



doi: 10.15407/ukrbotj73.02.163

Г.М. ПАЛАМАР-МОРДВИНЦЕВА, П.М. ЦАРЕНКО

Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України  
вул. Терещенківська, 2, м. Київ, 01004, Україна

## ХАРОФІТНІ ВОДОРОСТІ: ПИТАННЯ ЕВОЛЮЦІЇ ТА ФІЛОГЕНІЇ

Palamar-Mordvintseva G.M., Tsarenko P.M. **Charophytic algae: issues of evolution and phylogeny.** Ukr. Bot. J., 2016, 73(2): 163–177.

M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Science of Ukraine  
2, Tereshchenkivska Str., Kyiv, 01004, Ukraine

**Abstract.** Results of various approaches to study of phylogeny of charophytes and their probable phylogenetic affinity with some taxonomic groups of vascular plants are analyzed. The data on phylogenetic reconstruction of this group and some peculiarities of its phylogenesis and evolution are based on the results of molecular biological studies. The issues of forming multicellularity and gravitropism of charophytic algae as well as the significance of these processes for the origin of land plants are discussed. It is demonstrated the differences in perceptions regarding phylogenetic relationships of different representatives of *Charophyta* on molecular-genetic data with classical morphological and cytological characteristics as well as the ambiguity in dealing with issues on relationships within this group of plants. Information of modern ideas on the importance and *Charophyta* place in establishing the kingdom of plants and their ancestral forms and relationships with other taxa are summarized. Results of paleontological research of charophytes are discussed and history of taxonomic groups of *Charales* is analyzed.

**Key words:** charophytic algae, streptophytic line of evolution, phylogenesis, gravitropism, multicellularity, paleontological research

### Вступ

Харофітні водорості — чисельна (за сучасних уявлень), доволі давня монофілетична група фрагмопластної, стрептофітової лінії еволюції рослин (*Chloroplastida*), що відмежувалася від хлорофітної лінії ще понад 450 млн років. Вона близькопоріднена з вищими рослинами й об'єднує нині одно- та багатоклітинні, моноцитні та ценоцитні організми з різною морфологічною структурою талому. Ці організми характеризуються наявністю багатьох морфолого-цитологічних ознак, однотипних з іншими представниками *Streptophyta*, що зростають у водному, аерофітному середовищі і в ґрунті. Класичні уявлення про безпосередні родинні зв'язки харальних водоростей (*Charales*) із вищими споровими рослинами (гетероморфна зміна поколінь, гетеротрихальна будова зі здатністю формувати паренхіматозні диски, оогонії з трихогіною, архегоніюподібна будова оогоніїв із заплідненими яйцеклітинами) чи розгляд цієї групи як прямих предків судинних рослин не під-

твердилися за результатами молекулярно-біологічних досліджень. Разом з тим немає єдиної думки щодо конкретної таксономічної сестринської групи, яка філогенетично пов'язана з іншими рослинами. Зокрема, якщо ймовірним анцестральним представником *Chloroplastida* за хлоропластними генами вважали зелену джугутикову водорість *Mesostigma viride* Lauterborn (Bhattacharia et al., 1998; Lemieux et al., 2000; Lemieux, Otis et al., 2007; Rodriguez-Ezpeleta et al., 2007), а кладу з *M. viride* та *Chlorokybus atmophyticus* Geitler як сестринську до всіх стрептофітів (Lemieux et al., 2007), то філогенетичну лінію ембріофітів виводять тепер від різних таксономічних груп харофітів — *Zygnematales/Zygnematophyceae* (Turmel et al., 2006; Wodniok et al., 2011; Timme et al., 2012; Zong et al., 2013; Ruhfel et al., 2014), *Coleochaetales* (Turmel, Gagnon et al., 2009; Turmel, Otis et al., 2009) або *Coleochaetales + Zygnematales* (Finet et al., 2012; Laurin-Lemay et al., 2012; Zong et al., 2015).

Метою цієї роботи є узагальнення відомостей та аналіз результатів сучасних досліджень у напрямку філогенетичних реконструкцій харофітних зелених водоростей, а також висвітлення значущості нових

філогенетичних гіпотез про деякі ключові аспекти еволюції рослин. Особливо це стосується здобутків молекулярно-біологічних досліджень, розкриття особливостей життєвих циклів, виникнення багатоклітинності та гравітропізму, а також досягнень молекулярної фізіології та пізнання еволюції геному. Ці завдання пов'язані з підготовкою флори харофітних водоростей України й аналізом різних аспектів, що стосуються цієї групи рослин. Місце та значення харофітних водоростей у системі органічного світу обговорено нами в попередній статті (Palamar-Mordvintseva, Tsarenko, 2009), а питання еволюції та філогенетичних зв'язків частково висвітлені в іншій публікації (Palamar-Mordvintseva, Tsarenko, Barinova, 2015).

**Філогенез харофітних водоростей.** З'ясування філогенетичних зв'язків організмів було визнано головною метою біології після оприлюднення теорії Ч. Дарвіна про їхню еволюцію (Darwin, 1859). Поява наземних рослин (ембріофітів) стала одним із найвеличніших явищ в історії живого, зумовленим незворотним еволюційним процесом становлення життя на Землі. Розробка кладистичних принципів (Henning, 1966) і наукові здобутки 1960–1970-х років (Pickett-Heaps, 1967, 1975; Pickett-Heaps, Marchant, 1972; Marchant, Pickett-Heaps, 1973), що окреслили чіткі концептуальні рамки для розкриття співвідношень між організмами, а також формальне виокремлення харофітних водоростей у сучасному широкому розумінні обсягу групи та її діагностичних ознак, які базуються на особливостях клітинного поділу й ультраструктурі джгутикового апарату (Mattox, Stewart, 1984), внесли суттєвий вклад у сучасну систематику, обґрунтувавши чітку філогенетичну основу для різних груп водоростей. Розвиток філогенетичних досліджень став імпульсом для вивчення історичних механізмів і самих процесів еволюційних подій за допомогою формулювання гіпотез еволюційних моделей великих клад організмів.

Хоча ранні морфологічні кладистичні дослідження були вагомим внеском у систематику, хибна інтерпретація особливостей гомоплазії та їхня недооцінка призвели до формулювання деяких некоректних гіпотез. Однак спростуванню цих тверджень сприяло поглиблене вивчення складу РНК і ДНК та застосування автоматизованої методики його опрацювання. Це дало змогу системніше використовувати структурні особливості гена, однієї чи кількох клітинних субодиниць або групи орга-

нізмів. У результаті отримано докази до конкретних філогенетичних схем (Delsuc et al., 2003; Qiu, 2008; Becker, Marin, 2009; Gontcharov, 2009; Finet et al., 2010; Zong et al., 2013, 2015). Окрім того, використання високорозвиненої методики секвенування, збільшення кількості досліджених таксонів сприяли кращому розумінню й оцінці значущості філогенетичних досліджень (Brinkmann, Phillipe, 2008). Послідовники традиційної морфолого-цитологічної систематики залучають усю сукупність результатів новітніх філогенетичних досліджень для пізнання еволюційних процесів.

За сучасними даними, «зелені рослини» — *Chloroplastida* (Levis, McCourt, 2004; Qiu, 2008; Becker, Marin, 2009; Gontcharov, 2009; Finet et al., 2010; Adl et al., 2012; Leliaert et al., 2012) об'єднують усі «зелені» водорості (представників «зеленої» філи еволюції) разом із наземними рослинами (ембріофітами). Вони є монофілетичною групою організмів із анцестральними зеленими джгутиконосцями (АЗД) в основі та із надзвичайним розмаїттям їхньої морфології, будови клітин, життєвого циклу, репродукції та біохімії (рис. 1).

«Зелені рослини» рано розділилися на дві еволюційні філи (лінії): 1) зелені водорості (*Chlorophyta*) і 2) стрептофіти (*Streptophyta*): харофітні водорості (*Charophyta*) та ембріофіти (*Embryophyta*). Цей поділ відбувся близько 725–1200 млн років тому (Hedges et al., 2004; Yoon et al., 2004; Zimmer et al., 2007). Порівняно з хлорофітною лінією еволюції, яка охоплює більшість видів традиційного відділу *Chlorophyta* (сотні родів і понад 10000 видів), у стрептофітній лінії відносно мало зелених харофітних водоростей (близько 65 родів і декілька тисяч видів), котрі разом із майже півмільйоном видів наземних рослин (ембріофітів) формують групу *Streptophyta* (sensu Bremer et al., 1987), або *Charophyta* (sensu Levis et McCourt, 2004).

Заселення наземних місцезростань нащадками харофітних водоростей відбулося близько 450–470 млн років тому і стало надзвичайною подією в еволюції життя на Землі (Graham, 1993; Kenrick, Crane, 1997; Bateman et al., 1998).

Усередині харофітних зелених водоростей виділяють 6 виразних морфологічних груп (рис. 1): 1) флагелятна (*Mesostigmatophyceae*), 2) сарциноїдна чи пакетоподібна (плеврококоїдна) (*Chlorokybophyceae*), з елементами галуження (*Interfilum* Chodat, зрідка *Klebsormidium* P.C. Silva, Mattox & Blackwell), 3) нитчаста (нероз-

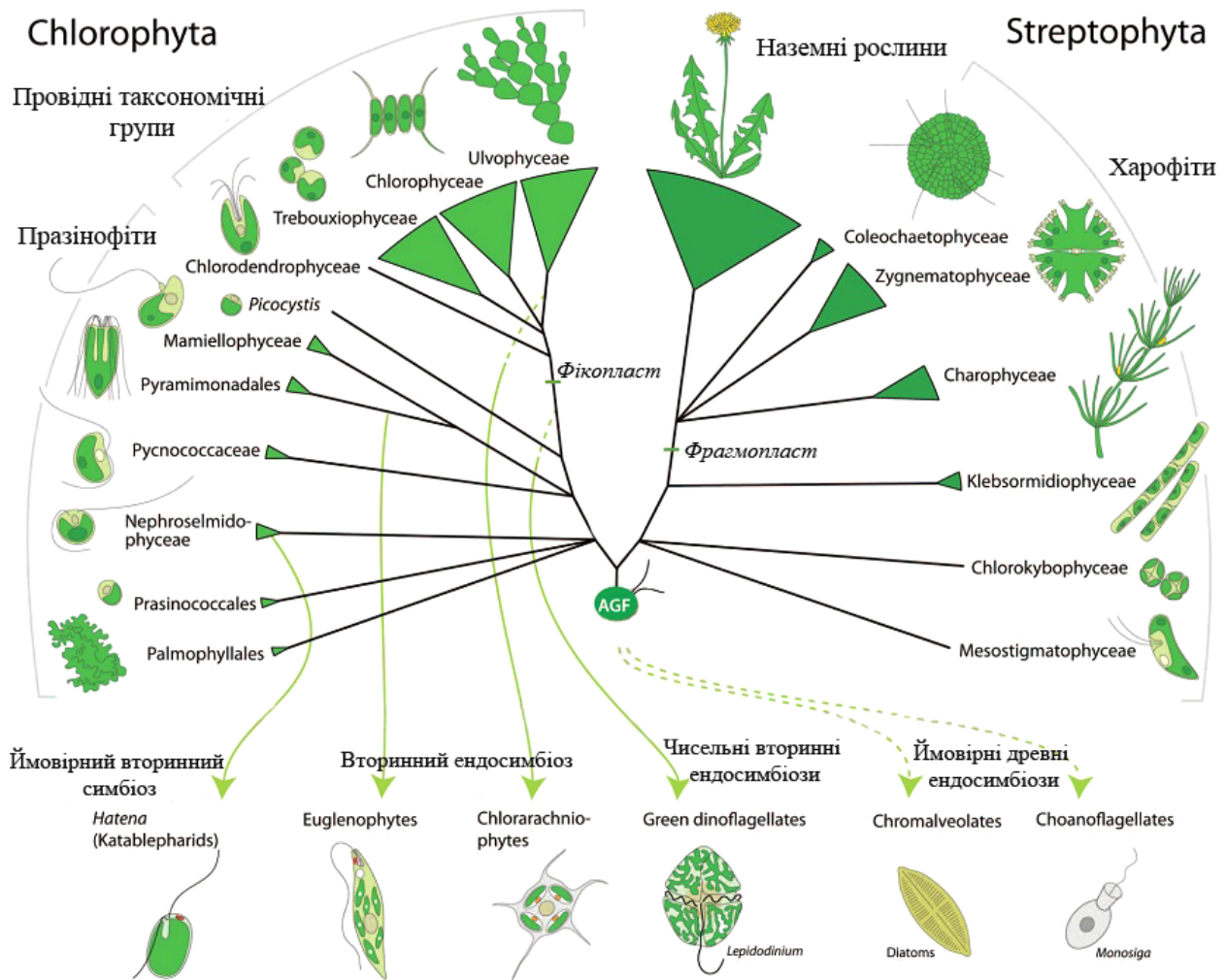


Рис. 1. Дерево філогенетичних зв'язків таксономічних груп водоростей зеленої лінії: еволюція (верхня частина рисунка) та поширення її генів серед інших еукаріотів (за Leliaert et al., 2012)

Fig. 1. The tree of phylogenetic relationships among taxonomic groups of algae on the green line of evolution (top of the figure) and its spread among other eukaryotic genes (after Leliaert et al., 2012)

галужена) (*Klebsormidiophyceae*), 4) кон'югатна (*Zygnematozoa* — статеві репродукції у вигляді кон'югації, загальна відсутність рухливих клітин) і дві, морфологічно складніші групи, — 5) *Coleochaetophyceae* і 6) *Charophyceae*. Вони характеризуються багатоклітинністю (з плазмодесмами) або паренхімоподібною тканиною талому, інколи розгалуженими гілками, апікальним ростом та оогамною статевою репродукцією. З'ясовано, що *Mesostigma viride* формує одну кладу з *Chlorokybus atpophyticus*, утворюючи ранню дивергентну лінію харофітних водоростей (Lemieux et al., 2007; Rodrigues-Espeleto et al., 2007; Qiu, 2008; Becker,

Marin, 2009). Однак досі залишається актуальним питання щодо групи водоростей, яка є сестринською до ембріофітів.

У багатьох ілюстрованих побудовах еволюції харофітних водоростей і наземних рослин часто харальні (*Charales*) водорості виступають як їхня сестринська група (Qiu, 2008; Becker, Marin, 2009). Раніше, через своєрідний і порівняно складний талом й особливості репродуктивних органів, харальні розглядали як потенційну групу водоростей, щільно пов'язану з наземними рослинами (Boldt, Wynne, 1985). Ця гіпотеза була підтримана певними ультраструктурними (McCourt et al., 1996) і мо-

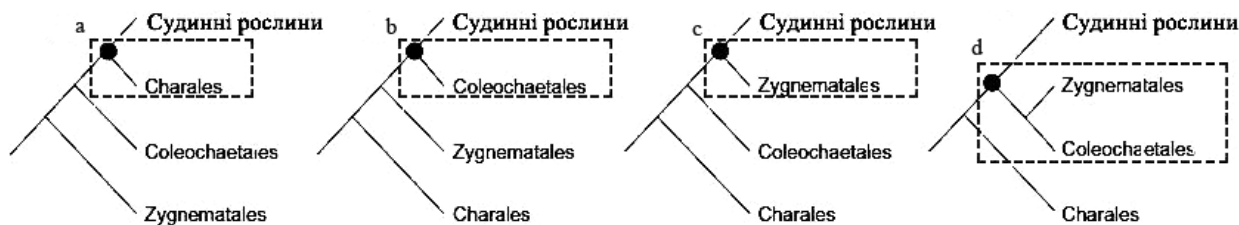


Рис. 2. Схематичне відображення поглядів на філогенетичну спорідненість окремих таксономічних груп харофітів із судинними рослинами за результатами морфологічних (а) і молекулярно-генетичних (b–d) досліджень (за Zong et al., 2015)

Fig. 2. Schematic reflection of views on phylogenetic relations of certain taxonomic groups of charophytes with vascular plants according to the results of morphological (a) and molecular (b–d) studies (after Zong et al., 2015)

лекулярно-філогенетичними даними (Karol et al., 2001; McCourt et al., 2004). Філогенетичне дерево стрептофітів, побудоване на основі сумісних аналізів чотирьох генів від трьох геномів (ядерного — 18S рДНК, хлоропластного — *atpB* і *rbcL*, а також мітохондріального — *NADS*), виразно показало, що харальні є сестринською групою наземних рослин, а їхнє співвідношення мало високу бутстреп-підтримку. Близький зв'язок харальних із наземними рослинами добре збігався з традиційною гіпотезою про напрямок еволюції морфологічних, ультраструктурних і біохімічних ознак у водоростей, які призвели до виходу рослин на сушу й успішно її заселили (McCourt et al., 2004).

Однак у сучасному філогенетичному аналізі *Coleochaetales* і *Zygnematales* також характеризуються як філогенетично споріднені групи з наземними рослинами (рис. 2).

Ультраструктурні дослідження виявили у *Zygnematales* поділ клітин за типом фрагмопласта, що зблизило їх із харальними (*Charales*) та колеохетальними (*Coleochaetales*) водоростями, а також з наземними рослинами (Mattox, Stewart, 1974; Pickett-Heaps, 1975). Подальші біохімічні та молекулярні дослідження встановили, що *Zygnematophyceae* є однією з просунутих груп харофітних водоростей, хоча жодна з отриманих топологій не мала високої або належної статистичної підтримки. Проте філогенетичні аналізи нуклеотидних послідовностей ядерного рибосомного 18S рДНК і хлоропластного *rbcL* генів поставили під сумнів сестринство харальних і наземних рослин (Turmel et al., 2002). Аналізи 76 хлоропластних генів несподівано показали, що кон'югати (*Zygnematophyceae*) є сестринською групою наземних рослин (Gontcharov, 2008, 2009). Розміщення на філогенетичному де-

реві *Zygnematophyceae* переконливо підтвержене високими значеннями бутстрепа, порядком розташування генів у хлоропластному геномі, його генним та інтронним складом і синапоморфними інделами в кодуючих ділянках (Turmel et al., 2005, 2007; Adam et al., 2007). На думку деяких дослідників (Gontcharov, 2008, 2009), такий результат практично неможливо пояснити з позицій традиційних поглядів на хід еволюції у стрептофітів. Представники родів *Coleochaete* Gréb. і *Chara* L. мають складнішу, ніж у кон'югатів, структуру талому, механізм поділу клітин та інші фенотипічні ознаки, спільні з наземними рослинами (McCourt et al., 2004).

Питання щодо походження та ранніх родинних відносин наземних рослин намагалися також вирішити за принципом мультигенного філогенетичного аналізу з використанням великого набору окремих генів і морфологічних ознак, які підтверджують деталізовані філогенетичні зв'язки серед рослин (Finet et al., 2010). Було відібрано збільшене число доступних спеціальних секвентів (ESTs) і зразки різних генів від значної кількості таксонів (77 ядерних генів від 77 різних таксонів), а також нові транскриповані дані піросеквентів у п'яти підібраних видів харофітних водоростей, що виявляють найбільшу спорідненість із наземними рослинами. Філогенетичний аналіз цих мультигенних даних засвідчив *Coleochaetales* як близького родича наземних рослин (бутстреп-підтримка = 91). Автори вперше використали сайт(«site»)-гетерогенну модель еволюції (CAT), яка показала найкращі результати (96,39). Філогенетична гілка *Coleochaete*, як сестринська група наземних рослин, виявилася надзвичайно стійкою в цих аналізах, а зазначений рід — надійним модельним і таксономічним об'єктом. Автори підкреслюють,

що види роду *Coleochaete* мають багато спільних морфологічних ознак із наземними рослинами, зокрема комплексну тривимірну організацію тіла та паренхімоподібну тканину тощо. Ультраструктурні дослідження показали, що цитокінез клітин у представників цього роду відбувається за типом фрагмопласта, який дуже подібний до аналогічного в наземних рослин, а ультраструктура клітинних волосків у видів роду схожа з такою у ризоїдів печіночників. Їх розглядають як гомологічні структури (Graham et al., 2012). Окрім того, клітини *Coleochaete* містять пероксисоми ензимного складу, властивого наземним рослинам, які відсутні в інших водоростей, а в клітинні оболонки входять речовини, подібні до лігніну, що за хімічною структурою наближаються до таких у мохів і печіночників (Graham et al., 2012). Сестринське місце колеохет щодо судинних рослин, можливо, ґрунтується і на результатах палеонтологічних досліджень. Наприклад, порівняльні аналізи сучасних колеохет із викопними представниками роду *Parka* Fleming з пізнього силуру — раннього девону на основі двох структур генеративних органів й екології підтвердили, що вони можуть бути родоначальною групою *Charophyta* (Niclas, 1979). Інтрони мітохондріальних генів *nad5*, виявлені в *Coleochaete orbicularis* E.G. Pringsh., *Sphagnum* L. і *Marchantia* L., не знайдені в інших харофітів і в деяких ембріофітів; це, можливо, їхня вторинна втрата протягом еволюції. Два порядки (*Mesostigmatales* і *Chlorokybales*), за оцінками цих авторів (Graham et al., 2012), не утворюють верхівкову кладу в більшості аналізів, на противагу філогенетичним схемам, заснованим на хлоропластному геномі. Автори цієї роботи вважають, що місце *Mesostigmatales* як термінальної групи до інших харофітів підтримується наявністю в них вегетативної рухливої стадії, але в майбутніх аналізах необхідно з'ясувати позицію цих двох груп. Порівняльні результати дослідження демонструють *Mesostigmatales*, *Chlorokybales* і *Klebsormidiales* як ранні дивергентні харофітні лінії. У них виявлена конгруентність з ядерною локалізацією гена *tufA* у пізньодивергентних харофітних ліній і наземних рослин. Несподіваним у цих дослідженнях виявилось групування представників *Zygnematales* з *Chaetosphaeridium*, які були формально зближені з *Coleochaetales*.

Нещодавно група дослідників намагалася з'ясувати величину потенційного ефекту «залучення довгих гілок» («long-branch attraction») для побу-

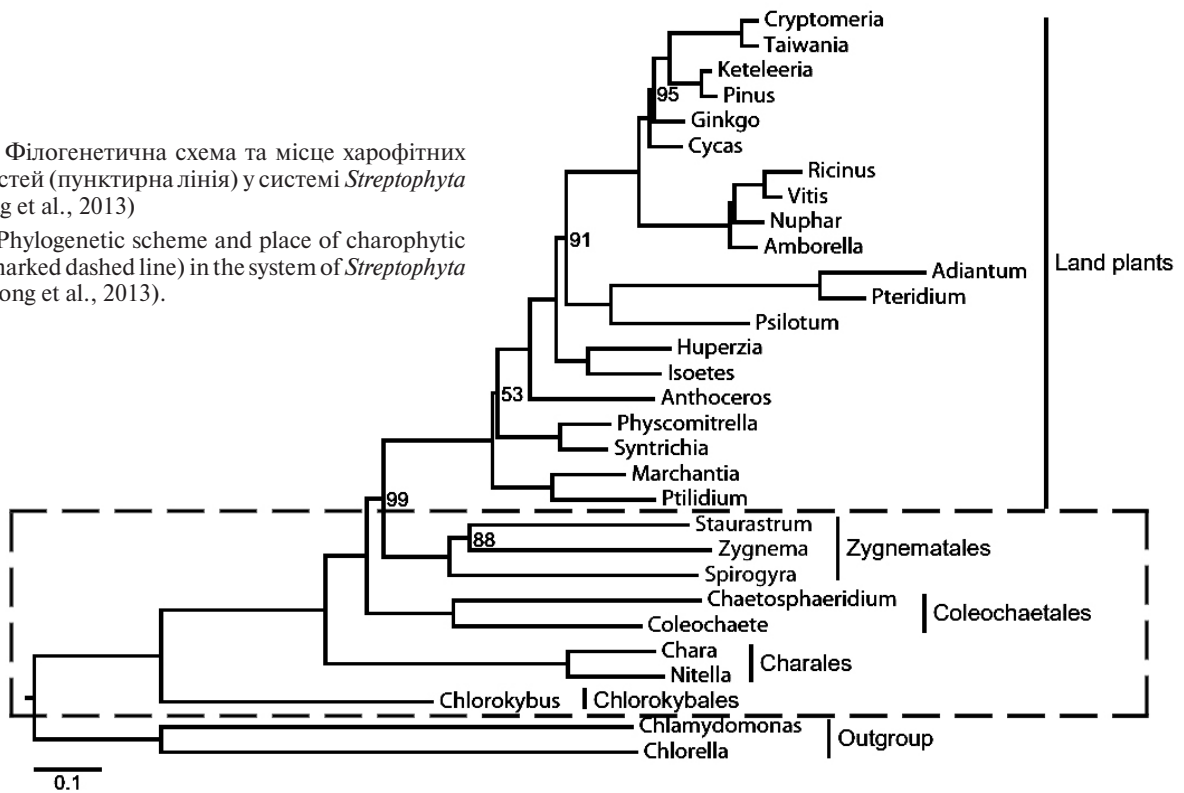
дови філогенетичних реконструкцій. З цією метою здійснено аналіз даних хлоропластного генома, включаючи три нові хлоропластні гени харофітних водоростей — *Coleochaete orbicularis* E.G. Pringsh., *Nitella hookeri* A. Braun, *Spirogyra communis* (Hassall) Kütz. При цьому застосовано часово-позиційну («site- and time-») гетерогенну модель спорідненості порядків у стрептофітів і наземних рослин. Проведений аналіз підтвердив гіпотезу, засновану на даних ядерних секвентів, про *Zygnematales* або ж кладу *Coleochaetales* плюс *Zygnematales* як близькоспоріднені кледи (рис. 2) з наземними рослинами (Zong et al., 2013, 2015).

Результати аналізу хлоропластних генів засвідчують статистичну підтримку кледи *Zygnematales* (на основі порядку розміщення генів у хлоропластному геномі, його генного й інтронного складу і синапоморфних інделів (вставок і делецій) у кодуючих ділянках), або кледи *Zygnematales* і *Coleochaetales* як сестринської групи ембріофітів (Turmel et al., 2005, 2007; Adam et al., 2007; Rodrigues-Espeleta et al., 2007; Gontcharov, 2009; Zong et al., 2015). Подальші дослідження за більшої вибірки таксонів і генів (Becker and Marin, 2009) показали *Charales* як сестринську групу наземних рослин, підкреслили прогресивну еволюцію клітинного ускладнення у харофітних водоростей (наявність фрагмопластів, плазмодесм, шестиразовий синтез клітин, структура флагелятних клітин, оогамія, статева репродукція із зиготним мейозом) і фізіологічну специфіку. Водночас нинішні дослідження пластидних генів засвідчують (Ruhfel et al., 2014), що *Zygnematophyceae* є сестринською кладою до кледи судинних рослин: *Coleochaetophyceae* — до *Zygnematophyceae* + *Embryophyta*, *Charophyceae* — до *Coleochaetophyceae* + (*Zygnematophyceae* + *Embryophyta*), а кледи *Mesostigmatophyceae* + *Chlorokybophyceae* — до всіх інших *Streptophyta* (за бутстреп-підтримкою близько 86 %). Аналогічні результати щодо визначення групової та родової спорідненості у системі стрептофітових рослин отримані також за гетерогенною моделлю іншими дослідниками (Zong et al., 2013) (рис. 3).

Ці результати ще раз підкреслюють розбіжність в уявленнях про філогенетичну спорідненість різних представників *Streptophyta* за даними молекулярно-генетичних досліджень з класичними морфолого-цитологічними ознаками та неоднозначність у вирішенні питання родинних зв'язків у цій групі рослин, що спонукає до аналізу інших додаткових генів.

Рис. 3. Філогенетична схема та місце харофітних водоростей (пунктирна лінія) у системі *Streptophyta* (за Zong et al., 2013)

Fig. 3. Phylogenetic scheme and place of charophytic algae (marked dashed line) in the system of *Streptophyta* (after Zong et al., 2013).



Наведені приклади філогенетичних досліджень родинних зв'язків харофітних водоростей із наземними рослинами засвідчують, що питання про конкретного представника сестринської групи наземних рослин ще остаточно не вирішене, але, ймовірно, проясниться у подальших філогенетичних напрацюваннях.

**Еволюція.** Еволюційні розробки кінця ХХ ст., що ґрунтувалися на морфологічних ознаках рослин, дали можливість сформулювати чіткі філогенетичні уявлення про основні лінії фотосинтетичних еукаріот (Mishler, Churchil, 1984, 1985; Bremer, 1985; Graham et al., 1991; Kenrick, Crane, 1997). Морфологічні кладистичні дослідження значно доповнили традиційну таксономію, посилили й уточнили критерії для ідентифікації ознак гомології, чітко окресливши певні монофілетичні групи, однак нерідко надавали хибні тлумачення деяких ознак та сумнівні оцінки значення гомоплазії в еволюції рослин (Qui, 2008). На противагу цьому молекулярно-філогенетичні дослідження, що базувалися на структурних змінах геномів, сприяли поглибленню знань і коректності аналізу й інтерпретації одержаних результатів (Qiu et al., 1999, 2000

a,b, 2007, 2008; Bowe et al., 2000; Chaw et al., 2000; Graham, Olmstead, 2000; Karol et al., 2001; Hilu et al., 2003; Kelch et al., 2004). Ці молекулярні дослідження уможливили корегування чи уточнення спірних висновків кладистичних досліджень за результатами морфологічних і молекулярних даних і сприяли підвищенню рівня наших знань про еволюцію та співвідношення між організмами.

**Особливості життєвих циклів.** Тип і характер життєвого циклу організму розглядають як провідну ознаку його ідентифікації та формування уявлення про його еволюцію. Зміни в життєвих циклах у різних ліній стрептофітових організмів трактують як один з найцікавіших і найважливіших аспектів еволюції рослин. Філогенетичний аналіз рецентних харофітних водоростей і специфіка життєвих циклів у їхніх викопних представників ілюструють тенденцію до експансії генерації диплоїдних спорофітів (Manhart, Palmer, 1990; Melconian et al., 1995; Chapman et al., 1998; Karol et al., 2001; Lemieux et al., 2007; Turmel et al., 2007; Qui, 2008).

Сучасні водорості демонструють велике розмаїття циклів розвитку в різних таксономічних групах. Пізнання еволюції цих циклів у водоростей є

основою для роз'яснення шляхів виникнення їх у наземних рослин. Детальний огляд еволюції цього процесу в різних груп водоростей показав, що від його особливостей у конкретних представників залежить їхня будова, характер розвитку організму, а також аргументація філогенетичних зв'язків (Petkov, 1986). Особливу увагу автор зосередив на характеристиці роду харофітних («зелених») водоростей — *Coleochaete* — із гаплоїдними клітинами талому та диплоїдною зиготою (Hopkins, McBride, 1976), представникам якого притаманний найбільш просунутий цикл розвитку серед зелених водоростей, а специфіка формування зиготи та клітин, що її покривають, за морфологією, локалізацією і часом розвитку надто нагадують плацентні передавальні клітини насінних рослин (Graham, Wilcox, 1983).

Наявність філогенетичного зв'язку між харофітними водоростями та ранніми наземними рослинами, що підтверджена морфологічними та молекулярними даними, сприяла аргументації двох значних подій в історії життя рослин: вихід рослин на сушу і перехід від вегетативного гаплоїда із зиготним мейозом, властивого харофітним водоростям, до диплоїдного спорофіта — як домінуючої генерації в життєвому циклі наземних рослин.

Харофітні водорості зазвичай відносять до вегетативних гаплоїдів із мейозом у зиготах. Проте доказів на захист цієї інтерпретації обмаль, незважаючи на її широку підтримку в наукових працях. Загальні знання іноді стають колективною дезінформацією, коли нечисленні докази слабо підтверджені та базуються на передбачуваних двозначних припущеннях. Вони перетворюються на «загальноприйнятую» легенду, що характерно для деяких цитологічних спостережень (Farley, 1982). Загальноприйнята легенда правильна, коли це стосується хромосомної редукції в зиготах, але висновок про те, що вегетативні клітини у водоростей є завжди гаплоїдами, ґрунтується на припущеннях, спростованих у низці праць, які не збігаються з прийнятими оцінками життєвого циклу в харофітів (Haig, 2010).

Про життєві цикли більшості представників харофітних водоростей маємо обмаль відомостей (Haig, 2010). Наприклад, статева репродукція ще не описана в таких важливих таксонів, як *Mesostigma viride* і *Chlorokybus atmophyticus*, а сингамія, відзначена у *Chaetosphaeridium* Klebahn (Tompson, 1969), не супроводжувалась інформацією про кількість

хромосом на різних фазах життєвого циклу цих водоростей. Недавно D. Haig (2010) зробив детальний огляд праць про життєві цикли у багатьох водоростей, зосередившись, зокрема, на харофітних із «незагальноприйнятим» способом життєвого циклу в описаній термінології для наземних рослин. Автор висловив думку, що кожний життєвий цикл у водоростей відбувається по-різному — через підвищену чутливість до можливих змін навколишнього середовища. Він провів молекулярно-філогенетичні дослідження низки харофітних водоростей і показав різні варіанти перебігу в них процесів життєвого циклу, які не збігаються із загальноприйнятою думкою (там само). Ці приклади засвідчують, що процеси життєвих циклів харофітних водоростей потребують подальших досконалих досліджень, особливо з урахуванням поширеного явища цитологічного поліморфізму у багатьох харофітних водоростей, наприклад, у десмідіальних (Palamar-Mordvintseva, 1980, 1982).

За результатами молекулярно-філогенетичних досліджень минулого десятиліття показано, що ембріофіти виникли від харофітних водоростей (Karol et al., 2001; Qiu et al., 2007; Qiu, 2008; Becker, Marin, 2009). При цьому харальні водорості (*Charales*) характеризуються циклом розвитку з вегетативними гаплоїдними клітинами і з диплоїдними зиготами. Саме такий цикл розвитку найбільше підтримують дослідники у водоростевому предка ембріофітів і розглядають одним із критеріїв обґрунтування теорії походження спорофітів (Qiu, 2008; Haig, 2008, 2010; Becker, Marin, 2009). Однак філогенетичні аналізи щодо *Charales* або *Coleochaetales* і *Zygnematales*, які також показують себе як сестринські групи наземних рослин, залежно від кількості і якості досліджених генів і зразків таксонів, не здобули міцної статистичної підтримки.

**Багатоклітинність.** Однією з важливих подій в еволюції харофітних водоростей був перехід організмів від одно- до багатоклітинного стану існування, який відбувся раніше, ніж рослини вийшли на сушу. Сучасна філогенія передбачає, що цей процес започаткував спільний предок для всіх стрептофітів. Цим предком, можливо, були водорості з сарциноїдною організацією клітин, як, наприклад, *Chlorokybus atmophyticus*, клітини якого поєднані між собою в пакетоподібні утворення та формують відповідний стан багатоклітинності (Qiu, 2008; Becker, Marin, 2009).

Формування та вдосконалення багатоклітинності залежало від двох основних процесів, що відбувалися на клітинному рівні: поєднання клітин і клітинний обмін інформацією (Alberts et al., 1989). Нині проблематично з'ясувати реальний шлях процесу поєднання клітин у найбільш ранніх харофітів, але доступні відомості щодо окремих фізіолого-біохімічних особливостей. Зокрема, наявна інформація стосовно плазмодесмово-цитоплазматичного мосту, який поєднує клітини і дає їм змогу обмінюватися гормонами, РНК, карбогідратами, протеїнами й іншими компонентами (Lucas, Lee, 2004). Еволюція цього способу комунікації між клітинами в ранніх харофітів, безперечно, сприяла успішному утворенню великих комплексів багатоклітинних організмів. Серед усіх сучасних харофітів *Mesostigma viride* є, можливо, одним із анcestorів одноклітинних рослин. Разом з тим *Chlorokybus atmophyticus*, як сарциноїд, представляє примітивний тип багатоклітинності в харофітів. Сучасні дослідження філогенії харофітів і наземних рослин передбачають, що плазмодесми виникли в спільного предка для *Coleochaetales*, *Charales* і наземних рослин (Qiu, 2008).

Не менш важливою, а скоріш визначальною для еволюції багатоклітинності в харофітів й утворення тривимірного тіла рослин загалом, був фрагмопласт. Він є особливим формуванням («клітинною платівкою») у вигляді пухирців і мікротрубочок, утворених у процесі цитокінезу (Pickett-Heaps, 1975). Цей процес розмежування клітин властивий *Zygnematales*, *Coleochaetales*, *Charales* і наземним рослинам (Marchant, Pickett-Heaps, 1973). Передбачається, що виникненню фрагмопласта сприяло формування в організмів дво- або тривимірної сукупності клітин під час їхнього поділу, з подальшою еволюцією складного рослинного талому (Hageman, 1999; Pickett-Heaps et al., 1999).

Розвиток і становлення цих структур, очевидно, були незалежними та мали провідне значення в процесі формування багатоклітинності в харофітів. Ідентифікація кодуючих генів різних компонентів обох структур суттєво поглибила розуміння того, як крок за кроком багатоклітинність сприяла переходу фотосинтетичних евкаріот від водних до наземних місцезростань. Нагромадження знань про біологію клітин за останні роки ХХ ст. і перші роки ХХІ ст. заклало фундамент для розуміння процесів переходу від одноклітинного до багатоклітинного стану організмів (Phickett-Heaps et al., 1999; Lucas,

Lee, 2004; Qiu, 2008). Слід підкреслити, що перехід від одно- до багатоклітинності фактично відбувався двічі протягом періоду еволюції стрептофітів: уперше — на гаметофітному рівні організмів під час раннього розвитку харофітів, а вдруге — на спорофітному рівні, впродовж еволюції наземних рослин (Qiu, 2008). З часом життєвий цикл із диплоїдним спорофітом став домінуючим у житті наземних рослин (McManus, Qiu, 2008), а виникнення лігніну сприяло формуванню багатоклітинного тіла рослин.

*Гравітропізм*, як процес реакції організму на гравітацію, відіграв визначальну роль у становленні й еволюції тіла рослини з вертикальною віссю стебла, з фотосинтетичними органами (листочками) у повітряному середовищі і з абсорбційними органами прикріплення (корені або ризоїди). Це відбувалося тоді, коли харофіти перейшли від вільноплаваючих планктонних форм (наприклад, *Mesostigma viride* або представники *Zygnematales*) до акватичних, ризофітних харальних водоростей та інших наземних *Streptophyta* (Raven, Edward, 2001). Пояснення походження й розвитку гравітропізму у стрептофітів дає змогу зрозуміти його роль загалом в еволюції життя на планеті (Qiu, 2008). Доречно зазначити, що одне з центральних питань у галузі фізіології гравітропізму (геотропізму) розв'язав видатний український учений академік М.Г. Холодний (Kholodny, 1906(1910), 1928, 1939). Він розробив гормональну теорію гео- та фототропізму. Вона полягала в тому, що зовнішні чинники навколишнього середовища (освітлення, сила тяжіння) зумовлюють у тканинах рослини фізіологічну поляризацію під впливом певних гормонів, зокрема гормону росту ауксину, який відіграє важливу роль у створенні позитивного та негативного гравітропізму. До теорії геотропізму М.Г. Холодного приєднався голландський учений Ф. Вент, який підкріпив її широкими експериментальними доказами, особливо щодо фототропізму. Тому у фітофізіології ця теорія відома як «теорія Холодного—Вента» і тепер є загальноприйнятою для гравітропізму.

Філогенія харофітних водоростей і наземних рослин у сучасних реконструкціях (Qiu, 2008) показує, що гравітропізм у стрептофітів розвивався від одного спільного предка для *Charales* і наземних рослин, оскільки обидві ці групи є ризофітами (Raven, Edwards, 2001), а інші *Charophyta* — вільноплаваючі, планктонні організми, або епіфіти у водних чи наземних місцезростаннях (Van den Hoek et



al., 1995). У деяких ранніх філогенетичних дослідженнях харофітних водоростей, із використанням даних ядерного гена, який кодує 18S rРНК, показано, що *Characeae* є першою дивергентною лінією серед харофітів (Kranz et al., 1995; Friedl, 1997). Такий сценарій не був єдино визнаним, оскільки ризофіти виявлені також серед *Chlorophyta* (Raven, Edwards, 2001), і гравітропізм, очевидно, не раз розвивався в усіх евкаріотів. Однак міцна статистична підтримка в двох мультигенних дослідженнях сприяла посиленню позиції *Characeae* як сестринської групи наземних рослин (Karol et al., 2001; Qiu et al., 2007). Ці гіпотези свідчать, що гравітропізм розвивався, ймовірно, тільки від одного із представників стрептофітних водоростей. Це підтверджує позицію харальних як сестринської групи наземних рослин (Qiu, 2008; Becker, Marin, 2009; Haig, 2010). Гравітропізм у харальних детально вивчений на клітинному рівні (Braun, Limbach, 2006). У результаті в цій системі виявлені подібні прояви гравітації та поляризації клітинного росту. Актотіазин зіграв ключову роль у сприйнятті гравітації в першій координаційній позиції статолітів, які мали вигляд наповнених кристаликами пухирців. Зі зміною орієнтації клітин щодо гравітації в напрямку осадження статолітів на специфічне місце плазмалеми відбувається контакт із межею мембрани внаслідок гравісенсорного молекулярного виклику (Qui, 2008). За результатами деяких досліджень з'ясовано роль ауксину в регуляції ризоїдного росту та відзначені прояви гравітропізму у виді роду *Chara* (Klamt et al., 1992; Cooke et al., 2002).

Детальне вивчення генетики та біології гравітропізму клітин представників *Characeae* і *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. (Galweiler et al., 1998; Friml et al., 2002; Raponov et al., 2005; Palme et al., 2006) сприяло широкомасштабним дослідженням еволюції цього феномену. Було визначено родину генів (PIN), які кодують транспорт протеїнів. Показано, що гравітацію стимулює ген PIN3, виявлено механізм спрямування потоку ауксину в триасиметричний ріст (Friml et al., 2002; Palme et al., 2006). Встановлено, що п'ять генів (PIN1, 2, 3, 4 та 7) контролюють розподіл ауксину для регуляції поділу клітин й експансію в первинне коріння, а також здійснено специфічну ідентифікацію клітин меристеми коріння (Blilou et al., 2005). Ці дослідження підтвердили класичний погляд (Kholodny, 1928) на значення ауксину в регуляції гравітропічного росту (Boonsirichai et al., 2002), а також з'ясували

генетичний механізм реакції клітин на гравітацію. Нині підтримується гіпотеза, що гравітропізм у *Characeae* і всіх наземних рослин контролюється тими самими генетичними механізмами. Загальна послідовність еволюції метаболізму ауксину і наявність його у харальних та інших рослин також свідчать на користь цієї гіпотези, а однотипні морфологічні органи (ризоїди або коріння) підтверджують позитивний гравітропізм (Cooke et al., 2002; Qiu, 2008). Саме явище гравітропізму, яке виникло у водоростей до того, коли вони вийшли на суходіл, допомогло їм розвиватись і пристосовуватися до складнощів наземного існування (висихання, недостатнє живлення тощо). Ортотропний ріст таломів *Chara cf. globulares* J.L. Thuller у повітряному середовищі за умов ґрунтової культури є, певною мірою, підтвердженням напрямку еволюції харофітних водоростей і їхніх зв'язків із наземними рослинами (Kostikov, Tischenko, 2008).

### Палеонтологічні дослідження

Вивчення сучасних харальних водоростей пов'язано з пізнанням їхньої еволюції в геологічному минулому. Харальні водорості — це стародавня група рослин, яка подолала особливий самостійний шлях еволюційного розвитку, про що свідчать їхні викопні рештки.

Перші поодинокі залишки викопних харальних у вигляді гірогонітів відомі ще з силурійських відкладів палеозойської ери, а добре збережені залишки і у великій кількості існували вже в девоні. Вивчення викопних харальних особливо активізувалось у другій половині ХХ ст. Завдяки знахідкам гірогонітів вдалося простежити складну історію еволюції цих рослин. Відокремившись від інших груп зелених водоростей у перші періоди палеозойської ери (близько 725–1200 млн років тому), харальні водорості пройшли складний шлях еволюції у різноманітних умовах довоколишнього середовища та збереглися дотепер (Maslov, 1963; Saydakovskiy, Shaykin, 1976; Shaykin, 1987; Yoon et al., 2004; Zimmer et al., 2007). Їх знаходили в геологічних шарах палеозойської ери, від верхнього силуру палеозою до антропогена, протягом приблизно 420–450 млн років. Їхній розвиток характеризувався етапами активного розквіту (девонський, ранньотріасовий, пізньоюрський, крейдяний та еоценовий періоди) і спокійнішою подальшою еволюцією (Kiansen-Romashkina, 1981).

Найстародавніші представники харофітів — порядки *Sycidiales* і *Trochiliscales* із верхнього силуру (420 млн років) — уже мали доволі складний жіночий орган розмноження, що свідчить про більш ранній, поки що невідомий для науки етап еволюції харофітів. У девонському періоді спостерігається значне таксономічне різноманіття харофітів високого рангу: сім родин за невеликої кількості родів. На зміну вказаним вище порядкам прийшли харофіти з лівозакрученими партекальцинами, а саме *Charales*. Їхній розвиток характеризувався прогресивним зменшенням кількості партекальцин з 8–13 у девонських зохар до шести — у кам'яновугільних палеохар і стабілізацією до п'яти — в усіх чотирьох мезо-кайнозойських родин. Мезозойський етап ознаменувався розвитком родини *Porocharaceae*, який започаткував у юрському періоді нові філогенетичні лінії. У мезокайнозойських відкладах, що утворилися протягом 230 млн років, виявлено чотири родини харальних і понад 90 родів. У зародженій ще в палеозої родині *Porocharaceae*, на початку мезозойської ери, за сприятливих умов континентальних водойм виникло близько дев'яти родів. У післятріасовий час темп розвитку цієї родини знизився, але з'явилися нові філогенетичні лінії, які дали початок родинам *Clavatoraceae*, *Raskyellaceae* і *Characeae*. Перша з них, що виникла в пізньоюрський період, у ранній крейдяній епосі була представлена 15 родами, з яких сім проіснували 5–7, а інші — 20–30 млн років. Родина *Characeae* порівняно повільно еволюціонувала в юрському періоді: два роди з'явилися на його початку (180 млн років тому), а два — наприкінці. У пізній крейді відбувся бурхливий розвиток цієї родини — відзначено появу 20 нових родів, що, очевидно, було пов'язано зі сприятливими палеогеографічними умовами тих часів. Види родини харових замінили в екогрупуваннях зникаючих представників попередніх двох родин. Вони вимерли в еоцені, проіснувавши 220 і 100 млн років відповідно. Родина харових посіла домінуюче місце серед харофітів, але темпи її розвитку почали поступово знижуватися, вимирання родів переважало над появою нових. Наприкінці неогену родовий склад родини харових різко скоротився та наблизився до сучасного. Чотири стародавні роди збереглися до нашого часу з близьким продовженням існування: *Lamprothamnium* J. Groves — 80, *Nitellopsis* Hu — 65, *Chara* — 55 і *Lychnothamnus* (Ruprecht) A. Braun — 25 млн років. Найдавніші

знахідки харових водоростей в Україні належать до Лудловського і Пржидовського ярусів верхнього силуру Волино-Поділля (Saidakovsky, Shaikin, 1976). Ця територія України, а також Дніпровсько-Донецька западина та Донецький басейн найповніше вивчені щодо викопних харальних у другій половині ХХ ст. не тільки в Україні, а й в усій Європі (Ishchenko, Saidakovsky, 1975; Ishchenko, Ishchenko, 1982; Saidakovsky, 1993; та ін.).

Максимальний розвиток і розмаїття харальних відзначено в девонському періоді. Наприкінці палеозою цілковито вимерли представники двох порядків харофітів, а подальша еволюція в мезозої та кайнозої характеризувалася здебільшого розвитком видів родини *Characeae*. Найінтенсивніше родоутворення харальних і їхній розквіт припадали на пізньоюрський і крейдяний періоди. Домінуючий розвиток родини *Characeae* відзначено на межів'ї мезозою і кайнозою (Saidakovsky, Shaikin, 1976).

Після відокремлення від стародавніх морських хлорофітів (*Chlorophyta*) харофітні водорості завоювали прісноводні місцезростання в усьому світі і були єдиними евкаріотами прісних вод протягом прекембрію. Вони співіснували зі своїми ембріофітними нащадками, можливо, раніше, ніж з'явилися перші водні ембріофіти (Martin-Closas, 2003), а також з морськими хлорофітними «сестринськими групами». Вимирання *Charales* з оогоніями, із закрученими проти годинникової стрілки клітинами, сталося в пермсько-тріасовий період. 65 мільйонів років тому, коли настав кінець мезозойських динозаврів, вимерла родина харальних *Clavatoraceae*, вимирали і зменшилися обсяги вцілілих харальних (Martin-Closas, 2003; 2008) і, очевидно, припинили своє існування багато стародавніх харофітних водоростей, мікроскопічних залишків яких не знайдено у викопних рештках. Однак відомі характерні комплекси харальних водоростей пліоценових, нерозділених пліоцен-антропогенових, а також ранньо-, середньо- і пізньоплейстоценових відкладів Східної Європи та Сибіру. Серед них виявлені сучасні види харальних: *Chara canescens* Desv., *Ch. centraria* A. Braun, *Ch. fragilis* Desv., *Ch. vulgaris* L., *Lychnothamnus barbatus* Meyen, *Nitella flexilis* L., *Nitellopsis obtusa* Desv. (Krasavina, 1971; Saidakovsky, 1993). Загалом, за результатами вивчення викопних матеріалів із різних країн світу описано три порядки, 12 родин, понад 115 родів і близько 600 видів викопних харальних водо-

ростей (Saidakovsky, 1993). Однак сучасні харальні представлені 1 порядком, 1 (3) родинами, 6 родами і 300 (440) видами. Отже, за результатами палеонтологічних досліджень можна стверджувати, що сучасні харальні водорості є залишками колишньої розмаїтої і квітучої групи рослин.

## Висновки

Харофітні водорості та наземні рослини становлять одну (стрептофітову) філу еволюції еваріотів та охоплюють розмаїття від одноклітинних водоростей до високорозвинених ангіоспермів. Класичні морфолого-таксономічні уявлення про безпосередні родинні зв'язки харальних водоростей (*Charales*) із вищими споровими рослинами чи трактування цієї групи як прямих предків «вищих рослин» не підтвердилися молекулярно-біологічними дослідженнями, результати яких не узгоджуються з традиційними морфолого-цитологічними. Поки що не вироблено єдиної думки щодо конкретної сестринської групи харофітів, яка філогенетично пов'язана з іншими рослинами. Окрім традиційної лінії *Charales* — наземні рослини, достатньо аргументованими (на молекулярно-генетичному рівні) є сестринські філогенетичні лінії від різних таксономічних груп харофітів — *Zygnematales/Zygnematophyceae*, *Coleochaetales* або *Coleochaetales* + *Zygnematales*. Взаємодія фахівців у вивченні механізмів еволюційних процесів величезного різноманіття організмів загалом і *Streptophyta* зокрема, із залученням додаткової сукупності генів і сучасних підходів до їхнього аналізу, є одним із головних завдань для поглибленого розуміння функціонування й еволюції життя на Землі, пізнання процесів адаптації організмів до навколишнього середовища та з'ясування родинних зв'язків між ними.

## СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Adam Z., Turmel M., Lemieux C., Sankoff D. Common intervals and symmetric difference in a model-free phylogenomics, with an application to streptophyte evolution, *J. Comput. Biol.*, 2007, **14**: 436–445.
- Adl S.M., Simpson A.G., Lane C.E., Lukeš J., Bass D., Bowser S.S., Brown M.W., Burki F., Dunthorn M., Hampl V., Heiss A., Hoppenrath M., Lara E., Le Gall L., Lynn D.H., McManus H., Mitchell E.A., Mozley-Stanridge S.E., Parfrey L.W., Pawlowski J., Rueckert S., Shadwick L., Schoch C.L., Smirnov A., Spiegel F.W. The revised classification of eukaryotes, *J. Eukaryot. Microbiol.*, 2012, **59**(5): 429–493.
- Alberts B., Braiy D., Levis J., Raff M., Roberts K., Walter P. *Molecular biology of the cell*, New York: Garland Publishing, 1989, 1218 pp.
- Bateman R.M., Grane P.R., DiMichele W.A., Kenrick P.R., Rowe N.P. Early evolution of land plants: phylogeny, physiology and ecology of the primary land radiation, *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1998, **29**: 263–292.
- Becker B., Marin B. Streptophyte algae and the origin of embriophytes, *Ann. Bot.*, 2009, **103**: 999–1004.
- Bhattacharya D., Medlin L. Algal phylogeny and the origin of land plants, *Plant Physiol.*, 1998, **116**: 9–15.
- Bhattacharya D., Surek B., Rüsing M., Damberger S., Melkonian M. Group 1 introns are inherited through common ancestry in the nuclear-encoded rRNA of *Zygnematales* (Chlorophyta), *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 1994, **91**(21): 9916–9920.
- Blilou I., Xu J., Wildwater M., Willemsen V., Paponov I., Friml J., Heidstra R., Aida M., Palme K., Scheres B. The PIN auxin efflux facilitator network controls growth and patterning in *Arabidopsis* roots, *Nature*, 2005, **433**: 39–44.
- Bold H.C., Wynne M.J. *Introduction to the algae*, New Jersey: Prentice-Hall, 1985, 720 pp.
- Boonsirichai K., Guan C., Chen R., Masson P. Root gravitropism: an experimental tool to investigate basic cellular and molecular processes underlying mechanosensing and signal transmission in plants, *Annu. Rev. Plant. Biol.*, 2002, **53**: 421–447.
- Bowe L.M., Coat G., de Pamphilis C.W. Phylogeny of seed plants based on all three genomic compartments: Extant gymnosperms are monophyletic and *Gnetales* closest relatives are conifers, *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 2000, **97**: 4092–4097.
- Braun M., Limbach C. Rhizoids and protonemata of characean algae model cells for research on polarized growth and plant gravity sensing, *Protoplasma*, 2006, **229**: 133–142.
- Bremer K. Summary of green plant phylogeny and classification, *Cladistics*, 1985, **1**: 369–385.
- Bremer, K.C., Humphries I., Mishler B.D., Churchill S.P. On cladistic relationship in green plants, *Taxon*, 1987, **36**: 339–349.
- Brinkmann H., Philippe H. Animal phylogeny and large-scale sequencing progress and pitfalls, *J. Systematics and Evolution*, 2008, **46**: 274–286.
- Chapman R.L., Buchheim M.A., Delwiche C.F., Friedl T., Huss V.A., Karol K.G., Lewis L.A., Manhart J., McCourt R.M., Olsen J.L., Waters, D.A. Molecular systematic of the green algae. In: *The molecular systematics of plants. 2. DNA Sequencing*. Eds Soltis D.E., Soltis P.S., Doyle J.J., Massachusetts: Kluwer Acad. Publ., 1998, pp. 508–540.
- Chaw S.M., Parkinson C.L., Cheng Y.C., Vincent T.M., Palmer J.D. Seed plant phylogeny inferred from all three plant genomes: Monophyly of extant gymnosperms and origin of *Gnetales* from conifers, *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 2000, **97**: 4086–4091.
- Coocke T.J., Poli D., Sztein A.E., Cohen J.D. Evolutionary patterns in auxin action, *Plant Mol. Biol.*, 2002, **49**: 319–338.
- Darwin C. *On the origin of species by means of natural selection*, London: Murray, 1859, 556 pp.

- Delsuc F., Brinkmann H., Philippe H. Phylogenomics and the reconstruction of the tree of life, *Nature Reviews Genetics*, 2005, **6**: 361–375.
- Delwiche C.F., Graham L.E., Thomson N. Lignin-like compounds and sporopollenin in *Coleochaete*, an algal model for land plant ancestry, *Science*, 1989, **245**: 399–401.
- Farley L. *Gametes and spores. Ideas about Sexual Reproduction 1750–1914*, Baltimore, Maryland: Johns Hopkins Univer. Press, 1982, 299 pp.
- Finet C., Timme R.E., Delwiche C.F., Marliétaz F. Multi-gene phylogeny of the green lineage reveals the origin and diversification of land plants, *Current Biology*, 2010, **20**: 2217–2222.
- Finet C., Timme R.E., Delwiche C.F., Marliétaz F. Multi-gene phylogeny of the green lineage reveals the origin and diversification of land plants, *Current Biology*, 2012, **22**: 1456–1457.
- Friedl T. The evolution of the green algae, *Plant Systemat. Evol. (Suppl.)*, 1997, **87**: 87–101.
- Friml J., Wisniewska J., Benkova E., Mendgen K., Palme K. Lateral relocation of auxin efflux PIN3 mediates tropism in *Arabidopsis*, *Nature*, 2002, **415**: 803–809.
- Galweiler L., Guan C., Müller A., Wisman E., Mendgen K., Yephremov A., Palme K. Regulation of polar auxin transport by AtPIN1 in *Arabidopsis* vascular tissue, *Science*, 1998, **282**: 2226–2230.
- Gontcharov A.A. Phylogeny and classification of *Zygnematophyceae* (*Streptophyta*): current state of affairs, *Fottea*, 2008, **8**: 87–104.
- Gontcharov A.A. *Bot. J.*, 2009, **94**(10): 1417–1438. [Гончаров А.А. Проблемы систематики конъюгат (*Zygnematophyceae*, *Streptophyta*) с точки зрения молекулярно-филогенетических данных // *Ботан. журн.* — 2009. — **94**(10). — С. 1417–1438].
- Graham L.E. *Origin of land plants*, New York: John Wiley & Sons, 1993, 700 pp.
- Graham L.E., Delwiche C.F., Mishler B.D. Phylogenetic connection between the «green algae» and the «bryophytes», *Advances in Bryology*, 1991, **4**: 213–294.
- Graham S.W., Olmstead R.G. Utility of 17 chloroplast genes for interring the phylogeny of the basal angiosperms, *Am. J. Bot.*, 2000, **87**: 1712–1730.
- Graham L.E., Wilcox L.W. The occurrence and phylogenetic significance of putative placement transfer cells in the green alga *Coleochaete*, *Am. J. Bot.*, 1983, **70**: 113–120.
- Graham L.E., Arancibia-Avila P., Taylor W.A., Strother P.K., Cook M.A. Aeroterrestrial *Coleochaete* (*Streptophyta*, *Coleochaetales*) models early plant adaptation to land, *Am. J. Bot.*, 2012, **99**(1): 130–144.
- Grosberg R.K., Strathmann R.R. The evolution of multicellularity: A minor major transition?, *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 2007, **38**: 621–654.
- Hageman W. Towards an organismic concept of land plants: The marginal biosphere and the development of the vegetation body of selected frondose gametophytes of liverworts and ferns, *Plant. Syst. Evol.*, 1999, **216**: 81–302.
- Haig D. What do we know about *Charophyte* (*Streptophyta*) life cycles?, *J. Phycol.*, 2010, **46**: 860–867.
- Hedges S.B., Blai J.E., Venturi M.L., Shoe J.L. A molecular timescale of eucariote evolution and the rise of complex multicellular life, *BMC, Evol. Biol.*, 2004, **4**, 2 pp.
- Hennig W. *Phylogenetic systematic*, Urbana: Univer. linios Press, 1966, 263 pp.
- Hilu K.W., Borsch T., Müller K., Soltis P.S., Savolainen V., Chase M.W., Powell M.P., Alice L.A., Evans R., Sauquet H., Neuhuis C., Slotta T.A.B., Rohwer R.G., Campbell C.S., Chatrou L.W. Angiosperm phylogeny based on *matK* sequence information, *Am. J. Bot.*, 2003, **90**: 1758–1776.
- Hopkins A.W., McBride G.E. The life history of *Coleochaete scutata* (*Chlorophyceae*) studied by a feulgen microspectrophotometric analysis of the DNA cycle, *J. Phycol.*, 1976, **12**: 29–35.
- Ishchenko T.A., Ishchenko A.A. Novaya nakhodka kharofitov v verkhnem silure Podolii. In: *Sistematika i evolyutsiya drevnikh rasteniy Ukrainy*, Kyiv: Naukova Dumka, 1982, pp. 21–32. [Ищенко Т.А., Ищенко А.А. Новая находка харофитов в верхнем силуре Подолии // *Систематика и эволюция древних растений Украины*. — Киев: Наук. думка, 1982. — С. 21–32].
- Ishchenko T.A., Saidakovskiy L.Ya. *Dokl. AN SSSR*, 1975, **220**(1): 209–211. [Ищенко Т.А., Сайдаковский Л.Я. Находка харофитов в силуре Подолии // *Докл. АН СССР*. — 1975. — **220**(1). — С. 209–211].
- Ju Ch., van de Poel B., Cooper E.D., Thierer J.H., Gibbons T.R., Delwiche C.F., Chang C. Conservation of ethylene as a plant hormone over 450 million years of evolution, *Nature Plants*, 2015, **1**: 1–7. doi: 10.1038/nplants.2014.4.
- Karol K.G., McCourt R.M., Cimino M.T., Delwiche C.F. The closest living relatives of land plants, *Science*, 2001, **294**: 2351–2353.
- Kelch D.G., Driskell A., Mishler B.D. Inferring phylogeny using genomic characters: a case study using land plant plastomes. In: *Molecular systematic of bryophytes*. Eds B. Goffinet, V. Hollowell, R. Magil, St. Louis: Missouri Bot. Garden Press, 2004, pp. 3–11.
- Kenrick P., Crane P.R. The origin and early diversification of land plants, *Nature*, 1997, **389**: 33–39.
- Kholodny N.G. *Zapiski Kiev. ob-va estestvoispyt.*, 1906 (1910), **20**(4): 105 R.147. [Холодный Н.Г. К вопросу о распределении в корне геотропической чувствительности // *Записки Киев. об-ва естествоиспыт.* — 1906 (1910). — **20**(4). — С. 105 R.147].
- Kholodny N.G. *J. Russ. Bot. ob-va*, 1928, **13**(1–2): 191 R.206. [Холодный Н.Г. Новые данные к обоснованию гормональной теории тропизмов // *Журн. Русск. Ботан. об-ва*. — 1928. — **13**(1–2). — С. 191 R.206].
- Kholodny N.G. *Fitohormony. Ocherki po fiziologii hormonalnikh yavleniy v rastitelnom orhanizme*, Kiev: Izd. AN USSR, 1939, 235 pp. [Холодный Н.Г. *Фитогормоны. Очерки по физиологии гормональных явлений в растительном организме*. — Киев: Изд. АН УССР, 1939. — 235 с.].
- Klamt D., Knauth B., Dittman I. Auxin dependent growth of rhizoid of *Chara globularis*, *Phis. Plant.*, **85**: 537–540.
- Kostikov I.Yu., Tishchenko O.V. *Algologia*, 2008, **18**(4): 357–365. [Костиков И.Ю., Тищенко О.В. Ортотропный рост талломов *Chara cf. globularis* Thuill. (*Chlorophyceae*) в

- воздушной среде в условиях почвенной культуры // *Альгология*. — 2008. — **18**(4). — С. 357–365].
- Kranz H.D., Miks D., Siedler M.-L., Capesius S., Sensen C.W., Huss V. The origin of land plants: phylogenetic relationships among charophytes, bryophytes and vascular plants inferred from complete small-subunit ribosomal RNA gene sequences, *J. Mol. Evol.*, 1995, **41**: 74–84.
- Krasavina, L.K. *Bot. J.*, 1971, **56**(1): 106–117. [Красавина Л.К. Сравнительное изучение современных и ископаемых харофитов: плодоношение *Nitellopsis obtuse* и гирогониты видов *Tectochara* // *Бот. журн.* — 1971. — **56**(1). — С. 106–117].
- Kyansen-Romashkina N.P. In: *Vsesoyuz. paleoal. soveshch. (Kiev, 17–19 noyab., 1981): tez. dokl.*, Kyiv: Naukova Dumka, 1981, pp. 99–100. [Кянсен-Ромашкина Н.П. Палеоэкологические особенности меловых и палеогеновых харофитов. *Всесоюз. палеоалг. совещ. (Киев, 17–19 нояб. 1981 г.)*. Тез. докл. — Киев: Наук. думка, 1981. — С. 99–100].
- Laurin-Lemay S., Brinkmann H., Philippe H. Origin of land plants revisited in the light of sequence contamination and missing data, *Current Biology*, 2012, **22**(15): R593–R594. doi.org/10.1016/j.cub.2012.07.021
- Leliaert F., Smith D.R., Moreau H., Herron M.D., Verbruggen H., Delwiche Ch.F., De Clerck O. Phylogeny and molecular evolution of the green algae, *Critical Rev. in Pl. Sci.*, 2012, **31**: 1–46. doi: 10.1080/07352689.2011.615705
- Lemieux C., Otis C., Turmel M. Ancestral chloroplast genome in *Mesostigma viride* reveals an early branch of green plant evolution, *Nature*, 2000, **403**: 649–652.
- Lemieux C., Otis C., Turmel M. A clade uniting the green algae *Mesostigma viride* and *Chlorokybus atmophyticus* represent the deepest branch of the Streptophyta in chloroplast genome-based phylogenies, *BMC Biology*, 2007, **5**, 2 pp.
- Levis L.A., McCourt R.M. Green algae and the origin of land plants, *Am. J. Bot.*, 2004, **91**: 1535–1556.
- Lucas W.L., Lee J.Y. Plasmodesmata as a supracellular control network in plants, *Nature Reviews Molecular Cell Biology*, 2004, **5**: 712–726.
- Manhart J.R., Palmer J.D. The gain of two chloroplast tRNA introns marks the green algae ancestors of land plants, *Nature*, 1990, **345**: 268–270.
- Marchant H.J., Pickett-Heaps J.D. Mitosis and cytokinesis on *Coleochaete scutata*, *J. Phycol.*, 1973, **9**: 461–471.
- Martín-Closas C., Wang Q. Historical biogeography of the lineage *Atopochara trivolvii* Peck 1941 (Cretaceous Charophyta), *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 2008, **260**: 435–451.
- Martin-Closas C. The fossil record and evolution of freshwater plants: A review, *Geologica Acta*, 2003, **1**(4): 315–338.
- Maslov V.P. *Vvedenie k izucheniyu vykopnykh kharovykh vodorosley*, Moscow: Izd-vo AN SSSR, 1963, 104 pp. [Маслов В.П. *Введение к изучению выкопных харовых водорослей*. — М.: Изд-во АН ССР, 1963. — 104 с.].
- Maslov V.P. Nekotorye kайнозойские kharofity yuha SSSR i metodika ikh izucheniya. In: *Ископаемые kharofity SSSR* [sb. statey]. Eds V.P. Maslov, V.A. Vakhromeev, Moscow: Nauka, 1966, pp. 10–92. [Маслов В.П. Некоторые кайнозойские харофиты юга СССР и методика их изучения / В.П. Маслов, В.А. Вахромеев (отв. ред.) *Ископаемые харофиты СССР* [сб. статей]. АН СССР, Геол. ин-т. — М.: Наука, 1966. — С. 10–92].
- Mattox K.R., Stewart K.D. Classification of gree algae: a concept based on comparative cytology. In: *Systematics of the green algae*, London; Orlando: Acad. Press, 1984, pp. 29–72.
- McCourt R.M., Karol K.G., Guerlysquine M., Feist M. Phylogeny of extant genera in the family *Characeae* (division *Charophyta*) based on *rbcL* sequence and morphology, *Am. J. Bot.*, 1996, **83**: 125–131.
- McCourt R.M., Delwiche C.F., Karol K.G.. Charophyte algae and land plant origins, *Trends Ecol. Evol.*, 2004, **19**(12): 661–666.
- McManus H.A., Qiu Y-L. Life cycles in major lineages of photosynthetic eukaryotes, with a special reference to the origin of land plants, *Fieldiana Botany*, 2008, **47**: 17–33.
- Melkonian M., Marin B., Surek B. Phylogeny and evolution of the algae. In: *Biodiversity and evolution*. Eds Arai R., Kato M., Doi Y., Tokyo: National Science Museum Foundation, 1995, pp. 153–176.
- Mishler B.D., Churchill S.P. Transition to land flora: phylogenetic relationships of the green algae and bryophytes, *Cladistics*, 1985, **1**: 305–328.
- Niklas K.J. The evolution of plant body plans — a biomechanical perspective, *Ann. Bot.*, 2000, **85**: 411–438.
- Palamar-Mordvintseva G.M. *Ukr. Bot. J.*, 1980, **37**(1): 36–43. [Паламар-Мордвинцева Г.М. Цитологічний поліморфізм і систематика десмідієвих водоростей (*Desmidiales*) // *Укр. ботан. журн.* — 1980. — **37**(1). — С. 36–43].
- Palamar-Mordvintseva G.M. *Desmidievy vodorosli Ukrainскоy SSR*. Ed. M.M. Hollerbakh, Kiev: Naukova Dumka, 1982, 238 pp. [Паламар-Мордвинцева Г.М. *Десмидієві водорослі Української ССР* / Отв. ред. М.М. Голлербах. — Киев: Наук. думка, 1982. — 238 с.].
- Palamar-Mordvintseva H.M., Tsarenko P.M. *Algologia*, 2009, **19**(2): 117–134. [Паламар-Мордвинцева Г.М., Царенко П.М. Место и значение *Charales* в системе органического мира // *Альгология*. — 2009. — **19**(2). — С. 117–134].
- Palamar-Mordvintseva H.M., Tsarenko P.M., Barinova S. Phylogenesis, Origin and kinship of the Charophytic Algae, *Bot. Pacifica*, 2015, **4**(2): 59–70.
- Palme K., Dovzhenko A., Ditengou F.A. Auxin transport and gravitational research: perspective, *Protoplasma*, 2006, **229**: 175–181.
- Paponov I.A., Teale W.D., Trebar M., Bilou I., Palme K. The PIN auxin efflux facilitators: evolutionary and functional perspective, *Trends in Plant Science*, 2005, **10**: 170–177.
- Petrov Yu.E. *Evolutsiya tsiklov razvitiya u vodorosley*, Leninhrad: Nauka, 1986, 60 p. [Петров Ю.Е. *Эволюция циклов развития у водорослей*. — Л.: Наука, 1986. — 60 с.].

- Pickett-Heaps J.D. Ultrastructura and differentiation in *Chara* sp. II. Mitosis, *Austr. J. Biol. Sci.*, 1967, **20**: 883–894.
- Pickett-Heaps J.D. *Green algae. Structure, reproduction and evolution in selected genera*, Sunderland, Massachusetts, Stanford: Sinauer Assoc., 1975, 606 pp.
- Pickett-Heaps J.D., Gunning B.E.S., Brown R.C., Lemmon B.E., Cleary A.L. The cytoplasm concept in dividing plant cells: Cytoplasmic domains and the evolution of spatially organized cell division, *Am. J. Bot.*, 1999, **86**: 153–172.
- Pickett-Heaps J.D., Marchant H.J. The phylogeny of the green algae a new proposal, *Cytobios*, 1972, **6**: 255–264.
- Qiu Y-L. Phylogeny and evolution of charophytic algae and land plants, *J. Syst. Evol.*, 2008, **46**(3): 287–306. doi: 10.1093/molbev/msl200.
- Qiu Y-L., Cho Y.R., Cox J.C., Palmer J.D. The gain of three mitochondrial introns identifies liverwort as the earliest land plants, *Nature*, 1998, **394**: 671–674.
- Qiu Y-L., Lee J., Bernasconi-Quadroni F., Soltis D.E., Soltis P.S., Zanis M., Zimmer E.A., Chen Z., Savolainen V., Chase M.W. Phylogeny of basal angiosperms: Analyses of five genes from three genomes, *Inetr. J. Pl. Sc.*, 2000, **161**: 3–27.
- Qiu Y-L., Li L.B., Wang B., Chen Z.D., Dombrowska O., Lee J., Kent L., Li R.Q., Jobson R.W., Hendry T.A., Taylor D.W., Testa C.M., Ambros M. A nonflowering land plant phylogeny inferred from nucleotide sequences of seven chloroplast, mitochondrial, and nuclear genes, *Inter. J. Pl. Sci.*, 2007, **168**: 691–708. doi: 10.1086/513474
- Raven J.A., Edwards D. Roots: evolutionary origins and biogeochemical significance, *J. Esp. Bot.*, 2001, **52**: 381–401.
- Rodriguez-Ezpeleta N., Phillippe H., Brinkmann H., Becker B., Melconian M. Phylogenetic analyses of nuclear, mitochondrial and plastid multigene data sets support the placement of *Mesostigma* in the Streptophyta, *Mol. Biol. Evol.*, 2007, **24**: 723–731. doi: 10.1093/molbev/msl200
- Ruhfel B.R., Gitzendanner M.A., Soltis P.S., Soltis D.E., Burleigh G. From algae to angiosperms—inferring the phylogeny of green plants (Viridiplantae) from 360 plastid genomes, *BMC Environment. Biol.*, 2014, **14**: 23 pp. doi:10.1186/1471-2148-14-23
- Saidakovsky L.Ya. *Algologia*, 1993, **3**(2): 76–82. [Сайдаковский Л.Я. Пермские и триасовые *Charophyta* Земного шара // *Альгология*. — 1993. — **3**(2). — С. 76–82].
- Saidakovsky L.Ya., Shaykin I.M. Stratigraficheskoe znachenie kharofitov Ukrainy. In: *Tektonika i stratigrafiya. Vyp. 2*, Kyiv: Naukova Dumka, 1976, pp. 74–86. [Сайдаковский Л.Я., Шайкин И.М. Стратиграфическое значение харофитов Украины // *Тектоника и стратиграфия. Вып. 2*. — Киев: Наук. думка, 1976. — С. 74–86].
- Shaykin I.M. *Ukr. Bot. J.*, 1988, **45**(6): 79–84. [Шайкин И.М. Еволюція харових водоростей в фанерозої // *Укр. ботан. журн.* — 1988. — **45**(6). — С. 79–84].
- Taylor E.L., Taylor N.T., Krings M. *Paleobotany: The Biology and Evolution of Fossil Plants*. 2 ed., London; New York: Elsevier, 2009, 1252 pp.
- Timme, R.E., Bachvaroff, T.R., Delwiche, Ch.F. Broad phylogenomic sampling and the sister lineage of land plants, *PLoS ONE*, 2012, **7**(1): e29696(1–7). doi: 10.1371/journal.pone.0029696
- Tompson R.H. Sexual reproduction in *Chaetosphaeridium globosum* (Nordst.) Klebahn (*Chlorophyceae*) and description of a new species to science, *J. Phycol.*, 1969, **5**: 285–290.
- Turmel M., Gagnon M.C., O'Kelly C.J., Otis C., Lemieux C. The chloroplast genomes of the green algae *Pyramimonas*, *Monomastix*, and *Pycnococcus* shed new light on the evolutionary history of prasinophytes and the origin of the secondary chloroplasts of euglenids, *Mol. Biol. Evol.*, 2009, **26**: 631–648. doi: 10.1093/molbev/msn285.
- Turmel M., Otis C., Lemieux C. The chloroplast genomes of the green algae *Pedinomonas minor*, *Parachlorella kessleri*, and *Oocystis solitaria* reveal a shared ancestry between the *Pedinomonadales* and *Chlorellales*, *Mol. Biol. Evol.*, 2009, **26**: 2317–2331.
- Turmel M., Ehara M., Otis C., Lemieux C. Phylogenetic relationships among streptophytes as inferred from chloroplast small and large subunits rRNA gene sequences, *J. Phycol.*, 2002, **38**: 364–375.
- Turmel M., Otis C., Lemieux C. The complete chloroplast DNA sequence of the charophycean green algae *Staurastrum* and *Zygnema* reveal that the chloroplast genome underwent extensive changes during the evolution of the *Zygnematales*, *BMC Biology*, 2005, **3**: 22(1–13).
- Turmel M., Pombert J.F., Charlebois P., Otis C., Lemieux C. The green algal ancestry of land plants as revealed by the chloroplast genome, *Inter. J. Pl. Sci.*, 2007, **168**: 679–689.
- Van den Hoek C., Mann D.G., Jahns H.M. *Algae: an introduction to phycology*, Cambridge: Cambridge Univer. Press, 1995, 700 pp.
- Wodniok S., Brinkmann H., Glöckner G., Heidel A.J., Philippe H., Melconian M., Becker B. Origin of land plants: Do conjugating green algae hold the key?, *BMC Evol. Biol.*, 2011, **11**: 104 pp. doi: 10.1186/1471-2148-11-104.
- Yoon H.S., Hacket J.D., Ciniglia C., Pinto G., Bhattacharya D. A molecular timeline for the origin of photosynthetic eucaryotes, *Mol. Biol. Evol.*, 2004, **21**: 809–818. doi: 10.1093/molbev/msh075
- Zhong B., Sun L., Penny D. The origin of land plants: a phylogenomic perspective, *Evolutionary bioinformatics*, 2015, **11**: 137–141. doi: 10.4137/EBO.S29089
- Zhong B., Xi Zh., Goremykin V.V., Fong R., Mclenachan P.A., Novis Ph.M., Davis Ch.C., Penny D. Streptophyte algae and the origin of land plants revisited using heterogeneous models with three new algal chloroplast genomes, *Mol. Biol. Evol.*, 2013, **31**(1): 177–183. doi: 10.1093/molbev/mst200
- Zimmer A., Lang D., Richardt S., Franck W., Reski R., Rensing S.A. Dating the early evolution of plants: detection and molecular clock analyses of orthologs, *Mol. Genetics and Genomics*, 2007, **278**: 393–402. doi: 10.1007/s00438-007-0257-6

Рекомендує до друку  
С.Я. Кондратюк

Надійшла 16.09.2015 р.

Паламар-Мордвинцева Г.М., Царенко П.М. **Харофітні водорості: питання еволюції та філогенії.** — Укр. ботан. журн. — 2016. — 73(2): 163—177.

Институт ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України  
вул. Терещенківська, 2, м. Київ, 01004, Україна

Проаналізовані результати різних підходів щодо вивчення філогенії харофітів і ймовірної філогенетичної спорідненості окремих їхніх таксономічних груп із судинними рослинами. Наведено дані філогенетичних реконструкцій цієї групи водоростей і деяких аспектів їхнього філогенезу й еволюції за результатами молекулярно-біологічного вивчення. Обговорено питання формування багатоклітинності та гравітропізму в харальних водоростей і значення цих процесів для формування рослин суходолу. Продемонстрована розбіжність в уявленнях щодо філогенетичної спорідненості різних представників *Charophyta* за молекулярно-генетичними даними з класичними морфолого-цитологічними ознаками та неоднозначності у вирішенні питання родинних зв'язків серед цієї групи рослин. Викладено сучасні уявлення щодо ролі та місця харофітів у становленні царства рослин і їхніх анцестральних форм та родинних зв'язків з іншими таксонами. Обговорено результати палеонтологічних досліджень харофітів і проаналізовано історію формування таксономічних груп харальних водоростей.

**Ключові слова:** харофіти, стрептофітові водорості, еволюція, філогенія, гравітропізм, багатоклітинність, палеонтологічні дослідження.

Паламарь-Мордвинцева Г.М., Царенко П.М. **Харофитные водоросли: вопросы эволюции и филогении.** — Укр. ботан. журн. — 2016. — 73(2): 163—177.

Институт ботаники имени Н.Г. Холодного НАН Украины  
ул. Терешенковская 2, г. Киев, 01004, Украина

Проанализированы результаты разных подходов к изучению филогении харофитов и вероятного филогенетического родства некоторых их таксономических групп с сосудистыми растениями. Представлены данные филогенетических реконструкций этой группы водорослей, а также некоторые аспекты их филогенеза и эволюции по результатам молекулярно-биологических исследований. Обсуждены вопросы формирования многоклеточности и гравитропизма у харальных водоростей, а также значение этих процессов для формирования наземных растений. Продемонстрировано расхождение в представлениях о филогенетическом родстве разных представителей *Charophyta* по молекулярно-генетическим данным с классическими морфолого-цитологическими признаками и неоднозначность в решении вопросов родственных связей в этой группе растений. Обобщены современные представления относительно роли и места харофитов в развитии царства растений, их анцестральных форм и родственных связей с другими таксонами. Обсуждены результаты палеонтологических исследований харофитов и проанализирована история формирования таксономических групп харальных водорослей.

**Ключевые слова:** харофиты, стрептофитовая линия эволюции, филогения, гравитропизм, многоклеточность, палеонтологические исследования.