

Водоросли. Особенности строения, размножения и экология. Принципы классификации. Эволюция.

Подготовили
Арсентьева К.В.
Тулина Е.В.

Водоросли—

гетерогенная экологическая группа преимущественно фототрофных одноклеточных, колониальных или многоклеточных организмов, обитающих, как правило, в водной среде, в систематическом отношении представляющая собой совокупность многих отделов.

Наука о водорослях называется альгологией.

Особенности водорослей

- наличие хлорофилла и фотоавтотрофного питания (некоторые водоросли способны к гетеротрофии: жгутиконосцы, эвгленовые, динофитовые).
- у многоклеточных — отсутствие чёткой дифференцировки тела (называемого слоевищем, или талломом) на органы;
- отсутствие ярко выраженной проводящей системы;
- проживание в водной среде, либо во влажных условиях (в почве, сырых местах и т. п.).

Типы дифференциации таллома

- Монадный ТДТ
 - имеют постоянную форму тела, жгутик(и), часто стигму, а пресноводные — сократительную вакуоль. Клетки активно двигаются в вегетативном состоянии. Часто образуют колонии (хламидомонада, вольвокс).
- Амёбоидный (ризоподиальный) ТДТ
 - Одноклеточные организмы, лишённые твёрдой клеточной оболочки и вследствие этого, не способные сохранять постоянную форму тела, органы передвижения псевдоподии и ризоподии (хризамеба).
- Пальмеллоидный, или капсальный ТДТ
 - Характеризуется сочетанием отсутствия подвижности с наличием клеточных органелл, свойственных монадным клеткам (фукус).
- Коккоидный ТДТ
 - Лишены каких-либо органоидов передвижения и сохраняют постоянную форму тела и имеют утолщенную оболочку или панцирь, могут быть различные выросты, поры для облегчения парения в толще воды (хлорелла)

- Нитчатый (трихальный) ТДТ
 - Клетки соединены в нить, простую или разветвлённую. Нити могут свободно плавать в толще воды, прикрепляться к субстрату, либо объединяться в колонию (улотрикс).
- Разнонитчатый (гетеротрихальный) ТДТ
 - Есть две системы нитей: стелющиеся по субстрату горизонтальные и отходящие от них вертикальные (харра, батрахоспермум четковидный).
- Тканевый (паренхиматозный, пластинчатый) ТДТ
 - Многоклеточные талломы в форме пластинок из одного, двух или нескольких слоёв клеток (порфира).
- Ложнотканевый (псевдопаренхиматозный) ТДТ
 - Крупные объемные слоевища, которые образовались в результате срастания разветвленных нитей.
- Сифональный (неклеточный, сифоновый) ТДТ
 - Отсутствуют клеточные перегородки, в результате чего таллом, часто крупный и внешне дифференцированный, формально представляет собой одну клетку с большим количеством ядер (вошерия).
- Сифонокладальный ТДТ
 - Представлен многоядерными клетками, соединенными в нитчатые или иной формы многоклеточные талломы (клагофора).

Строение клетки эукариотических водорослей

- Клетки водорослей — вполне типичные для эукариот.
- Основные отличия — на биохимическом уровне (различные фотосинтезирующие и маскирующие пигменты, запасающие вещества, основы клеточной стенки и т. д.) и в цитокинезе (процессе деления клетки).

- Фотосинтезирующие пигменты находятся в особых пластидах — хлоропластах.
- Хлоропласт имеет несколько мембран:
 - две (красные, зелёные, харовые водоросли),
 - три (эвглены,)
 - четыре (бурые водоросли).
- Также он имеет собственный сильно редуцированный генетический аппарат, что позволяет предположить его симбиогенез (происхождение от захваченной прокариоты).
- Внутренняя мембрана выпячивается внутрь, образуя складки — **тилакоиды**, собранные в стопки — **ламеллы**:
 - монотилакоидные у красных,
 - двух- и больше у зелёных и харовых,
 - трёхтилакоидные у остальных.
- На тилакоидах, собственно, и расположены пигменты.

Фотосинтезирующие пигменты

	Хлорофилл	Каротиноиды и специфические пигменты
<u>Отдел Красные водоросли</u>	хлорофилл а	α - и β -каротин, зеаксантин, антераксантин, α - и β -криптоксантин, лютеин, неоксантин фикоэритрины красного цвета, фикоцианины и аллофикоцианин синего цвета
<u>Отдел Зелёные водоросли</u>	преобладание хлорофиллов а и b	α и β - каротины, лютеин, неоксантин, виолаксантин, зеаксантин, антераксантин
<u>Отдел Охрофитовые</u> Класс Диатомовые водоросли	Хлорофилл А, С1, С2	Бурый пигмент [диатомин], β , ϵ — каротины, ксантофиллы: фукоксантин, неофукоксантин, диадиноксантин, диатоксантин
Класс Жёлто-зелёные водоросли	Хлорофилл а и с	α - и β -каротины, ксантофиллы, основное значение из которых имеет вошериаксантин
Класс Бурые водоросли	Хлорофиллы а и с (с. и с.)	Каротиноиды (преобладает фукоксантин)

Жгутики

- Жгутиков у подвижных клеток чаще всего 2, реже — 1, 4 или много (до 120);
- **Изоко́нтные** (одинакового размера) (Зелёные водоросли) или
- **Гетероко́нтные** (разной длины) (Бурые, Золотистые, Желтозеленые)
- В зоне выхода жгутиков из клетки находится девятиконечное звездчатое тело.

Размножение

- Бесполое
 - Вегетативное:
 - Бинарное деление клетки (хламидмонада)
 - Акинеты – специализированные толстостенные клетки с запасом питательных веществ для перенесения неблагоприятных условий среды) (улотрикс)
 - Повторное деление
 - Множественное деление
 - Почкование (улотрикс)
 - Фрагментация колоний (вольвокс)
 - Образование спец. структур (клубеньки у харовых)
 - Собственно бесполое- размножение с помощью спор:
 - Зооспоры (подвижные споры) (улотрикс, бурые)
 - Апланоспоры(неподвижные):
 - Автоспоры (хлорелла)
 - Гипноспоры
 - Моно-, би-, тетера-, полиспоры (кр. Водоросли).

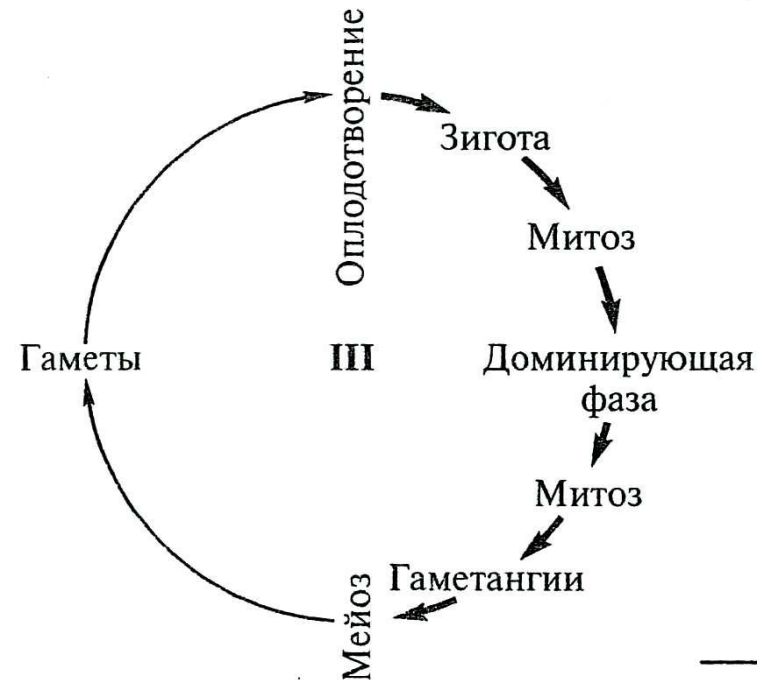
- Половое размножение:
 - Саматогамия-слияние вегетативных клеток:
 - Хологамия- слияние двух однокл. организмов (хламидомонада)
 - Конъюгация- слияние содержимого двух вегетатив. недефференцированных клеток (спирогира)
 - Гаметогамия- слияние половых клеток:
 - Изогамия- слияние 2 одинаковых подвижных клеток (бурые водр., улотрикс).
 - Гетерогамия- слияние 2 подвижных половых клеток разной величины (хламидомонада).
 - Оогамия- слияние маленькой подвижной и крупной неподвижной гамет (Кр. водр.).

Варианты жизненных циклов

- Гаплоидный (гаплофазный) жизненный цикл с зиготической редукцией (улотрикс)
- Гаплоидно-диплоидный с соматической редукцией (Кр. водр.). Мейоз происходит в вегетативной клетке и не ведет к образованию спор или гамет.



- Диплоидный (диплофазный) жизненный цикл с гаметической редукцией (фукус, диатомовые)



- Гапло-диплоидный жизненный цикл со спорической редукцией (ламинария)



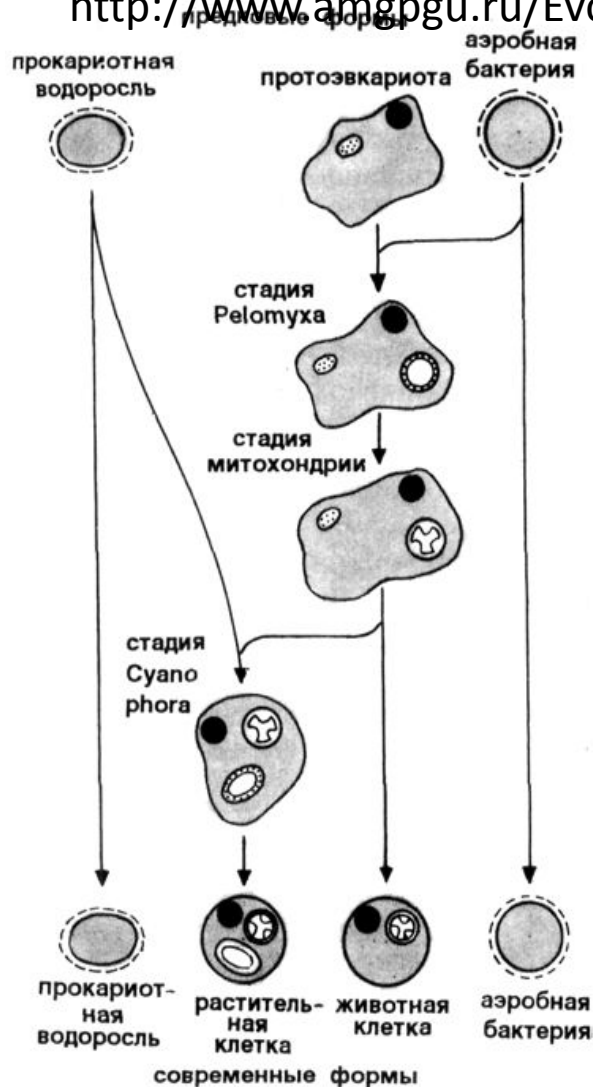
Экология

- Водоросли — главные производители органических веществ в водной среде. Около 80 % всех органических веществ, ежегодно создающихся на земле, приходится на долю водорослей и других водных растений.
- Мелкие свободноплавающие водоросли входят в состав планктона и, развиваясь в больших количествах, вызывают «цветение» (окрашивание) воды.
- Бентосные водоросли прикрепляются ко дну водоёма или к другим водорослям. Есть водоросли, внедряющиеся в раковины и известняк (сверлящие); встречаются (среди красных) и паразитические. Крупные морские водоросли, главным образом бурые, образуют нередко целые подводные леса.

Эндосимбиоз и эволюционные линии водорослей

Статья полностью

<http://www.amrgpu.ru/Evolution/Lectures/Cell/Diakov.html>



- Идея о том, что эвкариотная клетка есть набор симбиотически существующих более простых организмов, возникла у ботаников около 100 лет назад. А.С.Фаминцина в России на нее натолкнула симбиотическая природа лишайников, а А.Шимпера в Германии — способность к саморепликации хлоропластов в клетках растений. Эта идея была развита русскими ботаниками К.С.Мережковским и Б. М.Козо-Полянским, но долгое время оставалась не более чем экстравагантной гипотезой. В 80-х годах американская исследовательница Линн Маргелис сформулировала современную теорию симбиогенеза, согласно которой эвкариоты возникли из прокариотного предка и включившихся в него аэробных бактерий, постепенно утративших часть своих генов и превратившихся в митохондрии

Хлоропласты по симбиогенетической теории произошли из организмов, сходных с современными цианобактериями (сине-зелеными водорослями), которых поглотил амебоидный предок эукариотных водорослей.

Примером такого захвата служат простейшие морские одноклеточные цианобактерии, которые содержат фотосинтезирующие органеллы, подобные клеткам сине-зеленых водорослей с рудиментарной клеточной оболочкой, — цианеллы. Цианеллы потеряли дыхание, способность к фиксации атмосферного азота; длина их ДНК составляет лишь десятую часть от ДНК свободно живущих клеток и сравнима по размеру с ДНК хлоропластов. Часть генома цианобактерии также была передана ядру клетки хозяина.

Многие эвкариотные водоросли выполняют функции пластид у морских и пресноводных беспозвоночных. Если в клетках живут одноклеточные зеленые водоросли, то такие ассоциации называют зоохлореллами, а если динофитовые, имеющие желто-бурую окраску, — то зооксантеллами.

Моллюск *Elysia viridis* питается морской зеленой водорослью *Codium fragili*, клетки которой поглощаются фагоцитозом и перевариваются. Однако хлоропласты водоросли не растворяются, а продолжают длительно (до трех месяцев) функционировать в новом хозяине.

Как известно, большинство отделов водорослей названы по преобладающему цвету их клеток (красные, бурые и т.д.). Это говорит о том, что пигменты имеют исключительное значение для разделения больших групп.

Ультраструктура хлоропластов у разных водорослей также различна.

- У сине-зеленых хлоропласт как отдельная структура отсутствует, но в периферической части клетки расположены уплощенные мембранные пузырьки (тилакоиды), содержащие фотосинтетические пигменты.
- У красных водорослей такие же одиночные ламеллы, подобные тилакоидам сине-зеленых, окружены общей мембранной оболочкой.
- У группы хромофит длинные, часто огибающие хлоропласт, ламеллы соединены в пачки по две-три.
- У зеленых водорослей имеется несколько укороченных ламелл, образующих стопки, подобные гранам хлоропластов высших растений.

Интересные данные получены при изучении оболочек, покрывающих хроматофоры.

- Только у красных и зеленых водорослей оболочка состоит из двух мембран;
- у эвглен и динофитовых водорослей — их три,
- у криптомонад и всех хромофитовых водорослей — четыре, причем наружная мембрана связана с рибосомами и ядерной оболочкой, т.е. представляет собой продолжение эндоплазматической сети, а пара внутренних мембран тесно примыкает к ламеллам.

Дополнительные оболочки хлоропластов обусловлены их эндосимбиотическим происхождением. Водоросли, имеющие хлоропласты лишь с двумя оболочками, приобрели их в результате трансформации прокариотного эндосимбионта. Внутренняя мембрана — оболочка самого эндосимбионта, наружная — эндоцитозная мембрана, которая его поглотила.

Первая эволюционная линия

Сходство строения и пигментного состава фотосинтетического аппарата сине-зеленых и красных водорослей указывает на происхождение хлоропласта красных водорослей из сине-зеленого симбионта.

Поскольку багрянки не имеют жгутиков, а их мужские гаметы (спермации) лишены плотной оболочки и способны к амебоподобным движениям, по-видимому, симбионт был захвачен амебоидным предком красных водорослей.

Переходный вид — *Cyanidium caldarum* — одноклеточная термофильная водоросль, имеющая эвкариотное ядро, но примитивное строение клетки и лишенная хлорофилла *d*. Дальнейшая эволюция багрянок шла по линии приобретения хлорофилла *d*, усложнения строения хроматофора и многоклеточности.

Вторая эволюционная линия

Зеленые и эвгленовые водоросли.

В 1975 г. была найдена одноклеточная прокариотная морская водоросль **Prochloron** — эктосимбионт колониальных асцидий, которая имела хлорофиллы **a** и **b**, тилакоидную систему, сходную с хлоропластами зеленых водорослей, и не имела, в отличие от цианобактерий, фикобилипротеинов. По остальным признакам (структуре ДНК, строению клеточной стенки, составу липидов) Prochloron не отличался от цианобактерий.

Затем в пресных озерах обнаружили нитчатые водоросли с такими же клетками, как и Prochloron, названные **Prochlorothrix**. Эти находки вызвали сенсацию, ибо был найден прямой прокариотный предок зеленых водорослей, а через, них и всех высших растений. Однако в последние годы энтузиазм в отношении этой гипотезы несколько приутих, поскольку рибосомальная РНК цианобактерий оказалась ближе к хлоропластной, чем рРНК Prochloron

У эвглен третья мембрана хлоропласта свидетельствует о его вторичном происхождении. По ряду признаков эвгленовые водоросли близки к беспозвоночным животным из группы трипаносом. У них имеется глотка и они способны к миксотрофному (смешанному) питанию, аналогично трипаносомам устроены жгутики, такая же поверхность клетки (пелликула), примерно одинаков аминокислотный состав цитохрома c. В то же время набор пигментов хлоропласта, как у зеленых водорослей.

Предполагают, что хлоропласт эвглен возник из эндосимбиотической зеленой водоросли, поглощенной предковой зоофлагеллятой, а дополнительная мембрана в хлоропласте — это плазма-лемма эндосимбионта или пиноцитозная мембрана хозяина. Хорошими химическими маркерами мембран служат стерины, специфичные для разных групп организмов. У позвоночных животных в составе мембран преобладает холестерин, у растений — фитостерины, у грибов — эргостерин.

У эвглены на двух внутренних мембранах хлоропластов стерины такие же, как и у одноклеточной зеленой водоросли хламидомонады, а в третьей мембране — как у трипаносом. Значит, хлоропласт эвглен действительно возник из эвкариотного эндосимбионта, а его наружная мембрана представляет собой везикулярную мембрану хозяина.

Третья эволюционная линия

Эволюция линии хромофит связана с приобретением хлорофилла с и специфического набора каротиноидов. Непосредственный прокариотный предшественник их не известен, но наличие четырёх мембран в оболочке хлоропластов говорит о многократных симбиозах.

Возможные переходные формы между примитивными красными водорослями типа Cyanidium и хромофитами следует искать среди одноклеточных монадных водорослей — криптомонад. Они содержат хлорофиллы **a** и **c** (как хромофиты), фикобилипротеины (как багрянки), но по строению жгутиков больше похожи на зоофлагелляты, чем на фитозофлагелляты. В пространстве между парами наружных и внутренних мембран хлоропластов у них обнаружены крахмал, эукариотные 80S рибосомы (в хлоропластах содержатся 70S рибосомы прокариотного типа) и нуклеоморфа — тело, покрытое двойной мембраной с порами. Нуклеоморфа содержит фибриллы, окрашивающиеся подобно ядрышку, сходные с конденсированными хромосомами три палочковидные частицы. Размеры хромосом нуклеоморфы — 195, 225 и 240 тыс. пар оснований. Таким образом, нуклеоморфа криптомонад имеет самый мелкий геном среди эукариот (660 тыс. пар оснований). Последовательность оснований 18sРНК нуклеоморфы близка к красным водорослям, в то время как 18sРНК ядра — близка к зеленым.

Эти данные доказывают, что криptomonады возникли в результате появления внутри зоофлагелляты (среди криптомонад сохранилось много бесцветных видов) эндосимбионтной одноклеточной водоросли, содержащей фикобилипротеины. В ходе постепенной редукции от эндосимбионта сохранился хлоропласт, 80S рибосомы, остаток ядра в виде нуклеоморфы, несколько микротрубочек. Недавно нуклеоморфа обнаружена и у зеленой амёбы *Chlorarachnion reptans*, но наличие хлорофиллов **a** и **b** указывает на ядро зеленой водоросли как ее предка.

Согласно гипотетической схеме эндосимбиотической эволюции водорослей, можно выделить три эволюционные линии

- Родофиты

Багрянки — тупиковая ветвь эволюции (если не принимать всерьез внешне привлекательной, но противоречащей многим фактам гипотезы происхождения от них сумчатых грибов).

- Хлорофиты

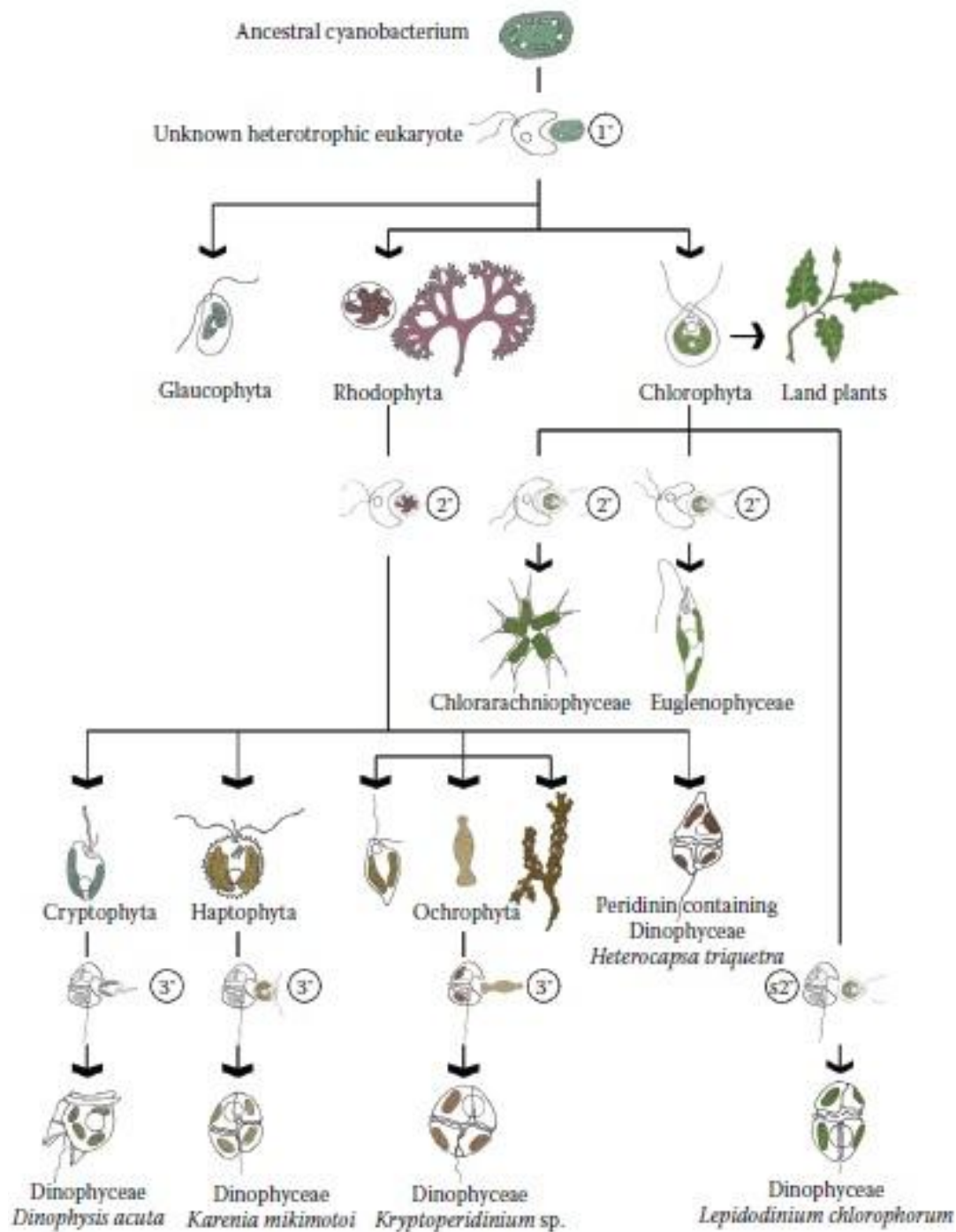
По последним системам их разделяют на два отдела — Chlorophyta и Anthceratophyta с несколькими классами в каждом. Первый — тупиковый; второй включает наряду с зелеными водорослями высшие растения. Комплексные исследования морфологии, цитологии, метаболизма и структуры генома позволили построить эволюционное дерево, объединяющее крупные группы линии зеленые водоросли — высшие растения.

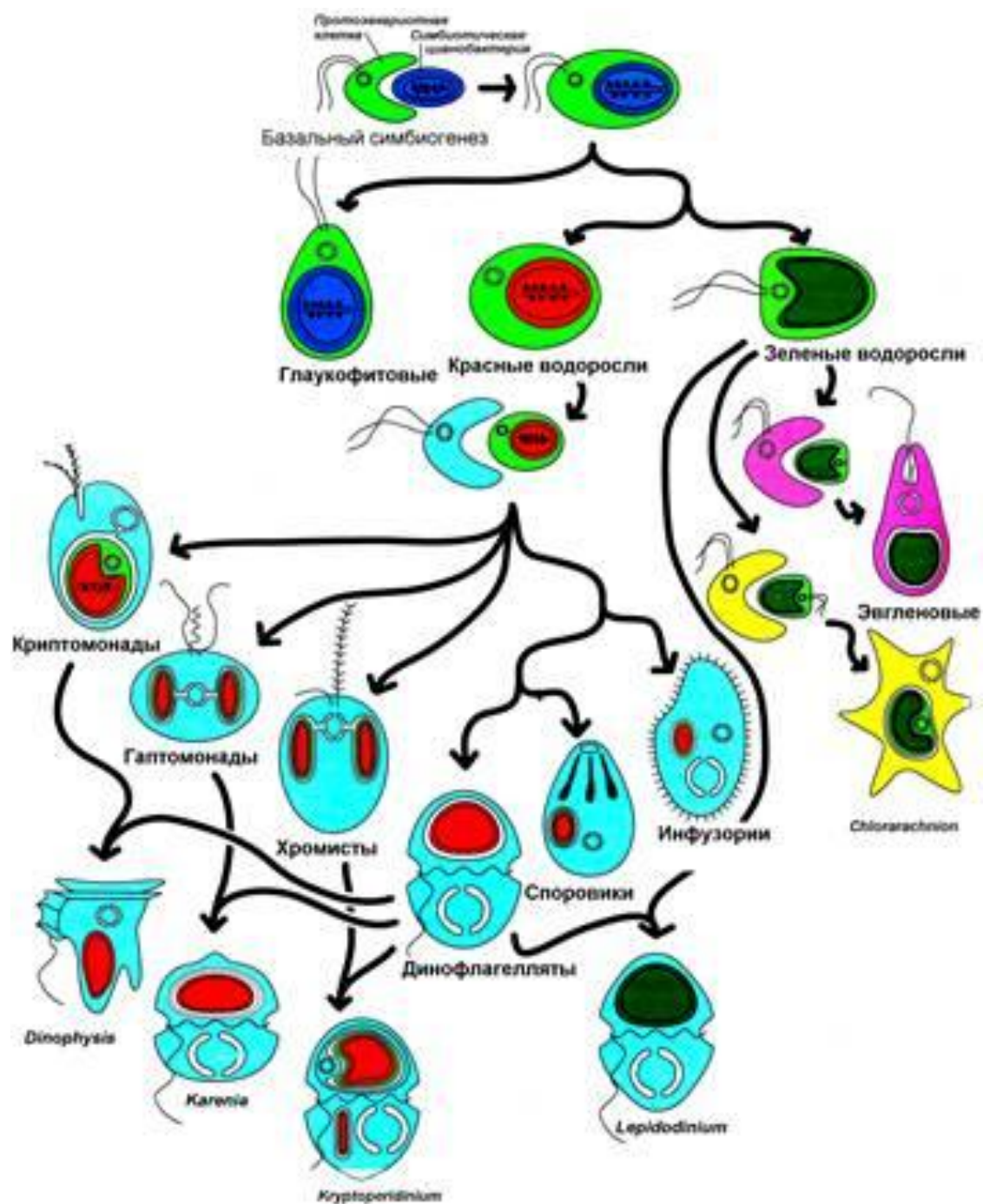
- Хромофиты

Хромофиты достигли вершин морфологической эволюции водорослей (в классе бурых водорослей) и дали несколько бесхлорофильных ветвей — псевдогрибов (лабиринтуомицеты, оомицеты), многие из которых

Таким образом, у водорослей наблюдается три типа эволюции.

- **Параллельные ряды** морфологической эволюции (монадный, пальмеллоидный, коккоидный, нитчатый и т.д. талломы), на которых построена система Пашера и которые лежат в основе прогрессивной эволюции организмов внутри многих классов зеленых, золотистых, желто-зеленых водорослей.
- **Эволюция в виде дерева**, характерная для высших эвкариот. Такой тип эволюции, при котором водо- морфологические усложнения сопряжены с эволюцией способов размножения и жизненных циклов и протекают совершенно по-иному в разных эволюционных стволах водорослей, описан для красных водорослей из класса Florideophyceae, зеленых из классов Ulvophyceae и Charophyceae, бурых.
- **«Матрешечная» эволюция**, обусловленная превращением внутрикле-точных симбионтов в покрытые мембранами органеллы. Этот тип эволюции, обеспечивающий самые глубокие морфологические преобразования, характерен для одноклеточных фитофлагеллят (эвгленовых, криптофитовых, динофитовых водорослей), но несомненно лежит в основании большинства классов хромофит.





а

- Царство Растения (Plantae)
- Группа Водоросли (Phycobionta)
- Отдел Зелёные водоросли (Chlorophyta)
 - Класс собственно зеленые водоросли (Chlorophyceae);
 - Класс Конъюгаты (Zygothryceae, или Conjugatophyceae);
 - Класс Харовые (Charophyceae)
- Отдел Красные водоросли (Rhodophyta)
 - Класс Rhodophyceae
- Отдел Охрофиты (Ochromphyta)
 - Класс золотистые водоросли (Chrysophyceae);
 - Класс синуровые водоросли;
 - Класс феотамниевые водоросли;
 - Класс диктиоховые водоросли (Bacillariophyceae);
 - Класс диатомовые водоросли Diatomophyceae, (Bacillariophyceae) ;
 - Класс желто-зеленые водоросли Tribophyceae (Xanthophyceae);
 - Класс бурые водоросли (Phaeophyceae).