**Общая характеристика зеленых водорослей**

Зеленые водоросли (в широком смысле) – внетаксономическая категория, объединяющая ряд полифилетичных таксонов водорослей, количество видов в пределах которой постоянно меняется вследствие совершенствования методов исследования, открытия новых видов или ревизии уже описанных таксонов.

До сих пор отсутствует единая устоявшаяся классификация зеленых водорослей, особенно в отношении группировки порядков в различные предлагаемые классы. Очень долго типу дифференциации таллома придавали основное значение при выделении порядков у зеленых водорослей. Однако в последнее время в связи с накоплением данных об ультраструктурных особенностях жгутиковых кле­ток, типе митоза и цитокинеза, а также с развитием молекулярно-генетических методов стала очевидным ошибочность данных предположений.

Согласно классификации И.Ю. Костикова с соавт. (2001), зеленые водоросли включают 6 классов Prasinophyceae, Chlorophyceae, Trebouxiophyceae, Ulvophyceae, Siphonophyceae и Charophyceae. В основе деления на классы находится комплекс признаков, связанных с особенностями строения клеточных покровов, типами корешковых систем у монадных стадий, митоза и цитокинеза, рядом биохимических особенностей. С данными признаками коррелируют также экологические особенности представителей разных классов.

По данным L.A. Lewis и R.M. McCourt (2004), L. Krienitz, Ch. Bock (2012) зеленые водоросли следует относить к двум отделам: Chlorophyta (*sensu stricto*) и Charophyta (*sensu lata*). Первый включает классы Prasinophyceae, Ulvophycеaе, Trebouxiophycеae и Chlorophyceaе, а второй – Mesostigmatophyceae, Chlorokybophyceae, Klеbsormidiophycеae, Coleochactophycеaе, Zygnematophyceae и Charophyceae. Эти два отдела отличаются по строению жгутиковых стадий, типам митоза и цитокинеза, некоторым биохимическим особенностям. В рамках лабораторного курса дисциплины «Альгология и микология» ведется изучение хлорофициевых, требуксиофициевых, ульвофициевых и харофитовых зеленых водорослей.

Зеленые водоросли объединяют разнообразные по форме, размерам, строению и способам размножения водоросли. Известно 20000-25000 видов зеленых водорослей, в Беларуси встречаются представители около 800 видов.

***Биохимические особенности.*** Для зеленых водорослей характерно наличие таких *пигментов* как *хлорофиллы а* и *b* (у некоторых празинофициевых присутствует хлорофилл с), *α-, β-, γ-* и *ε-каротины*, *ксантофиллы лютеинового ряда* (лютеин, зеаксантин, неоксантин, виодоксантин, антероксантин). У сифонофициевых, ульвофициевых и празинофициевых водорослей выявлены специфические пигменты: сифонеин, сифоноксантин, лороксантин и празиноксантин. Большинство водорослей данного отдела вследствие преобладания хлорофиллов имеют зеленую окраску.

Основным *продуктом ассимиляции* является *крахмал*, который откладывается в виде зерен в строме хлоропласта, часто – вокруг пиреноида. Дополнительными продуктами ассимиляции являются *масло* и *лейкозин*. У некоторых ульвофициевых водорослей основным запасным веществом может быть полисахарид инулин.

***Цитологические особенности.*** Оболочка клеток у большинства представителей *целлюлозно-пектиновая*. В классах хлорофициевые и празинофициевые встречаются водоросли, у которых клетки «*голые», т.е. лишены клеточной стенки*. У многих празинофициевых, а также у подвижных клеток ряда ульвофициевых и харофитовых водорослей на поверхности плазмалеммы откладываются *органические чешуйки.* У некоторых коккоидных зеленых водорослей имеется дополнительный слой в оболочке, состоящий из *спорополленинподобного вещества*. У некоторых представителей в состав клеточной оболочки могут входить и другие вещества – ксиланы, маннаны).

*Ядерный аппарат* зеленых водорослей имеет типичное эукариотическое строение. Внешняя мембрана ядерной оболочки не имеет структурной связи с хлоропластами. Митоз может быть открытым, полузакрытым и закрытым. У подвижных клеток центриоли обычно отсутствуют, их функцию выполняют базальные тела жгутиков. В клетках представителей, лишенных способности к активному движению, центриоли присутствуют.

*Хлоропласты* покрыты двумя мембранами, как у высших растений. Ламеллы содержат от (2) 3 до 6 или более тилакоидов; формируются также псевдограны и граны. Опоясывающая ламелла отсутствует. Кольцевые молекулы хлоропластной ДНК имеют вид маленьких шариков (нуклеоидов) и распределены по всему хлоропласту. ДНК никогда не орга­низуется в виде единственного кольцевого нуклеоида. Обычно в клетке присутствуют один или несколько *пиреноидов*, которые могут быть окружены крахмальной обкладкой.

У подвижных зеленых водорослей в хлоропласте расположен *глазок (стигма)*, состоящий из нескольких рядов пигментных глобул и выполняющий функцию ширмы, которая регулирует количество света, поступающего на фоторецептор. Функцию фоторецептора выполняет участок плазмолеммы, тесно прилегающий к оболочке хлоропласта в месте расположения стигмы.

*Митохондрии* с пластинчатыми кристами.

У подвижных зеленых водорослей и зооспор имеется 2 и более одинаковой длины (изоконтные), подвижности (изодинамические) и внешнего строения (изоморфные) *жгутиков*. Они могут быть гладкие или покрытые тонкими волосками, у некоторых – чешуйками. В переходной зоне может присутствовать *звездчатая структура*, выявленная только в монадных клетках зеленых водорослей и высших растений. Система жгутиковых корешков состоит из микротубулярных и микрофибриллярных корешков. Планы организации корешковой системы различны у представителей разных классов (рисунок 1).

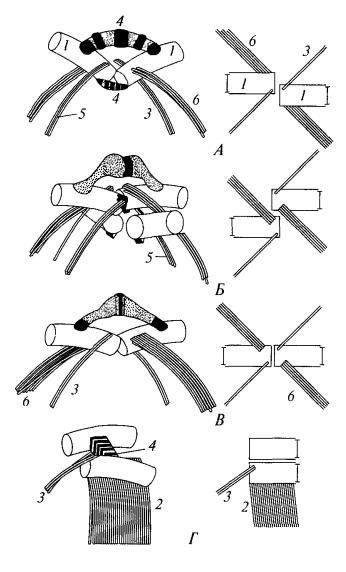


Рисунок 1 – Основные типы организации жгутикового аппарата у зеленых водорослей [3]: левая колонка – вид сбоку, правая колонка – с переднего конца клетки;   
А – хлорофициевые, Б – ульвофициевые и требуксиофициевые, В – хлорофициевые, Г – харофитовые: 1 – базальное тело, 2 – многослойная структура, 3 – узкий корешок, 4 – фибриллярные связи между базальными телами,   
5 – фибриллярный материал, связанный с узкими микротрубочковыми корешками, 6 – широкий корешок

Для водорослей классов Chlorophyceaе, Trebouxiophyceae и Ulvophyceaе характерно крестообразное расположение микротрубочковых корешков, причем двухмикротрубочковые корешки расположены перпендикулярно к корешкам, у которых число микротрубочек может варьировать. У водорослей из этой группы существует три варианта расположения базальных тел жгутиков: 1) базальные тела расположены друг напротив друга (1-6 ч) (класс Chlorophyceaе) (рисунок 1В); 2) базальные тела сдвинуты по часовой стрелке (1-7 ч) и не перекрываются (класс Chlorophyceaе) (рисунок 1А); 3) базальные тела сдвинуты против часовой стрелки (11-5 ч) и перекрываются (классы Trebuxiophyсеaе и Ulvophyсеae) (рисунок 1Б). Для Charophyta, характерны асимметричное расположение жгутиковых корешков и наличие многослойной структуры (рисунок 1Г), представляющей собой сложно организованную группу микротрубочек, расположенных около базальных тел.

*Вакуолярный аппарат* представлен настоящими вакуолями с клеточным соком. В клетках многих монадных и гемимонадных представителей имеются две, реже несколько *сократительных вакуолей.* Некоторым празинофициевым водорослям свойственны *трихоцисты* или *слизевые тельца.*

***Типы структуры тела водорослей.*** У зеленых водорослей представлены практически все типы морфологической структуры таллома (монадный, гемимонадный, коккоидный, нитчатый, разнонитчатый, сифональный и сифонокладальный, сарциноидный, псевдопаренхиматозный, парензиматозный), за исключением амебоидного.

Среди зеленых водоросли встречаются одноклеточные, колониальные и многоклеточные формы, ведущие свободный или прикрепленный образ жизни.

***Размножение и жизненные циклы.*** Размножение зеленых водорослей бывает вегетативным, бесполым и половым.

*Вегетативное размножение* у одноклеточных, лишенных оболочки, происходит *делением клетки пополам* (например, *Dunaliella*), у колониальных и многоклеточных – *фрагментами таллома*, у харофициевых – *спе­циальными ризоидальными и стеблевыми клубеньками.*

*Бесполое размножение* у зеленых водорослей представлено широко. При бесполом размножении формирующиеся *зооспоры* могут быть «голыми» или покрытыми жесткой клеточной стенкой. Зооспоры после периода движения останавливаются, теряют свои жгутики, округляются (в случае голых зооспор) и развиваются в вегетативные особи. *Апланоспоры* (неподвижные споры) – споры бесполого размножения, у которых отсутствуют жгутики, но имеются сократительные вакуоли. Апланоспоры рассматривают как клетки, у которых приостановлено дальнейшее развитие в зооспоры. У *автоспор*, которые представляют собой уменьшенные копии неподвижных вегетативных клеток, отсутствуют сократительные вакуоли. Образование автоспор коррелирует с завоеванием наземных условий, в которых вода не может всегда присутствовать в достаточном количестве.

У водорослей отдела Chlorophyta имеются все известные для водорослей типы *полового процесса* (изо-, гетеро-, оо-, гологамия и конъюгация).

*Типы жизненных циклов*. Около четверти известных видов свойственны жизненные циклы типа цикломорфоза. У остальных представителей жизненные циклы гаплофазные, гаплодиплофазные и диплофазные с зиготической, гаметической, спорической и соматической редукциями, без смены поколений или с изо- и гетероморфной сменой поколений. Жизненные циклы могут быть однотипными у всех представителей класса, порядка, а могут отличаться даже у представителей одного рода.

***Распространение и значение.*** Зеленые водоросли широко распространены по всему миру. Большинство из них можно встретить в пресных водоемах, но известно и немало солоноватоводных и морских форм (значительная часть класса ульвофициевых). Зеленые водоросли обнаружены в во­доемах различной трофности (от дистрофных до эвтрофных) и с различным содержанием органических веществ, водородных ионов (от щелочных до кислых), при различных температурах (термо-, мезо- и криофильные виды). Среди них есть планктонные, перифитонные и бентосные формы.

Зеленые водоросли являются неотъемлемым компонентом наземных экосистем. Их можно встретить в почве, на коре деревьев, скалах, различных постройках, в толще воздуха. Среди них в этих местообитаниях особенно распространены предста­вители родов *Trentepohlia* и *Trebоuxia*. Массовое развитие микроскопических зеленых водорослей вызывает «цветение» воды, почвы, снега, коры деревьев и т.д. Так, *Chlamydomonas nivalis* можно обнаружить высоко в горах на снегу, окрашенном в красный цвет. У этого вида хлорофилл маскируется каротиноидными пигментами.

Своеобразную экологическую группу представляют эндолитофильные водоросли, связанные с известковым субстратом. Во-первых, это – «сверлящие» водоросли. Например, водоросли из рода *Gomontia* сверлят раковины перловиц и беззубок, внедряются в известковый субстрат в пресных водоемах. Они делают известковый субстрат рыхлым. Во-вторых, ряд водорослей в пресных и морских водоемах способны переводить растворенные в воде соли кальция в нерастворимые, концентрируя последние на своих талломах. Они принимают активное участие в постройке рифов. Гигантские залежи останков *Halimeda*, иногда достигающие 50 м в высоту, встречаются в континентальных шельфовых волах, связанных с Большим Барьерным Рифом в Австралии и других регионах, на глубине от 12  
до 100 м.

Зеленые водоросли класса требуксиофициевые, вступая в симбиотические отношения с грибами, входят в состав лишайников. Около 85 % лишайников содержат одноклеточные и нитчатые зеленые водоросли в качестве фотобионта. В качестве эндосимбионтов они существуют в клетках простейших, гидр, губок и некоторых плоских червях. Некоторые зеленые водоросли развиваются на шерсти млекопита­ющих.

Существуют паразитические представители зеленых водорослей, большинство из которых в качестве хозяина имеют высшие растения. Так, *Phyllosiphon* вызывает пожелтение листьев растения-хозяина. *Cephaleuros* – облигатный эндофит листьев сотен видов растений, включая кофе, чай и другие. Он вызывает заболевания, известные как «ржавчина». У людей они являются причиной кожных заболеваний и изредка – бурситов и перитонитов, у крупного рогатого скота могут быть причиной маститов.

Ряд зеленых водорослей имеют хозяйственное значение. Их используют как индикаторные организмы в системе мониторинга водных экосистем. Например, Агентство по защите окружающей среды США рекомендует использо­вать в тестах для пресных вод такие индикаторные организмы, как *Selenastrum сарricornutum* и *Scenedesmus subspikatus*. Зеленые водоросли применяются для очистки и доочистки загрязненных вод, а также как корм в рыбохозяйствениых водоемах. Некоторые виды используются населением ряда стран в пищу. Для этих целей, например, в Японии специально культивируют *Ulva* и *Enteromorpha*. Отдельные виды зеленых водорослей используют в качестве про­дуцентов физиологически активных веществ. Так, виды рода *Haematococcus* культивируют в промышленных масштабах для получения каротиноида астаксантина, *Botryococcus* – для получения липидов. Кроме того, зеленые водоросли – хороший модельный объект для изучения разных биологических процессов (фотосинтеза, клеточной подвижности и адгезии, регуляции метаболизма и др.). В то же время с «цветением» воды одного из озер на Тайване, вызванного *Botryococcus*, связывают гибель рыб.

Виды родов *Chlorella* и *Chlamydomonas* – модельные объекты для изучения фотосинтеза в растительных клетках. Гигантские многоядерные талломы *Acetabularia*, многоклеточные талломы *Chara* и одноклеточных представителей *Dunaliella* и *Chlamydomonas* в генной инженерии используют как объекты для трансформации.