



<http://dx.doi.org/10.15407/ukrbotj72.04.374>

М.М. ВЛАСЮК

Київський національний університет імені Тараса Шевченка

Навчально-науковий центр «Інститут біології»

вул. Володимирська, 64, м. Київ, 01017, Україна

Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України

вул. Терещенківська, 2, м. Київ, 01004, Україна

annopol@rambler.ru

CHLAMYDOMONAS s.l. (CHLOROPHYTA) — ОБСЯГ І ДІАГНОСТИЧНІ ОЗНАКИ РОДУ В СУЧАСНОМУ РОЗУМІННІ (ЛІТЕРАТУРНИЙ ОГЛЯД)

Власюк М.М. *Chlamydomonas* s.l. (*Chlorophyta*) — обсяг і діагностичні ознаки роду в сучасному розумінні (літературний огляд). — Укр. ботан. журн. — 2015. — 72(4): 374—380.

Детально аналізуються сучасні погляди на обсяг роду *Chlamydomonas* Ehrenb., його історію та багатство видового складу з урахуванням класичних підходів систематики. Обговорюється прийняття номенклатурного типу роду та культури-епітипу з субкультурами. Проаналізовано основні класичні підходи до внутрішньородової системи та принципи ідентифікації видів. Розглядаються молекулярно-філогенетична система хламідомонад і її відмінності від класичної, а також можливість узгодження обох підходів. Детально висвітлено основні молекулярно-філогенетичні дослідження, які стали засадами для поділу вольвокальних водоростей на класи відповідно до Кодексу філогенетичної номенклатури. Деталізовано найбільш ґрунтовну молекулярно-філогенетичну систему та вказано кількість видів роду *Chlamydomonas*, охоплених цим дослідженням. Обговорюються особливості вивчення монадних водоростей (зокрема видів роду *Chlamydomonas*) у нерухомому стані в умовах культури й наводяться ознаки, які враховують особливості нерухомого стану хламідомонад в умовах культури.

К л ю ч о в і с л о в а: морфологічні ознаки, *Chlamydomonas*, класи, систематика, таксономія

Рід *Chlamydomonas* Ehrenb. — один із найчисленніших серед зелених водоростей класу *Chlorophyceae* (Ettl, 1976), наразі валідними визнаються близько 500 його видів. Однак із них культурами підтверджена лише приблизно третина — це ті види, для яких існують автентичні штами (майже 100 видів), і види, штами котрих визначені світовими авторитетними фахівцями й анотовані на молекулярному рівні, тобто штами-епітипи (не більше 60 видів). Решта видів залишаються спірними або їхній статус трактується неоднозначно. Слід зазначити, що абсолютна більшість хламідомонад описана протягом ХХ століття за морфологічними ознаками монадних клітин (Ettl, 1983).

© М.М. ВЛАСЮК, 2015

Вважається, що класична хламідомонада — це одноклітинна дводжгутикова водорість із пристінним хлоропластом, піреноїдом, ядром, пульсуючими вакуолями та вічком (Masiuk, 2010). За розмаїттям кожної з перелічених ознак й описано майже всі види цього роду. Більше того, видатний чеський дослідник Гануш Еttl (Ettl, 1976) розділив рід *Chlamydomonas* на вісім секцій за типами хлоропласта, положенням ядра та піреноїда й іншими морфологічними ознаками. В такому вигляді класичний узагальнений варіант системи опублікований у «Süßwasserflora von Mitteleuropa» (Ettl, 1983). Пізніше нових систем, які б задовольнили науковців і врахували сучасні дані, запропоновано не було.

У зв'язку з цим упродовж останніх 15 років здійснено чимало спроб розробити систему ідентифікації хламідомнад на основі молекулярно-філогенетичних методів, а деякі види виділено в окремі роди (Buchheim et al., 1990; Pröschold et al., 2001, 2007; Nakada et al., 2008a; Demchenko et al., 2012). Але результати виявилися парадоксальними: з одного боку, показано, що рід *Chlamydomonas* є гетерогенним і його види належать щонайменше до семи різних молекулярних клад (Nakada et al., 2008a). А в деяких кладах, окрім рухливих хламідомнад, є і нерухомі гемімонадні та кокоїдні таксони. З другого боку, було доведено, що розподіл хламідомнад за молекулярними кладами фактично не узгоджується з морфологічною системою, запропонованою Г. Еттлом. Як наслідок — сформувався думка, що на основі фенотипних ознак система роду *Chlamydomonas* побудована бути не може (Manhart, 1992).

Загальна характеристика роду *Chlamydomonas*.

Рід *Chlamydomonas* s. l. за класичною системою належить до порядку *Volvocales*, класу *Chlorophyceae*, відділу *Chlorophyta*. Порядок *Volvocales* об'єднує більше 30 родів монадних водоростей (Ettl, 1983). Для роду *Chlamydomonas* нині за різними джерелами наводиться 1167 видових і внутрішньовидових назв, із яких 434 вважаються таксономічно валідними (<http://www.algaebase.org>). Для України у водоймах та інших місцезростаннях, згідно з третім томом зведення «Algae of Ukraine ...», нараховується 146 видів роду *Chlamydomonas*, які представлені 157 внутрішньовидовими таксонами (включаючи й ті, що мають номенклатурний тип виду) (Tsarenko, 2011). Серед цього розмаїття 32 види роду описані видатним українським альгологом О.А. Коршиковим (Korshykov, 1938; Dedusenko-Shcheholeva, 1959).

Номенклатурним типом роду *Chlamydomonas* Ehrenb. вважається *Ch. pulvisculus* Ehrenb., описаний як *Monas pulvisculus* Müller (Ehrenberg, 1831). Однак його малюнки є недостатньо якісними, а описи таксонів, наведені О. Мюллером і Х. Еренбергом, не підтверджені культурою. У 1976 р. Г. Еttl переніс цей вид у синоніми *Ch. ehrenbergii* Gorozh. і, аргументуючи недостатніми даними, запропонував вважати номенклатурним типом інший вид — *Ch. reinhardtii* Dang. (Ettl, 1976). Відповідно змінили й діагноз роду; при цьому було порушено вимоги «Міжнародного кодексу номенклатури водоростей, грибів і рослин», зокрема статтю

11 щодо пріоритету (<http://www.iapt-taxon.org/nomen/main.php?page=art11>). Ситуацію виправили Т. Прьошольд зі співавторами, які запропонували *Ch. reinhardtii* як nomen conservandum проти валідної назви *Ch. pulvisculus*. Т. Прьошольд із колегами запропонували як епітип штам *Chlamydomonas reinhardtii* UTEX 90 (Pröschold, 2007). Ця культура є субкультурою штаму, виділеного Г.М. Смісом у 1945 р. Зазначений штам був переданий кільком дослідникам; на сьогодні маємо три лінії культур, частина з яких є мутантними та широко використовується в лабораторних дослідженнях. Таким чином, штам UTEX 90 і його субкультури SAG 11—32a, CCAP 11/32B, AСKU 979—11 відповідають епітипу номенклатурного типу *Ch. reinhardtii*, який є номенклатурним типом усього роду *Chlamydomonas* (Pröschold, 2005).

Історія вивчення роду починається від 1833 р. У період активних морфологічних досліджень (кінець XIX — друга половина XX ст.) спостерігається тенденція до швидкого збільшення кількості видів у роді *Chlamydomonas* і розбудовується морфологічна система всередині роду. Так, на 1895 р. рід *Chlamydomonas* мав 15 видів (Dill, 1895). Упродовж трьох десятиліть кількість видів роду зросла до 146, за даними А. Пашера на 1927 р. (Pascher, 1927), а в 1940 р. Дж. Герлофф наводить уже 321 вид (Gerloff, 1940). В останній узагальнюючій праці Г. Еттла йдеться про 452 види прісноводних і 69 видів ґрунтових й аерофітних хламідомнад (Ettl, 1983).

Останніми десятиліттями, навпаки, спостерігається тенденція до зменшення кількості видів у роді за рахунок виокремлення нових родів, зважаючи на результати молекулярно-філогенетичних досліджень. Зокрема, родів *Lobochlamys* Pröschold et al. (2 види) та *Oogamochlamys* Pröschold et al. (3 види), *Gungnir* Nakada et al. (Nakada et al., 2008b), а також відновлення роду *Microglena* Ehrenb. emend. Demchenko, Mikhailyuk et Pröschold (13 видів) у межах зелених водоростей (Demchenko et al., 2012). Окрім того, деякі види перенесено до роду *Chloromonas* Pröschold et al. у результаті уточнення обсягу роду (Pröschold et al., 2001).

Спочатку до роду *Chloromonas* Gobi перенесли понад 100 видів із роду *Chlamydomonas*, які не мали піреноїда (Ettl, 1970). У 1997 р. М. Бухгейм зі співавторами за результатами аналізу послідовності 18S рибосомальної ДНК показали збірний характер цього роду (Buchheim et al., 1997a). Автори продемонстрували молекулярно-філогенетичну спо-

рідненість безпіреноїдних видів роду *Chloromonas* і кількох видів *Chlamydomonas*, які ввійшли до однієї класифікації. Це стало підставою для перегляду діагностичної ваги ознаки наявності піреноїда. Пізніше Т. Прьошольд зі співавторами (Pröschold et al., 2001) запропонували всі види, що входять до однієї молекулярної класифікації з типовим видом *Chloromonas reticulata* Gobi, об'єднати в один рід, грунтуючись на філогенетичній спорідненості, а на морфологічному рівні — за морфологічними особливостями хлоропласта. Внаслідок таксономічної ревізії сім видів роду *Chlamydomonas* s.l. перенесли до роду *Chloromonas* (Pröschold et al., 2001). У цьому обсязі рід *Chloromonas*, у розумінні Т. Прьошольда зі співавторами, збігся з пізніше запропонованою Т. Накада зі співавторами (Nakada et al., 2008a) молекулярною класифікацією *Chloromonadina*.

Пізніше було проаналізовано дев'ять культур *Chloromonas reticulata* sensu Pröschold: на ультратонкому рівні — за наявністю й ультраструктурою піреноїда та стигми; на світловому рівні — за формою клітин, носика, стигми та розмірами; а на молекулярному рівні — за наявністю компенсаторних замін нуклеотидів у III спіралі ITS2 (Matsuzaki, 2012). У результаті досліджень культури розділили на чотири види — *C. reticulata* Gobi, *C. rosae* H. Ettl, *C. chlorococcoides* Matsuzaki, Hara, Nozaki, *C. typhlos* Matsuzaki, Hara, Nozaki (Matsuzaki, 2012).

Огляд класичних морфологічних систем хламідомонад. Одну з перших морфологічних систем роду *Chlamydomonas* розробив А. Пашер у 1927 р. За основу взяли морфологічні ознаки монадних клітин, зокрема особливості форми хлоропласта, положення та кількість піреноїдів. За цими ознаками хламідомонади розділили на шість субгруп (Pascher, 1927).

Іншу детальну морфологічну систему розробив О.А. Коршиков (Korshikov, 1938). Вона також базувалася на морфологічних критеріях (наявність піреноїда, носика, форма хлоропласта, наявність і кількість пульсуючих вакуолей, форма стигми). За цією системою безпіреноїдні види включені до роду *Chlamydomonas*, хоч автор і вважав цю групу окремим родом. Він також запропонував власну класифікацію хлоропластів: процельний, опістотельний, ендотельний, амфіцельний, плевротельний, астероморфний, полімерний (Korshikov, 1938).

Грунтовнішу морфологічну класифікацію хламідомонад у монадному стані створив Г. Еttl (Ettl,

1983). І, незважаючи на результати філогенетичних досліджень останніх десятиліть, чимало науковців користуються визначенням роду *Chlamydomonas* в обсязі, запропонованому саме цим автором. В основу покладені морфологічні ознаки — будова хлоропласта, положення ядра, положення та кількість піреноїдів, екологічна характеристика виду. Залежно від варіацій ознак описано дев'ять груп усередині роду (Ettl, 1976, 1983). Ця система близька до системи А. Пашера (Pascher, 1927), однак враховує більшу кількість ознак.

Системи Г. Еттла також дотримуються автори 11 тому «Флори водоростей України», присвяченого зеленим фітомонадам (Masiuk, 2010). Тут подано загальну характеристику зелених джугтикових водоростей, особливості їхньої морфологічної будови й ультратонкої організації, основні типи розмноження та життєві цикли. Розглянута таксономічна цінність різних морфологічних ознак і можливість використання в систематиці фітомонад.

Молекулярно-філогенетичні дослідження М. Бухгейма, Т. Прьошольда та інших авторів показали невідповідність класичної та молекулярної систем вольвокальних водоростей і започаткували пошуки нових ознак, які дають змогу застосовувати фенотипний підхід для ідентифікації хламідомонад згідно з положенням у молекулярній системі (Buchheim et al., 1992; Fulnečková et al., 2012).

Інтегрований варіант системи з урахуванням перших молекулярних даних запропонували автори монографії «Водорості ґрунтів України» (Vodorosti ..., 2001). У межах родини *Chlamydomonadaceae* вони наводять кілька еволюційних напрямків, які за морфологічними ознаками близькі до різних родів гемімонадних водоростей. Отже, *Chlamydomonadaceae* вважається вихідною родиною відразу для кількох еволюційно просунутих ліній *Chlorophyceae*. До родини як додатки внесено гемімонадні водорості з *Chlamydomonas*-подібною організацією (*Palmellopsis* Korshikov, *Sphaerocystis* R. Chodat, *Chlamydocapsa* Fott та *Asterococcus* Scherffel). Кожен із цих родів (як за морфологією, так і за мінливістю в умовах культури) схожий із певною групою видів роду *Chlamydomonas*.

Як додаток до порядку *Volvocales* віднесено родину *Heterochlamydomonadaceae* (включаючи роди *Heterochlamydomonas* E.R. Cox & T.R. Deason, *Heterotetracystis* E.R. Cox & T.R. Deason і *Fasciculochloris* R.J. McLean & Trainor), яка містить монадні, гемімонадні, кокоїдні та сарциноїдні во-

дорості, що мають *Chlamydomonas*-подібну організацію протопласту, вкриті оболонкою зооспори з двома джгутиками дещо відмінної довжини, а також наявний парієтальний хлоропласт із піреніоїдом (Vodorosti ..., 2001).

Ця система значною мірою відповідає сучасній молекулярно-філогенетичній системі вольвокальних водоростей із використанням поліфазного підходу, проте філогенетичні зв'язки роду *Chlamydomonas* окреслені лише в найзагальніших рисах.

Рід *Chlamydomonas* s.l. з погляду сучасних молекулярно-генетичних даних. Перші думки про гетерогенність і штучність цього роду висловив ще його монограф Г. Етл (Ettl, 1976), з огляду на результати морфологічних досліджень. Подальші цитологічні, фізіологічні та молекулярно-філогенетичні дослідження це припущення підтвердили (Nakada et al., 2008a; Harris, 2009; Fulnešková et al., 2012).

Послідовності 18S і 26S рибосомальної ДНК для молекулярно-філогенетичних реконструкцій 14 видів роду *Chlamydomonas* уперше проаналізували в 1990 р. М. Бухгейм зі співавторами (Buchheim et al., 1990). За їхніми результатами виділено кілька молекулярних ліній (клад), які названо відповідно до назв видів, що входять до цієї кладі. На основі молекулярних даних показано поліфілетичність роду та зроблено перші спроби пошуку морфологічних і біохімічних ознак, які корелюють із отриманими результатами молекулярних досліджень. Серед таких ознак використано морфологічні групи за Г. Етлом, групи автолізінів і наявність пігменту лораксантину. Пізніший аналіз реконструкції молекулярно-філогенетичних відносин для 29 видів хламідомонад із 14 груп автолізінів також показав поліфілетичність роду (Buchheim et al., 1997b). Відтак у ботанічній спільноті утвердилася думка, що застосування молекулярних методів до вказаної групи малоінформативне (Manhart, 1992).

Грунтовнішу молекулярно-філогенетичну реконструкцію з аналізом послідовностей 18S рибосомальної ДНК для 32 видів хламідомонад пізніше здійснив Т. Прьошольд зі співавторами (Pröschold et al., 2001). Вони виокремили шість молекулярних клад. Ці кладі отримали назви відповідно до видів, які входять до них, — *Polytoma*-clade, *Monadina*-clade, *Moewusii*-clade, *Oogamochlamys*-clade, *Chloromonas*-clade, *Reinhardtii*-clade. Проте жодних характеристик для наведених у роботі клад немає (Pröschold et al., 2001).

Ще один варіант молекулярно-філогенетичної системи є в роботі С. Ватанабе зі співавторами (Watanabe et al., 2006). Вони аналізували 62 таксономічні одиниці зелених водоростей і за результатами аналізу послідовностей рибосомальної РНК виділили 13 молекулярних клад, які значною мірою збігаються зкладами, відокремленими раніше Т. Прьошольдом зі співавторами (Pröschold et al., 2001), проте клада *Reinhardtii* представлена чотирмакладами — *Heterochlamydomonas*, *Volvox*, *Neochlorosarcina* й *Asymmetrica*.

Одну з найгрунтовніших молекулярно-філогенетичних систем запропонував Т. Накада зі співавторами (Nakada et al., 2008a). За аналізами доступних у Генбанку 449 послідовностей 18S рДНК, дослідники в межах вольвокальних водоростей виділили 21 кладу. Кожна з них отримала назву відповідно до ФілоКоду (Cantino, 2010).

Місце хламідомонад у молекулярно-філогенетичній системі Т. Накада. Представники роду *Chlamydomonas* s.l. увійшли до семи клад: *Moewusinia*, *Monadina*, *Chlorogonia*, *Polytominia*, *Chloromonadina*, *Reinhardtina*, *Oogamochlamydia* та до однієї лінії із нез'ясованим положенням (*Ch. tetragama* Bohlin).

Згідно з ФілоКодом кожна з клад представляє репрезентативний вид, що є типом відповідної кладі. Із семи клад, до складу яких увійшли хламідомонади, види роду *Chlamydomonas* запропоновано як репрезентативні для двох клад (для кладі *Moewusinia* — *Ch. moewusii* Gerloff, для *Reinhardtina* — *Ch. reinhardtii* P.A. Dang.). Для трьох клад репрезентативними є види *Chlamydomonas*, що за новими даними перенесені в синоніми інших родів (*Chloromonadina* — *Chloromonas reticulata* Gobi, *Oogamochlamydia* — *Oogamochlamys gigantea* T. Pröschold, Marin, Schlösser et Melkonian, для *Monadina* — *Microglena monadina* Demchenko, Mikhailiuk et Pröschold), а дві кладі представляють види інших родів (*Polytominia* — *Polytoma ulvella* Ehrenb., *Chlorogonia* — *Chlorogonium euchlorum* Ehrenb.) (Nakada et al., 2008a).

До складу деяких клад разом із вольвокальними водоростями увійшли кокоїдні, гемімонадні та деякі сарциноїдні види з інших порядків. Фенотипові ознаки, що обумовлюють групування настільки різних за морфологією водоростей в одну молекулярно-філогенетичну кладу, в цій роботі не встановлені. Обсяг клад, визначених за системою Т. Накада зі співавторами (Nakada et al., 2008a), та

Обсяг молекулярно-філогенетичних клад, до яких входять хламідомонади (за системою Т. Накада зі співавторами (Nakada et al., 2008a))

Клада	Загальна кількість видів	Рід <i>Chlamydomonas</i> s.l. (кількість видів)
Moewusinia	16	<i>Chlamydomonas</i> Ehrenb. (10)
Monadina	15	<i>Microglena</i> Ehrenb. emend Demchenko, Mikhailiyk et Pröschold (13), <i>Chlamydomonas</i> (1), <i>Chloromonas</i> Gobi (1)
Chlorogonia	6	<i>Chlamydomonas</i> (1)
Polytomina	10	<i>Chlamydomonas</i> (4)
Chloromonadina	29	<i>Chloromonas</i> Pröschold et al. (25)
Reinhardtina	Більше 40	<i>Chlamydomonas</i> Ehrenb. (11), <i>Vitreochlamys</i> Batko (7)
Oogamochlamydia	8	<i>Oogamochlamys</i> Pröschold et al. (3), <i>Lobochlamys</i> Pröschold et al. (2)

місце в них видів роду *Chlamydomonas* s.l. на основі аналізу літературних даних наводимо в таблиці.

На сьогодні в молекулярно-філогенетичній системі визначено місце для 70 видів, що є незначною частиною від обсягу роду в розумінні Х. Еттла (Ettl, 1976). Основна проблема ідентифікації та визначення місця інших видів у молекулярно-філогенетичній системі — відсутність автентичних культур.

Особливості дослідження хламідомонад у нерухомому стані та використання поліфазного підходу в їх систематиці. Враховуючи величезну видову різноманітність, визначення хламідомонад є надзвичайно складним завданням. Для ідентифікування за класичними визначниками необхідно працювати з природним матеріалом, що не завжди можливо в лабораторних умовах. Визначення фітомонад у фіксованому стані практично неможливе.

Проте останнім часом часто практикується ізоляція хламідомонад у культуру на агаризованих середовищах. З одного боку, це унеможливує використання ознак монадного стану та класичних визначників, а з другого — створює умови для тривалих культуральних і молекулярно-філогенетичних досліджень *Chlamydomonas* s. l. Однак класичні визначники побудовані на ознаках рухомого стану хламідомонад і не враховують даних досліджень в умовах культури (Ettl, 1976). Усі ці ознаки характеризуються доволі високим ступенем мінливості, що часто призводить до зникнення морфологічно виражених гіатусів між різними видами хламідомонад і «розмивання» меж між ними. Як додаткові ознаки інколи наводяться особливості поведінки протопласта в процесі утворення зооспор (ділення з поворотом або без нього), тип статевого процесу, структура оболонки зиготи, наявність акінет, тип зовнішніх слизових структур у нерухомому стані — пальмел або глеоцист (Korshykov, 1938; Dedusenko-Shchegoleva, 1959; Ettl, 1976).

Багато видів роду *Chlamydomonas* s.l. вирізняються високим ступенем морфологічної мінливості, яка виявляється не лише у варіабельності морфології монадних клітин, а й у поліморфізмі життєвих циклів. Цей поліморфізм особливо чітко проявляється тоді, коли монадна клітина переходить у нерухомий стан. У цьому стані в різних видів діапазон відхилень морфології нерухомих клітин, порівняно з монадними, величезний: від збереження практично цілковитої відповідності морфотипу нерухомої клітини, її монадному морфотипу (за винятком джгутиків) до повної втрати такої відповідності. В останньому випадку хламідомонади нерідко демонструють ознаки інших родів із класичних порядків *Tetrasporales* і *Chlorococcales*, які об'єднують гемімонадні та кокоїдні водорості (Водорості ..., 2001). Цікаво, що в багатьох хламідомонад, які живуть у позаводних біотопах, переважає саме нерухомий, а не монадний стан.

Нині вважають, що конфлікт між класичною фенотипною (так званою «морфологічною») та молекулярною системою можливо розв'язати з позиції комплексного підходу до побудови філогенетичної системи (polyphasic approaches). Він передбачає, з одного боку, реконструкцію філогенетичних відносин на основі молекулярно-філогенетичних моно- та мультигенних підходів, а з другого — пошук фенотипних ознак, які узгоджуються з молекулярно-філогенетичними реконструкціями (Pröschold et al., 2001). При цьому одним із найперспективніших напрямків фенотипних досліджень вважається вивчення мінливості різних стадій життєвого циклу.

Наші дослідження показали, що використання ознак нерухомого стану дає можливість узгодити морфологічну та молекулярну системи. Однак головні фенотипні ознаки є іншими, порівняно з тими, на яких базується класична система: вони пов'язані з нерухомим станом (Vlasiuk, 2014). І вклю-

чова позиція — це робота з надійно ідентифікованим матеріалом, котрий називають референтними штамми. Референтні штами — це ті, які є автентичними або прийняті як епітипи та мають молекулярні дані. Це, з одного боку, доповнює морфологічні характеристики фітомонад, оскільки морфологія нерухомих клітин у літературі практично не відображена. З другого боку, особливості фенотипу *Chlamydomonas*-подібних водоростей у нерухомому стані можуть допомогти пояснити дивні, з погляду морфології, факти молекулярно-генетичної спорідненості різних монадних і нерухомих представників, а також уможливити ідентифікування видів із монадним типом морфологічної структури тіла в нерухомому стані.

На нашу думку, основні ознаки, за якими можна ідентифікувати хламідомонади, враховуючи сучасні дані, такі: 1) здатність вегетативних клітин відрощувати джгутики в разі перенесення їх з агаризованого середовища в рідке; 2) здатність зооспор зберігати джгутики тривалий час; 3) довжина джгутиків у зооспор; 4) тип і походження колоніального слизу; 5) характер колапсу слизу, забарвленого метиленовим синім; 6) здатність центрального триплету оболонки забарвлюватися метиленовим синім на апексі клітини; 7) форма контуру протопласта при відставанні від оболонки; 8) збереження носика у старих клітин; 9) формування екстрацелюлярного матрикса за рахунок внутрішнього шару оболонки; 10) здатність центрального триплету клітинної оболонки до мультиплікації; 11) ультраструктура піреноїда; 12) здатність піреноїда до фрагментації; 13) форма й орнаментация зигот; 14) поведінка оболонки спорангію під час звільнення спор (Pavlovska, Kostikov, 2010; Vlasiuk, 2014).

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Buchheim M. A., Turmel M., Zimmer E. A., Chapman R. L. Phylogeny of *Chlamydomonas* (*Chlorophyta*) based on cladistic analysis of nuclear 18S rRNA sequence data, *J. Phycol.*, 1990, **26**, pp. 689—699.
- 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**, pp. 286—293.
- Buchheim M., Buchheim J., Chapman R. Phylogeny of the VLE-14 *Chlamydomonas* (*Chlorophyceae*) group: a study of 18S rRNA gene sequences, *J. Phycol.*, 1997b, **33**(6), pp. 1024—1030.
- Cantino P. D., Queiroz K. *PhyloCode: International Code of Phylogenetic Nomenclature, Version 4c*. Available at: <http://www.ohio.edu/phylocode/documents.html>. (accessed 2010).

- Dedusenko-Shchegoleva N.T., Mavienko A.N., Shkorbatov L.A. *Chlorophyta: Volvocinae*. In: *Opredelitel presnovodnykh vodoroslei SSSR*. Eds: M.M. Gollerbach, V.I. Polianskiy, V.P. Savich — Moscow; Leningrad: AN SSSR, 1959, vol. 8 pp. 68—125 [Дедусенко-Шчеголева Н.Т., Мавиенко А.Н., Шкорбатов Л.А. Зеленые водоросли. Класс вольвоксовые (*Chlorophyta: Volvocinae*) // *Определитель пресноводных водорослей СССР*. Т. 8 / Ред. М.М. Голлербах, В.И. Полянский, В.П. Савич. — М; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. — С. 68—125].
- Demchenko E., Mikhailiuk T., Coleman A., Pröschold T. Generic and species concepts in *Microglena* (previously the *Chlamydomonas monadina* group) revised using an integrative approach., *Europ. J. Phycol.*, 2012, **47**(3), pp. 264—290.
- Dill O. Die Gattung *Chlamydomonas* und ihre nächsten Verwandten, *Jahrb. Wiss. Bot.*, 1895, **28**, pp. 323—358.
- Ehrenberg C.G. Über die Entwicklung und Lebensdauer der Infusionsthiere; nebst fernerer Beiträgen zu einer Vergleichung ihrer organischen Systeme, *Abhandl. Königl. Akad. Wiss. Berlin Physik. Klasse*, 1831, S. 1—154.
- Ettl H. Die Gattung *Chloromonas* Gobi emend. Wille (*Chlamydomonas* und Die Nächstverwandten Gattungen 1), *Nova Hedwigia*, 1970, 283 s.
- Ettl H. Die Gattung *Chlamydomonas* Ehrenberg, *Beihefte zur Nova Hedwigia*, 1976, **49**, 1122 s.
- Ettl H. *Chlorophyta*. 1. *Phytonomadina*. In: *Süßwasserflora von Mitteleuropa*, Stuttgart; New York: Gustav Fischer verlag, 1983, Bd. 9, 807 s.
- Harris E. *The Chlamydomonas Sourcebook*. Vol. 1, *Introduction to Chlamydomonas and Its Laboratory Use*. Amsterdam, Boston, Mass.: Academic press, 2009, 480 p.
- Fulnečková J., Hasíková T., Fajkus J., Lukešová A., Eliáš M., Sýkorová E. Dynamic evolution of telomeric sequences in the green algal order *Chlamydomonadales*, *Genome Biology and Evolution*, 2012, **4**(3), pp. 248—264.
- Gerloff J. Beiträge zur Kenntnis der Variabilität und Systematik der Gattung *Chlamydomonas*, *Arch. Protistenk.*, 1940, **94**, S. 311—502.
- Kostikov I.Iu., Romanenko P.O., Demchenko E.M., Darjienko T.M., Myhajljuk T.I., Rybchyns'kyj O.V., Solonenko A.M. *Vodorosti gruntiv Ukrainy (istoriia ta metody doslidzhennia, systema, konspekt flory)*, Kyiv: Phytosociocentre, 2001, 300 p. [Костиков 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.: Фітосоціоцентр, 2001. — 300 с.]
- Korshykov O. A. *Volvocinae*. In: *Vyznachnyk prysnovodnykh vodorostei URSR*, Kyiv: AN URSR, 1938, vol. 4, 184 p. [Коршиков О. А. *Volvocinae* // *Визначник прісноводних водоростей УРСР*. — Т. 4. — К.: Вид-во АН УРСР, 1938. — 184 с.]
- Manhart J. R., McCourt R. M. Molecular data and species concepts in the algae, *J. Phycol.*, 1992, **28**, pp. 730—737.
- Masiuk N.P. *Zeleni vodorosti. 1. Fitomonady (Phytonomadina). Zahalna kharakterystyka. 1. Budova, rozmnozhenia, ontogenez i tsykly rozvytku*. In: *Flora vodorostei*

- Ukrainy, Kyiv: Akadempriodyka, 2010, vol. 11, 314 p. [Масюк Н.П. Зелені водорості. Вип. 1. Фітомонади (Phycomonadina). Загальна характеристика. Ч. 1. Будова, розмноження, онтогенез і цикли розвитку // Флора водоростей України. — К.: Академперіодика, 2010. — Т. 11. — 314 с.]
- Matsuzaki R., Hara Y., Nozaki H. A taxonomic revision of *Chloromonas reticulata* (Volvocales, Chlorophyceae), the type species of the genus *Chloromonas*, based on multigene phylogeny and comparative light and electron microscopy, *Phycologia*, 2012, **51**(1), pp. 74–85.
- Nakada T., Misawa K., Nozaki H. Molecular systematics of *Volvocales* (Chlorophyceae, Chlorophyta) based on exhaustive 18S rRNA phylogenetic analyses, *Mol. Phylogenet. Evol.*, 2008a, **48**, pp. 281–291.
- Nakada T., Nozaki H., Pröschold T. Molecular phylogeny, ultrastructure, and taxonomic revision of *Chlorogonium* (Chlorophyta): emendation of *Chlorogonium* and description of *Gungnir* gen. nov. and *Rusalka* gen. nov., *J. Phycol.*, 2008b, **44**(3), pp. 751–760.
- Pascher A. *Volvocales* in *Phycomonadinae. Süßwasserflora Deutschlands, Österreichs und der Schweiz*, Jena: G. Fischer, 1927, Heft 4, 506 s.
- Pavlovskaya M.M., Kostikov I.Iu., *Chornomorskyi botan. zhurn.*, 2010, **6**(4), pp. 508–512 [Павловська М.М., Костиков І.Ю. Швидкість переходу в монадний стан, як допоміжний критерій при ідентифікації видів роду *Chlamydomonas* (Chlorophyta) // Чорномор. ботан. журн. — 2010. — **6**(4). — С. 508–512].
- Pröschold T., Mari B., Schlösser U.G., Melkonian M. Molecular phylogeny and taxonomic revision of *Chlamydomonas* (Chlorophyta). I. Emendation of *Chlamydomonas* Ehrenberg and *Chloromonas* Gobi, and description of *Oogamochlamys* gen. nov. and *Lobochlamys* gen. nov., *Protist.*, 2001, **152**, pp. 265–300.
- Pröschold T., Silva P. Proposal to change the listed type of *Chlamydomonas* Ehrenb., nom. cons. (Chlorophyta), *Taxon*, 2007, **56**(2), pp. 595–596.
- Pröschold T., Harris E., Coleman A. Portrait of a Species: *Chlamydomonas reinhardtii.*, *Genetics.*, 2005, **170**(4), pp. 1601–1610.
- Tsarenko P.M., Wasser S.P., Nevo E. *Chlorophyta*. In: *Algae of Ukraine: Diversity, Nomenclature, Taxonomy, Ecology and Geography*, 2011, vol. 3, 511 p.
- Vlasiuk M.M. *Fenotypichna riznomanitnist Chlamydomonas-podibnykh vodorostei u nerukhomomu stani ta yii zviazok z systemoiu fitomona*: Cand. Sci. Diss. Abstract, Kyiv, 2014, 23 p. [Власюк М.М. Фенотипічна різноманітність *Chlamydomonas*-подібних водоростей у нерухомому стані та її зв'язок з системою фітомонад: Автореф. дис. ... канд. біол. наук: спец. 03.00.05 "Ботаніка". — К., 2014. — 23 с.]
- Watanabe S., Tsujimura S., Misono T., Nakamura S. *Hemiflagellochloris kazakhstanica* gen. et sp. nov.: a new coccoid green alga with flagella of considerably unequal lengths from a saline irrigation land in Kazakhstan (Chlorophyceae, Chlorophyta), *J. Phycol.*, 2006, **42**, pp. 696–706.
- Власюк М.М. *Chlamydomonas* s.l. (Chlorophyta) — об'єм і діагностическіє признаки рода в современном понимании (литературный обзор). — Укр. ботан. журн. — 2015. — **72**(4): 374–380.
- Киевский национальный университет имени Тараса Шевченко, Учебно-научный центр «Институт биологии» ул. Владимирская, 64, г. Киев, 01017, Украина
Институт ботаники имени Н.Г. Холодного НАН Украины, ул. Терещенковская, 2, г. Киев, 01004, Украина
- В статье подробно анализируются современные взгляды на объем рода *Chlamydomonas* Ehrenb., его историю и богатство видового состава с учетом классических подходов систематики. Обсуждается принятие номенклатурного типа рода и культуры-эпитипа с субкультурами. Проанализированы основные классические подходы к внутривидовой системе и принципы идентификации видов. Рассматриваются молекулярно-филогенетическая система хламидомонад и ее отличия от классической системы, а также возможность согласования обоих подходов. Подробно освещены основные молекулярно-филогенетические исследования, которые стали основой для разделения вольвокальных водорослей на клады в соответствии с Кодексом филогенетической номенклатуры. Детализирована наиболее основательная молекулярно-филогенетическая система и указано количество видов рода *Chlamydomonas*, которые охвачены этим исследованием. Обсуждаются особенности исследования монадных водорослей (в частности видов рода *Chlamydomonas*) в неподвижном состоянии в условиях культуры. Приводятся признаки, учитывающие особенности неподвижного состояния хламидомонад в условиях культуры.
- К л ю ч е в ы е с л о в а: морфологические признаки, *Chlamydomonas*, клада, систематика, таксономия.
- Vlasiuk M.M. *Chlamydomonas* s.l. (Chlorophyta), the genus delimitation and generic diagnostic features in the modern sense (literature review) — Ukr. Bot. J. — 2015. — **72**(4): 374–380.
- Taras Shevchenko National University of Kyiv, ESC Institute of Biology
64, Volodymyrska Str., Kyiv, 01017, Ukraine
M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine
2, Tereshchenkivska Str., Kyiv, 01004, Ukraine
- The detailed analysis of the current views on the genus *Chlamydomonas*, its history and species number based on classic taxonomic approaches is given in the article. The selection of nomenclature type and culture-epitype with subcultures is discussed. The basic classic approaches to infrageneric systematics and principles of species identification are analyzed. We provide a review on molecular phylogenetic system of *Chlamydomonas* and its difference from the traditional one as well as the ways how both approaches can be combined. The major molecular phylogenetic studies, on which a division of Volvocales algae into molecular clades is based according to the Code of phylogenetic nomenclature, are highlighted. We also provide in detail the main molecular phylogenetic systems and indicate a number of species of the genus *Chlamydomonas* covered by this study. The studies of monad algae features (including species of the genus *Chlamydomonas*) in immotile stage under culture condition are discussed. The features specific for immotile stage of chlamydomonads under culture condition are presented.
- К е у w o r d s: morphological features, *Chlamydomonas*, clade, systematics, taxonomy.