

УДК 582.263.3

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

Ин-т ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины,
01001 Киев, ул. Терещенковская, 2, Украина

МЕСТО И ЗНАЧЕНИЕ *CHARALES* В СИСТЕМЕ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

Обсуждена эволюция взглядов на место и значение харовых водорослей (*Charales*) в системе органического мира. Рассмотрены классификация, соотношение с другими группами водорослей и наземными растениями, значение молекулярно-генетических исследований для установления роли харовых водорослей в происхождении наземных растений.

Ключевые слова: *Charales*, харофиты, классификация, эволюция, происхождение.

Введение

В связи с подготовкой флоры харовых¹ водорослей (*Charales*) Украины («Флора водоростей України. Харові водорості») возникла необходимость обсудить ряд вопросов, касающихся данной группы водорослей в свете радикальных изменений взглядов фикологов на ее роль и значение в системе органического мира. Целью данной работы было подведение итогов современной концепции *Charales* в свете новых представлений о филогении и эволюции этой группы водорослей.

Длительное время (почти до второй половины XX в.) харовые водоросли благодаря необычным и относительно сложно организованным вегетативным и репродуктивным органам рассматривались как отдельная фила (отдел) водорослей (*Charophyta*) или как класс *Charophyceae* в отделе зеленых водорослей (*Chlorophyta*) (Migula, 1897; Pascher, 1931; Fritsch, 1935; Chadefaud, 1960; Голлербах, 1977; и др.). В 80-е годы XX в. концепция природной группы зеленых водорослей претерпела изменения.

В современном понимании *Charales* входит в класс *Charophyceae* (sensu Mattox, Stewart, 1984), к которому отнесены также несколько сравнительно более просто организованных групп «зеленых» водорослей, объединенных на основании ультраструктурных и молекулярно-генетических данных, а именно: *Chaetosphaeriales*, *Chlorokybales*, *Klebsormidiales*, *Zygnematales*, *Coleochaetales* и *Desmidiiales* (Mattox, Stewart, 1984; McCourt, 1995; Chapman et al., 1998; Lemieux et al., 2000; Turmel et al., 2000; McCourt et al., 2004; Adl et al., 2005; Lemieux et al., 2007).

© Г.М. Паламарь-Мордвинцева, П.М. Царенко, 2009

¹ Здесь и далее под названием «харовые» подразумевается порядок *Charales*.

По сравнению с хлорофитной линией эволюции, включающей большинство видов традиционного отдела *Chlorophyta* (сотни родов и более 10000 видов), стрептофитная (харофитная) линия содержит относительно немного существующих зеленых водорослей (около 65 родов и несколько тысяч видов), которые совместно с почти полумиллионом видов наземных растений (эмбриофитов) составляют отдел *Streptophyta* (sensu Bremer et al., 1987) или *Charophyta* (sensu Lewis, McCourt, 2004). К стрептофитовым водорослям, кроме общепризнанных представителей харовых и некоторых «зеленых» нитчатых, отнесены также одноклеточные жгутиковые (*Mesostigma viride* Lauterborn), которые рассматриваются в ранге класса *Mesostigmatophyceae* как базовая форма для *Streptophyta* или занимают место в основе расщепления *Chlorophyta* и *Streptophyta* (Turmel et al., 2003). Кроме того, молекулярно-генетические исследования показали, что класс *Zygnematophyceae* является монофилетической группой в составе стрептофитовых водорослей и хорошо отграничен от них фенотипическими и генетическими синапоморфиями (Gontcharov et al., 2001, 2002 a, b; Гончаров, 2005).

Харофитные водоросли (*Charophyceae*) совместно с эмбриофитами (sensu Lewis, McCourt, 2004) представляют собой монофилетическую линию эволюции зеленых растений. Их объединяют уникальные признаки, которые не обнаружены у зеленых водорослей хлорофитной линии эволюции. Наземные растения и харофитные водоросли, по-видимому, произошли от общего предка. Молекулярно-генетические исследования последних лет представляют *Charales* в качестве сестринской группы к т.н. «высшим растениям» – эмбриофитам (Lewis, McCourt, 2004; McCourt et al., 2004; Lemieux et al., 2007; Qiu, 2008).

Краткая характеристика *Charales* (sensu Голлербах, 1977)

Харовые водоросли или лучицы (*англ.* stonewort) представляют собой совершенно своеобразные, крупные растения, резко отличающиеся от всех остальных водорослей. Они напоминают некоторые наземные растения, такие, например, как хвощ или роголистник, однако это сходство чисто внешнее. Тело харовых водорослей представляет собой настоящее многоклеточное слоевище, очень сложно и своеобразно устроенное. Внешний вид их слоевищ является самым характерным отличительным признаком этих растений. Они имеют вид кустистоветвящихся нитевидных или стеблевидных зеленых побегов членисто-мутовчатого строения, укореняющихся на дне водоемов с помощью тонких бесцветных ризоидов. Большого своеобразия достигает у харовых водорослей строение органов полового размножения, образующихся на «листьях» на вершине узлов. Женский орган – оогоний и мужской – антеридий, оба многоклеточные, развиваются у большинства видов на одном растении (одномомные), но известны и двудомные виды. Оогонии состоят из яйцеклетки и наружного ее покрова, стенки которого образованы пятью узкими клетками. Снизу оогоний имеет одноклеточную ножку, а сверху – коронку из пяти или десяти коротких клеточек. Антеридии шаровидные, состоят из восьми плоских, скрепленных краями клеток с отходящими внутрь отростками, на которых сложным путем образуется

множество мужских половых клеток. По строению половых органов харовые не имеют аналогов среди других групп растений.

Харовые водоросли широко распространены в пресноводных прудах и озерах, особенно с жесткой известковой водой, некоторые из них живут в морских заливах и солоноватых континентальных водоемах, есть также виды, которые живут только в солоноватой воде, соленость которой не превышает две трети солености морской воды. В типично морских условиях харовые не встречаются.

Географическое распространение харовых водорослей отличается значительным своеобразием. Они распространены по всему земному шару, в водоемах всех континентов и на множестве островов, кроме Антарктиды. Будучи преимущественно равнинными растениями, харовые водоросли нередко весьма обильны в водоемах предгорий и даже в горах. Это очень древние растения. Фоссилизированные оогонии и ооспоры харофитов, получившие название «гирогониты», находят сейчас при бурении земных недр. Первые остатки ископаемых харофитов известны с силурийских пластов мезозойской эры, а хорошо сохранившиеся остатки их в большом количестве были уже в девоне. Они встречаются в геологических слоях палеозойской эры, начиная от верхнего силура палеозоя до антропогена на протяжении примерно 420 млн лет. Их развитие характеризовалось этапами активного расцвета (девонский, раннетриасовый, позднеюрский меловый, эоценовый периоды) и более спокойного развития (Кянсен-Ромашкина, 1981). Максимальное развитие и разнообразие харовых водорослей отмечено в девонском периоде. В конце палеозоя произошло полное вымирание представителей двух ископаемых порядков и дальнейшая эволюция в мезозое и кайнозое отмечалась только для видов *Charales*. Наиболее интенсивное родообразование харовых и их расцвет происходил в позднеюрско-меловом периоде. Доминирующее положение сем. *Characeae* отмечено на рубеже мезозоя и кайнозоя (Сайдаковский, Шайкин, 1976).

В результате изучения ископаемых образцов из разных стран мира описано около 600 видов харовых водорослей (Сайдаковский, 1993). Современные харовые представлены 1 порядком, 1 (3) семейством, 6 родами и 300 (440) видами (Голлербах, 1977). Таким образом, современные харовые водоросли (*Charales*), согласно данным палеонтологических исследований, являются остатками когда-то довольно разнообразной процветающей группы растений (Паламарь-Мордвинцева, Царенко, 2004).

Эволюция взглядов на систематику и классификацию харовых водорослей

Харовые водоросли, будучи макрофитами, были известны очень давно. Например, Дж. Рей (Ray, 1686-1704) в своем труде «История растений» выделял большую группу «несовершенных» растений, куда относил водоросли, грибы, мхи и папоротники. В долиннеевский период их принимали за «высшие» растения и нередко относили к роду *Equisetum*. В качестве самостоятельной группы они были

впервые обособлены под названием *Chara* лишь в 1719 г. французским ботаником Вайяном (Vaillant) (цит. по Голлербах, 1983). Это название было сохранено Линнеем в качестве родового названия в «Species plantarum» (Linne, 1753). К этому роду Линней присоединил 4 вида *Chara*, который рассматривал как особый подвид водорослей. В ботанических трудах по классификации растений харовые водоросли занимали разные места, иногда и среди «высших» растений, особенно в XVIII в. Первым, кто закрепил положение харовых среди водорослей, был К. Агард (Agardh, 1824). В своем труде «Systema algarum» он указал 12 видов харовых, среди которых выделил новый род *Nitella*. Подлинно научная разработка харовых водорослей осуществлена А. Брауном в период с 1834 по 1882 гг. (Braun, Nordstedt, 1882).

Со второй половины XIX в. харовые рассматривались как естественная составная часть зеленых водорослей, обычно в ранге семейства. По мере накопления знаний о водорослях ботаники пришли к убеждению, что термин «водоросли» является сборным понятием и объединяет несколько самостоятельных ветвей филогенеза. Относительно положения харовых водорослей в классификационных схемах принимались самые различные решения. Хотя большинство альгологов поддерживает мнение о принадлежности всех харовых водорослей к одному естественному подразделению, представления об их положении и ранге в общей классификации водорослей расходятся до сих пор. Одни альгологии рассматривали эту группу как монотипный порядок или класс в отделе *Chlorophyta*, другие – как особую ветвь растительного мира, выделяя в отдел *Charophyta*.

Впервые название *Charophyta* применил известный харолог К. Мигула (Migula, 1897). Он считал, что харовые водоросли являются промежуточной группой между *Thallophyta* и мохообразными (*Bryophyta*). В известной сводке о британских харофитах также было использовано название *Charophyta* как особого отдела водорослей (Groves, Bullock-Webster, 1920, 1924). А. Энглер (Engler, 1912) также относил харовые водоросли к отделу *Charophyta*, включив в него только *Charales*. Немецкий фиколаг А. Пашер (Pascher, 1931) в предложенной им системе органического мира выделял отдел *Charophyta*, который отнесен к подцарству *Plantae euplastideae*. Ф. Фрич (Fritsch, 1935) включает харовые водоросли в состав класса *Chlorophyceae (Isocontae)*, разделяя все известные водоросли на классы. М. Шадефо (Chadefaud, 1960) считал, что все эвкариотные водоросли нужно разделить на три крупных отдела, среди которых установленный им отдел *Chlorophycophyta* включал три класса: *Zygophyceae*, *Euchlorophyceae* и *Charophyceae*. Последний класс рассматривался им в том же объеме, что и *Charophyta* в системе А. Пашера.

Б. Фотт (Fott, 1965), как и М. Шадефо, разделил автотрофные эвкариоты на три отдела, один из которых (*Chlorophyta*) включал все зеленые растения от водорослей до покрытосеменных, с девятью классами, из которых три принадлежали водорослям: *Chlorophyceae*, *Conjugatophyceae* и *Charophyceae*. Д.К. Зеров (1972), исходя из имеющихся на то время данных о строении клетки и

жгутикового аппарата, способах размножения и биохимических особенностях растительных организмов, обосновал десять основных стволов эволюции – филл, которые в классификационной схеме рассматривал как отделы. Он включил в десятый отдел *Chlorophyta* талломные и сосудистые листостебельные растения. Зеленые растения он выделил как подотдел *Chlorophycophytina* в составе отдела зеленых растений – *Chlorophyta*. Харовые водоросли в ранге порядка *Charales* Д.К. Зеров отнес к классу *Euchlorophyceae*, подклассу *Charophycidae*. Эта группа рассматривалась им в том же объеме, как у предыдущих авторов. Известный харолог М.М. Голлербах представлял указанную группу водорослей как отдел *Charophyta* (Голлербах, 1977; Голлербах, Красавина, 1983; Голлербах, Паламарь-Мордвинцева, 1991), подчеркивая принципиальную однородность строения вегетативных и генеративных органов во всех родах современных харофитов, уникальные черты их организации, древность происхождения, исключительное своеобразие их экологии и географического распространения. М.М. Голлербах рассматривал харовые водоросли как совершенно особую ветвь растительного мира, составляющую самостоятельный отдел *Charophyta*, предполагая, что все современные (и некоторые ископаемые) виды харовых достаточно монотипные, чтобы быть объединенными в один класс *Charophyceae* и составлять в нем один порядок *Charales*. Исходя из достаточно обоснованных на то время филогенетических представлений об общем исходном предке (Голлербах, Красавина, 1983), М.М. Голлербах считал, что харовые прошли три самостоятельные линии эволюционного развития, дошедшие до современной эпохи и заслуживающие ранга семейства. Он предложил систему харовых водорослей, где в отдел *Charophyta* включил один класс *Charophyceae*, с одним порядком *Charales*, который разделен на три семейства: *Nitellaceae*, *Nitellopsidaceae* и *Characeae*. В эволюционном отношении харовые водоросли рассматривались как тупиковая ветвь эволюции, рано отделившаяся от общего ствола зеленых растений (Петров, 1977).

Многие европейские и американские фикологи, молекулярные биологи в своих исследованиях харовых водорослей чаще ссылаются на монографию Р.Д. Вуда и К. Имахори (Wood, Imahogy 1965), в которой авторы возвращаются к трактовке этих водорослей как класса *Charophyceae* в отделе *Chlorophyta*.

Во второй половине XX в. систематика зеленых водорослей (*Chlorophyta*) подвергалась кардинальным изменениям как в содержании, так и в теории. Интенсивные ультраструктурные исследования зеленых водорослей внесли фундаментальные изменения в таксономию этих организмов. В течение почти 30 лет проводились сравнительные целенаправленные исследования митоза и цитокинеза, а также двигательного аппарата клетки (Mattox, Stewart, 1975). Жгутиковый аппарат клетки с его базальным телом и системой жгутиковых корней были тщательно исследованы у большого числа представителей зеленых водорослей. Эти исследования, в которых использовались электронно-микроскопические и биохимические методы, легли в основу новых идей о классификации зеленых водорослей (Mattox, Stewart, 1984). Кроме того, был сделан вывод об анцестральных формах *Chlorophyta* (Mattox, Stewart, 1977).

Авторы предположили, что предками зеленых водорослей были покрытые чешуйками жгутиковые формы, напоминающие современных представителей *Prasinophyceae*.

На основании ультраструктурной организации жгутикового аппарата клетки, тонкого строения монадных форм и подвижных стадий (Stewart, Mattox, 1978), особенностей митоза и цитокинеза (Stewart, Mattox, 1975) была произведена реклассификация зеленых водорослей (Mattox, Stewart, 1984). Отдел *Chlorophyta* был разделен на пять классов (Mattox, Stewart, 1984, p. 41-43, pl. 1). Обсуждаемая нами группа *Charales* была отнесена к классу *Charophyceae* на уровне порядка вместе с порядками *Chlorokybales*, *Zygnematales*, *Klebsormidiales* и *Coleohaetales*. *Charophyceae* в понимании К. Меттокса и К. Стюарта характеризуются следующими общими признаками: 1) образованием кольцевой борозды при делении клеток с сохранением веретена деления, или клеточной пластины (фрагмопласта), 2) унилатеральной системой корневых жгутиков с многослойной структурой, 3) отсутствием ризопласта, 4) наличием субмикроскопических чешуек, покрывающих монадные клетки.

По указанным признакам класс *Charophyceae* наиболее близок к наземным растениям. Эти признаки обнаружены у эмбриофитов и отсутствуют у других зеленых водорослей. Раньше К. Стюарт, К. Меттокс (Stewart, Mattox, 1975), а также другие исследователи (Pickett-Heaps, Marchant, 1972; Pickett-Heaps, 1975) рассматривали эту группу водорослей в качестве одной из двух дивергентных линий эволюции зеленых водорослей. В их работах высказано важное заключение о том, что все существующие ныне зеленые водоросли совместно с наземными растениями являются прямыми потомками одних предков (Pickett-Heaps, 1969; Pickett-Heaps, Marchant, 1972). Класс *Charophyceae* рассматривается как прогрессивная линия эволюции зеленых растений.

Работы К. Меттокса и К. Стюарта, а также другие работы второй половины XX века, несомненно, привели к значительному прогрессу в систематике зеленых водорослей, радикально изменив классификацию, основой которой были морфологические признаки, на классификацию, основанную на эволюционно консервативной ультраструктуре. Классификация указанных авторов была признана большинством фикоологов мира и стала отправной ступенью для молекулярных исследований филогенетических отношений в мире растений. В результате применения методов молекулярной систематики были переоценены гипотезы, сформулированные на основании результатов ультраструктурных исследований, и предложены новые гипотезы, объясняющие филогенетические связи в растительном мире.

Концепция *Charales* в свете молекулярно-филогенетических исследований зеленых водорослей

Молекулярно-филогенетические исследования зеленых водорослей привели к большому прогрессу не только в решении вопросов филогении зеленых

растений, но также в разработке их систематики и классификации. Значение молекулярных исследований в решении этих аспектов обсуждено в ряде обзорных работ последних десятилетий (Bremer et al., 1987; Mishler et al., 1994; Friedl, 1997; Chapman et al., 1998; Karol et al., 2001; Масюк, Костиков, 2002 а, б; Chapman, Waters, 2002; Turmel et al., 2002; Lewis, McCourt, 2004; McCourt et al., 2004; Lemieux et al., 2007; Qiu, 2008).

Молекулярные исследования зеленых водорослей, а также исследования в этом отношении эмбриофитов, расширили представления о происхождении и эволюции пластид (срвн., Масюк, Костиков, 2002). В результате сделано предположение, что линия зеленых водорослей (эвкариоты, содержащие первичные зеленые пластиды) возникла более 1500 млн лет назад (Yoon et al., 2004), а расхождение их с наземными растениями произошло около 700 млн л.н. (Heckman et al., 2001) или, более вероятно, – 425-490 млн л.н. (Bhattacharya et al., 1996; Sanderson, 2003). Установлено (Karol et al., 2001), что рибосомальная РНК и многие гены пластид являются гомологами у высших растений и *Chlorophyta* s.l.

Многие крупномасштабные ультраструктурно обоснованные гипотезы о филогении зеленых растений были подтверждены молекулярными данными. Однако некоторые связи, обнаруженные в результате молекулярных исследований, не были обнаружены или предсказаны ультраструктурными исследованиями, что свидетельствует о важности молекулярно-генетических исследований в решении проблем филогении зеленых растений.

Недавно на основании анализа обширных литературных источников и собственных молекулярно-филогенетических исследований американские ученые предложили новую, названную ими «рабочую», классификацию зеленых водорослей и наземных растений (Lewis, McCourt, 2004, p. 1541, tabl. 2). В своей классификации L. Lewis и R. McCourt разделили царство *Chlorobionta* на 2 отдела: *Chlorophyta* (зеленые водоросли sensu stricto) и *Charophyta* (харофитные водоросли + эмбриофиты). Порядок *Charales* отнесен к отделу *Charophyta*, подотделу *Streptophytina* и классу *Charophyceae*. Объем порядка *Charales* не изменился. К подотделу *Streptophytina*, наравне с *Charophyceae*, отнесена большая группа высокоорганизованных зеленых автотрофов, которая рассматривается как наземные растения – *Embryophyceae*. Точка зрения указанных авторов относительно харовых водорослей осталась неизменной в обобщенной новой классификации эвкариот (Adl et al., 2005).

Кроме того, эти ученые (Lewis, McCourt, 2004) пришли к заключению, что молекулярные данные дают дополнительные, весьма важные сведения для определения классификационных связей зеленых водорослей. В частности, молекулярные данные прояснили взаимоотношения в группе зеленых водорослей и подтвердили включение рода *Mesostigma* (*Mesostigmatophyceae*) в стрептофитную линию эволюции, а также позволили предположить, что этот род является сестринским таксоном для всех зеленых водорослей и наземных растений.

Предположение этих ученых о включении *Mesostigma* в стрептофитную линию эволюции подтверждено новыми фундаментальными исследованиями

(Lemieux et al., 2007), которые установили единство клады *Mesostigma viride* и *Chlorokybus atrophyticus*, представляющую глубокую ветвь *Streptophyta*, определенную в результате мультигенного анализа (Lemieux et al., 2007, figs. 2 A и 6 A). Lewis и McCourt (2004) также отметили много существенных отличий между молекулярно- и ультраструктурно-обоснованными классификациями. Так, например, только два из пяти классов, предложенных на основании ультраструктурных данных (Mattox, Stewart, 1984), подтверждены молекулярными данными. Это классы *Chlorophyceae* и *Ulvophyceae*. *Prasinophyceae* и *Charophyceae* получили повторно тот же ранг (т.е. были реклассифицированы) (см. выше). Молекулярные данные стали также важным аргументом в определении ранга и места группы *Charales* в качестве сестринской группы к бриофитам (рис. 1).

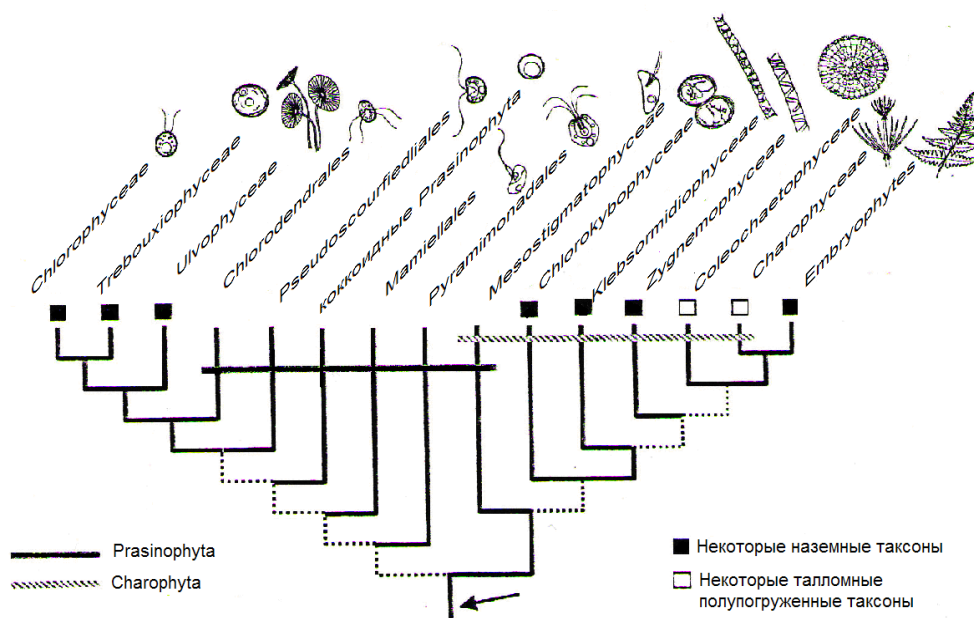


Рис. 1. Обобщенные данные о филогенетических связях у основных линий «зеленых» водорослей, установленных на основании анализов нуклеотидных последовательностей ДНК (4 генов: двух пластидных – *rbcL*, *atpB*, одного митохондриального – *nad5* и ядерного – 18S рДНК). Ветви древа (пунктирная линия) показывают соотношения, которые слабо поддержаны молекулярными данными. Пунктирные линии внутри харофитных водорослей обозначают недостаточно выясненный участок, основанный на данных Karol et al. (2001). Стрелка внизу древа указывает возможное место *Mesostigma* (Lemieux et al., 2000; Turmel et al., 2000). Квадраты на концах ветвей показывают линии, содержащие некоторые почвенные таксоны (темные квадраты) или таксоны, которые возникли от них (светлые квадраты). Отсутствие квадратов означает, что все таксоны в группе являются водными² организмами (согласно Lewis, McCourt, 2004)

² Показана способность к образованию опорных нитей *Chara cf. globularis* Thuill. в воздушной среде в условиях почвенной культуры (Костиков, Тищенко, 2008).

Эволюция и филогенетические связи зеленых водорослей

Согласно обобщенным молекулярно-филогенетическим исследованиям многих авторов (Lewis, McCourt, 2004; Lemieux et al., 2007; Qiu, 2008), эволюция зеленых водорослей происходила в двух направлениях. На кладограмме (см. рис. 1) это отражено двумя большими линиями. Одна линия составляет кладу хлорофитов, которая включает большинство таксонов, традиционно называемых зелеными водорослями – *Chlorophyta*. Внутри хлорофитной клады отмечены три хорошо поддержанные группы: *Chlorophyceae*, *Trebouxiophyceae* и *Ulvophyceae*.

Другая линия – харофитная клада включает меньшее число таксонов зеленых водорослей, которые обитают в пресных водах, некоторые в солоноватых, несколько групп живут в почве или на почве и в других воздушных местообитаниях. Они принадлежат к классу *Charophyceae*, которые вместе с наземными растениями (эмбриофиты) формируют зеленую линию растений – *Streptophyta* (Bremer et al., 1987). В отличие от большого разнообразия наземных растений, только несколько тысяч видов харофициевых водорослей живут в настоящее время. В современном представлении к классу *Charophyceae* принадлежат шесть монофилетических групп *Charophyceae* (Lemieux et al., 2007): 1) *Mesostigmatales*, представленную *Mesostigma viride* Lauterborn (чешуйчатая двужгутиковая одноклеточная водоросль), которая длительное время относилась к *Prasinophyceae* (раннедивергирующей линии *Chlorophyta*) (Melkonian, 1990); 2) *Chlorokybales*, представленную до сих пор единственным видом *Chlorokybus atmophyticus* Geitler; 3) *Klebsormidiales* (3 рода, 45 видов); 4) *Zygnematales* (~ 50 родов, ~ 6000 видов); 5) *Coleochaetales* (3 рода, 20 видов) и 6) *Charales* (6 родов, ~ 450-600 видов или 81 вид) (Wood, Imahori, 1965). Харофитная клада заканчивается группой наземных растений (сравн. рис. 1).

Номенклатурно группа харофитов показывает свое постоянство, изменяя только таксономический ранг. К. Меттокс и К. Стюарт отнесли водоросли этой группы к классу *Charophyceae*, включив в нее кроме традиционного *Charales* и перечисленные выше пять порядков (кроме *Mesostigmatales*) (Mattox, Stewart, 1984). Этот таксономический ряд, без включения в отмеченный класс наземных растений, является парафилетическим. Бремер с соавт. (Bremer et al., 1987) для указанной группы зеленых водорослей, с включением наземных растений, в ранге отдела использовал название *Streptophyta*, хотя К. Джеффри (Jeffrey, 1982) рассматривал его более ограничено, включив в *Streptophyta* только харовые водоросли (*Charales*) и эмбриофиты (археогониатные высшие растения). Л. Люис и Р. Маккоурт (Lewis, McCourt, 2004; McCourt et al., 2004) называют указанные водоросли «харофитными зелеными водорослями» («Charophycean green algae») и харофитной линией («Charophycean lineage»). Последний термин подразумевает харофитные водоросли совместно с наземными растениями.

Третья группа таксонов (см. рис. 1) состоит из *Prasinophyceae*, кажущихся «примитивными» одноклеточными организмами из неясными родственными

связями. Предположительно эти таксоны являются вероятными представителями одной или двух важных клад, которые указывают на, возможно, другие, рано отделившиеся от основного ствола зеленые растения (Fawly et al., 2000). К этой группе водорослей принадлежат, по-видимому, *Loxophyceae*, *Micromonadophyceae*, *Chlorodendrophyceae*, последний из которых сформирован на основе порядка *Chlorodendrales* (Масюк, 2006).

Кроме того, из этой группы описан новый класс *Mesostigmatophyceae* (Marin, Melkonian, 1999) с включением в него родов *Mesostigma* и *Chaetosphaeridium*, который рассматривается как новая монофилетическая линия среди *Streptophyta*. Филогенетические связи между этим классом и другими стрептофитовыми водорослями остались нерешенными по результатам анализа нуклеотидных последовательностей малых субчастиц рРНК (Marin, Melkonian, 1999). Авторы ввели термин «стрептофитная» линия эволюции, рассматривая термин «харофитная линия эволюции» как синоним. Сестринские связи между *Chaetosphaeridium globosum* (Nordst.) Kleb. и *Coleochaetales* установлены исследованиями М. Тюрмеля с соавт. (Turmel et al., 2002), а монофилетичность отмечена для *Charales*, *Coleochaetales*, *Desmidiiales* и *Zygnematales*, в то время как сестринские связи наблюдались для *Desmidiiales* и *Zygnematales*. Несмотря на многочисленные исследования филогенетическая позиция рода *Mesostigma* как базальной клады зеленых водорослей и наземных растений остается дискуссионной (Lemieux et al., 2000; Turmel et al., 2002; Nedelcu et al., 2006). Данные молекулярно-филогенетических исследований иногда показывают неоднозначные результаты при сравнении пластидных и митохондриальных геномов, что приводит к конфликтующим гипотезам относительно предков зеленой группы растений (Nedelcu et al., 2006).

Молекулярные исследования (по результатам мультигенного изучения: ядерного – 18S рДНК, митохондриального – *nad5* и пластидных генов – *rbcL*, *atpB*) подтвердили монофилию группы *Streptophyta* и отдельных порядков *Charophyceae* (напр., *Charales*, *Desmidiiales*, *Mesostigmatales*, *Coleochaetales*) (Karol et al., 2001; Turmel et al., 2002 ; Гончаров, 2005; Lemieux et al., 2007).

Харовые водоросли (*Charales*) как один из возможных предков наземных растений

Связь между зелеными водорослями и наземными растениями была очевидна для ботаников еще задолго до появления Дарвиновской теории эволюции и гипотез о филогенетических соотношениях растений (Smith, 1950; Prescott, 1951).

Реконструкция широкомасштабных филогенетических взаимоотношений зеленых растений (Mishler, Churchill, 1985; Graham, 1993) была очень важна для расшифровки значительных эволюционных событий: происхождения многоклеточности, разнообразия онтогенеза и завоевание суши. Подобно другим эпохальным эволюционным событиям, начало движения зеленых растений на сушу прошло незамеченным. Возможно, это были зеленые водоросли с относительно простой морфологией клеток, мелких размеров, которые не оставили

ископаемых остатков. Это подтверждают современные находки в наземной среде зеленых водорослей. Они обитают на увлажняемых скалах, сырой земле, на листьях и коре деревьев и т.д. Однако разнообразие форм тела (одноклеточность или многоклеточность) и жизненных циклов развития (с одной или двумя свободноживущими стадиями) у зеленых водорослей служат поводом для появления разных гипотез, согласно которым предков наземных растений следует искать среди разных таксонов водорослей.

Многие исследователи филогенетических связей зеленых водорослей и наземных растений поддерживают мнение о тесных соотношениях зеленых водорослей из харофитной линии с наземными растениями. Возникает вопрос, какие из харофитных (*Charophyceae*) водорослей являются предками наземных растений?

С необычным и относительно сложным талломом и репродуктивными органами *Charales* sensu Bold & Wynne (1985) рассматриваются как потенциальная группа водорослей, тесно связанная с наземными растениями (Graham, 1993). Эта гипотеза подтверждена ультраструктурными и некоторыми молекулярными данными, однако без высокой субстреп-поддержки (Brattacharya, Medlin, 1998; Karol et al., 2001; Turmel et al., 2002; Hall, Delwiche, 2007; Lemieux et al., 2007).

Исследования полного митохондриального генома *Chara vulgaris* L. (Turmel et al., 2003) отчетливо показали родство этой водоросли с наземными растениями, что подтверждает мнение К. Карол с соавт. (Karol et al., 2001) о монофилии *Charales* и наземных растений. Результаты анализа 23 протеин-сиквенсов также подтвердили монофилию *Chara* с наземными высшими растениями (Turmel et al., 2003).

Некоторые авторы предполагают, что *Coleochaete* Brèb. скорее, чем *Charales*, является сестринской группой наземных растений (Picket-Heaps, 1979; Graham, 1982, 1983; Taylor, 1982; Graham, Wilcox, 1983; Michler, Churchill, 1985; Graham et al., 1991). Среди других признаков многоклеточность мужских гаметаангиев и сохранение зиготы в гаметофите, также как и наличие структур, сходных с гаметофитом наземных растений, послужили аргументами для возможных тесных связей *Coleochaete* и эмбриофитов. Однако важным опровержением этого воззрения, является то, что только некоторые виды из рода *Coleochaete* (например, *Coleochaete orientalis*) обладают признаками, указанными выше (Bremer, 1985).

Кроме того, высказано также предположение о представителях *Zygnematophyceae* в качестве возможных предков наземных растений. В подтверждение эволюционных связей *Zygnematophyceae* с эмбриофитами проведены исследования по распространению ядерно-кодирующих малых субчастиц рРНК интронов I группы у этих водорослей. Установлено, что интроны данной группы унаследованы от общего предка в ядерно кодирующем регионе рРНК *Zygnematales* (Bhattacharya et al., 1994; Besendahl, Brattacharya, 1999). Поскольку первые представители *Zygnematales* зарегистрированы в середине девона, то 1506 интрон I группы мог быть стабильным компонентом малых субчастиц рРНК кодирующего региона у водорослей этого порядка 350-400 млн лет назад.

Ответ на вопрос, какие из харофитных водорослей являются непосредственными предками наземных растений, зависит от решения филогенетических связей внутри представителей харофитных водорослей. Недавние исследования

филогенетических соотношений в этой группе водорослей (Lewis, McCourt, 2004; McCourt et al., 2004; Lemieaux et al. 2007; Qiu, 2008) показали, что *Mesostigma viride* в настоящее время рассматривается среди раннедивергентных одноклеточных организмов, тесно связанных с *Chlorokybus atmophyticus*. Они составляют базальную группу для всех других представителей стрептофитной линии эволюции, которая заканчивается наземными растениями, где *Charales* является сестринской группой к наземным растениям (рис. 2).

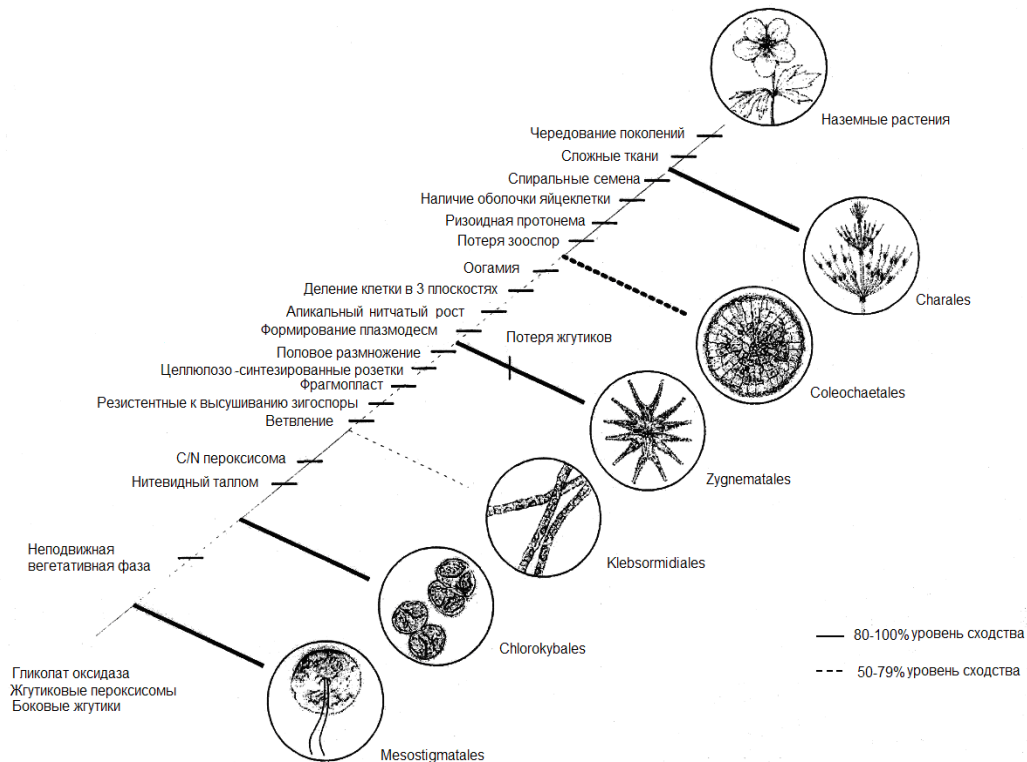


Рис. 2. Филогенетические связи харофитов и наземных растений, базирующиеся на молекулярно-генетических данных. Ствол дерева основан на данных двух пластидных генов (*rbcL* и *atpB*), митохондриального гена (*nad5*) и ядерного гена (18S или малых субъединиц рДНК). Представленная клада является сестринской к другим зеленым водорослям (*Chlorophyta sensu lato*). Лестничная форма дерева не предполагает непременно увеличение эволюционной сложности во времени этой линии. Маркировочные черточки на ветвях представляют гипотетические усложнения морфологических, биохимических и ультраструктурных признаков (согласно Karol et al., 2001)

Филогенетические связи внутри *Charales*

Филогению существующих ныне родов сем. *Characeae* (отдела *Charophyta*) изучали Р. Маккоурт с соавт. (Mccourt et al., 1996 a), используя в молекулярных исследованиях пластидный ген *rbcL*. Авторы рассматривали

несколько условных гипотез относительно родственных связей между существующими родами, предложенных на основе кладограмм, построенных по нуклеотидным последовательностям гена *rbcL* (рис. 3). Одна из двух триб сем. *Characeae*, предложенная Р. Вудом и Имахори (Wood, Imahori, 1965), а именно *Chareae*, состоящая из 4 родов (*Chara* L., *Lamprothamnium* J. Groves, *Nitellopsis* Hu, *Lychnothamnus* Rupr.), строго поддержана как монофилетическая группа (см. рис. 3), тогда как другая триба *Nitelleae*, состоящая из двух родов (*Nitella* C. Agardh, *Tolypella* (A. Braun) A. Braun), оказалась полифилетической. Последняя распадается на две клады. Одна клада с двумя видами рода *Tolypella* является сестринской группой относительно всего порядка *Charales*. Другая, представленная родом *Nitella*, является сестринской к кладе *Chareae*. Однако эти соотношения в большинстве случаев являются слабыми (сравн. рис. 3) на основании исследований гена *rbcL* внутри всего семейства *Characeae* и, возможно, будут изменены при дополнительных исследованиях этой группы растений.

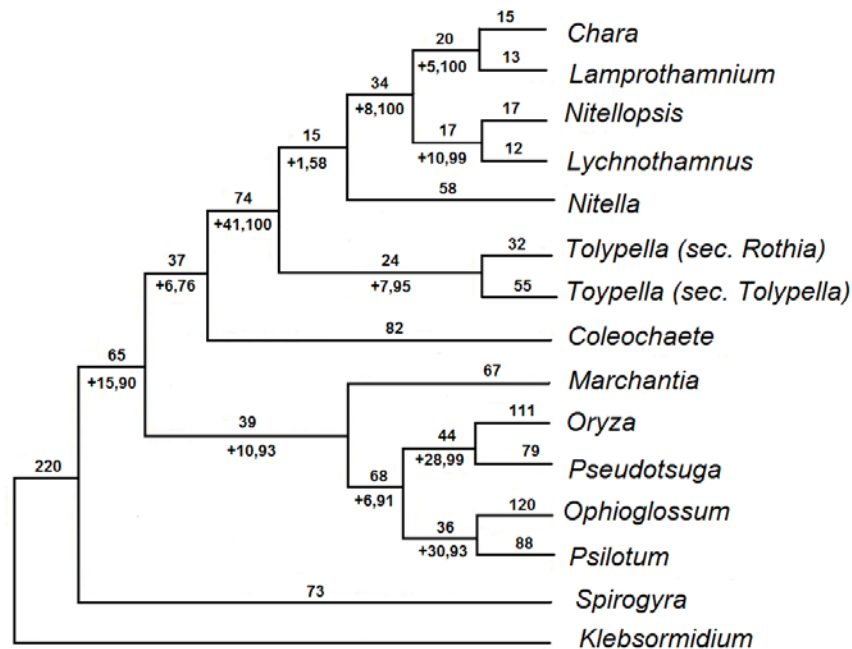


Рис. 3. Филогенетические связи родов *Charales* с другими представителями *Streptophyta*, основанные на результатах кладограмм, построенных по нуклеотидным последовательностям гена *rbcL* (McCourt et al., 1996 a)

Данные анализов пластидного гена *rbcL* в общем конгруэнтны с анализами морфологических признаков, хотя авторы допускают, что филогенетически информативных морфологических признаков недостаточно, чтобы обеспечить крепкую поддержку для морфологически обоснованного филогенетического древа. Увеличение числа таксонов, внешних к *Charales*, с включением других “зеленых” водорослей стрептофитной линии, а также таксонов хлорофитной линии эволюции водорослей (Chapman et al., 1998) (см. рис. 3), не изменили пока

заклучения о филогенетических связях внутри *Charales* (срвн. McCourt et al., 1996 a).

В филогенетических анализах, основанных на данных нуклеотидных последовательностей ядерного гена 18S рДНК (Charman et al., 1998, fig. 18.11 и 18.12), *Charales* рассматривается как более продвинутая группа среди харофитных водорослей. Ископаемые остатки *Charales* более тесно связаны с бриофитами, которые первыми возникли в эволюции наземных растений, что можно заключить из топологий деревьев, основанных на последовательностях ядерного гена 18S рДНК (Charman et al., 1998, fig. 18.11 и 18.12).

Заклучение

Харовые водоросли представляют собой отдельную хорошо очерченную группу древних зеленых растений стрептофитной линии эволюции. В современном понимании эта группа водорослей входит в класс *Charophyceae* (sensu Mattox, Stewart, 1984), к которому кроме *Charales* отнесен еще ряд сравнительно просто организованных групп водорослей (*Chlorokybales*, *Klebsormidiales*, *Coleochaetales*), объединенных на основании общих ультраструктурных признаков, что подтверждено молекулярно-генетическими исследованиями. Вместе с наземными растениями (эмбриофиты) эти водоросли объединены в отдел *Streptophyta* (sensu Bremer et al., 1987), монофилия которого подтверждена в настоящее время.

Согласно новейшим молекулярно-филогенетическим исследованиям и результатам мультигенного изучения: ядерного – 18S рДНК, митохондриального – *nad5* и пластидных генов – *rbcL*, *atpB* (Karol et al., 2001; Turmel et al., 2002; McCourt et al., 2004; Lewis, McCourt, 2004; Гончаров, 2005; Lemieux et al., 2007), а также результатам классических морфолого-ультраструктурных исследований, мы приняли следующую классификационную систему водорослей отдела *Streptophyta* (см. ниже):

ОТДЕЛ *STREPTOPHYTA*

Класс *MESOSTIGMATOPHYCEAE* Marin et Melkonian

Порядок *MESOSTIGMATALES* Cavalier-Smith emend. Marin et Melkonian

Семейство: *Mesostigmataceae* Marin et Melkonian

Класс *ZYGNEMATOPHYCEAE* Round

Порядок *ZYGNEMATALES* Willi Krieg.

Семейства: *Mesotaeniaceae* Oltm., *Zygnemataceae* Kütz., *Mougeotiaceae* Black. et Tensl., *Spirogyraceae* Black. et Tensl.

Порядок *DESMIDIALES* (Menegh.) Pascher

Семейства: *Closteriaceae* Ehrenb. ex A. Pritch., *Gonatozygaceae* (Lütkem.) G.S. West et Fritsch, *Peniaceae* Haeck., *Desmidiaceae* Ralfs

Класс *CHAROPHYCEAE* Mig. emend. Mattox et Stewart

Порядок *CHLOROKYBALES* Stewart et Mattox

Семейство: *Chlorokybaceae* Rogers, Stewart et Mattox

Порядок *KLEBSORMIDIALES* Stewart et Mattox

Семейство: *Klebsormidiaceae* Stewart et Mattox

Порядок COLEOCHAETALES Chadev.
Семейство: Coleochaetaceae (Nägeli) Pringsh.
Порядок CHAETOSPHERIDALES Martin et Melkonian
Семейство: Chaetosphaeridiaceae Bourg.
Порядок CHARALES Dumort.
Семейство: Characeae Gray

Харофитные зеленые водоросли вместе с эмбриофитами представляют собой монофилетическую линию эволюции. Базальную группу этого эволюционного ряда водорослей формируют *Mesostigmatales* и *Chlorokybales*, а самую продвинутовую ветвь отражают *Charales*, которые выступают в качестве сестринской группы наземных растений (Lewis, McCourt, 2004; McCourt et al., 2004; Lemieux et al., 2007; Qiu, 2008).

Несмотря на значительные успехи в изучении филогении харофитов, необходимы дальнейшие молекулярные исследования, в частности по определению их места среди зеленых растений. Основной преградой в решении этого вопроса остается неполнота сравнительных данных, полученных при изучении других растительных групп, вследствие использования в молекулярно-филогенетических исследованиях небольшого числа таксонов, а также данных по одному гену.

G.M. Palamar-Mordvintseva, P.M. Tsarenko

N.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine,
2, Tereshchenkivskaya St., 01001 Kiev, Ukraine

THE PLACE AND IMPORTANCE OF CHARALES IN SYSTEM OF ORGANIC WORLD

The evolution of *Charales* including its origin and importance in the organic world are discussed. Classification, correlation with other groups of algae and terrestrial plants, importance of molecular and biological researches in establishing the role of *Charales* are presented also.

Key words: *Charales*, charophytes, classification, evolution, origin.

Голлербах М.М. Отдел харовые водоросли (*Charophyta*) // Жизнь растений. Т. 3. – М.: Просвещение, 1977. – С. 338-350.

Голлербах М.М., Красавина Л.К. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 14. Харовые водоросли. – Л.: Наука, 1983. – 140 с.

Голлербах М.М., Паламарь-Мордвинцева Г.М. Визначник прісноводних водоростей Української РСР. IX. Харові водорості. – К.: Наук. думка, 1991. – 194 с.

Гончаров А.А. Филогенетические связи представителей класса *Zygnematophyceae* (*Streptophyta*): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. – Владивосток, 2005. – 39 с.

Зеров Д.К. Очерк филогении бессосудистых растений. – К.: Наук. думка, 1972. – 320 с.

Костиков И.Ю., Тищенко О.В. Ортотропный рост талломов *Chara* cf. *globularis* Thuill. (*Charophyceae*) в воздушной среде в условиях почвенной культуры // Альгология. – 2008. – 18, № 4. – С. 357-365.

- Кянсен-Ромашикина 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.
- Масюк Н.П. *Chlorodendrophyceae* class nov. (*Chlorophyta*, *Viridiplantae*) у флорі України. 1. Обсяг, філогенетичні зв'язки, систематичне положення // Укр. бот. журн. – 2006. – **63**, № 5. – С. 601-614.
- Масюк Н.П., Костиков І.Ю. Современные взгляды на положение водорослей в системе органического мира // Альгология. – 2002. – **12**, № 2. – С. 151-182
- Масюк Н.П., Костиков І.Ю. Водорості в системі органічного світу. – К.: Академперіодика, 2002. – 178 с.
- Паламарь-Мордвинцева Г.М., Царенко П.М. Красный список водорослей Украины // Альгология. – 2004. – **14**, № 4. – С. 399-412.
- Петров Ю.Е. Происхождение, родственные связи и эволюция водорослей // Жизнь растений. Т. 3. – М.: Просвещение, 1977. – С. 351-354.
- Сайдаковский Л.Я. Пермские и триасовые *Charophyta* Земного шара // Альгология. – 1993. – **3**, № 2. – С. 76-82.
- Сайдаковский Л.Я., Шайкин И.М. Стратиграфические значения харофитов Украины // Тектоника и стратиграфия. Вып. 2. – Киев: Наук. думка, 1976. – С. 74-86.
- Adl S.M., Simpson A.G.B., Farmer N.A., Andersen R.A., Anderson O.R. et al. The new higher level classification of Eucaryotes with emphasis on the taxonomy of Protists // J. Eucaryot. Microbiol. – 2005. – **52**, N 5. – P. 399-451.
- Agardh C.A. Systema algarum. – Lund: Lit. Berlin., 1824. – 312 p.
- Bold H.C., Wynne M.J. Introduction to the algae. – New Jersey: Prentice-Hall, 1985. – 720 p.
- Braun A., Nordstedt O. Fragmente einer Monographie der *Characeen* // Abh. König. Akad. Wiss. Berlin, 1882. – 211 S.
- Bhattacharya D., Friedl T., Damberger S. Nuclearencoded rDNA group-I introns: origin and phylogenetic relationships of insertion site lineages in the green algae // Mol. Biol. Evol. – 1996. – **13**. – P. 978-989.
- Bhattacharya D., Medlin L. Algal phylogeny and the origin of land plants // Plant Physiol. – 1998. – **116**. – P. 9-15.
- Bremer K. Summary of green plant phylogeny and classification // Cladistics. – 1985. – **1**. – P. 369-385.
- Bremer K.C., Humphries I., Mishler B.D., Churchill S.P. On cladistic relationship in green plants // Taxon. – 1987. – **36**. – P. 339-349.
- Chadefaud M. Les végétaux non vasculaires (Cryptogamie) // Traité de Botanique Systématique. – Paris: Masson, 1960. – 1018 p.
- Chapman R.L., Waters D.A. Green algae and land plants an answer at last? // J. Phycol. – 2002. – **38**. – P. 237-240.
- Chapman R.L., Buchheim M.A., Delwiche C.F. et al. Molecular systematics of the green algae // The molecular systematics of plants. 2. – Massachusetts: Kluwer Acad. Publ., 1998. – P. 508-540.
- Engler A. Syllabus der Pflanzenfamilien. 7-te Aufl. – Berlin, 1912. – 367 S.
- Fawley M.W., Yun Y., Qin M. Phylogenetic analyses of 18S rDNA sequences reveal a new coccoid lineage of the *Prasinophyceae* (*Chlorophyta*) // J. Phycol. – 2000. – **36**. – P. 387-393.
- Fott B. Evolutionary tendencies among algae and their position in the plant kingdom // Preslia. – 1965. – **37**. – P. 117-126.
- Friedl T. The evolution of the green algae // Plant Syst. Evol. – 1997. – **11**. – P. 87-101.
- Fritsch F.E. The structure and reproduction of the algae. I. – Cambridge: Univ. Press, 1935. – 245 p.
- Graham L.E. The occurrence, evolution, and phylogenetic significance of parenchyma in *Coleochaete* Brèb. // Amer. J. Bot. – 1982. – **69**. – P. 447-454.
- Graham L.E. *Coleochaete*: advanced green alga or primitive embryophyte? // Ibid. – 1983. – **70**. – P. 5.
- Graham L.E. Origin of land plants. – New York: John Wiley et Sons, 1993. – 287 p.
- Graham L.E., Delwiche C.F., Mishler B.D. Phylogenetic connections between the “green algae” and the “bryophytes” // Adv. Bryol. – 1993. – **4**. – P. 213-244.

- Graham L.E., Wilcox L.W. The occurrence and phylogenetic significance of putative placement transfer cells in the green alga *Coleochaete* // Amer. J. Bot. – 1983. – **70**. – P. 113-120.
- Graham L.E., Wilcox L.W. Algae. – New Jersey: Prent. Hall, 2000. – 700 p.
- Groves J., Bullock-Webster G.R. The British *Charophyta*. – London: Ray Soc., 1920. – Vol. 1. – 141 p.
- Groves J., Bullock-Webster G.R. The British *Charophyta*. – London: Ray Soc., 1924. – Vol. 2. – 129 p.
- Hall J.D., Delwiche C.F. In the shadow of giants: systematics of the charophyte green algae // Unravelling the algae: the past, present and future of algal systematics. – London: Taylor & Francis Group, 2007. – P. 155-169.
- Hall J.D., Karol K.G., McCourt R.M., Delwiche C.F. Phylogeny of the conjugating green based on chloroplast and mitochondrial nucleotide sequence data // J. Phycol. – 2008. – **44**. – P. 467-477.
- Heckman D.S., Geiser D.M., Eidel B.R. et al. Molecular evidence for the early colonization of land by fungi and plants // Science. – 2001. – **293**. – P. 1129-1133.
- Jeffrey C. Kingdoms, codes and classification // Kew Bull. – 1982. – **37**. – P. 403-416.
- Karol K.G., McCourt R.M., Cimino M.T., Delwiche C.E. The closest living relatives of land plants // Science. – 2001. – **294**. – P. 2351-2353.
- Lemieux C., Otis C., Turmel M. Ancestral chloroplast genome in *Mesostigma viride* reveals an early branch of green plant evolution // Nature. – 2000. – **403**. – P. 649-652.
- Lemieux C., Otis C., Turmel M. A clade uniting the green algae *Mesostigma viride* and *Chlorokybus atmophyticus* represents the deepest branch of the *Streptophyta* in chloroplast genome-based phylogenies // BMC Biol. – 2007. – **5**, N 2. – P. 1-17.
- Lewis L.A., McCourt R.M. Green algae and the origin of land plants // Amer. J. Bot. – 2004. – **91**, N 10. – P. 1535-1556.
- Linnaeus C. Species plantarum. – Stockholm: Laurenti Salvii, 1753. – Vol. 1, 2. – 1257 p.
- Marin B., Melkonian M. *Mesostigmatophyceae*, a new class of streptophyte green algae revealed by SSU rRNA sequence comparisons // Protist. – 1999. – **150**. – P. 399-417.
- Mattox K.R., Stewart K.D. Cell division in the scaly green flagellate *Heteromastix angulata* and its bearing on the origin of the *Chlorophyceae* // Amer. J. Bot. – 1977. – **64**. – P. 931-945.
- Mattox K.R., Stewart K.D. Classification of the green algae: a concept based on comparative cytology // Systematics of the green algae. – London; Orlando: Acad. Press, 1984. – P. 29-72.
- McCourt R.M. Green algal phylogeny // Trends Ecol. Evol. – 1995. – **10**. – P. 159-163.
- McCourt R.M., Delwiche C.F., Karol K.G. Charophyte algae and long plant origins // Ibid. – 2004. – **19**, N 12. – P. 661-666.
- McCourt R.M., Karol K.G., Guerlisquine M., Feist M. Phylogeny of extant genera in the family *Characeae* (division *Charophyta*) based on *rbcL* sequence and morphology // Amer. J. Bot. – 1996 a. – **83**. – P. 125-131.
- McCourt R.M., Meiers S., Karol K., Chapman R. Molecular systematics of the *Charales* // Cytology, genetic and molecular biology of algae. – 1996 b. – P. 323-336.
- Melkonian M. Flagellar apparatus ultrastructure in *Mesostigma viride* (*Prasinophyceae*) // Plant. Syst. Evol. – 1989. – **164**. – P. 93-122.
- Melkonian M. Phylum *Chlorophyta*. Class *Prasinophyceae*. – Handbook of Protoctista. – Boston: Jones Bart. Publ., 1990. – P. 600-607.
- Migula W. Die *Characeen* // Rabenhorst's Kryptogamen-Flora Deutschland, Österreichs und der Schweiz. **5**. – Leipzig, 1897. – 175 S.
- Mishler B.D., Churchill S.P. Transition to a land flora: phylogenetic relationships of the green algae and bryophytes // Cladistics. – 1985. – **1**. – P. 305-328.

- Mishler B.D., Lewis L.A., Buchheim M.A. et al. Phylogenetic relationships on the 'green algae' and 'bryophytes' // Ann. Miss. Bot. Gard. – 1994. – **81**. – P. 451-483.
- Nedelcu A.M., Borza T., Lee R.W. A land plant-specific multigene family in the unicellular *Mesostigma* argues for its close relationship to *Streptophyta* // Mol. Biol. Evol. – 2006. – **23**, N 5. – P. 1011-1015.
- Pascher A. Systematische Übersicht über die mit Flagellaten in Zusammenhang stehenden Algenreihen und Versuch einer Einreihung dieser Algenstämme in die Stämme des Pflanzenreiches // Beih. Bot. Centr. – 1931. – **48**, Abt. 11. – S. 317-332.
- Pickett-Heaps J.D. The evolution of the mitotic apparatus: an attempt at comparative ultrastructural cytology in the dividing plant cells // Cytobios. – 1969. – **1**. – P. 257-280.
- Pickett-Heaps J.D. Green algae. Structure, reproduction and evolution in selected genera. – Sunderland (Mass.): Sinauer Ass., 1975. – 606 p.
- Pickett-Heaps J.D. Electron microscopy and the phylogeny of green algae and plants // Amer. Zool. – 1979. – **19**. – P. 545-554.
- Pickett-Heaps J.D., Marchant H.J. The phylogeny of the green algae: a new proposal // Cytobios. – 1972. – **6**. – P. 255-264.
- Prescott G.W. History of phycology // Manual of phycology. – Waltham (Mass.): Chron. Bot., 1951. – P. 1-11.
- Qiu Y.-L. Phylogenie and evolution of charophytic algae and land plants // J. Syst. Evol. – 2008. – **46**, N 3. – P. 287-306.
- Ray D. Historia plantarum. – London, 1686-1704. – Vol. 1-3.
- Sanderson M.L. Molecular data from 27 proteins do not support and precambium origin of land plants // Amer. J. Bot. – 2003. – **90**. – P. 954-956.
- Smith G.M. Cryptogamic botany. I. Algae and fungi. – New York: McGraw-Hill, 1955. – 546 p.
- Stewart K.D., Mattox K.R. Comparative cytology evolution and classification of the green algae with some consideration of the origin of other organism with chlorophylls "a" and "b" // Bot. Rev. – 1975. – **41**. – P. 130-135.
- Stewart K.D., Mattox K.R. Structural evolution in the flagellated cells of green algae and land plants // BioSystems. – 1978. – **10**. – P. 145-152.
- Taylor T.N. The origin of land plants: a paleobotanical perspective // Taxon. – 1982. – **31**. – P. 155-177.
- 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**. – P. 364-375.
- Turmel M., Otis C., Lemieux C. The complete mitochondrial DNA sequence of *Mesostigma viride* identifies this green algae as the earliest green plant divergence and predicts a highly compact mitochondrial genome in the ancestor of all green plants // Mol. Biol. Evol. – 2000. – **19**. – P. 24-38.
- Yoon H.S., Hackett J.D., Ciniglia C. et al. A molecular timeline for the origin of photosynthetic eukaryotes // Ibid. – 2004. – **21**, N 5. – P. 809-818.
- Wood R.D., Imahory K. Monograph of the *Characeae*. A revision of the *Characeae*. – Weinheim: J. Cramer, 1965. – Vol. 1. – 904 p.

Получена 28.08.08

Рекомендовал к печати С.П. Вассер