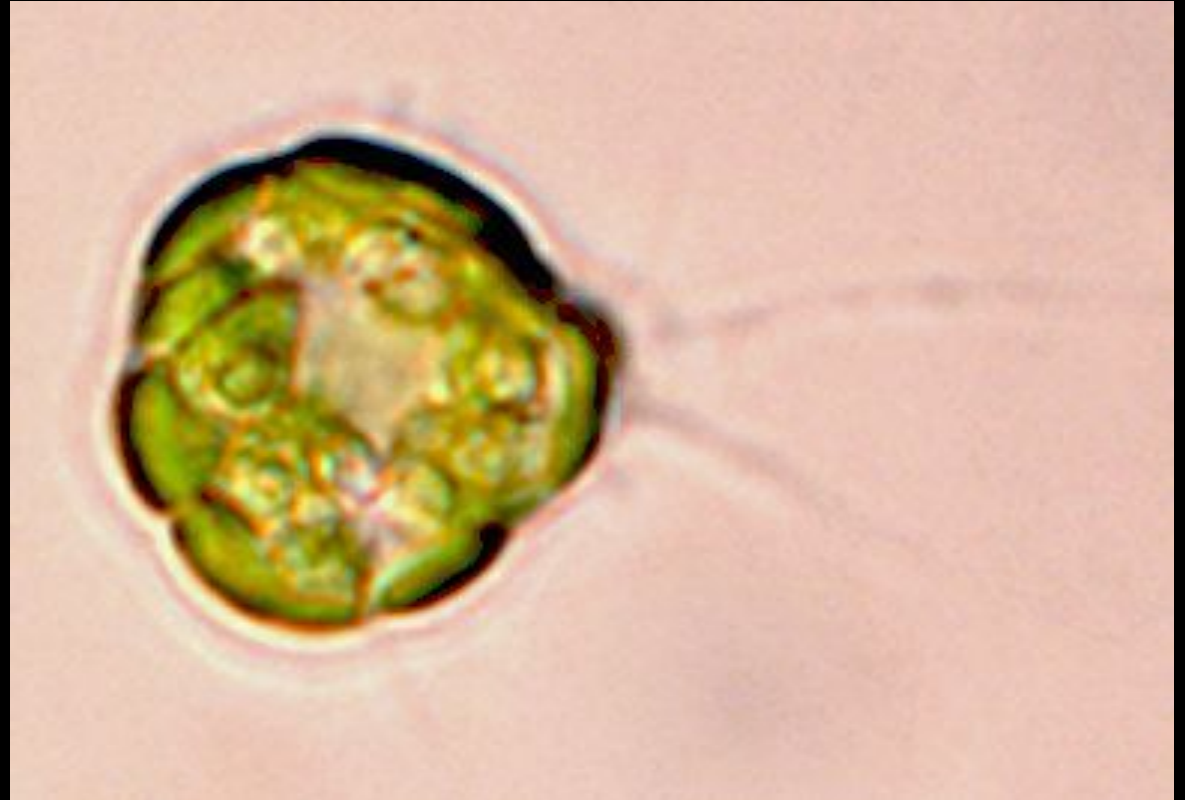
6 видів



Chlorarachnion reptans Geitl.

Головні ознаки відділу

1. Клітини вкриті тільки плазмалемою.
2. Джгутик один, з простими гребінчастими мастигонемами, субапикальний, спрямований назад, **спіралью закручений навколо тіла клітини.**
3. Амебоїдний морфологічний тип, може утворювати сітчасті плазмодії.
3. Тип мітохондрій: переважно трубчаті.
4. Тип пластид: **вторинно-симбіотичні хлоропласти з 4 мембранами та нуклеоморфом в міжмембранному просторі.**
5. Хлорофіл a + b, запасуюча речовина парамілон (в цитоплазмі).



Chlorarachnion

(Фото І.Ю. Костікова)

10/03/2021

11

Філогенетичні зв'язки

1. Підтверджено відособленість хлорарахніофітових водоростей від усіх інших відділів водоростей і встановлено тісну спорідненість з філозними амебами (*Euglypha*, *Paulinella*), та більш віддалену – з *Katablepharidales*, *Dictyosteliomycetes*, *Protosteliomycetes* та деякими *Protozoa*.
2. Хлорарахніофітові водорості походять від великої і різноманітної групи амебоїдних організмів, у межах якої відбувалися неодноразові спроби переходу до фотоавтотрофного живлення шляхом поглинання різних фотоавтотрофних симбіонтів.
3. Ця група може бути відокремлена на рівні окремого царства органічного світу – *Amoebozoa*.

3.2. Хромофітові водорості (Stramenopiles)

Головні ознаки страменопілів

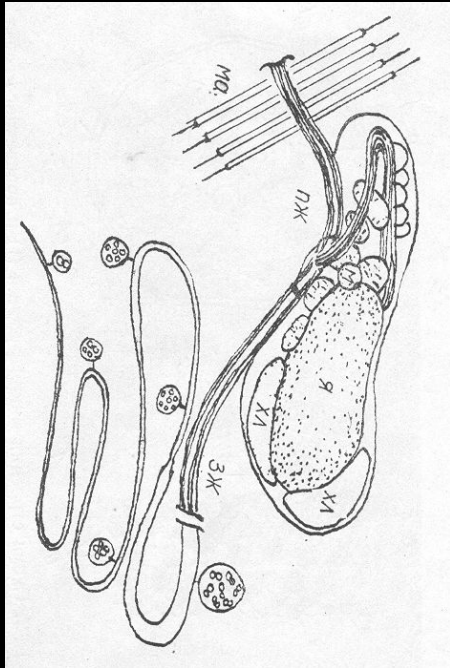


Схема будови спермія *Laminaria* Lam.:
ма – мастигонема (ретронема);
пж – передній джгутик;
м – мітохондрія;
я – ядро;
хл – хлоропласт (родопласт);
зж – задній джгутик.

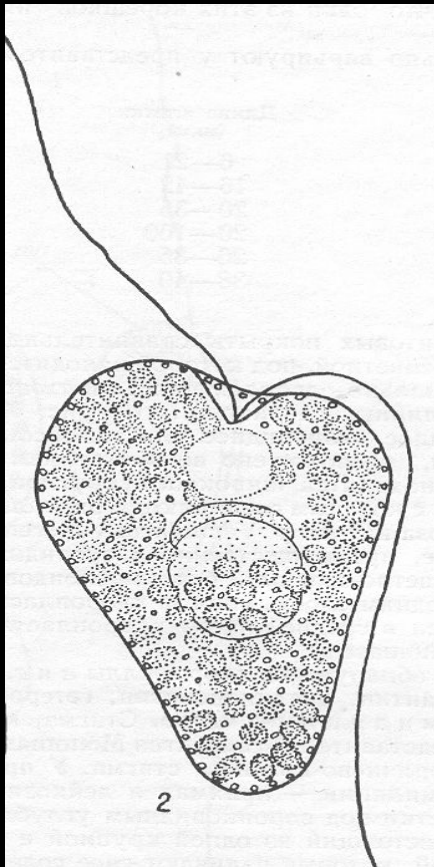
1. Джгутики гетероконтні, один гладкий, другий з пірчастою мастигонемою спеціальної будови (**ретронема**), який складається з трьох частин: базальної (яка прикріплюється до периферичного дублету аксонемальних трубочок, 0,2-0,3 мкм), проміжної (порожній циліндр, що складається з субодиноць, що розташовані паралельними, спіралью закрученими рядами, 0,2-2,0 мкм) та термінальної (фібрила з одного ряду субодиноць).
2. Мітохондрії з трубчастими кристами.
3. Гетеротрофні та автотрофні організми.
4. Автотрофні хромофітові водорості об'єднуються у 7 відділів, які:
 - 4.1 Містять **хлорофіл а + с**.
 - 4.2. Мають **вторинно-симбіотичний родопласт з 4 мембранами**, з пластидною ЕПС що переходять в ядерну оболонку (крім Rhaphidophyta).

Відділ Raphidophyta

50 видів

Головні ознаки відділу

1. Клітини вкриті тільки плазмалемою.
2. Наявність глотки.
3. Джгутики субапикальні, виходять з глотки.
4. Тип мітозу закритий, центріолі відсутні, полярними структурами веретена поділу є базальні тіла джгутиків.
5. Тип пластид: вторинно симбіотичні родопласти з 4 мембранами та родопластною ЕПС, що не переходить у ядерну оболонку.
6. Пігменти: хлорофіл а + с, фукоксантин.
7. Запасаюча речовина – олія.
8. Еджективні органоїди: мукоцисти, трихоцисти.
9. Монадний морфологічний тип.



Vacuolaria viridis Cienk.



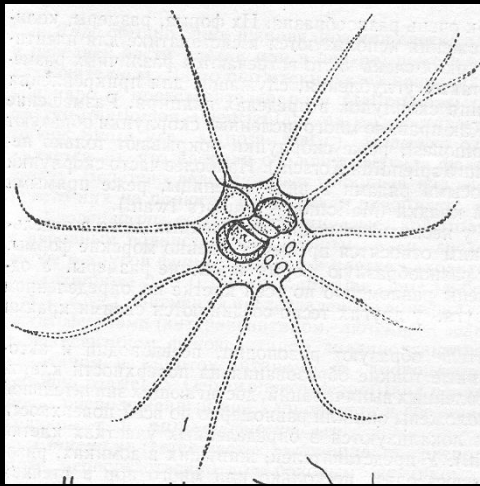
Vacuolaria

10/03/2021

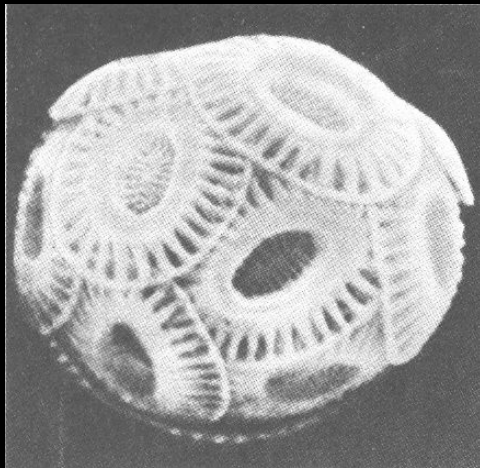


Goniosطومum

(Φοτο Ι.Ю.Κοστίκοβα)



Chrysamoeba tenera Matv.



Gephyrocapsa sp.

Відділ Chrysophyta

800 видів

Головні ознаки відділу

1. Клітинні покриви: лусочки (органічні або кремнеземові), панцир (кремнеземовий), будиночки (органічні або мінералізовані), клітинна оболонка (пектинова), або вкриті лише плазмалемою.
2. Джгутики субапикальні, із мікроскопічними лусочками, зустрічаються в гаметах та зооспорах.
3. **Характерна особливість - наявність у життєвому циклі стадії ендогенних кремнеземових цист.**
4. Мітоз відкритий, з двома ризопластами.
5. Стигма в хлоропласті.
6. Пігменти: хлорофіл а + с, фукоксантин, запасуюча речовина - хризоламінарін (в цитоплазмі).
7. Еджективні органоїди: **дискоболоцити.**
8. Псевдоподії, ризоподії, щупальці.
9. Морфологічні типи: амебоїдна, кокоїдна, нитчаста.



Mallomonas



Кремнезедова циста

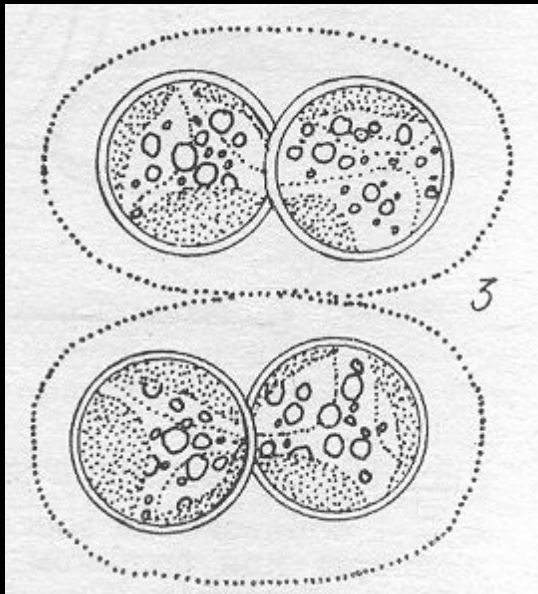
(Фото І.Ю. Костікова)

Відділ Eustigmatophyta

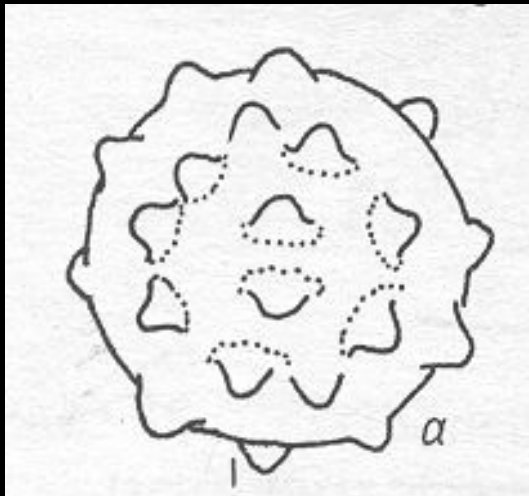
12 видів

Головні ознаки відділу

1. Клітинна оболонка пектинова.
2. Джгутики апікальні, зустрічаються в зооспорах та гаметах.
3. Мітоз закритий, центріолі відсутні, є ризопласт.
4. **Наявність у монадних стадій унікального фоторецепторного апарату (стигми), розташованого у цитоплазмі біля основи джгутиків. Вона складається з осміофільних глобул, які не оточені мембраною.**
5. В зооспорах ЕПС хлоропласта в ядерну оболонку не переходить.
6. Пігменти: хлорофіл а + с, запасуюча речовина – хризоламінарін (в цитоплазмі).
7. Кокоїдний морфологічний тип (одноклітинні або колоніальні).



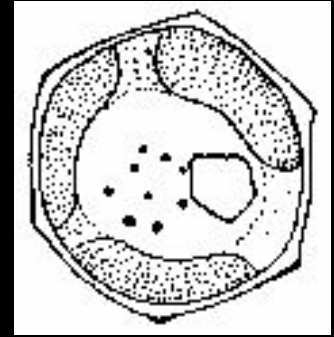
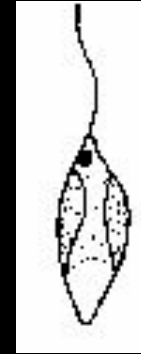
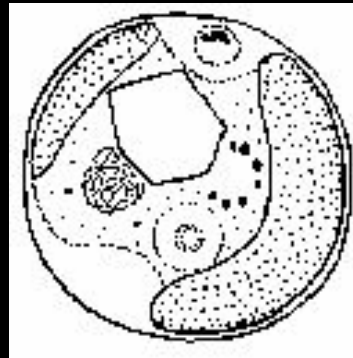
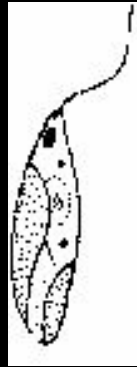
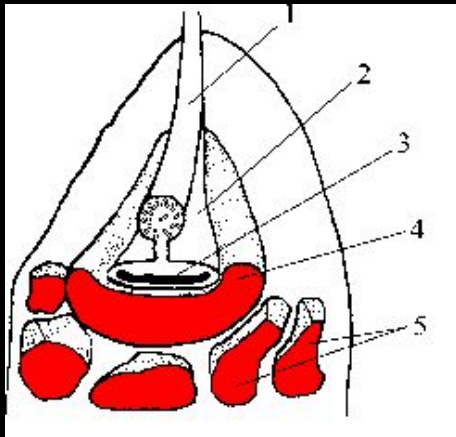
Chlorobotris regularis
(W. West) Bohl.



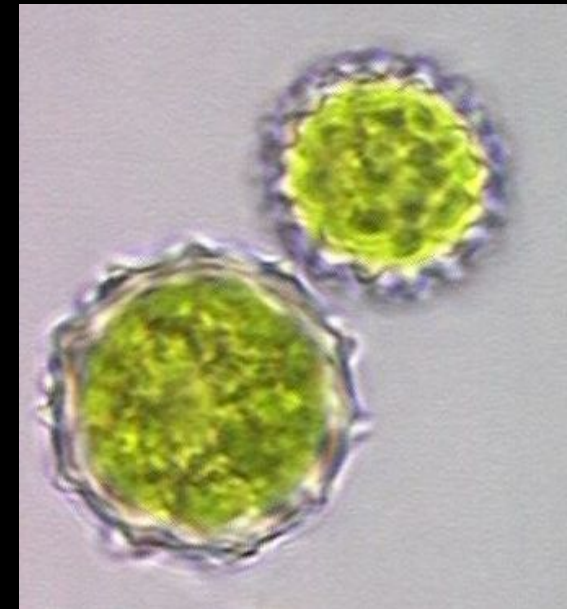
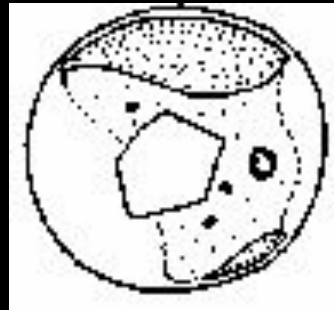
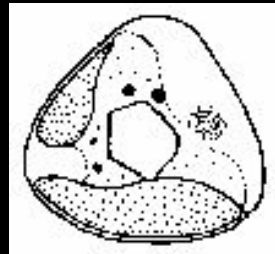
Vischeria stellata (Chod.) Pasch.

10/03/2021

18



Фоторецепторний
апарат
евстигматофітових
водоростей



Eustigmatos

(Фото І.Ю. Костікова)

10/03/2021

19

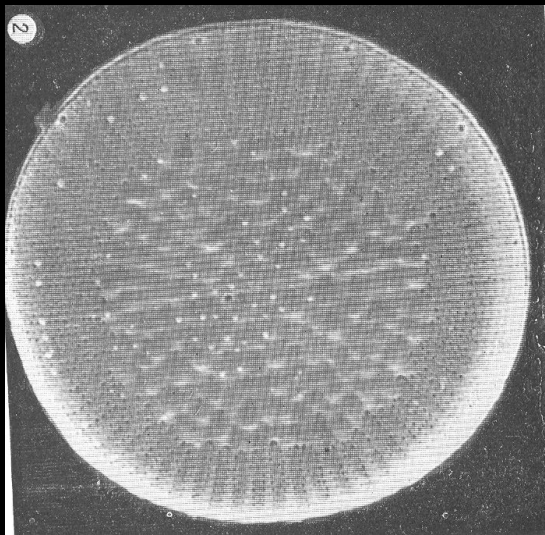
Vischeria

Відділ Bacillariophyta

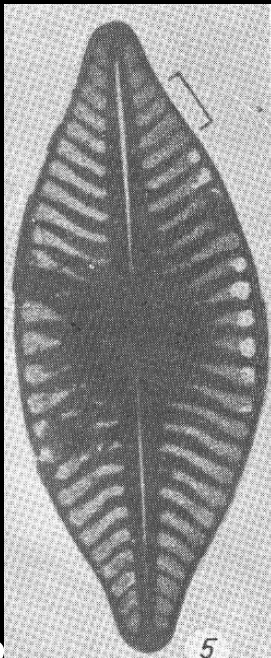
10 000 видів

Головні ознаки відділу

1. Клітинні покриви представлені кремнеземовим панциром, який складається з гіпотеки та епітеки.
2. Джгутик один (другий редукований), апікальний, нерухомий, аксонема описується формулою $9 + 0$, зустрічається в гаметах.
3. Мітоз відкритий, центріолі відсутні.
4. Пігменти: хлорофіл а + с, фукоксантин, запасуюча речовина – хризоламінарін (в цитоплазмі).
5. Кокоїдний морфологічний тип (одноклітинні або колоніальні).



Cyclotella operculata
(Grun.) Lemm.





Hantzschia



Rhopalodia



Caloneis

(кремнеземовий панцир)

10/03/2021

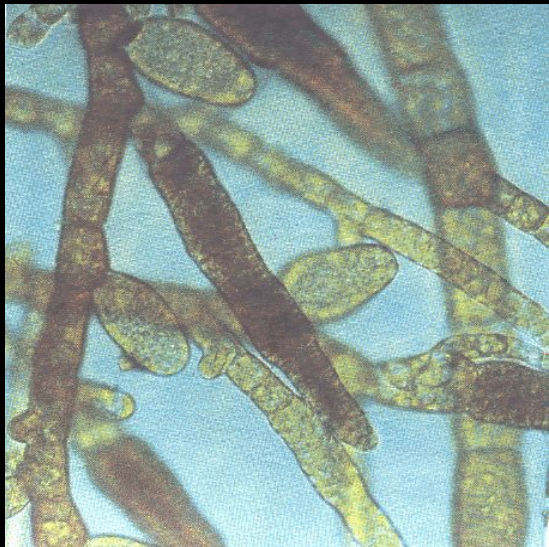
(Фот. І.Ю. Костікова)

Відділ Phaeophyta

1500 видів



Fucus vesiculosus L.



Ectocarpus siliculosus Dillw.

Головні ознаки відділу

1. Клітинна оболонка целюлозно-пектинова з **альгінатами**.
2. Джгутики латеральні, в зооспорах та гаметах.
3. Мітоз напіввідкритий, центріолі присутні.
4. Стигма в пластиді.
5. Пігменти: хлорофіл а + с, фукоксантин, запасуюча речовина – **ламінарін** (в цитоплазмі).
6. Морфологічні типи: гетеротрихальний, паренхіматозний.

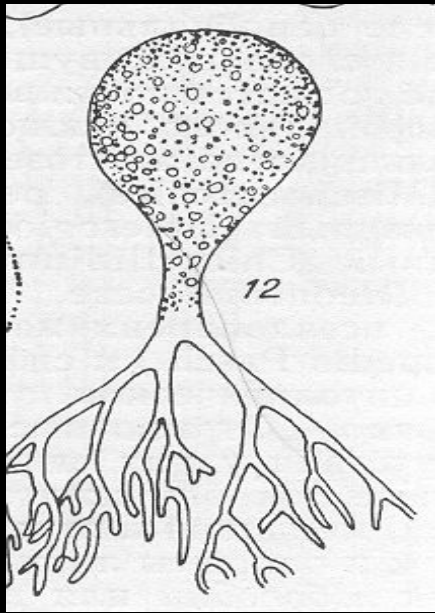


Laminaria

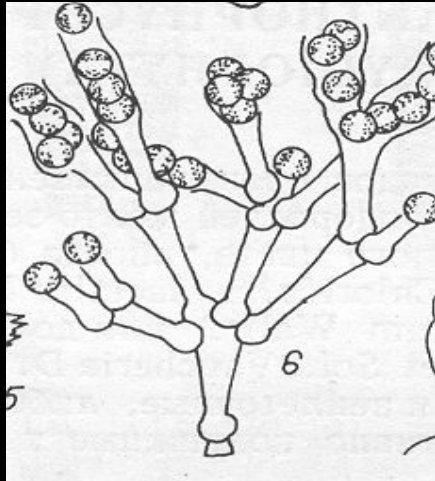
10/03/2021

Fucus

23



Botrydium granulatum
(L.) Grev.



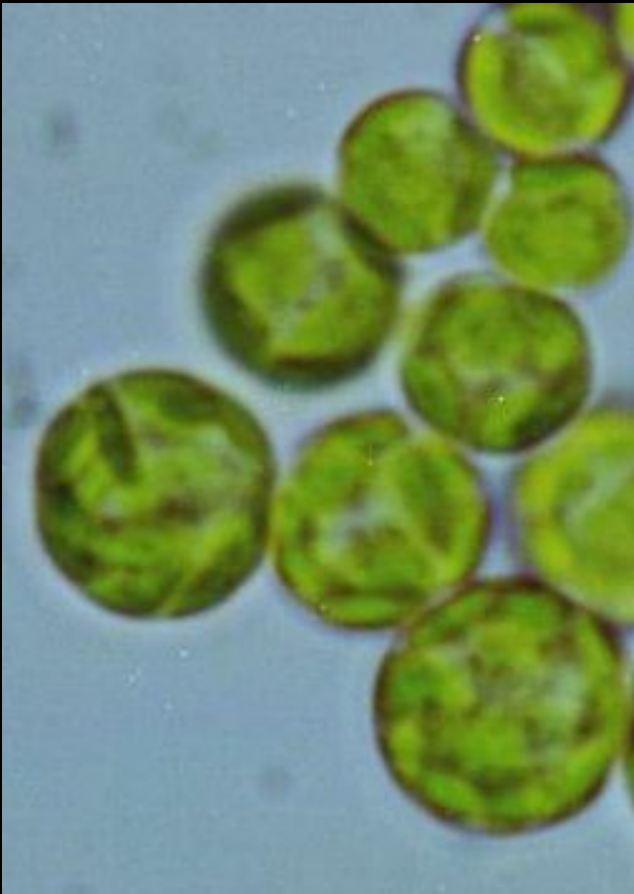
Mischococcus confervicola Nag.
10/03/2021

Відділ Xanthophyta

600 видів

Головні ознаки відділу

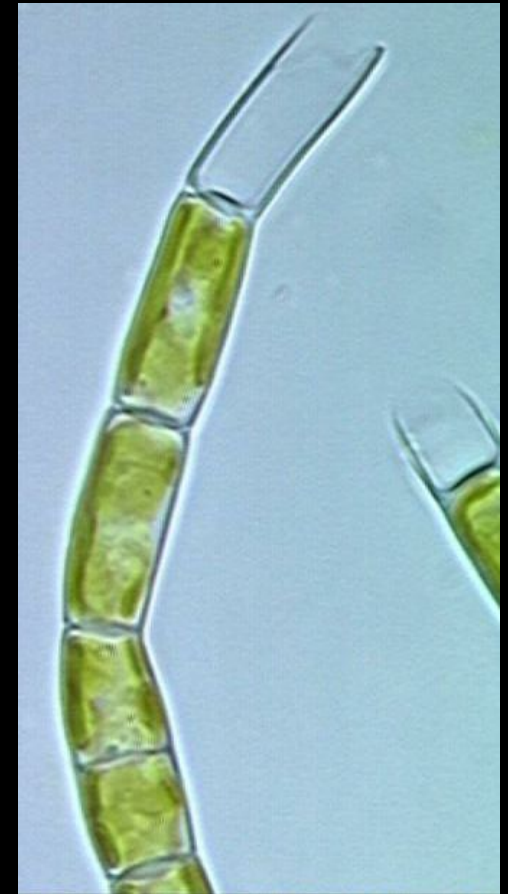
1. Клітинна оболонка пектинова, целюлозно-пектинова, часто насичена солями заліза, марганцю, кремнеземом.
2. Джгутики апікальні, субапікальні.
3. Мітоз закритий, є центріолі, є ризопласт.
4. Стигма в пластидах.
5. Пігменти: хлорофіл а + с, **характерна особливість - відсутність жовтого ксантофілу фукоксантину.**
6. Запасаюча речовина – хризоламінарін (в цитоплазмі).
7. Морфологічні типи: монадний, гемімонадний, кокоїдний, амебоїдний, сарциноїдний, трихальний, гетеротрихальний, сифональний.



Botrydiopsis



Characiopsis



Tribonema

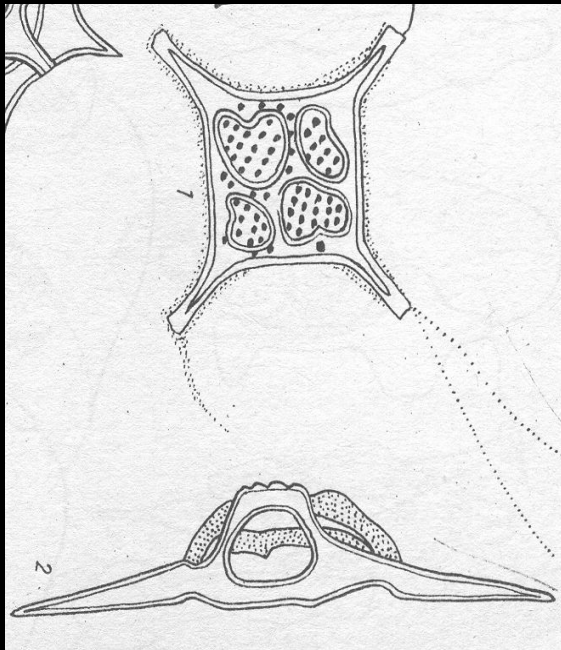
(Фото І.Ю. Костікова)

10/03/2021

25

Відділ Dictyochophyta

40 видів



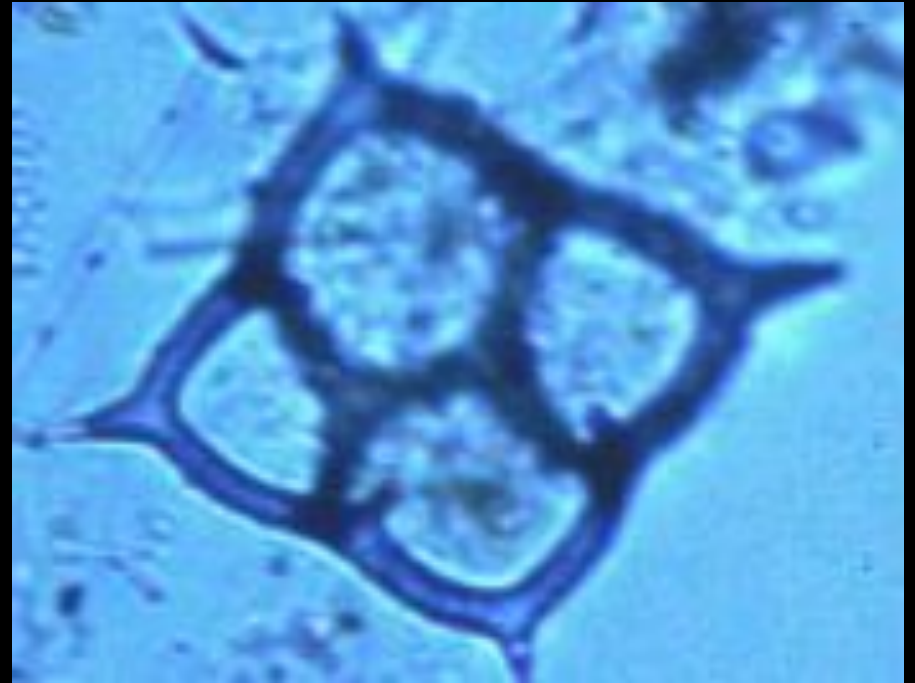
Dictiocha fibula Ehr.

Головні ознаки відділу

1. Покрови з слизової капсули та кремнеземового скелету (полі трубки) над плазмалеєю, рідше органічні лусочки.
2. Джгутики апікальні (на відміну від всіх інших хромофітових водоростей, у диктиохофіт відсутні джгутикові корені. **Базальні тіла джгутиків асоційовані безпосередньо з ядерною мембраною.**
3. **Аксоподії.**
4. Пігменти: хлорофіл а + с, фукоксантин, запасуюча речовина – хризоламінарин.
5. Морфологічні типи: монадний (є також гетеротрофи, що втратили фотосинтезуючий апарат).



Жива клітина



Кремнеземовий скелет

Dictyocha

(Фото І.Ю. Костікова)

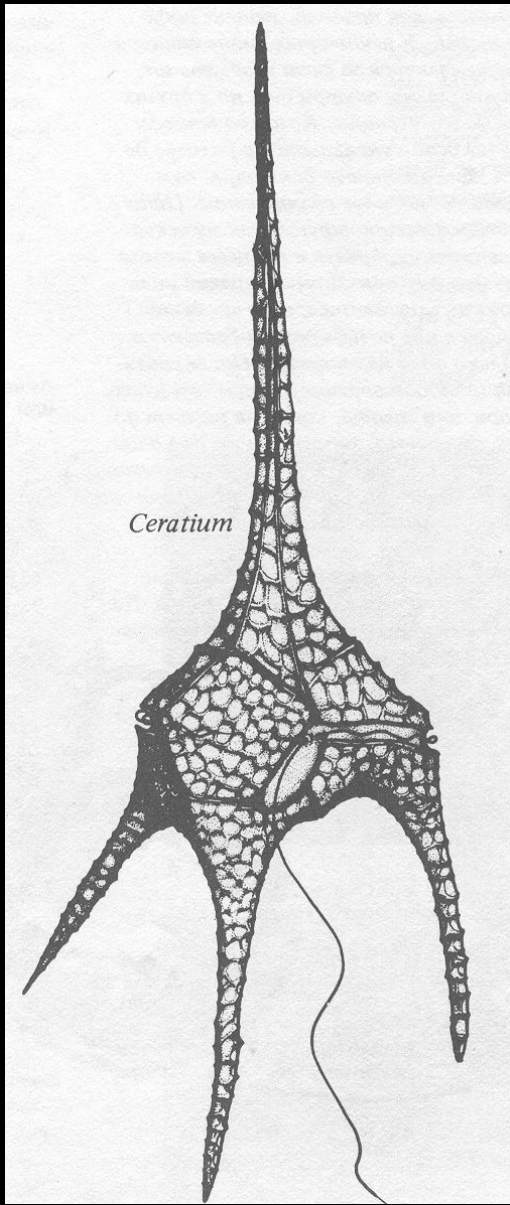
Філогенетичні зв'язки

1. Рослини-страменопіли виникли близько 300 млн. років тому (Мезозой).
2. Фенотипічні та генотипічні ознаки свідчать про тісну спорідненість хромофітових водоростей-страменопілів, які мають спільне походження і утворюють єдину філу органічного світу.
3. Встановлено тіснішу спорідненість між *Xanthophyta* та *Phaeophyta*, *Chrysophyta* та *Eustigmatophyta*.
4. Найближчими гетеротрофними організмами є грибоподібні організми – *Oomycota*, *Labyrinthulomycota* та найпростіші – *Opalinida*, *Bicosoecida*.
5. Група страменопілів близька до царств *Chrysoleucobryonta* (Кусакин, Старобогатов, 1973), *Chromista* (Cavalier-Smith, 1986), *Heterocontes* (Кусакин, Дроздов, 1998).

3.3. Альвеолятні водорості (Alveolata)

Головні ознаки альвеолят

1. **Динокаріон** – ядро, хроматин якого постійно знаходиться в конденсованому стані, при дуже низькому вмісті гістонів.
2. Тип мітозу – диномітоз (утворення внутрішньоядерних мембранних тунелів).
3. Джгутики (два гетероконтні), з простими гребінчастими або пірчастими мастигонемами.
4. **Альвеольовані клітинні покриви.**
5. Еджективні органели: **поштриховані трихоцисти.**
6. Тип митохондрій: трубчасті.



Ceratium sp.

10/03/2021

Відділ *Dynophyta*.

300 видів

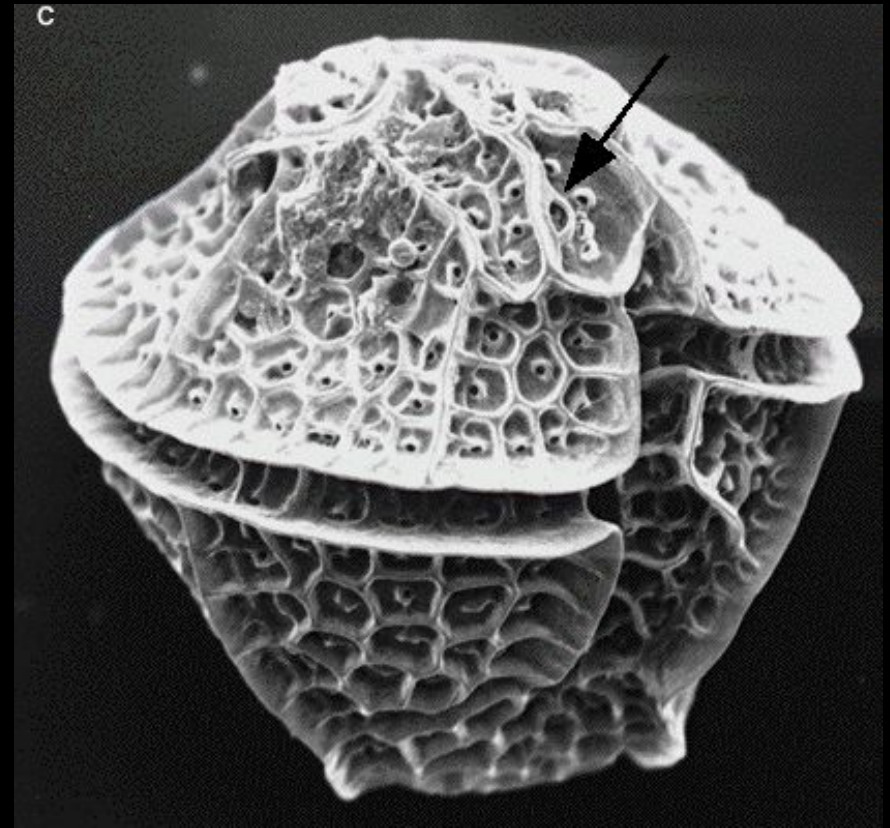
Головні ознаки відділу

1. Клітини вкриті альвеольованою амфієсмою.
2. Клітинні покриви з целюлозного панцира, або з органічних лусочок, клітинна оболонка целюлозно-пектинова.
3. Фоторецептор та стигма в цитоплазмі або в плазмалемі.
4. Тип пластид: вторинно-симбіотичні хлоропласти з 3 мембранами, вторинно-симбіотичні хлоропласти з 4 мембранами, пластидною ЕПС та нуклеоморфом, третинно-симбіотичні родопласти з 5 мембранами та пластидною ЕПС.
5. Пігменти: хлорофіл a + b, a + c, фікобіліни, фукоксантин, запасуюча речовина – хризоламінарин (цитоплазма), крохмаль (цитоплазма, перипластидний простір).
6. Морфологічні типи: монадний.

30



Ceratium



Goniaulax – альвеольована амфієсма

10/03/2021

(Фото І.Ю. Костікова)

Філогенетичні зв'язки

1. Монофілетична група альвеолят, яка, крім динофітофих водоростей, об'єднує вторинно гетеротрофних внутрішньоклітинних паразитів, що зберігають в клітинах рудиментарні реліктові зелені пластиди (*Apicomplexa*) та інфузорії (*Ciliophora*).
1. Гіпотеза раннього походження динофітових в історії еукаріот і концепція *Mesokaryota*, як проміжної групи між прокаріотами та еукаріотами, не підтвердилася (динокаріон є похідним від справжнього ядра).
1. Група може бути об'єднана у ранзі окремого царства органічного світу – *Alveolata*.

Рекомендована література:

1. Кусакин О.Г., Дроздов А.Л. Филема органического мира. Ч.2. Прокариоты и низшие эукариоты. – С.-Пт.: Наука, 1998ю – 478 с.
2. Маргелис Л. Роль симбиоза в эволюции клетки. – М.: Мир, 1983. – 352 с.
3. Масюк Н.П. Эволюционные аспекты морфологии еукариотических водорослей. – К.: Наук. думка, 1993. – 256 с.
4. Масюк Н.П., Костіков І.Ю. Водорості в системі органічного світу. – К.: Академперіодіка, 2002. – 178 с.
5. Cavalier-Smith T. A revision six-kingdom system of life // Biol. Rev. – 1998. – 73. – P.203-266.
6. Cavalier-Smith T. Membrane heredity and early chloroplast evolution // Trends in Plant Sci. – 2000. – 5, N4. – P. 174-182.

Огляд відділів евкаріотичних водоростей. II.

Завідувач кафедри ботаніки,
доктор біологічних наук,
професор
О.Є. Ходосовцев

Херсон - 2006

План лекції

1. Платикристалні водорості (Platicristates)
2. Парадигми еволюційної систематики водоростей

1. Платикристатні водорості (Platicristates)

До цієї групи відносяться справжні гриби, вищі тварини, глаукоцистові, криптофітові, зелені водорості, червоні водорості, мохоподібні, судинні рослини, деякі найпростіші та деякі слизовики.

Всі ці організми мають платівчасті мітохондрії.

За молекулярними даними, які ґрунтуються на ядерному геномі, до цієї групи завжди приєднується група гаптонемових водоростей з трубчастими кристами в мітохондріях.

Відділ Haptophyta

300 видів

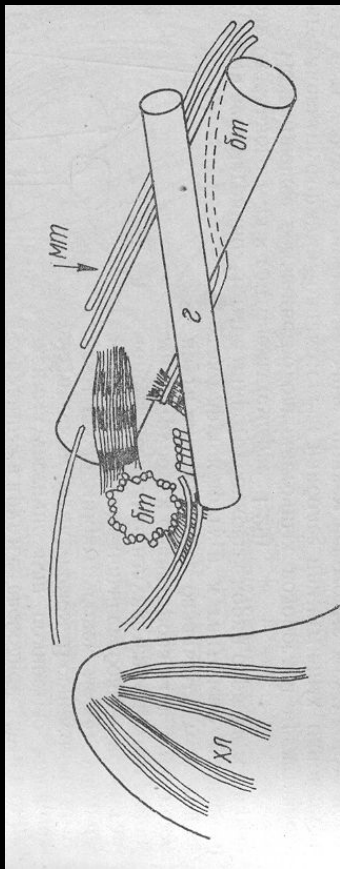


Схема джгутикового апарату
Chrysochromulina aphales:
лп – хлоропласт,
бт – базальне тіло,
г – гаптонема,
мт – мікротрубочка.

1. Джгутики – два ізоконтних, ізоморфних джгутиків, вкритих повстю з простих волосків чи дрібненькими лусочками (без ретронем).
2. Унікальною є нерухома нитковидна структура – **гаптонема**, що схожа на джгутик, але в ній відсутня центральна пара мікротрубочок, а периферичні мікротрубочки представлені меншою кількістю і не утворюють дублетів.
3. Поверхня клітин вкрита кокколітами (вапняковими чи мінералізованими лусочками), а з внутрішнього боку мембрани підстелена оперезуючою цистерною ендоплазматичної сітки.
4. Тип пластид: вторинно-симбіотичні родопласти з 4 мембранами, пластидною ЕПС, що переходить в ядерну оболонку.
5. Пігменти: хлорофіл а + с, фукоксантин, запасуюча речовина хризоламінарин та парамілон (в цитоплазмі).
6. Фоторецептор в цитоплазмі, стигма в пластиді.
7. Еджективні органели: мукоцисти.
8. Мітоз відкритий, центріолі відсутні.
9. Морфологічний тип: монадний.



Prymnesium



Emiliana

Філогенетичні зв'язки

1. Середній вік фотоавтотрофних гаптофітових водоростей 300 млн. років - Мезозой (тоді як гетеротрофних гаптофітових – 840 млн. років).

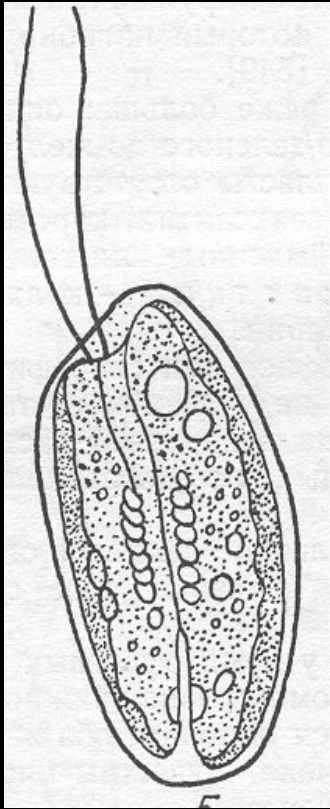
2. За ядерним геномом гаптофітофі виявляють ознаки спорідненості з лінією справжніх рослин, незважаючи на те, що відрізняються від них наявністю трубчастих мітохондріальних крист.

Відділ Cryptophyta

200 видів

Головні ознаки відділу

- Унікальним серед клітинних покривів є **перипласт**, а також целюлозно-пектинова клітинна оболонка, органічні лусочки.
- Джгутики: два гетероконтні, **з простою або пірчастою мастигонею з пірчастим або гребінчастим розташуванням**.
- Мітоз закритий, центріолі відсутні.
- Фоторецептор та стигма в пластиді (**не мають зв'язку з джгутиками**).
- Тип пластиди: вторинно-симбіотичні родопласти з 4 мембранми, пластидною ЕПС, що переходить в ядерну оболонку та **нуклеоморфом**.
- Пігменти: хлорофіл a + c, фікобіліни, запасуюча речовина крохмаль (в перипластидному просторі).
- Еджектосоми.
- Морфологічний тип: монадний.



Cryptomonas ovata Ehr.



Cryptomonas

(Фото І.Ю. Костікова)

10/03/2021

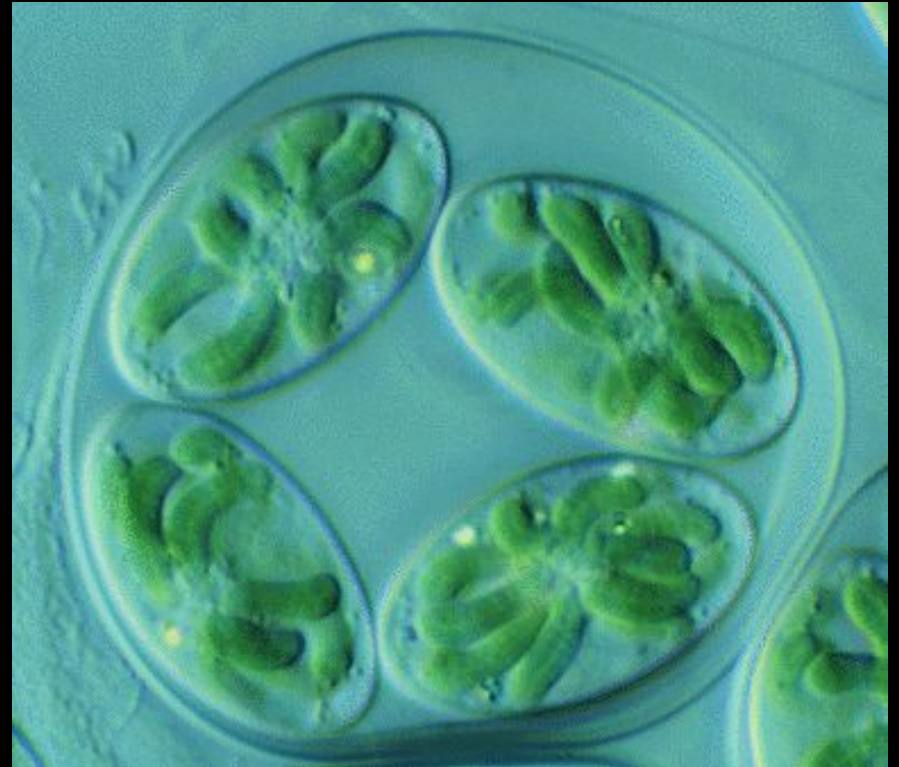
41

Відділ Glaucocystophyta

12 видів

Головні ознаки відділу

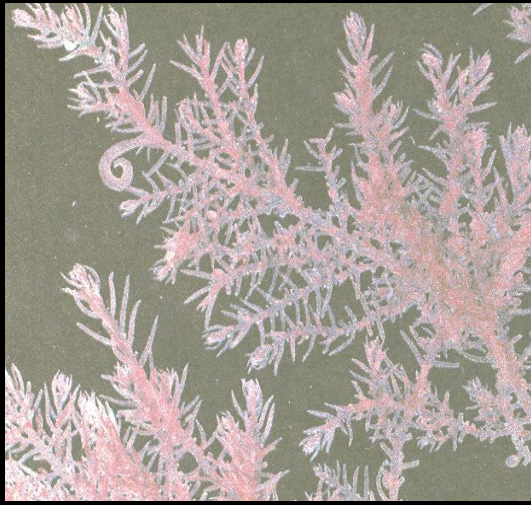
1. Целюозна клітинна оболонка (амфієсмоподібний клітинний покрив).
2. Джгутики: два гетероконтні з простими мастигонемами, які пірчасто розташовані, субапикальні.
3. Мітоз відкритий, центріолі відсутні.
- 4. Первинно-симбіотичні ціаноласти з 2 оболонками (між мембранами є шар муреїну).**
5. Пігменти: хлорофіл а та фікобіліни, запасуюча речовина – крохмаль (в цитоплазмі).
6. Морфологічні типи: монадний та гемімонадний.



Glaucocestis

10/03/2021

(Фото І.Ю. Костікова)
43



Відділ Rhodophyta

4 000 видів

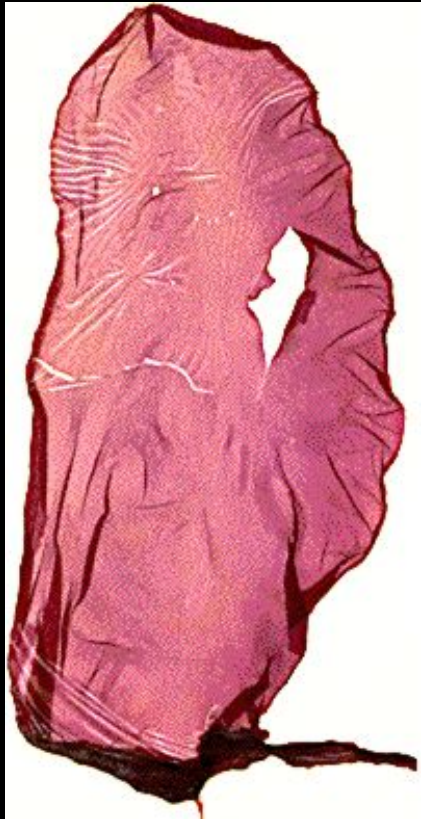
Головні ознаки відділу

1. Клітинна оболонка целюозна, але має специфічні **фікоколоїди (агар-агар, карагенін)**.
2. **Джгутики відсутні.**
3. Мітоз закритий з утворенням перинуклеарної ЕПС.
4. Тип платид: **первинно симбіотичні родопласти з 2 мембранами.**
5. Пігменти: хлорофіл а та фікобіліни, запасуюча речовина – **багрянковий крохмаль (в цитоплазмі)**.
6. Морфологічні типи: кокоїдний, трихальний, гетеротрихальний, псевдопарехіматозний, паренхіматозний.

Bonnemaisonia hamifera Hariot



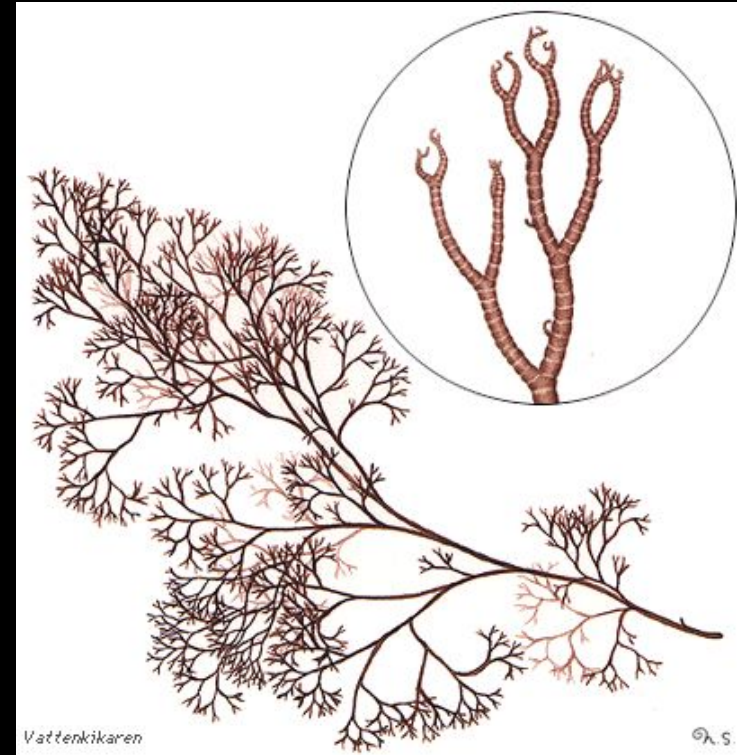
Porolithon craspedium



Porphyra



Corallina



Ceramium

Відділ Chlorophyta

20 000 видів



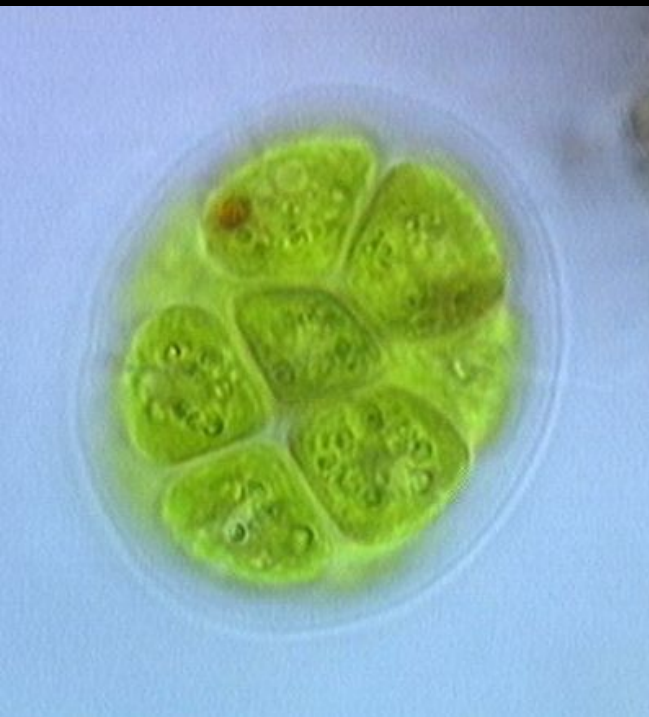
Ulva rigida Ag.



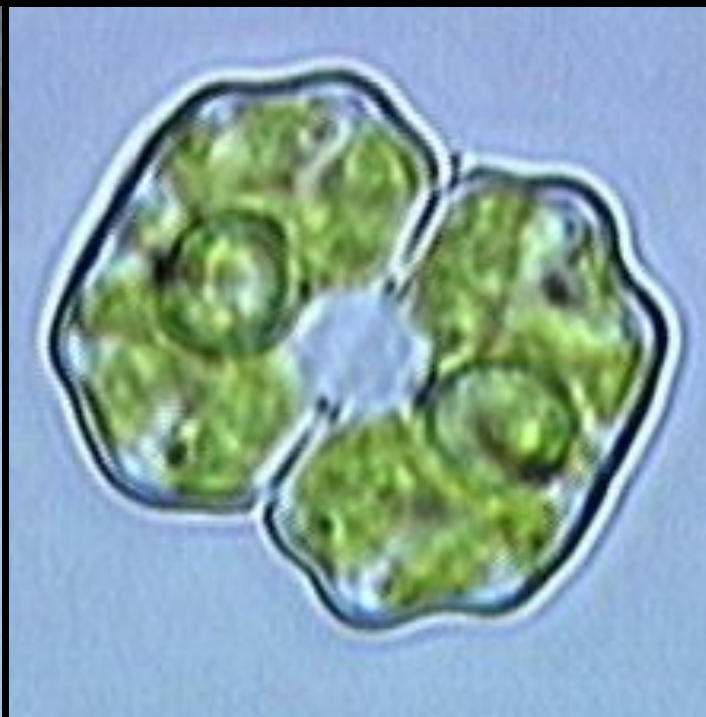
Cladophora sp.

Головні ознаки відділу

1. Клітинна оболонка целюлозно-пектинова, нерідко насичена вапном.
2. Джгутики: 2, 4, 8, 16, ізоконтні, гетероконтні, з відсутніми або присутніми мастигонемами, що розташовані пірчасто або гребінчасто, апікальні, субапікальні.
3. Мітоз: закритий, напіввідкритий, відкритий, центріолі є або відсутні.
4. Тип пластид: **первинно-симбіотичні хлоропласти з 2 мембранами.**
5. Фоторецептор **в мембрані хлоропластної оболонки**, стигма в хлоропласті.
6. Пігменти: хлорофіл a + b, a + b + c, запасуюча речовина – **крохмаль (в хлоропласті).**
7. Морфологічні типи: усі можливі.



Pandorina



Cosmarium



Oedogonium

Філогенетичні зв'язки

1. Криптофітові водорості не мають прямих родинних зв'язків з хромофітовими водоростями.
2. Найближчою групами є криптофітові та глаукоцистофітові водорості, у меншій мірі вони подібні до гаптофітових та деяких зелених водоростей.
3. Криптофітові, глаукоцистові, червоні та зелені водорості, разом з вищими рослинами утворюють одну філу, яку можна розглядати в царстві *Plantae* або *Viridiplantae*.
4. При основі цього царства знаходиться нещодавно описана, найпримітивніша зелена прازیнофіцієва водорість *Crustamastix didima*.
5. Шукати найближчих родичів серед вищих рослин слід серед порядків класу *Charophyceae* – питання залишається відкритим.

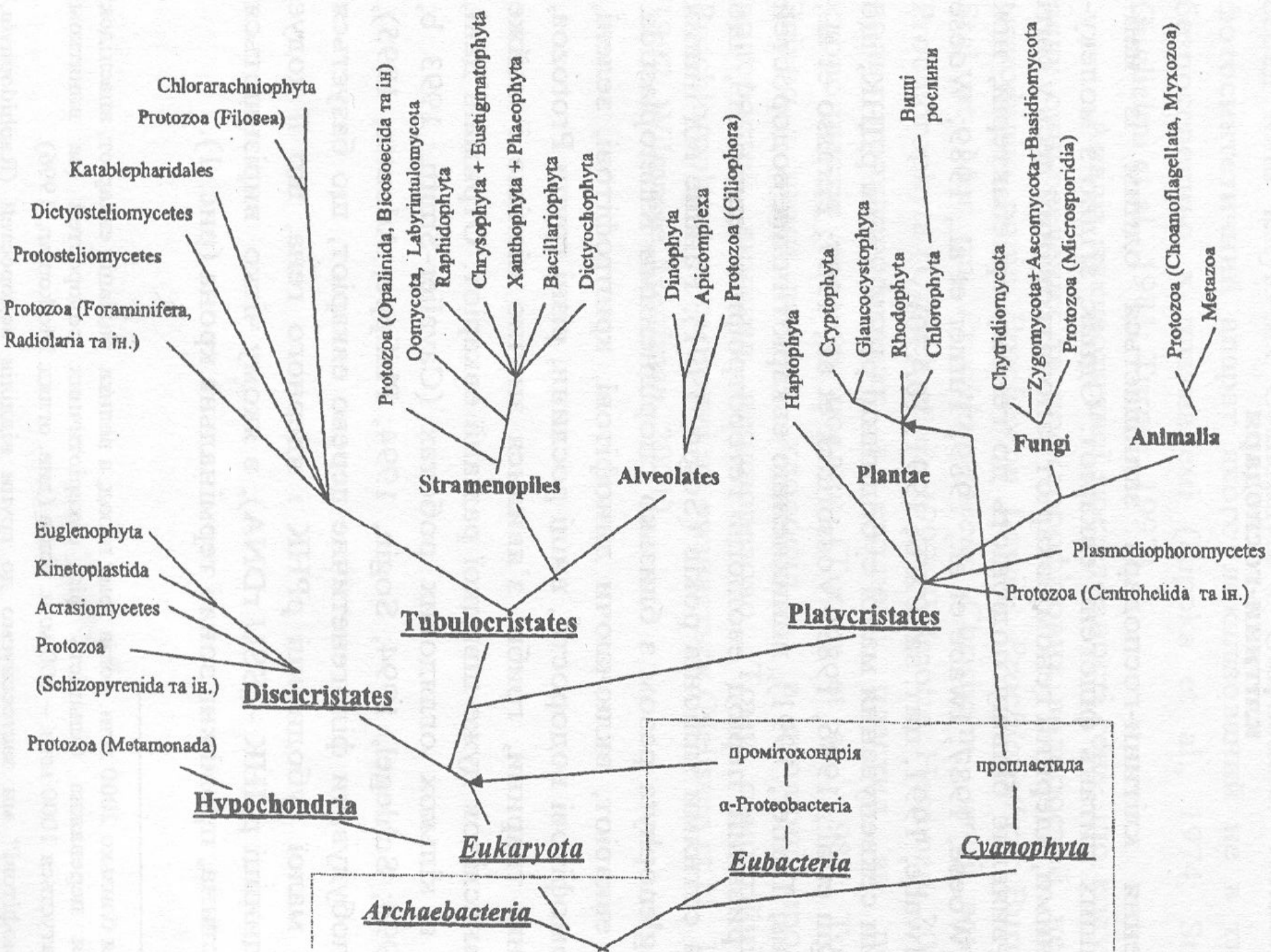
2. ПАРАДИГМИ ЕВОЛЮЦІЙНОЇ СИСТЕМАТИКИ ВОДОРОСТЕЙ

Основні парадигми еволюційної систематики водоростей кінця ХХ століття

1. Головною ознакою в систематиці водоростей на вищому рівні є пігментний склад, а також комплекс запасних продуктів та їх локалізація в межах клітини.
2. Гіпотеза про незалежні акти симбіогенезу між гетеротрофними організмами та фотосинтезуючими прокаріотами.
3. Відділ *Prochlorophyta* (*Procariota*), що містить хлорофіл b, є одним з доказів походження еукаріотичної рослинної клітини.
4. Концепція мезокаріотної групи (*Dinophyta*), яка має проміжні ознаки між прокаріотами та еукаріотами.
5. Гіпотеза древності *Rhodophyta*, що має найтісніші зв'язки з прокаріотичними водоростями.
6. Гіпотеза первинності монадних морфологічних типів в еволюції еукаріот в цілому і фотосинтезуючих зокрема.

Сучасні погляди на еволюцію водоростей

1. За даними секвенування малої субодиниці р-РНК і гена р-ДНК, що її кодує, виникненню еукаріотичних водоростей передував тривалий період еволюції гетеротрофних еукаріот, які з'явилися 2 млрд. років тому.
2. Раніше від усіх виникли *Euglenophyta*, разом з близько спорідненими гетеротрофними організмами - *Kinetoplastida*.
3. Решта груп еукаріот, включаючи динофітові, криптофітові, зелені, червоні, хромофітові водорості, різні групи найпростіших, багатоклітинні тварини, гриби, з'явилися значно пізніше і майже одночасно (1000 млн. – 900 млн. років тому) внаслідок великої радіації еукаріот.
4. Філогенетичне древо еукаріот, що базується на сиквенсі малої субодиниці р-РНК і ядерного гена, що її кодує (SSU r-DNA), має базальну частину, проміжну зону і термінальну крону.



СУЧАСНІ ПАРАДИГМИ ЕВОЛЮЦІЙНОЇ СИСТЕМАТИКИ ВОДРОСТЕЙ СУЧАСНІ ПАРАДИГМИ ЕВОЛЮЦІЙНОЇ СИСТЕМАТИКИ ВОДРОСТЕЙ

1. Підтверджено статус 16 відділів водоростей (Cyanophyta, Euglenophyta, Chlorarachniophyta, Raphidophyta, Chrysophyta, Eustigmatophyta, Xanthophyta, Phaeophyta, Bacillariophyta, Dictiochophyta, Dinophyta, Haptophyta, Cryptophyta, Glaucocystophyta, Rhodophyta, Chlorophyta), які відносяться до 6 царств живої природи (Cyanobionta, Euglenobionta, Amoebozoa, Chromista, Alveolata, Plantae).
2. Все розмаїття еукаріотичних водоростей виникло внаслідок двох незалежних актів первинного симбіогенезу, що визначили виникнення мітохондрій і пластид, а також кількох вторинних горизонтальних передач пластид і генів, які зумовили появу вторинних та третинних пластид.

3. Усі відділи водоростей (за винятком динофітових) згідно з сучасними даними є монофілетичними за кожним з трьох основних геномів, що містяться в їх клітинах (ядерному, пластидному, мітохондріальному). Відділ *Dinophyta* є монофілетичним за ядерним, але поліфілетичним за пластидними геномами.

4. Серед прокаріот єдиною групою організмів з рослинним типом живлення є синьозелені водорості (*Cyanophyta*), що мають спільне походження з *Eubacteria*, але утворюють окрему філу органічного світу. До її складу входять прохлорофітові водорості та пластиди еукаріотичних рослин. Концепція *Prochlorophyta*, як окремого відділу, та його роль в еволюції зелених рослин молекулярні дані не підтвердили.

5. У базальній частині філогенетичного древа фотосинтезуючі еукаріоти відсутні.

6. У проміжній частині філогенетичного древа еукаріот, разом з близько спорідненими *Kinetoplastida* та деякими іншими *Protozoa* та *Acrasiomycota*, розміщуються найдревніші еукаріотичні водорості – *Euglenophyta*.

7. Решта груп водоростей виникла майже одночасно, в період великої радіації еукаріот, і відноситься до кронувої частини філогенетичного древа.

8. Підтверджено походження вищих наземних рослин від прогресивної гілки зелених водоростей, нащадки яких об'єднуються у класі *Charophyceae* s.l.
9. Дані, отримані на молекулярному рівні та ультраструктурному рівнях, призвели до переоцінки деяких філогенетичних критеріїв, зокрема поставили під сумнів значення пігментного та мітохондріального підходів у філогенії та систематиці нижчих фотоавтотрофних рослин.
10. Сучасна філогенетична система враховує ступінь спорідненості ядерних геномів “господарів”, та фенотипічні ознаки на ультрамікроскопічному рівні, які контролюються ядерним геномом (будова стигм, фоторецепторів, джгутиків, клітинної оболонки, та ін.).
11. Гіпотеза первинності джгутикових еукаріот в еволюції фотосинтезуючих еукаріот знайшла підтвердження на сучасному рівні знань.
12. Спростовані гіпотези щодо первинності мезокаріотів (*Dinophyta*) та червоних водоростей (*Rhodophyta*).

Впровадження в систематику і філогенетику нових методів дослідження спричинило зміну парадигм у

XXI столітті.

Рекомендована література:

1. Кусакин О.Г., Дроздов А.Л. Филема органического мира. Ч.2. Прокариоты и низшие эукариоты. – С.-Пт.: Наука, 1998ю – 478 с.
2. Маргелис Л. Роль симбиоза в эволюции клетки. – М.: Мир, 1983. – 352 с.
3. Масюк Н.П. Эволюционные аспекты морфологии еукариотических водорослей. – К.: Наук. думка, 1993. – 256 с.
4. Масюк Н.П., Костіков І.Ю. Водорості в системі органічного світу. – К.: Академперіодіка, 2002. – 178 с.
5. Cavalier-Smith T. A revision six-kingdom system of life // Biol. Rev. – 1998. – 73. – P.203-266.
6. Cavalier-Smith T. Membrane heredity and early chloroplast evolution // Trends in Plant Sci. – 2000. – 5, N4. – P. 174-182.