СОВРЕМЕННОЕ ПОНЯТИЕ, ТРАКТОВКА И ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СТАТУС ГРУППЫ КОККОИДНЫХ ЗЕЛЕНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

П.М. ЦАРЕНКО
Институт ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины,
ул. Терещенковская, 2, 01601 Киев, Украина;
e-mail: ptsar@ukr.net

Modern approaches and criteria of differentiation and content of "coccoidal green algae group" are analysed. Its taxonomic differentiation into overgenera level is represented. Issues of taxonomy and complex approach in systematics of this group of algae are discussed.

Key words: coccoidal green algae, taxonomy, concept of group, approaches of classification.

* * *

Проанализированы современные подходы и критерии разграничения и обьема группы «коккоидных зеленых водорослей». Представлено ее таксономическую дифференецииацию на надродовом уровне. Обсуждены вопросы таксономии и комплексного подхода в систематике данной группы водорослей.

Ключевые слова: коккоидные зеленые водоросли, таксономия, концепция группы, подходы классификации

Современный этап развития и становления таксономии водорослей в целом и отдельных таксономических групп характеризуется кардинальными изменениями в классических представлениях их обьема, принадлежности, критериев обьединения и диагностики. В последние десятилетия терминологический и таксономический смысл понятия «протококковые», «хлорококковые», «коккоидные зеленые» приобрел расплывчатую, неоднозначную трактовку и заслуживает обсуждения и уточнения.

Исходное представление по определению «коккоидные зеленые водоросли» базировалось на морфолого-таксономическом принципе и определялось внешним габитусом организма, его морфологической структурой, а также особенностями строения таллома. Молекулярно-биологические и морфолого-таксономические исследования конца прошлого – начала нынешнего тысячелетия внесли кардинальные изменения в представление обьема, представленности и разнообразия, а также таксономии указанной группы водорослей. Понятия "Protococcales", "Chlorococcales", "Sphaeropleales", "Chlorellales", "Trebouxiales" представляют не только разный исторический аспект восприятия группы коккоидных зеленых водорослей, ее трактовке, но и разный подход в их таксономической дифференциации, охвате видо-

вого состава и его специфике [2, 4-8, 19-21, 28]. Синонимизация понятия "Protococcales" – "Chlorococcales" укладывалась в рамки восприятия 80-х годов XX в. [17], но детальные ультраструктурые исследования разных представителей зеленых водорослей коккоидной морфоструктуры показали разноплановость этой «линии эволюции», ее таксономическую неоднородность и полифилитичность [9, 10, 20, 23]. Однако базовым принципом таксономической дифференциации и диагностики оставались морфолого-цитологические (репродукционные, ультраструктурные и т.п.) критерии – фенотипические характеристики и строение клетки, вариабельность организма и признаков в культуре и природной среде, характер и особенности процесса размножения и онтогенеза, а также его репродуктивных клеток, тип деления и ультраструктурные особенности строения (в частности, корневой системы жгутикового аппарата и т.п.). Использование физиолого-биохимических критериев, поиск комплекса диагностических признаков оставались проблематичными и неоднозначными на родовом и видовом уровнях [1, 14-16, 22, 26]. Анализ ультраструктурных признаков показал их важность в таксономии коккоидных зеленых водорослей и диагностичность на родовом и видовом уровне, а также необходимость изучения более обширного и таксономически разнообразного материала, с особым вниманием к ультраскульптуре поверхности клеточной оболочки [3, 12, 18, 24, 27]. Ультраструктурные признаки приобрели статус ведущих, как основные, определяющие на разных таксономических уровнях [11, 23].

Значительные изменения и реклассификацию коккоидных зеленых водорослей обусловило привлечение молекулярно-биологических подходов по изучению нуклеотидной последовательности отдельных генов (rbcL, SSURNA, 5.8SrRNA, ITS1, ITS2) и изучение филогенетического родства некоторых таксонов [напр., 9, 13, 19, 21]. Претерпели изменения таксономический статус группы, ее обьем и характер родственных связей, проведено перераспределение ее представителей между классами Chlorophyceae и Trebouxiophyceae, а также отдельными родами и описаны многочисленные новые (на базе комплекса современных диагностических признаков), аппробирована новая трактовка некоторых таксонов родового (*Chlorella* Beijer., *Pediastrum* Meyen, *Micractinium* Fresen., *Golenkinia* Chodat, *Dictyosphaerium* Nägeli, *Scenedesmus* Meyen, *Desmodesmus* (Chodat) An, Friedlet E.Hegew., *Coelastrum* Nägeli, *Hyaloraphidium* Pascheret Korschikov ex Korschikov, *Trebouxia* Puym., *Asterochloris* Tscherm-Woess.) и надродового ранга [4, 10, 11, 19, 20]. С учетом полифазного подхода проведена ревизия и расформированы полифилетичные роды – *Pediastrum* (*Monactinus* Corda, *Lacunastrum* Mc Manus, *Parapediastrum* E. Hegew., *Pediastrum* Meyens. str., *Pseudopediastrum* E. Hegew., *Stauridium* Corda), *Scenedesmus* Meyen (*Acutodesmus* (E. Hegew.) P. Tsarenko, *Comasiella*

E. Hegew. et al., *Desmodesmus* (Chodat) Anetal., *Scenedesmus* Meyens. str., *Pectinodesmus* E. Hegew. Et al., *Chodatodesmus* E.Hegew., C.Bocket Krienitz, *Verrucodesmus* E. Hegew.), *Chlorella* (*Auxenochlorella* (Shih. et Krauss) Kalinaet Punčoch., *Chlorella* Beij., *Heterochlorella* Neustrupa et al., *Leptochlorella* Neustrupa, *Parachlorella* Krienitzetal., *Planktochlorella* Škaloudet Němcová, *Watanabea* Hanagataetal.). К классу хлорофициевых водорослей отнесены [29] представители порядка Chlorococcales (семейства Chlorococcaceae, Actinochloridaceae, Characiochloridaceae, Protosiphonaceae, Sphaerocystidaceae, Rhopalosolenaceae, Treubariaceae, Cylindrocapsaceae, Scotiellocystoidaceae) (напр., 48 родов альгофлоры Украины) и Sphaeropleales (семейства Neochloridaceae, Chlorosarcinaceae, Bracteacoccaceae, Radiococcaceae, Characiaceae, Hydrodictyaceae, Selenastraceae, Scenedesmaceae, Microsporaceae, Sphaeropleaceae). В последнее время претерпел существенных изменений обьем класса требуксиефициевых, и вместо симбиотических представителей, как исходно определялся класс [10], в его состав входят большинство свободноживущих в водной среде автоспороформирующих коккоидных зеленых водорослей [29]: порядок Chlorellales (семейство Chlorellaceae, Oocystaceae, Chlorochytriaceae, Elakatotrichaceae) и порядок Trebouxiales (семейства Botryococcaceae, Choricystidaceae, Ctenocladaceae, Leptosiraceae, Trebouxiaceae), а также представители протонитчатой и пропластинчастой морфологической организации таллома с типичным и десмосхизоидным делением клетки (порядок Microthamniales, Prasiolales).

В настоящее время комплексный (полифазный) подход и критический анализ результатов морфологических и молекулярно-биологических исследований способствует уточнению таксономической принадлежности и обсуждению самостоятельности отдельных таксонов [9, 19, 25]. Однако ограниченный обьем используемых культур водорослей, а иногда непроверенная систематиками точность идентификации конкретных представителей и, чаще-всего, отсутствие повторности определенных исследований разными группами («коллективами») исследователей ставит под сомнение обоснованность некоторых номенклатурно-таксономических изменений (особенно надвидового ранга). Современные молекулярно-биологические подходы иллюстрируют филогенетическое сходство и родство конкретных таксонов, способствуют уточнению места нахождения исследованного таксона на филогенетическом древе, но вряд ли должны рассматриваться как исключительные и окончательные в таксономическом аспекте. Родство генотипа свидетельствует об исходной близости анцестральных форм, а морфологическое своеобразие (фенотипичесая представленность) и дифференциация – о степени пластичности и современном представлении конкретного индивида, его возможном становлении как самостоятельного таксона. Спорным и субьек-

тивным остается критерий количественных показателей степени родства/ сходства исследованных штаммов отдельных видов и их таксономическая интерпретация. Чрезмерная увлеченность молекулярно-биологическими критериями и ограниченность в исследованиях как по обьему материала, так и повторностей его изучения должна сочетаться с результатами классических морфолого-таксономических и эколого-географических исследований и действительным комплексным подходом в диагностике и интерпретации таксонов видового и внутривидового ранга. При всей положительности и модерности молекулярно-биологического подхода в таксономических исследованиях водорослей, вряд ли абсолютизация результатов одного метода изучения организма при использовании только ограниченного участка одного гена может быть определяющей для установления реального таксономического статуса конкретного индивида водорослей.

Список использованной литературы

1. Громов Б.В., Авилов И.А. Фенетичкая классификация водорослей рода *Chlorella* // Вестн. Ленинград. ун-та, сер. Биол. – 1965. – № 9. – С. 118-123.
2. Коршіков О.А. Підклас протококові (Protococcineae). Вакуольні (Vacuolales) та протококові (Protococcales) / Відп. ред. Я.В. Ролл. Визначник прісноводних водоростей Української РСР. Вип. V. – К.: Вид-во АН УРСР, 1953. – 440 с.
3. Седова Т.В. Кариология водорослей. – Санкт-Петербург: Наука, 1996. – 368 с.
4. Царенко П.М. Номенклатурно-таксономические изменения в системе "зеленых" водорослей // Альгология. – 2005. – 15, N 4. – С. 459-467.
5. Algae of Ukraine: diversity, nomenclature, taxonomy, ecology and geography. Vol. 1. Cyanoprocaryota, Euglenophyta, Chrysophyta, Xanthophyta, Raphidophyta, Phaeophyta, Dinophyta, Cryptophyta, GlaucocystophytaandRhodophyta / Eds.: P.M. Tsarenko, S. Wasser&E. Nevo. – Rugell: A.R.G. GantnerVerlag, 2006. – 713 p.
6. Brunnthaler J. Protococcales / Ed. Pascher A. : Süsswasserflora Deutschlands, Österreich und der Schweiz. Heft 5. Chlorophyceae 2. – Jena: Fischer, 1915. – S. 53-305.
7. Buchheim, M.A., Michalopulus, E.A. & Buchheim, J.A. 2001. Phylogeny of the Chlorophyceae (Chlorophyta) with special reference to the Sphaeropleales: A study of 18S and 28S rDNA data. *J. Phycol.* 37: 819-835.
8. Buchheim, M., Buchheim, J., Carlson, T., Braband, A., Hepperle, D., Krienitz, L., Wolf, M. & Hegewald, E. Phylogeny of the Hydrodictyaceae (Chlorophyceae): inferences from rDNA data // J. Phycol. – 2005. – **41**. – P. 1039-1054.
9. Buchheim M.A., Keller A., Koetschan C., Förster F., Merget B., Wolf M. Internal transcriber spacer 2 (nu ITS2 rRNA) sequence-structure phylogenetics: towards an automated reconstruction oft he green algal tree of life// PLOS ONE. – 2011. – **6** (2). – P. 1-10.
10. Friedl T. Inferring taxonomic positions and testing genus level assignments in coccoid green lichen algae: a phylogenetic analysis of 18S ribosomal RNA sequences from *Dictyochloropsis reticulata* and from members of the genus

Myrmecia (Chlorophyta, Trebouxiophyceae cl. nov). // J. Phycol. – 1995. – 31. – P. 632-639.
11. Graham L.E., WilcoxL.W.Algae. – London: Prentice Hall, 2000. – 700 p.
12. Hegewald E. Eine neue Unterteilung der Gattung *Scenedesmus* Meyen // Nova Hedwigia. – 1978. – **30** (3/4). – P. 343-376.
13. Hegewald E., Bock C., Krienitz L. A phylogenetic study on Scenedesmaceae with the description of a new species of *Pectinodesmus* and the new genera *Verrucodesmus* and *Chodatodesmus* (Chlorophyta, Chlorophyceae) // Fottea. – 2013. – **13**(2). – P. 149-164.
14. Kessler E. Comparative physiology, biochemistry and the taxonomiy of *Chlorella* (Chlorophyceae) // Plant Syst. Evol. – 1976. – **125** (3). – P. 129-138.
15. Kessler E. Chaemptaxonomy in the Chlorococcales / Eds. Round F.E., Chapman D.I. Progress in phycological research. Vol. 1. – Amsterdam: Elsevier Biomed. Press, 1982. – P. 111-135.
16. Kessler E. A general review on the contribution of chaemotaxonomy to the systematics of green algae. – London, Orlando: Acad. Press, 1984. – P. 391-407.
17. Komárek, J. & Fott, B. Chlorophyceae (Grünalgen). Ordnung: Chlorococcales. In: Binnengewässer. Phytoplankton des Süsswassers. 16 (7, 1). – Stutgart: Schweitzerbart. Verlags,1983. – 1044 S.
18. Komárek J., Ludvik J. Die Zellwandultrastruktur als taxonomische Merkmal in der Gattung *Scenedesmus*. 2. Taxonomische Auswertung der untersuchten Arten // Arch. Hydrobiol. – 1972. – Suppl. 41, N 1. – S. 11-47.
19. Krienitz L., Bock C. Present state of the systematics of planktonic coccoid green algae of inland waters // Hydrobiologia. – 2012. – **698**. – P. 295-326.
20. Krienitz, L., Hegewald, E., Hepperle, D. & Wolf, M. The systematics of coccoid green algae: 18S rDNA gene sequence data versus morphology // Biologia, Bratislava. – 2003. – **58** (4). – P. 437-446.
21. Luo, W.,Pröschold T., Bock C., Krienitz L. Generic concept in Chlorella-related coccoid green algae (Chlorophyta, Trebouxiophyceae) // Plant Biol. – 2010. – 12 (3). – P. 545–553
22. Lewin R.A. Biochemical taxonomy / Algal Physiology and Biochemistry. – Oxford: Blachwell, 1974. – P. 1-39.
23. Mattox K.R., Stewart K.D. Classification of green algae: a concept based on comparative cytology / Eds.: D.E.G. Irvine. D.M. John // Systematics of the green algae. – London-Orlando: Acad. Press, 1984. – P. 29-72.
24. Pickett-Heaps J.D. Green algae: structure, reproduction and evolution in selected genera. – Sunderland (Mass.): Sinauer Ass., Inc., 1975. – 606 p.
25. Pröschold T., Leliaert F. Systematics of the green algae: conflict of classic and modern approaches / Eds.: J. Brodie, J. Lewis. Unravelling the Algae: the past, present, and future of the algae. – London: Taylor and Francis, 2007. – P. 123–153.
26. Shihira I., Krauss R.W. *Chlorella* – physiology and taxonomy of forty-one isolates. – Maryland: Univ. Maryland, College Park, 1965. – 97 p.
27. Schnepf E., Deichgraber G., Glaab M., Hegewald E. Bristles and spikes in Chlorococcales: Ultrastructural studies in *Acanthosphaera*, *Micractinium*, *Pediastrum*, *Polyedriopsis*, *Scenedesmus* and *Syderocystopsis* // J. Ultrastr. Res. – 1980. – 72 (3). – P. 367-379.
28. The freshwater algal flora of the British Isles / Eds.: D.M. John, B.A. Whitton, A.J. Brook. – London: Cambridge Univ. Press, 2011. – 878 p.
29. Tsarenko P.M. Trebouxiophyceae / Eds.: P.M. Tsarenko, S. Wasser&E. Nevo. Algae of Ukraine: diversity, nomenclature, taxonomy, ecology and geography. Vol. 3. Chlorophyta. – Rugell: A.R.G. GantnerVerlag, 2011. – P. 61-107.