

Светислав Крстиќ

ВОВЕД ВО ФИКОЛОГИЈА



Скопје, 2021

УНИВЕРЗИТЕТ „СВ. КИРИЛ И МЕТОДИЈ“
ПРИРОДНО-МАТЕМАТИЧКИ ФАКУЛТЕТ,
СКОПЈЕ

СВЕТИСЛАВ С. КРСТИЌ

ВОВЕД ВО ФИКОЛОГИЈА

СКОПЈЕ, 2021

Издавач:

Универзитет „Св. Кирил и Методиј“ во Скопје
Бул. Гоце Делчев бр. 9, 1000 Скопје
www.ukim@ukim.edu.mk

Уредник за издавачка дејност на УКИМ:

проф. д-р Никола Јанкуловски, ректор

Уредник на публикацијата:

Проф. д-р Светислав Крстиќ

Рецензенти

1. Академик Владо Матевски
2. Проф.д-р Зорица Свирчев

Техничка обработка

Проф. д-р Светислав Крстиќ

Лектура на македонски јазик:

М-р Соња Попоска

Слика на корицата:

Воден цвет на Дојранското Езеро предизвикан со масовна доминација на сино-зелените алги од родот *Microcystis* sp. во 2020 година (фото С. Крстиќ)

CIP – Каталогизација во публикација

Национална и универзитетска библиотека "Св. Климент Охридски", Скопје

582.26/.27

КРСТИЌ, Светислав С.

Вовед во фиконологија [Електронски извор] / Светислав С. Крстиќ. – Скопје :
Универзитет "Св. Кирил и Методиј", 2021

Начин на пристапување (URL):

http://www.ukim.edu.mk/mk_content.php?meni=53&glavno=41. – Текст во PDF
формат, содржи 449 стр., илустр. – Наслов преземен од екранот. – Опис на
изворот на ден 09.06.2021. – За авторот: стр. 449. – Библиографија: стр.
421-443

ISBN 978-9989-43-462-4

COBISS.MK-ID 54104069

ПРЕДГОВОР

Фикологија е наука за алгите. Алгите се многу разнообразна група на организми кои се протегаат вдолж целата низа на еволутивни форми, главно определени како растенија. Тие се бројни и широко распространети на Земјата, претставуваат примарни продуценти на органска материја во биосферата и влијаат врз нејзината глобална контрола преку својата улога на главни иницијатори на промените во животната средина. Сепак, поголем број од нас, воопшто, не е ни свесен за нивното постоење, а уште помалку за нивната клучна улога за животот на нашата планета.

Учебникот „*Вовед во фикологија*“ првенствено е наменет за студентите на Институтот за биологија при Природно-математичкиот факултет на Универзитетот „Св. Кирил и Методиј“ во Скопје. Тематиката која е обработена соодветствува со поголем број предметни содржини на додипломските студии, но според својот обем на информации учебникот претставува и базична литература за студентите на постдипломските и докторските студии. Секако дека примената на овој учебник не е ограничена само на горенаведената институција, бидејќи корисни информации за оваа специфична група на организми можат да пронајдат сите кои сакаат да ги прошират своите сознанија.

Топла и искрена благодарност упатувам кон академик проф. д-р Владо Матовски и проф. д-р Зорица Свирчев за исцрпното анализирање на текстот и бројните корисни сугестии кои придонесуваат овој ракопис да ја добие својата конечна форма.

М-р Борис Алексовски методично и внимателно изврши корекција на правописните и граматички грешки во текстот.

Долгите години, посветени во проучувањето и љубовта кон алгите, се резултат на пренесената страст, знаење и безусловната поддршка на моите учители. Оваа книга е посветена на проф. д-р Љубица Петровска (1927-2016), проф. д-р Панче Стојановски (1940-) и проф. д-р Јелена Блаженчиќ (1936-).

ВОВЕД ВО СИСТЕМАТИКА

Потврдено е дека еволуцијата на живиот свет на планетата Земја трае повеќе од 3,5 милијарди години, во кој долг временски период се создаваа, исчезнуваа и се одржуваа многубројни органски форми на животот, продолжувајќи го континуитетот сè до денес. Уште од античките филозофи и природонаучници, па дури до 18. век, општоприфатени беа мислењата дека видовите се создале без оплодување, со трансформација во скокови (на пример, „црви настануваат од распаднати тела на животни или со волшебната моќ на Господ“). Но, веќе од средината на 18. век станува јасно (преку доцните дела на Carl Linnaeus 1707-1778) дека поголемата или помала сличност на видовите е во директна врска со нивната сродност „скалестата“ различност од поедноставните кон посложените видови на еволуцијата и дека варијабилноста во рамките на видовите може да претставува зачеток на создавањето на нови видови. J.V.Lamarck (1744-1829) во своите дела е зачетник на науката за десценденцијата (научен став дека видовите потекнуваат едни од други според еволутивните законитости на развитокот), а со делото „Потекло на видовите“ во 1859 година, Charles Darwin (1802-1882) конечно ги воспоставува вистинските основи на еволуциската поврзаност помеѓу видовите.

Вистинските причини за еволуцијата на видовите се насираа дури и во делата на античките природонаучници со мислења дека е потребно активно „прилагодување“ на видовите кон својата околина, дека е возможно нови органи и делови на организми да настанат поради „потреба“ и дека така стекнатите особини се наследуваат, односно пренесуваат на потомството (правец во науката познат како ламаркизам). Спротивно на тоа, Darwin како централна сила на еволуцијата цврсто ја поставува борбата за опстанок поради природната селекција (правец познат како дарвинизам). И додека ламаркизмот во развојот на научната мисла во основа останал непотврден, теоријата на селекција (дарвинизмот) до денес прерасна во општоприфатена и принципиелна потврда на еволуцијата. Подоцна, беа откриени и потврдени и останатите фактори на еволуцијата, кои во почетокот не беа доволно суштински прифатени, какви што се: географската изолација, мутацијата на наследните фактори, хибридизацијата, рекомбинацијата, генетската изолација и слично. Поради тоа, денес е создадена и целосно прифатена таканаречената **синтетска теорија на еволуцијата**.

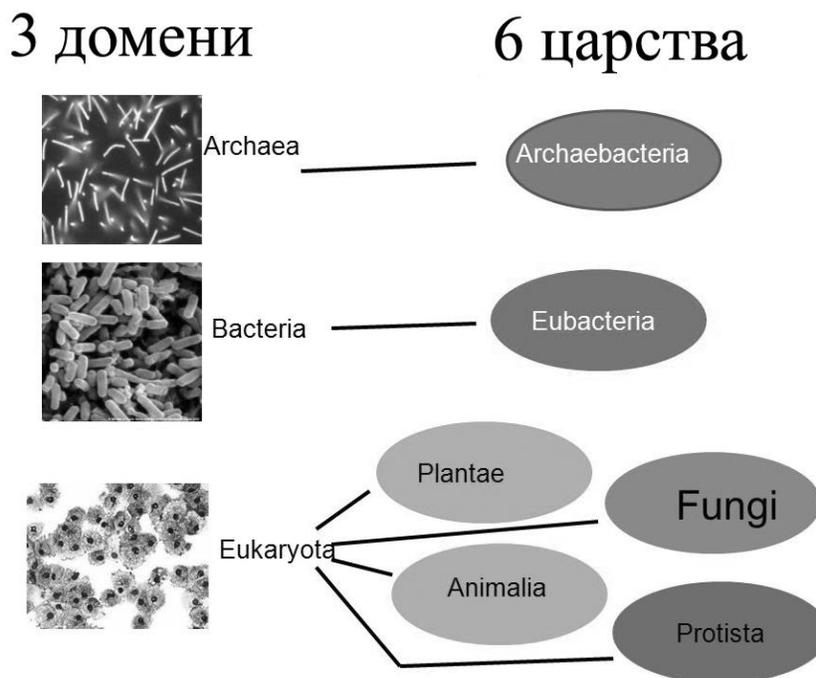
До неодамна вкупното разнообразие на живиот и фосилниот свет беше поделено на две царства: растително и животинско. Во рамките на растителното царство се издвојуваа две подгрупи: нижи (галофитни) и виши (кормофитни) растенија, слично како и кај животните: нижи (безрбетни) и виши (рбетни) животни. Врз основа на најновите сознанија од крајот на 20-тиот век таквиот став е фундаментално изменет со поставување на најмалку 5 царства: Monera (Bacteria), Protista, Fungi, Plantae и Animalia.

Во Monera се поместени организмите кои во цитоплазмата немаат морфолошки издиференцирано јадро, јадренце, повисоко организирани хромозоми, хистони, митохондри, пластиди и други цитоплазматични органели типични за еукариотската

клетка. Во клеточниот ѕид наместо целулоза и хитин поседуваат гликопептид *муреин*, кај нив не се познати митозата и мејозата, а половиот процес, доколку е застапен, може да е само коњугација. Во цитоплазмата поседуваат еден или повеќе делови богати со ДНК кои се нарекуваат нуклеоплазма или нуклеоид. Според најновите сознанија, Monera опфаќаат околу 3.600 видови, од кои околу 1.600 припаѓа на микоплазмите, бактериите, вирусите и актиномицетите, додека околу 2.000 на сино-зелените алги (цијанобактериите).

За разлика од прокариота, еукариота во клетките содржат морфолошки диференцирано јадро, митохондрии, пластиди и други органели. Клеточниот ѕид им е од целулоза или хитин и повеќето се размножуваат полово, често со смена на јадровите фази. Во рамките на групата еукариота поместени се три царства: Vegetabilia, Micetalia (Fungi) и Animalia. Последните податоци евиндетираат дека денес се познати околу 350.000 рецентни видови растенија, 120.000 видови габи и околу 1.300.000 видови животни.

Истражувањата, сепак, потврдуваат дека прокариотите (Monera) е многу поразнообразна група, поради што денес таа се поделува на 2 домена: Bacteria и Archaea, кои помеѓу себе се разликуваат во иста мерка како и секоја од нив од еукариотските форми. Ниту една од овие три групи не е филогенетски претходник на другата, поседуваат заеднички карактеристики, но и особини кои се својствени само за секоја од нив. Надвор од наведената еволуциона шема и понатаму се наоѓаат вирусите со особини далеку поразлични од сите други организми, но со исклучително големо биолошко значење (слика 1), како и некои денес познати гранични форми на живот, какви што се *прионите* на пример.



Слика 1. Еволуциони групи на живите организми.

Покрај фактот што повеќето растенија и животни се одликуваат со наведените особини, во двете групи постојат голем број на организми кои според своите својства и ваквите критериуми не би можеле да се наведат ниту како растенија ниту како животни. Такви се, пред сè, многу едноклеточни организми и габите. Помеѓу едноклеточните форми се наоѓаат автотрофи кои немаат клеточен сид и активно се движат (*Gymnodinium palustre*, *Chloroamoeba heteromorpha* и др.), но има и хетеротрофи со јасно диференциран клеточен сид (видовите на родот *Astasia*). Покрај тоа, многу едноклеточни организми се миксотрофни, што значи дека органските материи можат самите да ги создаваат или да ги користат од средината во која живеат.

Во системот на класификација на организмите на две царства посебно е сомнителна положбата на габите, кои според поранешните називи (Mycophyta, Eumycophyta) се поместени во групата на растенија (*phyton* - растение). Но, габите се карактеризираат со низа на особини различни од тие на растенијата, какви што се: начинот на исхрана, состав на клеточниот сид, механизам на реакција на светлина, хормонален систем и друго. Како што е познато, габите се хетеротрофни организми, а во клеточниот сид содржат хитин (освен Oomycetes). Како единствена и специфична особина на габите се наведува постоење на пори во попречните сидови на повеќеклеточните хифи кои, освен за цитоплазматична комуникација, служат и за миграција на јадра. Пигментот меланин познат е за некои претставители на животинското царство, кај растенијата не е утврден, но познат е и за некои видови габи. Разликите помеѓу растенијата и габите, покрај автотрофноста, се јавуваат и во дејството на светлината на морфо-генетските процеси. Кај васкуларните растенија, зелените алги, еуглените и харите во тие процеси по правило активен е црвениот дел на спектарот со максимум на 660 nm, додека кај габите таква активност и морфогенетски промени предизвикува светлина со бранова должина од 320 - 480 nm. Во циклусот на развој кај габите се јавуваат хаплоидниот стадиум и стадиум на две јадра (дикарион), смена на генерации постои само кај попримитивните претставители на габите, додека кај „вишите“ растенија, а посебно кај алгите, таа е честа појава.

Како што се гледа, габите се разликуваат по цела низа на особини од растенијата, од една страна, а од друга, покажуваат особини типични за животните, какво што е на пример присуството на пигментот *меланин*. Покрај тоа, цитохром системот за пренос на електрони во процесот на дишење кај габите многу е сличен на системот кај птиците и цицачите, а се разликува од тој кај растенијата. Во исто време, габите поседуваат и особини типични за растенијата, какви што се неограничениот раст, поседување на клеточен сид и апсорпција преку зголемена надворешна површина. И, доколку на сето ова се додаде полифилетското потекло на габите, станува многу јасно зошто тие се издвојуваат во посебно царство *Mycetalia* (Fungi), кое во системот на живите организми се наоѓа помеѓу *Animalia* и *Vegetabilia*.

Биолошката наука која ја изучува таксономската разновидност на организмите и ги појаснува нивните еволутивни и филогенетски односи се нарекува *Систематика*. Имајќи го предвид огромниот број и разнообразие на познатите рецентни видови, но и

податоците за исчезнатите форми на живот, евидентно е дека систематиката има единствена задача да го евидентира и регистрира севкупниот жив свет. Поради тоа, нужно се наметнува потребата за групирање, односно класифицирање, преку кое се постигнува прегледност, достапност и рационално користење на енормниот број податоци за живите форми. Природниот систем на класифицирање на живите форми, базиран, пред сè, на еволуционите и филогенетските врски, нужно подразбира секоја форма да добие свој назив. Делот на систематиката кој ги разработува теоретските принципи и практичните апликации при доделувањето на називите на таксоните се нарекува *номенклатура*. Сепак, фундаменталната задача на филогенетската систематика е во расветлувањето на прашањата за потеклото и постанокот на разновидноста помеѓу живите форми, причините и законите кои доведуваат до диференцирањето на сродните форми и слично. За во потполност да ја исполни својата цел, систематиката нужно мора да стои во тесна врска со останатите биолошки дисциплини, какви што се: еволуционата морфологија, цитологија, генетика, биохемија, екологија, биогеографија, палеоботаника и многу други.

ТАКСОНИ И ТАКСОНОМСКИ КАТЕГОРИИ

Секој систем на класификација, во кои спаѓа и биолошкиот, е хиерархиски систем на поединици. За означување на систематските единици од кој било ранг, според Меѓународниот Кодекс на Ботаничката Номенклатура, усвоен е терминот *таксон*. Таксонот претставува реален или конкретен ентитет независен од хиерархискиот ранг, односно тоа е конкретен вид (на пр. *Acetabularia mediterranea*), ред (Dasicladales), тип (Chlorophyta) и слично. Научните имиња на таксоните се латински или се третираат како латински и се пишуваат и нарекуваат според принципите и правилата на споменатиот кодекс.

Таксономските или систематските категории, од друга страна, претставуваат апстрактни поими со кои се означува кој било таксон или група на организми кои се на исто рамниште во хијерархискиот ред. Во биолошката класификација се разликуваат основни и дополнителни таксономски категории (табела 1). Основните таксономски категории се: *вид, род, фамилија, ред, класа, тип* и *царство*.

Врз основа на тоа, секој таксон припаѓа на определена таксономска категорија. Таксономската категорија го определува местото на таксоните во хиерархискиот ред на биолошката класификација, додека самиот ред е одраз на еволуцијата. Според *Меѓународниот кодекс на ботаничката номенклатура* „секое растение припаѓа на определен низ на таксони од постепено понизок ранг, помеѓу кои како основен се јавува рангот на вид“.

Вид (species) и популација - популацијата (кај организмите со полов процес на размножување) е најчесто дефинирана како:

- група на единки кои потенцијално можат меѓусебно да се размножуваат,
- единките во таа група се просторно блиску, така што размножувањето е овозможено,

- продукт на нивното размножување се фертилни потомци.

Популацијата е најмалата еволуциона единица во природата. Природната селекција делува на ниво на популацијата и доведува до измена на генската фреквенција. Генетската фреквенција може да се измени и поради случајни природни феномени (генетски скок), но во таксономијата не е вообичаено да се именуваат популациите, туку единките (а преку нив и популациите) кои се групираат во видови. Видот е категорија која наједноставно се открива во природата и претставува основа на вкупната таксономија.

Табела 1. Основни и дополнителни категории во таксономската класификација на видовите.

Основна	К а т е г о р и ј а	Дополнителна
Надцарство (Superregnum)		
Царство (Regnum)		Подцарство (Subregnum)
Тип (Divisio)		Поттип (Subdivisio)
Класа (Classis)		Поткласа (Subclassis)
Ред (Ordo)		Подред (Subordo)
Фамилија (Familia)		Подфамилија (Subfamilia)
		Трибус (Tribus)
		Подтрибус (Subtribus)
Род (Genus)		Подрод (Subgenus)
		Секција (Sectio)
		Подсекција (Subsectio)
		Серија (Series)
		Подсерија (Subseries)
Вид (Species)		Подвид (Subspecies)
		Вариетет (Varietas)
		Подвариетет (Subvarietas)
		Форма (Forma)
		Подформа (Subforma)

Што е вид? Во науката се одвива остра полемика околу овој проблем, поради што постојат неколку дефиниции, како:

1. Биолошка дефиниција на видот (Biological Species Concept - BSC) - Ова е далеку најпознатиот концепт на видот, воведен од прочуениот зоолог Ernst Mayer. Според него потенцијалот на две популации да создадат фертилно потомство е единствен критериум според кој треба да се одлучи дали тие треба да се класифицираат како ист вид или не. Односно, доколку две популации на единки меѓусебно создаваат фертилно потомство треба да се сметаат за ист вид, но доколку создаваат стерилно потомство, или пак воопшто не создаваат потомство, припаѓаат кон два посебни вида. Покрај неговата широка употреба и денес во некои области на зоологијата, овој концепт, сепак е главно отфрлен поради следните критики:

- Овој концепт ги меша шемата и процесот. Доколку процесот (во овој случај процесот на еволуцијата на пречките при размножувањето - стерилитет) се вклучи во дефиницијата на видот, тој веројатно ќе се однесува само на ограничена група на организми;
 - Денес се смета дека овој концепт е, исто така, и нелогичен! Зошто можноста за создавање на фертилно потомство би била единствена карактеристика за да се одлучи што е вид? Помеѓу растенијата постојат бројни примери за видови кои се разликуваат во морфологијата, распространувањето, биологијата на репродукција, а еволутивно не развиле пречки во размножувањето. Еден од типичните примери се орхидеите кои најчесто се морфолошки адаптирани кон различни опрашувачи, но во случај на вештачко оплодување од страна на човекот, скоро сите видови продуцираат фертилно потомство. Со други зборови, растенијата не развиваат пречки во размножувањето за да се стекнат со терминот вид;
 - Овој концепт воопшто не е применлив за формите кои не се размножуваат со полов процес.
2. Филогенетска дефиниција на видот (Phylogenetic Species Concept – PSC) - Ова е всушност група на слични концепти, според кои видот треба да биде дефиниран според заеднички предок (односно историски) и понекогаш преку можност за дијагностицирање (видовите би требало да се издвојуваат според некои карактеристики). Предност на овој концепт е дека има јасен еволутивен приод и дека не е лимитиран во однос на поединечни карактеристики (како способноста да се продуцира фертилно потомство). Сепак, и овој концепт покажува определени слабости:
- Тежок за работа, бидејќи не овозможува реални насоки како границите на видот треба да се дефинираат. Човекот и шимпанзото имаат заеднички предок, но ние не ги сметаме за ист вид;
 - Како и претходниот концепт, основна критика и за овој е мешањето на шемата и процесот, при што во овој случај се работи за процеси во определена еволутивна историја;
 - Денес станува сè појасно дека „младите“ видови најчесто не го исполнуваат критериумот за единствен заеднички предок, факт добро документиран преку истражувањата на популационата генетика.
3. Морфолошка дефиниција на видот (Morphological Species Concept - MSC) и Дефиниција според генотипски кластери (Genotypic Cluster Definition - GCD) - Според овој концепт две популации се третираат како различни видови доколку тие се „дисконтинуирано издвоени според морфолошките карактеристики“, што значи дека два или повеќе вида се препознаваат преку комбинација на морфолошки особини и дека границата помеѓу видовите е означена со отсуство на некаква комбинација на морфолошките особини помеѓу тие видови. Дефиницијата според генотипските кластери ја има истата дефиниција, само што таа се однесува на дисконтинуитет во

генотипските варијации. Овие два концепта се засноваат единствено на морфолошка шема и не вклучуваат никаков процес, односно немаат никаква еволутивна перспектива, што е и нивна основна критика. Од друга страна, неопходни се дополнителни критериуми за да се надминат проблемите со полиморфните видови (на пример женки и мажјаци со различна морфологија, или различни по морфологија фази во животниот циклус - проблем типичен кај алгите, и слично). Во пракса, сепак, ова е најшироко користениот концепт за дефиниција на видот во ботаниката.

Според тоа, денес прифатената реална дефиниција на видот е: **вид е популација на единки кои имаат заеднички генетски, биохемиски, физиолошки и морфошки особини, а при тоа се определени просторно, географски и историски.** Притоа, во рамките на популациите на еден вид постојат **преодни форми** како резултат на адаптацијата на надворешните услови. Помеѓу различните видови **нема преодни форми.**

Род (genus) - секој вид припаѓа кон некој род. Род е збирна таксономска категорија која ја сочинуваат видови меѓусобно блиску поврзани со сродствени односи. Родот, како и видот, одговара на односите кои реално постојат во природата. Според бројот на видови кои влегуваат во состав на родот се разликуваат: а) **политипен род** - опфаќа поголем број видови; б) **олиготипен род** - со неколку видови; в) **монотипен род** - со само еден вид. Родот се разликува од останатите таксономски категории од повисок ранг по тоа што неговиот назив е составен дел на името на видовите кои му припаѓаат (на пр. *Volvox globator* L., *Volvox aureus* Ehr., *Volvox gigas* Росок и т.н.). Името на родот секогаш се пишува со голема буква, а од примерите се гледа дека имињата на видовите се бинарни (лат. binarius = двоен), односно комбинација од два збора, од кои првиот е името на родот, а вториот е епитет кој поблиску го одликува видот. Од самото име на видот, на пр. *Volvox gigas*, може да се заклучи дека се работи за вид чии индивидуи се големи (лат. gigas = огромен), што е одлика на тој вид со крупни околу (3 mm) топчести колонии. По името на видот, или останатите пониски таксони, се пишува името (презимето) или негова скратеница кое му припаѓа на авторот кој прв го опишал и така го именувал видот. Во нашиот пример скратеницата L. се однесува на прочуениот шведски ботаничар Carl von Linné (1707-1778), додека Ehr. на познатиот германски природонаучник Christian Gottfried Ehrenberg (1795-1876).

Фамилија (familia) - Сродните родови се групираат во фамилии кои опфаќаат еден или повеќе родови кои имаат заедничко потекло и се разликуваат од останатите фамилии. По ботаничкото правило називот на фамилијата се формира со додавање на наставката - **aceae** на основата на името на типичниот род на таа фамилија (на пр. фамилијата *Volvocaceae* добила назив според родот *Volvox*).

Ред (ordo) е значајна таксономска категорија во рамките на која се обединуваат една или повеќе филогенетски блиски фамилии. Називот на редот се добива кога на името на основата на родот, по кој е именувана карактеристичната фамилија се додава наставката – **ales** (*Volvocales*).

Класа (classis) е таксономска категорија која обединува еден или повеќе редови. Името на класата, по правило, се формира според карактеристиките кои ги истакнуваат некои од основните особини, а карактеристична наставка кај алгите е – *phyceae* (Volvocophyceae).

Класите се обединуваат во **типови-раздели (divisio)** кои меѓусебно се разликуваат по фундаментални особини и во основа ги претставуваат основните еволутивни линии на развиток на поединечните групи организми. Типична наставка за раздел или тип кај алгите е – *phyta* (Chlorophyta).

Таксономијата на алгите историски е комплицирана научна задача која и денес предизвикува доста контраверзни ставови. Основата на проблемите со реалното толкување на таксономската припадност на различните видови секако е големото разнообразие на рецентните и фосилни видови алги, нивната нејасна филогенетска поврзаност, како и недостиг на единствена база на податоци во однос на екологијата, животните циклуси и молекуларните аспекти на животните процеси кај алгите. Секвенционирање на гените, или компарацијата на генетската сличност, е една од најактивните научни области во модерната систематика на алгите која обезбедува значајни нови сознанија за односите помеѓу алгите. Но, како коректно забележуваат Manhart и McCourt (1992): „...молекуларните податоци не се магична алатка за сите проблеми во систематиката. Некои молекуларни податоци се информативни, додека другите водат во погрешна насока. Тие се исполнети со многу проблеми како и морфолошките податоци...“.

Бројни морфолошки и други карактеристики беа користени како таксономски маркери за достигнување на реалната еволуциона слика за систематика на алгите и нивна таксономска поставеност. Една од клучните генетско-морфолошки особини, која можеби и најреално ги претставува различните алгални групи, е постоењето и градбата на хлоропластите, според која сите алги се поделени во четири групи:

1. Прокариотски алги – **Cyanophyta** (сино-зелени алги) се прокариотски по градба и не поседуваат хлоропласти;
2. Еукариотски алги со хлоропласти обвиткани со *двојна мембрана матична за хлоропластот* – во оваа група припаѓаат: **Glaucophyta** (алги значајни во еволуцијата на хлоропластите), **Rhodophyta** (црвени алги) и **Chlorophyta** (зелени алги);
3. Еукариотски алги кај кои хлоропластот е обвиткан и со *една мембрана* од хлоропластниот ендоплазматичен ретикулум – тука се поместени **Euglenophyta** (еуглени), **Dinophyta** (огнени алги или динофлагелати) и **Apicomplexa** (хетеротрофни флагелати со безбојни пластиди);
4. Еукариотски алги кај кои хлоропластот е обвиткан со *две мембрани* од хлоропластниот ендоплазматичен ретикулум – оваа група опфаќа бројни алгални форми кои припаѓаат кон три големи типа: **Cryptophyta** (криптофитни алги), **Heterokontophyta** (хетероконтни алги) со голем број на класи како

Chrysophyceae (златни алги), **Bacillariophyceae** (дијатомеи), **Xanthophyceae** (жолто-зелени алги), **Phaeophyceae** (кафеави алги) помеѓу останатите, и **Prymnesiophyta** (хаптофитни алги).

За потребите на оваа книга ќе биде искористена комбинирана класификација на главните групи алги, со нивно релативно детално објаснување. Деталното опишување на сите познати алгални таксономски категории во многу би го обременило овој текст и би ја надминало неговата основна функција.

ОПШТИ КАРАКТЕРИСТИКИ НА АЛГИТЕ

Што е тоа алга? Најголемиот дел на генетската разновидност на нашата планета им припаѓа на бактериите и археобактериите, додека најголемиот дел на еукариотската генетска разновидност отпаѓа на различните видови алги и амеби, при што единствено алгите содржат хлорофили и се способни за фотосинтеза. Според тоа, алгите, кои некогаш се класифицираа во единствена таксономска група, денес се сметаат за филогенетски исклучително полифилетска група на организми. Терминот „алга“ во тој случај најдобро се користи за опишување на своевиден „животен стил“, односно организам кој најчесто живее во вода, поседува хлорофил и не припаѓа кон васкуларните (вишите) растенија.

Во основата на систематиката и еволуцијата на еукариотите стои концептот на „ендосимбиозата“. Во својата најопшта форма овој концепт подразбира дека еукариотската клетка се формира преку заедничката соработка на прокариотските предци. Се претпоставува дека оригиналниот прокариотски праорганизам би можела да биде некаква форма на археобактерија која опстојувала во услови на висока температура и силно кисела средина, но не била во состојба да врши фотосинтеза или ефективно да го искористува кислородот. Во таква клетка-домаќин митохондриите се јавуваат по „проголтувањето“ (воспоставување на симбиотска врска) на бактерија способна за респирација, појава за која денес се смета дека се случила само еднаш во текот на еволуцијата. Подоцна се јавува истиот процес и во однос на хлоропластите, во овој случај преку симбиотска врска со фотосинтетска бактерија (цијанобактерија), но ваквата симбиоза се воспоставува повеќе пати во текот на еволуцијата (за разлика од митохондриите) при што неколку различни групи на цијанобактерии беа вклучени во ендосимбиозата. За некои хлоропласти (како кај групата Chromista) се смета дека настанале преку симбиоза на еукариотска клетка која не била способна за фотосинтеза и која „проголтала“, исто така, еукариотска клетка способна за фотосинтеза (секундарна ендосимбиоза). Овие процеси јасно се претставени кај денешните фотосинтетски организми: различните групи имаат различни видови хлоропласти кои содржат различни варијанти на хлорофилот преку кои, заедно со останатите пигменти во цитоплазмата, денес се издвојуваат различните алгални групи.

Алгите во природата се широко распространета и значајна група на организми. Нивната улога посебно доаѓа до израз во општиот циклус на кружењето на материјата, во

кој тие се јавуваат како примарни органски продуценти. Терминот алга потекнува од латинскиот збор *alga* и во буквален превод значи 'морска трева'. Како биолошки термин, алгите опфаќаат поголем број типови на нижи растенија кои во своите клетки имаат хлорофил и кои се типични жители на водните биотопи, иако доста широко се распространети и вонводната средина.

Во морфолошки поглед алгите се одликуваат со специфично градено вегетативно тело кое го нарекуваме **thallus**. Талусот на алгите е со различна големина од неколку микрометри до повеќе десетини метри и на различен степен морфолошки издиференциран. Помеѓу алгите се среќаваат организми на *едноклеточно, капсално, колонијално, трихално, сифонално, сифонокладално* и *паренхиматично* ниво на морфолошката организација. Тоа што е заедничко за сите нивоа на морфолошката организација кај алгите е дека нивното вегетативно тело, и колку да е сложено по градбата, никогаш не е диференцирано на корен, стебло и лист.

Поради тоа што во своите клетки имаат хлорофил, алгите се способни за фотосинтеза, односно фотоавтотрофно да се исхрануваат. Меѓутоа, кога станува збор за начинот на исхрана на алгите, значајно е да се нагласи дека помеѓу нив се наоѓаат и организми кои можат да се исхрануваат миксотрофно (автотрофно, хетеротрофно, анимално и сл.) и хетеротрофно. Миксотрофијата и хетеротрофијата се јавуваат или при изменети услови во надворешната средина или пак се постојана особина, но секогаш хетеротрофноста е од секундарен карактер.

Алгите се организми кои се размножуваат вегетативно, бесполово (со спори) и полово. Во нивниот циклус на развој по правило доминира **хаплоидната** (n број на хромозоми) фаза.

Првичната средина во која алгите се создале и развиле е водата. И денес, најголемиот број на алгите се наоѓа во водна средина, иако многу во текот на еволуцијата се прилагодиле за живот надвор од водата, па ги наоѓаме во почвата, на кората на дрвјата, влажните карпи, градежен материјал (цигли, сидови), односно на осветлени и повеќе или помалку влажни места на копното.

Алгите живеат самостојно или во заедница со други растителни и животински организми. Меѓусебните односи на алгите и другите организми со кои тие се здружуваат се остваруваат на многу различни начини и во различна мерка се сложени. Многу од алгите само ја населуваат површината на другите растенија или животни, додека другите во текот на еволуцијата создале многу сложени меѓусебни односи, како на пример алгите и габите во лишаите, или алгите и некои попримитивни животни - *зоохлорели*, и слично.

Во однос на положбата на алгите во општиот систем на живиот свет меѓу научниците владеат неусогласени ставови околу сино-зелените алги и некои активно подвижни алги. Бидејќи сино-зелените алги се прокариотски организми во современата микробиолошка литература тие се сметаат за бактерии и се нарекуваат *Cyanobacteria*. Наспроти тоа, помеѓу алгологите владее правилно гледиште дека, и покрај својата прокариотска градба, тие припаѓаат кон алгите и се нарекуваат *Cyanophyta*.

Табела 2. Современ систем на класификација на алгите.

Царство	Тип	Забелешки
Monera	<i>Cyanobacteria</i> (~2.000 видови)	Сино-зелени алги
Protista	<i>Euglenophyta</i> (~550 видови)	Еуџлени
	<i>Cryptophyta</i> (~100 видови)	Мистериозна група со особини на повеќе царства (хлорофил е како кај жолтиото царство, фикобилини како црвеноото, скроб за резервна материја и мембрански протеини како еуџлениите)
	<i>Haptophyta</i> (~200 видови)	Се разликуваат од другите Chromista според поседување на хитинема и карбонати во клеточниот ѕид, а оцусуиво на маслигонема.
	<i>Chlorarachniophyta</i>	
	<i>Glaucophyta</i>	Еукариоти со дефиниран нуклеус, еноклеточни флагелати со 2 нееднакви камишка кои имаат два реда на нежни влакна. Содржат Chl a, β -каротен, зеаксантин и фикобилини. Скроб вон хлоропластиите како резервна материја како кај црвениите алги.
Chromista (жолто царство) Вклучува и безименити групи Oomycota, Haptophytridomycota, Labyrinthulomycota и 'Vicosocida'	<i>Chrysophyta</i> (~1000 видови)	Златни алги
	<i>Parmophyta</i>	Еноклеточни, ситни форми без флагелуми, клеточен ѕид со силикајни ѝлочи, веројатно дел на златниите алги.
	<i>Sarcinochrysidophyta</i>	Веројатно продоци на Phaeophyta.
	<i>Xanthophyta</i> (~600 видови)	Зелено-жолти алги
	<i>Eustigmatophyta</i>	Еноклеточни, кокоидни видови со или без флагелум во пресни води или ѝочви (Eustigmatos)
	<i>Bacillariophyta</i> (~10.000 видови)	Силикајни алги Ѓ дијајомеи
	<i>Raphidophyta</i>	Еноклеточни флагелати без клеточен ѕид, камишциите како кај Pyrrophyta (Vacuolaria).
	<i>Dictyochophyta</i>	Силикофлагелати со само 2 познати реценити морски вида, доминантни како фосили пред 120 м.л.
<i>Phaeophyta</i> (~2.000 видови)	Кафеави алги	
Alveolata Вклучува и групи на организми каков е паразитскиот род Plasmodium	<i>Pyrrophyta</i> (~3.000 видови)	Огнени алги
Rhodoplantae (црвено царство)	<i>Rhodophyta</i> (~5.000 видови)	Црвени алги
Viridiplantae (зелено царство) Вклучува мовови и ситие васкуларни расипенија	<i>Chlorophyta</i> (~10.000 видови)	Зелени алги

Во врска со положбата на некои едноклеточни и колонијални активно подвижни алги во системот на живите организми неусогласеноста постои поради нивните карактеристики дека некои се од „растително“, а други од „животинско“ потекло.

Имено, таквите алги активно се движат со помош на локомоторен апарат, и имаат хлорофил освен некои исклучоци за кои се знае дека дополнително го изгубиле. Организмите, на вакво ниво на организација, главно припаѓаат кон фотоавтотрофи кои лесно можат да преминат на миксотрофен начин на исхрана, додека некои се и хетеротрофи. Некои од овие форми се гимнопласти, другите на својата површина имаат пеликула, тека или клеточен сид. Вакви особини имаат алгите од типовите: Euglenophyta и некои претставници на Rhodophyta, Chrysophyta, Xanthophyta и Chlorophyta. Факт е дека поединечни форми на алги од овие типови имаат сличности со организмите кои се вбројуваат во животинското царство на класата Mastigophora (лат. mastigophorus - оној што носи камшици), но не би можеле да се сложиме дека и наброените групи од алги припаѓаат кон таа класа во која многу од зоолозите ги проучуваат. Според принципиелното алголошко мислење, сличноста на овие две групи организми е последица на паралелната морфолошка еволуција, а не на сродствените односи помеѓу нив. Покрај тоа, при таквата погрешна класификација, основниот критериум била морфолошката градба која е нормално слична кај организми кои живеат во повеќе или помалку исти услови на средината, поради што се потребни и други критериуми на класификација како би се избегнале можните грешки, до кои доведуваат сличностите во адаптацијата на потполно различни организми кон исти животни услови. Доколку се земе предвид единствениот веродостоен критериум дека кој било организам кој поседува хлорофил, изведува фотосинтеза и автотрофно се исхранува припаѓа кон растенијата, тогаш јасно произлегува дека едноклеточните подвижни организми со такви својства се растенија.

Таков е случајот со голем број на примери кои во зоолошката литература се третираат како животни (*Volvox*, *Euglena*, *Peridinium*, *Ceratium* и други). Што се однесува до современите едноклеточни подвижни организми кои се наведуваат како алги, но не поседуваат хлорофил (*Astasia*, *Peranema*, *Hyaliella*, *Prototheca* и сл.) познато е дека тие секундарно постанале хетеротрофи.

Главно поради своето полифилетско потекло, алгите според најновите истражувања се поместени помеѓу различните царства и често доведени во блиско сродство со организми кои досега се сметале за целосно различни еволутивни правци. На табела 2 претставени се денешните трендови на класификацијата на алгите, но со јасна напомена дека и овој систем е само пресек на досегашните научни достигнувања и е сè уште далеку од реалните филогенетски врски во природата.

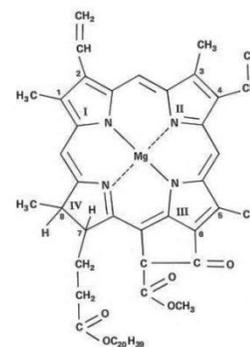
ИСХРАНА НА АЛГИТЕ

Според начинот на исхрана алгите се фотоавтотрофни, миксотрофни, а можат да бидат и хетеротрофни. Сепак, најголем дел припаѓа кон фотоавтотрофните организми, односно организми кои се способни за фотосинтеза. Фотосинтезата е сложен физиолошки

процес кој се состои од цела низа реакции преку кои, со помош на сончевата енергија и хлорофилот, од јаглерод диоксид и водата се синтетизираат органски соединенија. Во процесот на фотосинтезата кај алгите, но и кај вишите растенија, се ослободува елементарен кислород.

Пигменти и боја на алгите - Фотосинтезата се одвива само во присуство на определени пигменти помеѓу кои како основни се јавуваат хлорофилите. Покрај хлорофилите, алгите поседуваат и пигменти од групите на каротини, ксантофили и фикобилини (билипротеини). Кај растенијата во целост откриени се пет вида на хлорофили означени со буквите *a*, *b*, *c*, *d* и *e*. Хлорофилот *a* се наоѓа кај сите алги и вишите растенија. Во тој поглед кај алгите се издвојува типот на сино-зелените алги кај кои е присутен само хлорофилот *a*, додека останатите типови имаат и некој друг вид хлорофил: Chl *a* и *b* - Euglenophyta, Chlorophyta, Charophyta и вишите растенија; Chl *a* и *c* - Pyrrophyta, Chrysophyta, Bacillariophyta, Phaeophyta; Chl *a* и *d* - Rhodophyta; Chl *a* и *e* - Chrysophyta, Xanthophyta.

Хлорофилите се составени од систем на порфирински прстени сличен на хемоглобинот, но наместо атом на железо во центарот поседуваат атом на магнезиум (структурата прикажана на сликата десно). Хлорофилот *a* е примарен фотосинтетски пигмент (рецептор на светлината во фотосистем I на светлата реакција) кај сите фотосинтетски алги и зафаќа 0,3-3,0% од сувата тежина на алгата. Хлорофилот *a* е нерастворлив во вода, но растворлив е во алкохол, бензен и ацетон. Овој пигмент има два главни пика на апсорпција *in vitro*, еден во црвениот дел на спектарот на 663 nm бранова должина, и друг на 430 nm.



Структура на хлорофилот

Каротините и ксантофилите, познати под заедничко име - **каротиноиди**, се наоѓаат во клетките на сите алги, додека фикобилините само кај сино-зелените, црвените и некои претставници на огнените алги (табела 3). Во однос на хлорофилите овие пигменти се помошни, бидејќи имаат функција апсорбираната светлина да ја спроведат до фотосинтетски активниот хлорофил *a*, односно се посредници во фотосинтезата.

Една од позначајните особини на фотосинтетските пигменти е својот максимум на апсорпција да го имаат во различните зони на видливиот дел на спектарот. Така, максималната апсорпција на хлорофилите е во синиот и црвениот дел на спектарот, на каротеноидите во виолетовиот и синиот, фикобилините во зелениот и жолтиот (фикоеритрин) и жолтиот и портокаловиот (фикоцијан). Значењето на помошните фотосинтетски пигменти е во тоа што се способни да апсорбираат светлина од оние бранови должини кои се недостапни за хлорофилите, и таа енергија да ја префрлат на Chl *a* кој е единствено фотосинтетски активен. Тоа практично значи дека многу од фотосинтетските организми можат да живеат во светлосни услови каде е намален или недостасува црвениот дел од спектарот. Тоа се, пред сè, длабинските црвени алги.

Табела 3. Застапеност на пигментите кај поединечните типови алги.

	Цуанопхита	Пуррофита	Хрисофита	Бацилариофита	Факофита	Родопфита	Хантофита	Еугленопфита	Хлорофита	Харофита
Хлорофили										
a	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
b										
c		+	+	+	+		?			
d						+				
e			?				+			
Каротеноиди										
β	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
α		?		?	?	+	?	+	+	?
γ									+	+
ϵ	?	?		+			?	+		
ϕ (flavacin)	+						+			
likopin									?	+
Ксантофили										
Miksoksantin	+									
Ehinenon	+							+	+	
Osciloksantin	+									
Zeaksantin	+					+		+	+	+
Lutein	?		+	?	?	+	?	?	+	+
Neoksantin					+	+	?	+	+	+
Fukoksantin		?	+	+	+	?				
Diatoksantin			+	+						
Kriptoksantin								+		
Dinoksantin		+	+							
Neodinoksantin		+								
Peridinin		+								
Neoperidinin		+								
Neofukoksantin			+	+	+					
Flavoksantin					+		+	+	?	
Violaksantin	?				+		+	+	+	+
Eufelenanon								+		
Anteraksantin								+	+	
Astaksantin								+	+	
Trolein								+	+	
Astacin								+	+	
Taraksantin									+	
Auroksantin									+	
Mutatoksantin									+	
Kartaksantin									+	
Фикобилини										
R-fikoeritrin						+				
B-fikoeritrin	?	+				+				
C-fikoeritrin	+									
R-fikocijanin		+				+				
Alofikocijanin	+	+				+				
C-fikocijanin	+	?				+				
Cijanoficin	+									
Легенда: + - пигментот присутен; ? – пигментот утврден само кај поедини таксони на групата										

Бојата на алгите примарно зависи од доминацијата на поедините пигменти во клетките, односно дали хлорофилите се маскирани или не, според тоа, можат да се сретнат

жолти, кафеави, црвени, сино-зелени, црни или клетки со друга боја. Во директна врска со доминацијата на определен вид пигмент стои и местото каде алгите живеат. Доколку се тие жители на подлабоките водни слоеви, каде погорните водни слоеви постепено ги апсорбираат поедините бранови должини на видливиот дел од спектарот, логично е во своите клетки да натрупуваат пигменти кои ќе им овозможат фотосинтеза и во такви услови (најчесто **фикобилини** - *фотосензибилизатори*), појава која се нарекува *хроматска адаптација*.

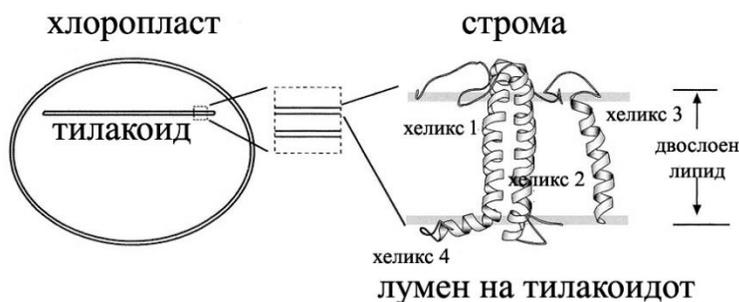
Хетеротрофноста (hetero-друга; trofos-исхрана) на алгите е релативно ретка појава и се среќава кај формите кои живеат сапрофитски или паразитски и секако е секундарна појава во рамките на алгите. Автотрофните алги кои имаа способност да се исхрануваат и хетеротрофно се означуваат како **миксотрофи** (mixtum-смеса; trofos-исхрана) и се јавуваат со повеќе таксони кај сино-зелените, зелените, златните и силикатните алги. Таа нивна особина да користат готови органски и неоргански материи од својата средина е основа за процесите на самопречистување на отворените водни екосистеми, но и за биолошкото пречистување на отпадните води.

Категории на исхрана и нивни оперативни дефиниции - Сите алги, главно, користат светлина како извор на енергија и CO_2 како извор на јаглерод, со што, секако, припаѓаат кон групата на *фотоавтотрофни* организми. Но, групата на алги која припаѓа кон *миксотрофите*, а што се претпоставува и за останатите, има способност за примање на органски материи кои играат секундарна, но, сепак, значајна улога во нивниот фотометаболизам. За неколку таксони од сино-зелените алги е утврдено дека се *ауксотрофи* (мораат да имаат дополнителна исхрана од надворешната средина) и тоа за витаминот B_{12} . Во такви случаи, CO_2 никогаш не е единствен извор на јаглерод, иако останатите извори за клетките не се толку многу значајни. Исто така, веројатно е дека сино-зелените алги можат да спроведат асимилација на органски материи која е зависна од светлината, какви се ацетатите и аминокиселините. Дали тоа го негира заклучокот дека тие се автотрофи? Не, доколку CO_2 останува главен и незаменлив извор на клеточниот јаглерод. Органските материи како супстрат влегуваат во клетките во ограничен број на специфични биосинтетски патишта, на кој начин го скратуваат патот на јаглерод од CO_2 до крајните продукти, оставајќи го главниот проток на јаглеродот од CO_2 до другите метаболити надвор од функција. Органските материи се искористуваат на сличен начин и од хемоавтотрофните тиобацили.

Сепак, постои и втора хранителна категорија, која со право се нарекува **фотохетеротрофност**, помеѓу фотосинтетските организми. Таа е доминантна категорија помеѓу несулфурните пурпурни бактерии, кај кои органските супстрати обезбедуваат главно количество на јаглерод, додека CO_2 асимилацијата (доколку воопшто се јавува) има минорна улога во обезбедувањето на клеточниот јаглерод. Кај сино-зелените алги, дефиницијата на фотохетеротрофноста досега била тешка да се потврди, бидејќи е скоро невозможно да се докаже дека растот во светлосни услови е резултат на искористување на јаглеродот од надворешните органски соединенија, а во исто време е функционален и

главниот CO_2 пат. Сепак, кај сите фотосинтетски растенија кои користат вода како донор на електрони, асимилацијата на CO_2 може да се спречи со инхибитор (DCMU-дихлорфенил-диметилуреа) кој ја блокира работата на фотосистемот II. Кај тие организми, факултативна (повремена) хетеротрофија може да се докаже, доколку се утврди дека инхибицијата на фотосинтезата од DCMU се поништува со додавање на органски хранителни материи во подлогата во присуство на светло (што значи дека клетките користат готови органски материи од надвор и живеат, иако фотосинтезата е спречена).

Фотосинтетски активните пигменти кај алгите формираат дискретни пигмент-протеин комплекси кои функционално се поделени во две групи: 1) **фотохемиски реактивен центар** кој содржи хлорофил *a*, и каде светлосната енергија се конвертира во хемиска, и 2) **комплекси за прифаќање на светлината** кои служат како 'антени' за спроведување на достапната светлинска енергија до реактивниот центар. Комплексите за прифаќање на светлината (слика 2) користат различни пигментни комплекси за 'фаќање' на светлосната енергија, а составени се од четири извртени хеликса кои се формираат во тилакоидите на хлоропластот. Сличноста на комплексот за прифаќање на светлината кај сите еукариотски растенија е основа за мислењето дека хлоропластот е формиран преку единечна ендосимбиотска случка.



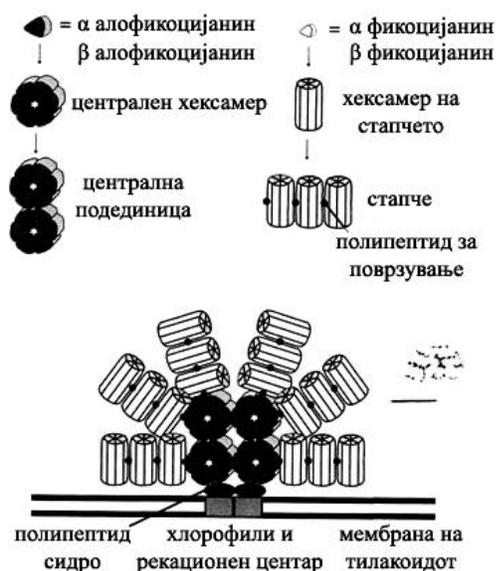
Слика 2. Основна структура на комплексот за прифаќање на светлината кај сите еукариотски растенија. Три трансмембрански хеликси ја пробиваат мембраната (според Kuhlbrandt et al., 1994).

Кај зелените алги и вишите растенија се јавуваат хлорофил *a/b* протеин комплекси. Кафеавите и златно-кафеавите алгални групи (дијатомеи, златни алги, динофлагелати и кафеави алги како и сродните групи) поседуваат фукоксантин-хлорофил *a/c* комплекси кои се интегриран дел на мембраната на тилакоидите. Сино-зелените алги, криптофитите и црвените алги користат *фикобилизоми* (слика 3) како главен комплекс за 'фаќање' на светлината.

Каротеноидите се жолти, портокалови или црвени пигменти, кои најчесто се лоцирани во внатрешноста на пластидите, но понекогаш и надвор од нив. Главно, природните каротеноиди можат да бидат поделени во две класи: а) јаглеводороди без кислород или **каротени**, и б) нивните оксидирани деривати **ксантофили**. Најраспространетиот каротен кај алгите, секако, е *β -каротен*. Постојат бројни ксантофили утврдени кај алгите, при што зелените алги (Chlorophyta) поседуваат ксантофили најслични до тие кај вишите растенија. *Фукоксантином* е основен ксантофил кој на алгите

со златно-кафеава боја им ја дава нивната карактеристична боја. Како и хлорофилите, каротеноидите се растворливи во алкохол, бензен и ацетон, но се нерастворливи во вода.

Сино-зелените алги и хлоропластите на црвените алги и криптофитите во текот на еволуцијата стекнале периферни антена комплекси на мембраните кои содржат **фикобилипротеини** кои ја пренесуваат светлосната енергија до реакциониот центар на фотосистем II. Исто како и хлорофилите *b/c/d*, ја прошируваат рамката на достапната светлосна енергија за фотосинтеза. При проаѓањето на светлината низ водниот столб постепено се губат делови од спектарот и таа станува сино-зелена, светлина која многу подобро ја апсорбираат билипротеините отколку хлорофилот *a*.



Слика 3. Цртеж на фикобилизом од сино-зелената алга *Synechococcus* (според Grossman et al., 1993).

Фикобилипротеините се сини или црвени пигменти растворливи во вода кои се лоцирани на тилакоидите (кај Cyanophyta, Rhodophyta) или во тилакоидите (Cryptophyta) на хлоропластите на алгите. Тие се опишани како **хромопротеини** (обоени протеини) кај кои **простетичната група** (не протеинскиот дел на молекулата) или **хромофорот** е тетра пиролов пигмент познат како **фикобилин**. Простетичната група е тесно поврзана со ковалентни врски за **апопротеинот** (протеинскиот дел на молекулата).

Поради нивната тесна врска целата молекула се нарекува **фикобилипротеин**. Утврдени се два различни апопротеини, α и β , кои заедно ја формираат основната единица на фикобилипротеините. За α или β апопротеинот приврзани се обоените хромофори. Главниот син хромофор кој се јавува кај **фикоцијанинот** и **алофикоцијанинот** е **фикоцијанобилинот**, додека главниот црвен хромофор кој се јавува кај **фикоеритринот** е **фикоеритробилинот**.

Општата класификација на фикобилипротеините се базира на нивните спектри на апсорпција. Постојат три типа **фикоеритрини**: R и B фикоеритрин кај Rhodophyta како и C-фикоеритрин кај Cyanophyta. Исто така, постојат три типа на **фикоцијанин**: R-фикоцијанин кај Rhodophyta и C-фикоцијанин и алофикоцијанин кај Cyanophyta.

Алгите кои се способни за хроматска адаптација го менуваат составот на пигментите во различни услови на бранова должина на светлината. На пример, сино-зелената алга *Synechocystis* во услови на зелена светлина продуцира фикоеритрин (црвен), фикоцијанин (син) и алофикоцијанин (сино-зелен) во моларен однос од 2:2:1. Кога се наоѓа во услови на црвена светлина тој однос е 0,4:2:1. Паралелно на тоа се менува и структурата на фикобилизомот, при што периферните стапчиња имаат повеќе

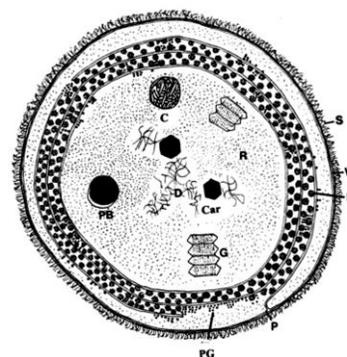
фикоеритрин хексамери во услови на зелена светлина, а помалку фикоцијанин хексамери. Бројот на алофикоцијанин хексамерите останува ист.

ГРАДБА НА КЛЕТКИТЕ КАЈ АЛГИТЕ

Со оглед на тоа што помеѓу алгите постојат голем број на едноклеточни форми, јасно е дека кај нив описот на клеточната градба и организациоја воедно е и опис на целиот организам, што не е случај кај повисоко организираниите повеќеклеточни алги со посложена градба.

Постојат два основни типа на клетки кај алгите - *прокариотски* и *еукариотски* тип на градба. Прокариотските клетки не поседуваат органели обвиткани со мембрани (како пластиди, митохондрии, јадро, Голџиеви телца, или камшици) и се јавуваат кај синозелените алги (слика 4).

Останатите претставници на алгите се еукариотски по градба и поседуваат органели. Еукариотската клетка е најчесто опколена со клеточен ѕид составен од полисахариди, делумно продуцирани и секретирани од Голџиевите телца. Мембраната на плазмата (плазмалема) ја обвиткува целосно клетката и ја контролира размената на материите во протоплазмата. Локомоторните органели или камшиците ја придвижуваат клетката низ медиумот со

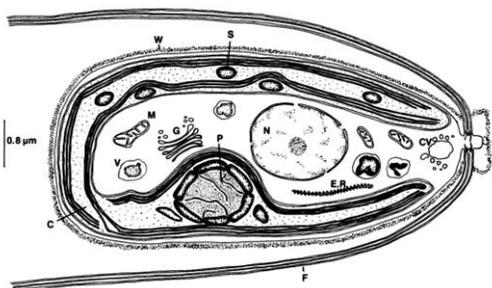


Слика 4. Цртеж на ултра структурата на клетка од синозелена алга. (C) Цијанофицејско тело (гранули резервна материја); (Car) карбоксизом (полиедарно тело); (D) ДНК фибрили; (G) гасни везикули; (P) плазмалема; (PB) полифосфатно телце; (PG) гранули на полиглюкан; (Py) фикобилизоми; (R) рибозоми; (S) обвивка; (W) клеточен ѕид.

своите движења. Камшиците се обвиткани со плазмалема и поседуваат специфичен број и ориентација на микротубулите. Јадрото кое го содржи генетскиот материјал на клетката е обвиткано со двојна мембрана со пори. Во јадрото се поставени јадренцето, хромозомите, и јадров матрикс или *кариолимфа*. Хлоропластите поседуваат мембрански вреќички кои се нарекуваат *тилакоиди* во кои се спроведуваат светлосните реакции на фотосинтезата. Тилакоидите се вметнати во *stroma* на хлоропластите каде се одвиваат реакциите на фиксација на јаглерод диоксид во темно. Хлоропластите се обвиткани со двојна мембрана. Понекогаш хлоропластите поседуваат густа протеинска зона наречена *пиреноид*, кој е место за складирање на резервните материи. Митохондриите кои се обвиткани со двојна мембрана поседуваат 70S рибозоми како и ДНК во себе, а содржат и респираторен апарат. Голџиевите телца учествуваат во продукцијата и секрецијата на полисахариди. Цитоплазмата на клетките исто така содржат големи 80S рибозоми и липидни телца.

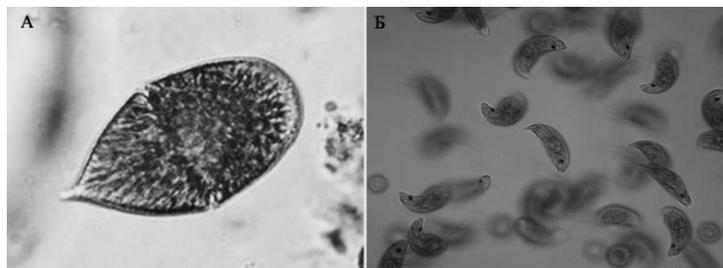
Кај најпримитивните претставници на алгите на површината на клетката се наоѓа тенка мембрана (плазмалема) со околу 10 nm дебелина (nm - нанометар = 10^{-9} m). Организмите кои на својата површина имаат *плазмалема* се нарекуваат гимнобласти (грч. *gimnos*=гол, *plasso*=создавам) и се одликуваат со постојана измена на формата на телото.

Таквите форми на алги (слика 6) ги среќаваме кај следните типови: Ругтроphyta (*Gymnodinium fuscum*), Chrysophyta (*Heterochloris mutabilis*, *Chloroamoeba cheteromorpha*, *Chloroamoeba radians*), Chlorophyta (*Pedinomonas minor*) и други. Репродуктивните клетки, како зооспорите и гаметите кај алгите, исто се гимнобласти.



Слика 5. Цртеж на клетката на зелена алга *Chlamydomonas* со приказ на органелите присутни во еукариотска клетка на алгите. (C) Хлоропласт; (CV) контрактилна вакуола; (E.R.) ендоплазматичен ретикулум; (F) камшици; (G) Голџи тело; (M) митохондрија; (N) јадро; (P) пиреноид; (S) скроб; (V) вакуола; (W) клеточен сид.

Многу од претставниците на Euglenophyta, Dinophytina и Xanthophyta на површината на своите клетки имаат **пеликула** - еластичен слој со дебелина 8-25 nm. Бидејќи дебелината на пеликулата варира меѓу видовите, тие со потенка пеликула имаат можност за делумни измени на формата на клетките (*Euglena viridis*, слика 6), додека останатите имаат постојана клеточна форма.



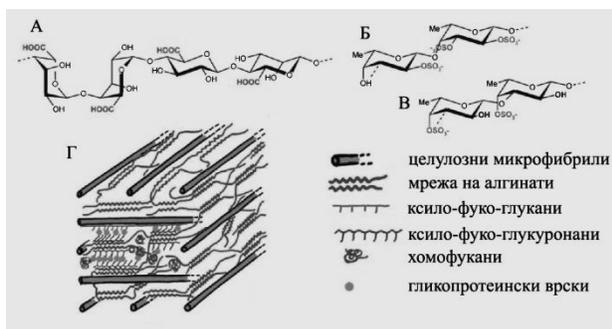
Слика 6. Алги со плазмалема – гимнопласти и пеликула на својата површина. А - *Gymnodinium fuscum*, гимнопласт; Б - *Euglena viridis*, пеликула.

На површината на клетките од поголем број претставители на Peridinales, сите Bacillariophyta, некои Euglenales и други се јавува цврста „куќичка“ или *тека* (слика 7) најчесто од целулоза, силициум, карбонати или други материи со карактеристичен изглед за секој посебен вид. На површината на теките често се наоѓаат различни израсатоци, орнаменти, пори и канали преку кои клетката комуницира со надворешната средина и кои се генетички детерминирани одлики, значајни за детерминацијата на видовите.



Слика 7. Типови на теки кај алгите. А - Полисахаридна тека кај *Trachelomonas hispida*; Б – Целулозна тека кај *Dinobryon divergens*; В – Силикатен панцир кај *Navicula gregaria*.

Со усложнување на клеточната градба се јавува и вистинскиот клеточен ѕид. Клеточниот ѕид обезбедува сигурна заштита на протопластот, дава потребна цврстина на клетката, а притоа е и доволно еластичен за да овозможи раст на клетката, но и семипермеабилен за да овозможи размена на материите. Градбата и дебелината на клеточниот ѕид кај алгите се многу различни, при што варијации постојат и кај една иста клетка во зависност од нејзината старост, стадиум на развој и надворешните фактори. Според начинот на нивното создавање и карактеристиките на развојот, разликуваме примарен и секундарен клеточен ѕид. Примарен ѕид имаат клетки кои се наоѓаат во стадиум на делба и тој се наоѓа над плазмалемата. Секундарниот клеточен ѕид се формира помеѓу плазмалемата и примарниот ѕид и е карактеристичен за клетки кои се наоѓаат во состојба на мирување, како трајните спори. Иако клеточниот ѕид покажува структурни разлики во градбата и слоевитоста кај различни видови, сепак, за алгите важи правилото дека имаат внатрешни целулозни, а надворешни пектински слоеви. Клеточниот ѕид на поголем број алги составен е од аморфна материја која се нарекува строма низ која проаѓаат микрофибрили распоредени на различни начини (слика 8).

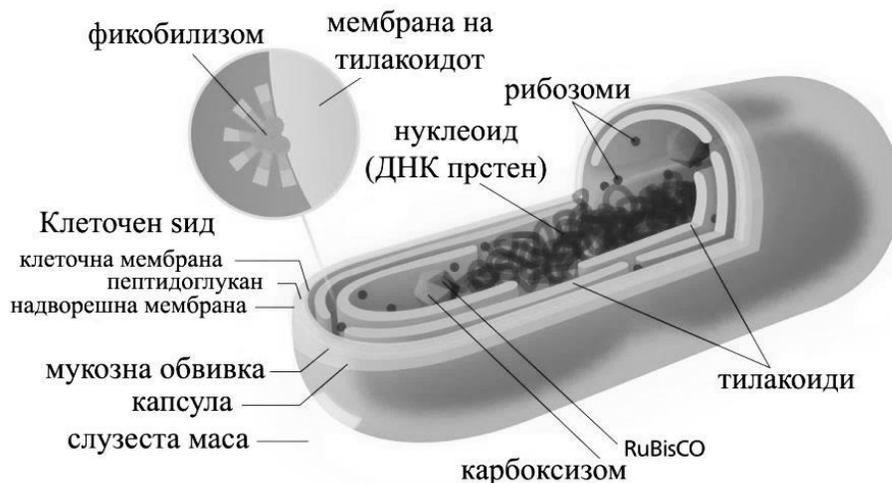


Слика 8. Структура и поставеност на полисахаридите во клеточниот ѕид на кафеавите алги. А – алгинат, Б – сулфуриран фузан, В – сулфуриран фузан кај *Ectocarpales*, Г – Хипотетичен модел на организацијата на клеточниот ѕид (според Michel et al. 2010).

Клеточните ѕидови на алгите се главно составени од два дела: (1) дел со микрофибрили кои го формираат скелетот на ѕидот, и (2) аморфна компонента која го формира матриксот во кој се вметнати микрофибрилите. Најчест тип на микрофибрили е *целулозата*, полимер од 1,4 врзани β -D-глукоза. Целулозата е заменета со *манан*, полимер од 1,4 врзани β -D-манан, кај некои сифонални зелени алги, како и *Porphyra* и *Bangia* од црвените алги или со фибрирален *ксилан*.

Аморфната слузеста компонента на ѕидот се јавува во најголемо количество кај кафеавите и црвените алги, чии полисахариди најчесто и комерцијално се искористуваат. **Алгинската киселина** е полимер составен од резидуи на β -1,4 врзани D-мануронска киселина со различна концентрација на L-гулурунска киселина. Алгинската киселина е присутна во меѓуклеточните простори и клеточните ѕидови на кафеавите алги. **Фукоидиот**, исто така, се јавува кај кафеавите алги, полимер на α -1,2, α -1,3 и α -1,4 поврзани резидуи на L-фукозата сулфурирана на позиција C-4. Кај црвените алги аморфната компонента на клеточните ѕидови е составена од **галактани** или полимери на галактозата кои се наизменично β -1,3 и β -1,4 поврзани. Овие галактани вклучуваат **агар** (кој е составен од *агаропектин* и *агароза*) и **карагинин**.

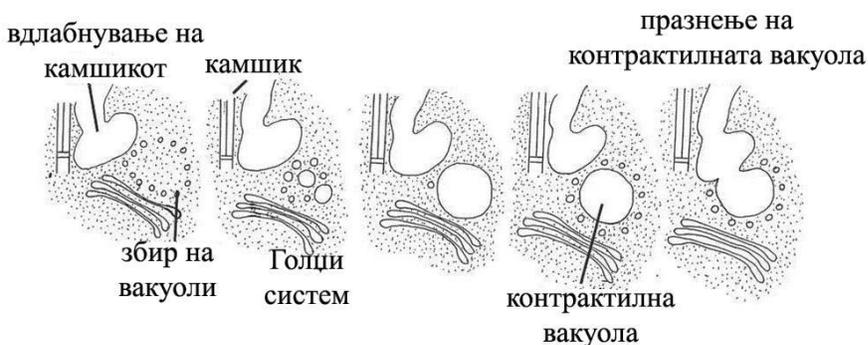
Во перипластот на најпримитивно градената клетка, каква што е кај сино-зелените алги, се разликуваат *нуклеоплазма* и *хроматоплазма* (Слика 9). Во нуклеоплазмата се препознаваат *хиалоплазма* и *хроматински елементи* (како аналогни творби на јадрото поради тоа што содржат ДНК. Покрај јадрото, во клетките на прокариотските организми отсуствуваат и митохондриите, хлоропластите и диктиозомите.



Слика 9. Шематски приказ на градбата на клетка од сино-зелена алга.

Протопластот на сите останати видови алги морфолошки е издиференциран на јадро и цитоплазма во која се наѓаат сите клеточни органели. Поголемиот број на алги во клетките имаат по едно јадро, но има и видови со поголем број на јадра (*Hydrodictyon*, *Cladophora*). Големината на јадрата е варијабилна, но по правило поситни јадра (1-3 μm) имаат едноклеточните алги, иако можат да се сретнат и видови со далеку поголеми јадра (10-30 μm). Една од алгите со најголемо забележано јадро е морската сифонална алга *Acetabularia mediterranea* со пречник на јадрото од 1.7 mm. Во поглед на градбата, јадрото ги има сите карактеристики на еукариотска форма со двојно селективна пропустлива мембрана, нуклеоплазма, јадренце и хроматински материи.

Цитоплазмата ја сочинува строма, во која се наоѓаат органелите: хроматофори, митохондри, диктиозоми, ендоплазматочен ретикулум, микротубули, лизозоми, пероксизоми, сферозоми и други. Во клетките со интензивен раст чести се и бројни вакуоли кои неретко се сливаат во една централна крупна вакуола. Посебен тип на вакуоли кои се среќаваат само кај одредени видови (по правило кај активно подвижните форми) се пулсативните вакуоли кои имаат функција за исфрлување на вишокот вода и екскреција (слика 10). Од друга страна, поголем број на модрозелените алги поседуваат и гасни вакуоли исполнети со азот и сместени помеѓу центроплазмата и хроматоплазмата. Тие се главно присутни кај планктонските видови (*Anabaena*, *Microcystis*, *Rivularia* и други) и секако се еден од начините за прилагодување на планктонскиот живот. Овие вакуоли се позастапени при зголемен светлосен интензитет, со што имаат и улога на заштита од прекумерна инсолација.



Слика 10. Шематски приказ на однесувањето на контрактилната вакуола за време на полнењето и празнењето кај Cryptophyta (преземено од Patterson and Hausmann, 1981).

Фотосинтетскиот апарат кај алгите е разновиден и по правило карактеристичен по формата за поединечните типови. Во периферниот дел на цитоплазмата на сино-зелените алги лоцирани се вреќести творби тилакоиди во чии мембрани се лоцирани пигментите хлорофил а и каротиноидите, додека на површините на мембраните се лоцирани дополнителните пигменти од групата на фикобилини, и тоа во форма на гранули наречени фикобилизоми. Тилакоидите се просто градени, без обвивки кои би ги одвоиле од цитоплазмата и со тоа претставуваат зачетоци на вистинските еукариотски хлоропласти.

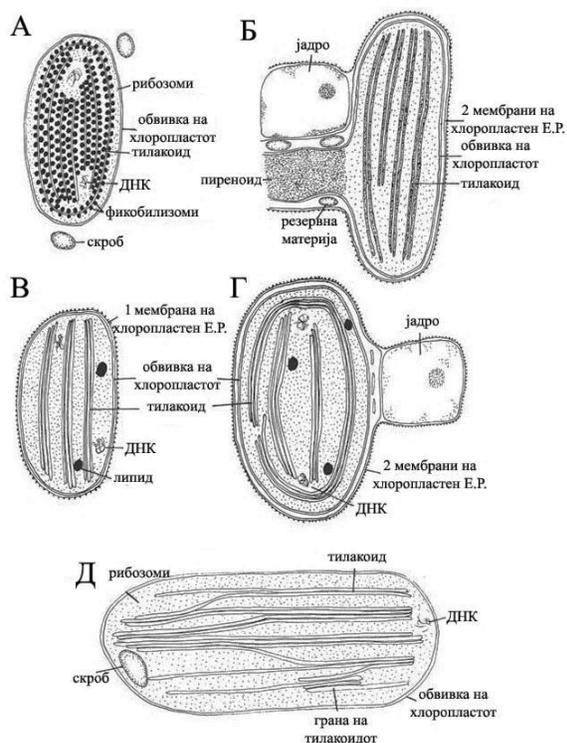
Во клетките на еукариотските алги поставени се вистинските органели различни по форма и боја наречени *хлоропласти* или *хроматофори*. Во нив се сместени пигментите од групите на хлорофили и дополнителните каротеноиди, а поретко фикобилини. Формата, бројот и распоредот на хлоропластите во клетките е различен и можат да бидат во форма на пехар (*Chlamidomonas*), прстенести (*Ulothrix*), цилиндрични (*Oedogonium*), лентовидни (*Spirotaenia*), спирално извиткани (*Spirogyra*), плочести (*Mougetia*), ѕвездовидни (*Zygnema*), ситни и бубреговидни (*Chara*) и други. Нивниот број варира од 1 до преку 300 во центарот на клетката или веднаш под клеточниот ѕид.

Хлоропластот е основен тип на пластид кај алгите, органела способна за фотосинтеза. **Протопластид** е редуциран пластид со малку или без тилакоиди. **Леукопласт** или **амилопласт** е безбоен пластид кој служи за акумулација на резервни материи.

Кај црвените и зелените алги, хлоропластот е обвиткан со двојна мембрана на хлоропластната обвивка (слика 11Д). Кај другите еукариотски алги хлоропластната обвивка е опкружена со една или две мембрани на **хлоропластниот ендоплазматичен ретикулум** кој поседува рибозоми прицврстени за надворешната мембрана. Хлоропластниот ендоплазматичен ретикулум (х.е.р.) е остаток од мембраната на хранителната вакуола и/или од плазмалемата вклучена во првата случка на ендосимбиоза. Кај еуглените и огнените алги постои една мембрана на хлоропластниот х.е.р. која е најчесто континуирана со надворешната мембрана на јадрената обвивка, посебно ако бројот на хлоропластите е мал.

Основната структура на фотосинтетскиот апарат во пластидите се состои од серија на сплескани мембрански везикули наречени **тилакоиди** или **дискови**, и околниот

матрикс или **stroma**. Тилакоидите содржат хлорофили и се места на фотохемиските реакции; фиксацијата на CO_2 се случува во стромата. Тилакоидите можат да бидат слободни меѓусебно или да се групираат во **траки**. **Пиреноидот** е диференциран регион во хлоропластот кој е погуст од околната строма и може да биде испресечен со тилакоиди. Пиреноид (грч. *piren*=коскичка, *eidos*=изглед) е белковинска творба карактеристична за сите видови алги, освен сино-зелените. Околу пиреноидот се наоѓа обвивка која по хемиската структура се разликува кај различните типови алги. Така, кај зелените алги таа е од **скроб**, кафеавите **ламинарин**, црвените **флоридејски скроб**, еуглените **парамилон**. За *Xanthophyta* не е утврдена никаква обвивка.



Слика 11. Типови на структура на хлоропластите кај еукариотските алги. (a) еден тилакоид по трака, нема ендо-плазматичен ретикулум (*Rhodo-phyta*); (b) Два тилакоида по трака, две мембрани на Е.Р. (*Cryptophyta*); (c) Три тилакоиди по трака, една мембрана на хлоропластен Е.Р. (*Dinophyta*, *Euglenophyta*). (d) Три тилакоиди по трака, две мембрани на хлоропластен Е.Р. (*Prymnesiophyta* и *Heterokonto-phyta*). (e) Два до шест тилакоиди по трака, без хлоропластен Е.Р. (*Chlorophyta*).

Во однос на градбата и функцијата, пиреноидите се во тесна врска со хлоропластите. Тие се наоѓаат најчесто во самите хлоропласти, но кај црвените алги се формираат надвор од нив. По формата можат да се топчести, издолжени и полиедарни, со големина од 3-15 μm која во многу зависи од надворешните услови, како светлината,

температурата, хемискиот состав на водата и слично. Новите пиреноиди настануваат со делба или фрагментација на старите. Пиреноидот е место на одложување на резервни материи и содржи **рибулозо-1,5-бисфосфат карбоксилаза/оксигеназа** (RuBisCO), ензим кој фиксира CO_2 . Големината на пиреноидот зависи и од количеството присутен RuBisCO.

Хлоропластите содржат и мали (30-100 nm), сферични липидни капки помеѓу тилакоидите (слика 11B). Овие липидни капки служат како липидна резерва во хлоропластите.

Повеќето хлоропласти содржат и прокариотска ДНК во зоните со помала концентрација на 70S рибозоми (слика 11A). Оваа ДНК е еволутивен остаток од сино-зелена алга која била вклучена во ендосиомбиотска врска која доведува до хлоропласти. Поединечните ДНК микрофibriли се кружни, закачени се за мембраната на хлоропластот и не поседуваат базични протеини – хистони. Според распределбата на ДНК во хлоропластот постојат две големи групи на алги: а) ДНК е расфрлена низ пластидот во

форма на нуклеоиди – во оваа група спаѓаат криптофитни, динофитни, примнезиофитни, еустигматофитни, динофитни црвени и зелени алги; б) ДНК се наоѓа во форма на прстен веднаш под обвивката на ламелите – во оваа група се златните, силикатните, рафидиофитните и златно-жолтите алги. Еуглените не припаѓаат кон ни една од овие групи бидејќи распоредот на нивната хлоропластна ДНК е варијабилен.

Стигма е ситно зрнесто телце со црвена или портокалова боја на предниот крај кај активно подвижните алги, или кај тие кои секундарно ја изгубиле способноста за движење. Кај поединечните претставители на зелените, златните, кафеавите и некои жолто-зелени алги стигмата се наоѓа во хлоропластот, додека кај еуглените во близина на камшиците. Стигмата е најчесто составена од тесно пакувани каротеноидно-липидни глобули. Нејзината основна функција е прием и реакција на светлосни дразби. Подвижните алги покажуваат три типа на



Слика 12. Стигма – очно петно кај *Euglena* sp. во близина на камшикот.

одговор во однос на светлината: *фототаксија*, *фотофобија* и *лизгање по подлогата*. Кај фототаксијата правецот на движењето на

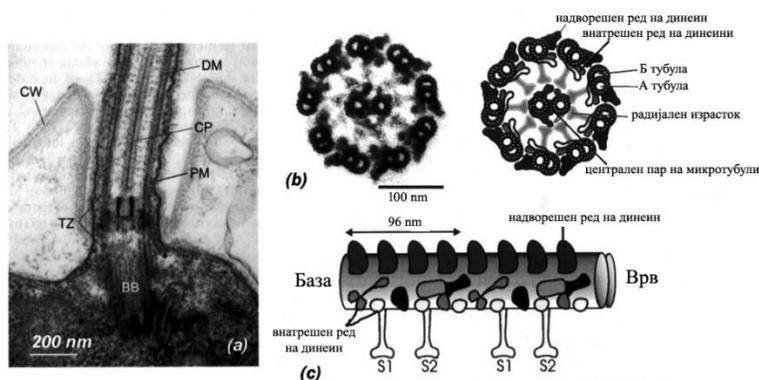
клетките е под влијание на правецот и интензитетот на светлината. Клетките се движат кон изворот на светлина во *позитивна фототаксија* или од изворот на светлина при *негативна фототаксија*. При фотофобијата (или фотошок) се менува правецот на движење на клетките предизвикан од измена во интензитетот на светлина без разлика на нејзиниот правец. Клетките застануваат со пливање и го менуваат стилот на движење на камшиците во симетрични движења кон назад. При лизгањето по подлога, камшиците престануваат со движење и се прицврстуваат за подлогата или за зоната вода/воздух (*неустон*). Клетките лизгааат по површината со еден камшик кој активно ја влече клетката, а другиот пасивно го следи движењето. Лизгањето е честа појава кај организмите кои живеат во неустонот или на почвите.

Органи за локомоција се среќаваат кај сите алги, во форма на подвижни вегетативни или репродуктивни клетки, освен кај сино-зелените и црвените видови на алги.

Активно подвижните алги во водата се движат или со *ризоподии*, кои се непостојани органели за движење, или со *цилии* и *камшици*, како клеточни структури кои потекнуваат од цитоплазмата. **Цилиите** (лат. *cillium* = трепка) се развиваат во голем број (10 до 100), кратки се (5-10 μm), а се движат енергично. За разлика од нив, камшиците се органели за движење во далеку помал број (1, 2, 4 или ретко повеќе), имаат поголема должина (неколку 10-тици μm), а се движат брановидно. **Камшиците** можат да бидат подеднакви во должина и градба, како кај зелените алги, или меѓусебно да се разликуваат, како кај огнените и златните алги. Кај формите каде камшиците се разликуваат во

должина и градба, постојат и разлики во нивната функција. Подолгиот камшик најчесто е насочен нанапред и е повеќе подвижен, со што овозможува движење на клетката. Покусиот камшик најчесто е страничен и има функција на кормило, за коригирање на насоката на движењето.

Камшиците се најчесто проучувани кај едноклеточната зелена алга *Chlamydomonas* поради нејзината лесна култивација и работа со камшиците. Камшикот се состои од аксионема составена од девет парови микротубули вметнати во плазмена мембрана (слика 13). При влез во клетката двете централни микротубули завршуваат на една густа плоча, додека деветте периферни парови продолжуваат во клетката при што добиваат дополнителна структура и се трансформираат во триплети микротубули. Камшикот поминува низ тунел во клеточниот ѕид наречен *околувратник на камшикот*.



Слика 13. Камшици кај *Chlamydomonas*. (a) ТЕМ микрофотографија низ предниот дел на клетката на *Chlamydomonas reinhardtii* со клеточен ѕид (CW), двојни микротубули (DM), централен пар микротубули (CP), мембрана на плазмата (PM), зона на транзиција (TZ) и базално тело (BB). (b) Тенок пресек низ изолирана аксионема на камшикот без мембрана со приказ на главните компоненти. (c) Дијаграм на динеини и сродни структури вдоль А тубулата на секој пар микротубули (според Mitchell, 2000).

Централниот микротубули се единечни микротубули со 13 протофиламенти, додека надворешните парови микротубули се **дупли** со А тубула која се состои од 13 протофиламенти и Б тубула која има 11 протофиламенти. Микротубулите на аксионемата се составени од α и β тубулин кои сочинуваат 70% од протеинската маса на аксионемата. Радијалните израстоци, изградени од тенка дршка и главичка, се протегаат од А тубулата кон внатрешноста на камшикот. Внатрешните и надворешните *редови на динеин* се зацврстуваат за А тубулата и се протегаат кон Б тубулата на соседниот пар микротубули. Динеинот е *механоензим* кој хидролизора АТП и со добиената енергија овозможува придвижување вдоль Б тубулата на соседниот пар микротубули. Со тоа се создава изместување на надворешните микротубули во однос едни на други, што предизвикува свиткување на камшикот. Протеините наречени *кинезини* предизвикуваат ротација на централниот пар на микротубули во аксионемата. Како централниот пар микротубули ротира, микротубулите влијаат врз поединечните радијални израстоци, што предизвикува лизгање помеѓу соседните дуплекси на микротубули, асиметрично извиткување на камшикот и пропација на брановидното движење на камшиците.

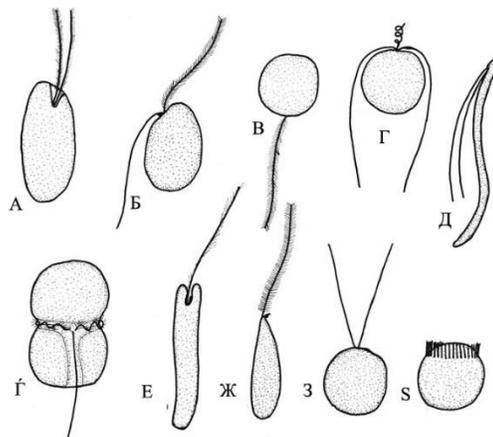
При основата на секој камшик се наоѓа *базално тело*, односно клетката има толку базални тела колку и камшици. Базалните телца се наоѓаат во определен просторен однос едно кон друго и структурно со поврзани, со што се обезбедува синхронизирана работа на камшиците. Од базалните телца во цитоплазмата се протегаат *ризонласти* кои претставуваат сложен систем на микротубули и фибрили насочени во правецот на јадрото.

Кај голем број алги, во близината на јадрото се наоѓа органела слична на базалното телце - *центриола*. Таа е типична за животинската клетка, додека кај алгите се наоѓа само кај одредените типови. Според еволутивните податоци потврдено е дека алгите постепено ја изгубиле способноста за движење, системот камшик-јадро-центриола исчезнува, што доведува до создавање на типична растителна клетка.

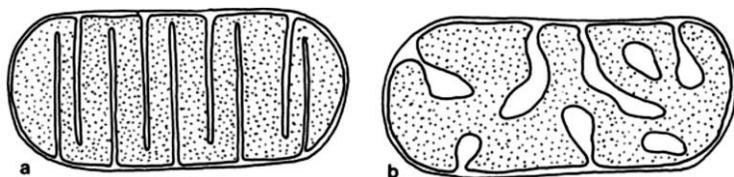
Мембраната на камшиците може да биде гола, без влакненца (*мастигонемии*) на својата површина, или можат да имаат влакненца по својата површина. Постојат два типа на влакненца кај камшиците: а) нетубуларни влакненца и б) тубуларни влакненца. Покрај влакненца, на површината на камшиците кај различните алгални групи се забележуваат и лушпи со различна градба.

Алгалните клетки можат да имаат различна поставеност на камшиците (слика 14). Доколку камшиците се исти по должина, тие се нарекуваат **изоконтни камшици**, а доколку се разликуваат по должина се наречени **анизоконтни камшици**. Доколку камшиците формираат прстен на едниот крај на клетката наречени се **стефаноконтни камшици**. **Хетероконтни** се организмите кои поседуваат влакнест и мазен камшик.

Постојат два типа на *митохондриии* кај алгите (слика 15). Митохондриии со рамни кристи на ламелите се јавуваат кај црвените и зелените алги, еуглените и криптофити, додека митохондриите со цевчести кристи се јавуваат кај хетероконтните алги и хаптофити.



Слика 14. Форма и положба на камшиците кај подвижните клетки на алгите. А Cryptophyta; Б повеќето Heterokontophyta; В Bacillariophyceae; Г Prymnesiophyta; Д Chlorophyta; Ѓ Dinophyta; Е Euglenophyta; Ж Eustigmatophyceae; З, S Chlorophyta.



Слика 15. Цртеж на двата типа митохондриии кои се јавуваат кај алгите. (a) Митохондрија со рамни кристи на ламелите; (b) Митохондрија со цевчести кристи.

Гликолатот, главниот супстрат на фотореспирацијата, може да биде разграден или по пат на гликолат дехидрогеназа во митохондриите или со помош на гликолат оксидаза

во пероксизомите. Пероксизомите се органели поврзани за мембраната во која се наоѓаат ензими оксидази и каталази кои, главно, се вклучени во деградацијата на водород пероксид. Гликолат дехидрогеназата се јавува кај сино-зелените алги, криптофити, еуглените, како и кај зелените алги со исклучок на харите. Гликолат оксидаза е присутна кај глаукофити, црвените и кафеавите алги, како и кај харите и вишите растенија.

Резервните материи кај алгите поделени се на:

- Материи со висока молекулска маса:

1. α -1,4 поврзани глукани

а) **Флоридеофицејски скроб** – оваа материја се јавува кај црвените алги и е слична на *амилопектинот* на вишите растенија. Со јод се бои црвено-виолетово, доста сличен по боја на житотинскиот *гликоген*. Флоридеофицескиот скроб се јавува во зрнеста форма со димензии од 0.5-25 μm надвор од хлоропластите, што е различно од зелените алги каде скробот се продуцира во хлоропластите.

б) **Миксофицески скроб** – пронајден е кај сино-зелените алги и е многу сличен по структура со гликогенот. Оваа резервна материја се јавува како гранули со форма која варира помеѓу видовите, од стапчести гранули со должина од 25 nm до издложени телца со должина од 31-67 nm.

в) **Скроб** – кај зелените алги скробот е составен од *амилоза* и *амилопектин*. Се јавува во хлоропластите во форма на скробни гранули (слика 11Д). Кај криптофити скробот има невообичаено голема содржина на амилоза и се јавува како гранули помеѓу обвивката на хлоропластот и хлоропластниот ендоплазматичен ретикулум. Кај динофита скробот се јавува во цитоплазмата надвор од хлоропластот, но неговата структура не е позната.

2. β -1,3 поврзани глукани

а) **Ламинарин** – кај кафеавите алги ламинаринот е изграден главно од β -1,3 поврзани глукани кои содржат 16 то 31 резидуа. Присуството на голем број Ц-6 врски помеѓу резидуите ја определуваат растворливоста на овој полисахарид во студена вода: поголем број на овие врски значи поголема растворливост. Ламинаринот се јавува како маслена течност надвор од хлоропластот, најчесто во везикули кои го опколуваат пиреноидот.

б) **Хризолaminaрин (леукозин)** – кај златните алги, примнезиофити, и силикатните алги хризолaminaринот се состои од β -1,3 поврзани резидуи на D-глукоза со две гликозидни (1-6) врски по молекула. Хризолaminaринот, исто така, се наоѓа во везикули надвор од хлоропластите и поседува повеќе резидуи на глукоза во однос на ламинаринот.

в) **Парамилон** – кај еуглените, златно-жолтите алги и примнезиофита парамилонот се јавува како инклузии со единечна мембрана растворливи во вода со различна форма и големина надвор од хлоропластите. Парамилонот е составен исклучиво од β -1,3 поврзани глукозни резидуи со големина на молекулата слична како кај хризолaminaринот.

3. Фруктозани

Кај *Acetabularia* од зелените алги утврдена е резервна материја слична на *инулино* која се состои од 1,2 поврзани фруктозни единици кои завршуваат со глукозна терминална група.

- Материи со ниска молекулска маса:

1. Шеќери

Зелените алги и еуглените формираат *сукроза* како резервна материја. *Трехалоза* е утврдена кај сино-зелените алги и во помала мерка кај црвените алги.

2. Гликозиди

Глицелорните гликозиди, *флоридозид* и *изофлоридозид*, се широко застапени кај црвените алги.

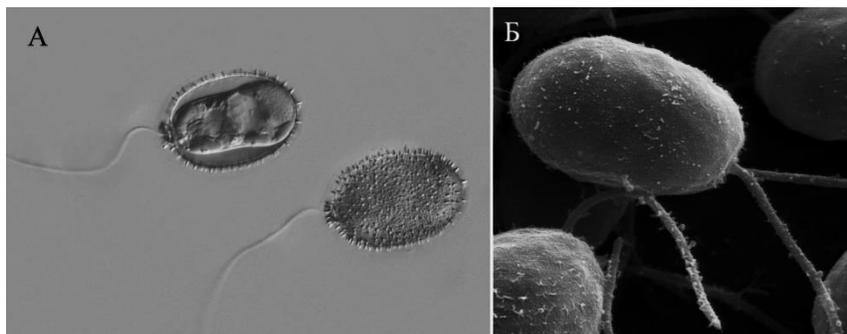
3. Полиоли

Манитол се јавува кај црвените и кафеавите алги, а го има и кај поедноставните зелени алги каде ја заменува сукрозата како фотосинтетски продукт. Од друга страна, слободниот *глицерол* е широко распространет важен продукт на фотосинтезата кај повеќето *зооксантели* (ендосимбиотски алги кај животните) како и морски *Volvocales* посебно *Dunaliella*.

МОРФОЛОШКА ОРГАНИЗАЦИЈА НА АЛГИТЕ

По морфологијата на својот талус алгите се исто така исклучително хетерогени организми со големо разнообразие. Сепак, според главните еволутивни линии на развоток, сите алги се групираат по својата морфолошка градба во неколку основни групи: *едноклеточни*, *колонијални*, *капсални*, *сифонални* и *повеќеклеточни* форми.

Во најпримитивната морфолошка организација секако припаѓаат едноклеточните алги, помеѓу кои повторно постојат неколку еволутивни развојни правци: *монаден*, *ризоподијален* и *кокоиден* тип на градба. Едноклеточните форми на алгите можат да се најдат во сите наведени типови, освен кај кафеавите алги и харите.

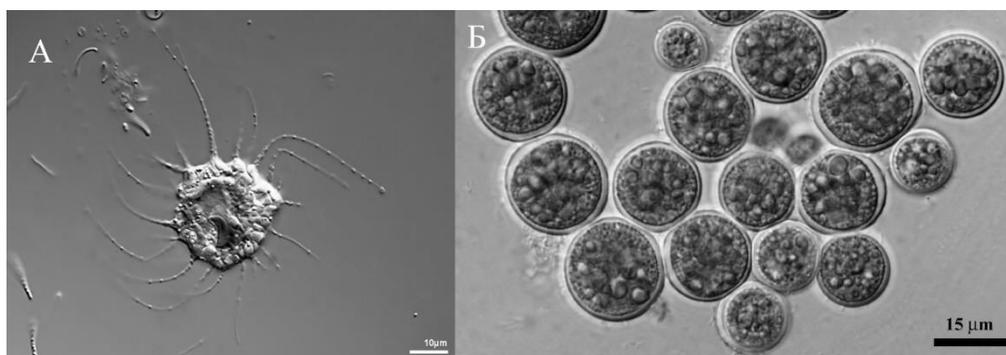


Слика 16. Алги на монадно ниво на градба. А – СМ на две клетки од *Trachelomonas hispida* со јасно видливи камшици и организација на клетката; Б – ТЕМ микрофотографија од *Chlamydomonas reinhardtii* со два изоконтни камшика и перипласт.

Алгите со *монадна градба* имаат способност за активно движење, бидејќи најчесто поседуваат еден или повеќе камшици. На површината на клетките имаат клеточен сид или перипласт, односно формата на клетката може да им е постојана или да имаат способност за метаболија. Протопластот им е диференциран на јадро, цитоплазма, пластиди и други органели, а чести се и пулсативните вакуоли, стигма и ризопласти. Монадните форми на алгите се јавуваат кај повеќето типови алги, а најтипични се за огнените алги (*Ceratium*, *Peridinium*), еуглените (*Euglena*, *Trachelomonas*), златните алги (*Mallomonas*, *Ochromonas*),

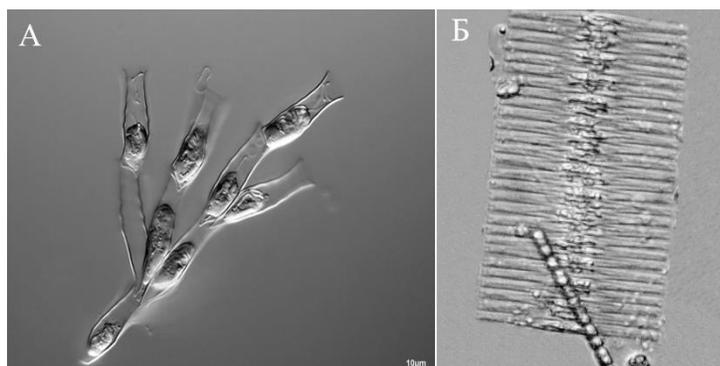
зелените алги (*Chlamydomonas*, *Dunaliella*). Кај алгите на повисоко ниво на организација, монадната градба се среќава кај клетките за размножување, зооспорите и гаметите.

Ризоподијална едноклеточна градба имаат алгите кои не поседуваат цврст клеточен ѕид и постојано ја менуваат формата со испуштање на *псевдоподии*, преку кои се способни од надворешноста да собираат и цврста храна. Ваква клеточна организација имаат некои претставители на златните алги (*Chrysoamoeba*), огнените алги (*Dinamoebidium*), зелено-жолтите алги (*Rhizochloris*) и други.



Слика 17. А - *Chrysoamoeba radians*, златна алга со ризоподијална градба; Б - *Chlorococum echinozygotum*, зелена алга на кокоидно ниво на клеточна организација.

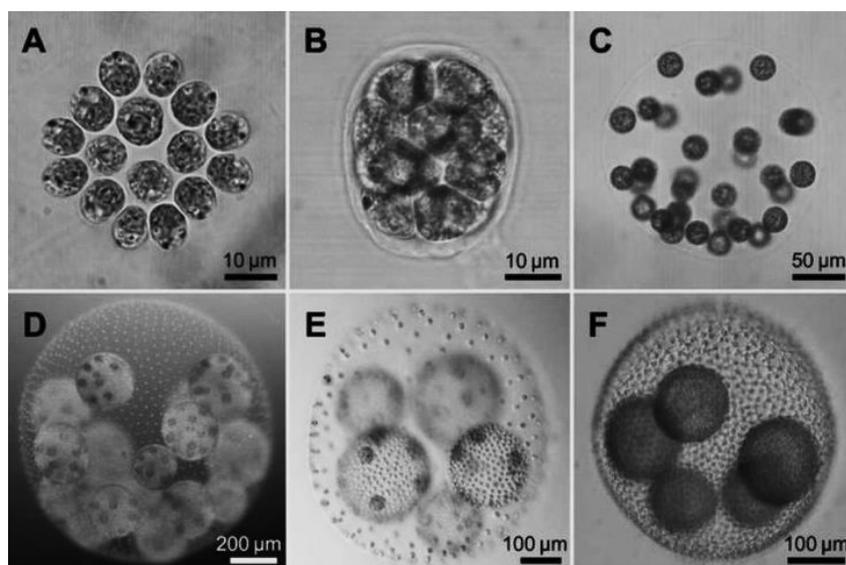
Кокоидна клеточна организација поседуваат многу видови алги од различните типови. Кај сино-зелените алги таква градба има *Synechococcus*, кај златните *Chryso-sphera*, голем број на силикатните алги (*Navicula*, *Cocconeis*), зелената алга (*Chlorococum*) и други. Едноклеточните организми на овој степен на градба најчесто имаат добро изграден клеточен ѕид на кој се јавуваат различни израсатоци. Не поседуваат органели за придвижување, но некои од нив сепак се движат со различни адаптивни механизми, како *рафата* кај силикатните алги.



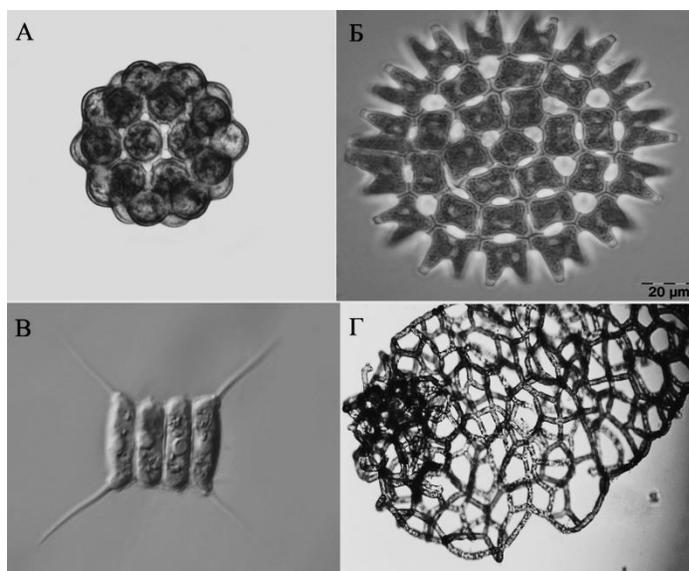
Слика 18. Алги со отворен тип на колонии. А - *Dinobryon pediforme*, златна алга со монаден тип на градба и колонии со различен број на клетки; Б - *Fragilaria crotonensis*, кокоидна планктонска дијатомеа со клетки странично споени во колонии.

Колониите се поголеми или помали групации на променлив број на клетки кои се морфолошки и физиолошки самостојни. Алгите со ваква организација уште се нарекуваат *отворени колонии* (слика 18) кои се составени од едноклеточни алги, кои по делбите остануваат заедно во нестабилни клеточни комплекси со различна форма и големина. Од

друга страна, колониите кај кои бројот на клетките е константен и не се менува до следната репродукција се нарекуваат *затворени колонии* или *ценобии* (слика 19).



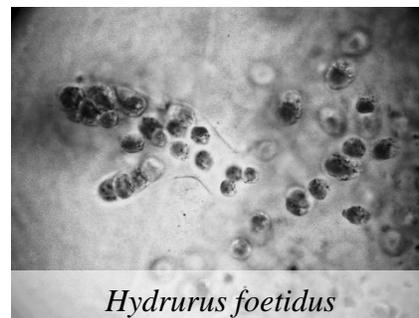
Слика 19. Алги со затворен тип на подвижни колонии. А – *Gonium pectorale* (16 клетки); В – *Pandorina morum* (16 клетки); С – *Eudorina uniccocca* (32 клетки); D – *Volvox carteri* (~2.000 клетки); Е – *Volvox tertius* (~1.000 клетки); F – *Volvox globator* (~3.000 клетки) (според Kallmann 2006).



Слика 20. Неподвижни затворени колонии – ценобии. А – *Coelastrum* sp.; Б – *Pediastrum duplex*; В – *Scenedesmus longispina*; Г – *Hydrodictyon reticulatum*, водна мрежичка.

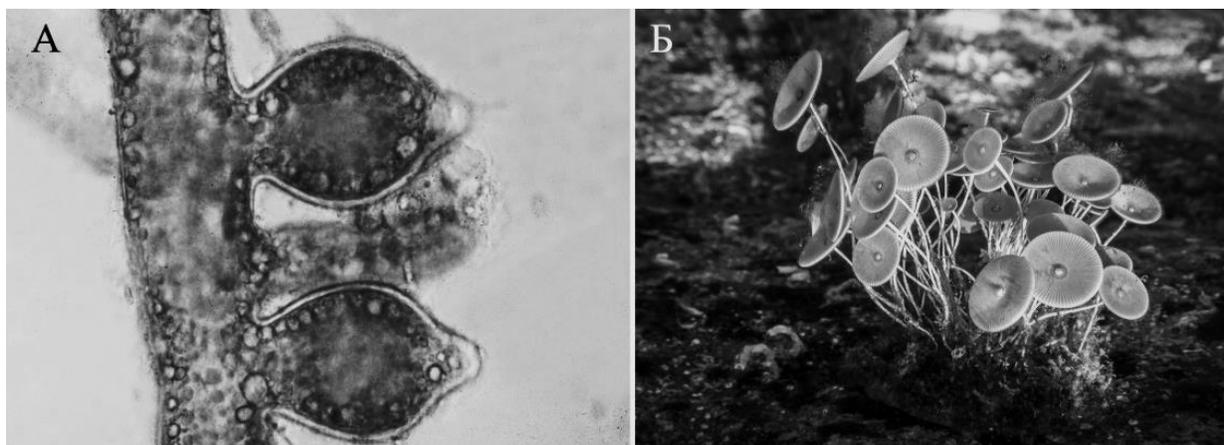
Градбата и функцијата на клетките во колониите и ценобиите можат да бидат различни. Колониите или ценобиите кои ги изградуваат клетки кои во морфолошки, цитолошки и функционален поглед се исти меѓусебе, се нарекуваат *моморфни*, додека кај *полиморфните* колони и ценобии се сретнуваат клетки со различна форма и функција. Од друга страна, тие можат да бидат подвижни и неподвижни, при што подвижните имаат камшици, да се обвиткани со слузеста обвивка или не. По формата можат да се плочести (*Gonium*), топчести (*Volvox*), разгранети (*Dinobryon*) и слично. Неподвижните колонии и ценобии, исто така, се силно различни по форма и големина.

Капсалниот тип на градба се одликува со неподвижни зборови од клетки во заедничка слузеста обвивка. Таков вид на морфолошка организација среќаваме кај повеќе типови алги како сино-зелените (*Gloeothece*), жолтите (*Hydrurus* – слика десно), зелените (*Tetraspora*) и други.



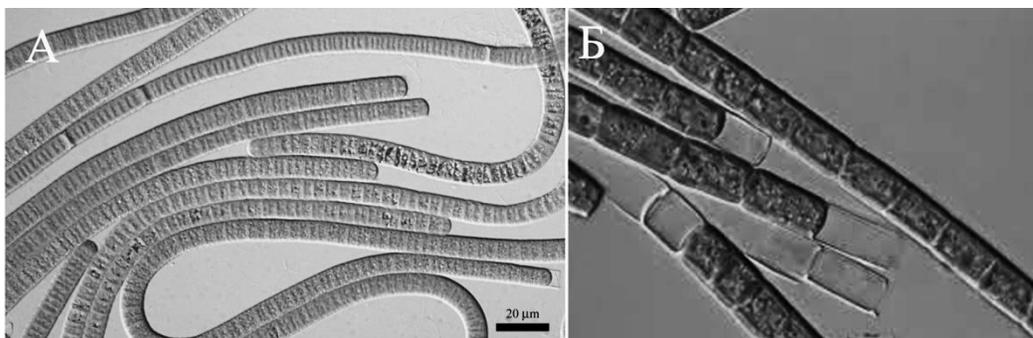
Hydrurus foetidus

Алгите со сифонална градба се среќаваат во мал број родови само кај два типа, зелено-жолтите (*Vaucheria*, *Botrydium*) и зелените (морските *Caulerpa*, *Halimeda*, *Acetabularia* и други) алги. Главната карактеристика на овие алги е дека нивниот талус е секогаш едноклеточен, колку и да е морфолошки сложен и крупен. Напречните сидови во него настануваат само при повреди или при формирањето на репродуктивните органи, но не и кај сите претставители. Цитоплазмата се наоѓа до клеточниот сид и содржи голем број на јадра. Нивниот талус може да биде кончест, во форма на меур или доста сложен - кормоиден, при што морфолошки посложените форми живеат во морски екосистеми. За нивното потекло постојат две хипотези: настанале со упростување на посложената кончеста градба или преку усложнување на градбата на алгите со кокоиден тип на организација.



Слика 21. Алги со сифонална градба. А – *Vaucheria sessilis*; Б – *Acetabularia acetabulum*.

Трихална или кончеста градба имаат алгите со најпримитивен повеќеклеточен талус кој може да биде во форма на разгранет или неразгранет, слободен или прицврстен конец. Талусот на трихалните алги го изградуваат поголем број на клетки распоредени во редови, кои настануваат со последователни трансферзални делби. Талусот може да биде изграден од еден конец, или повеќе конци се здружуваат во посложени структури со различна форма (*Coleochaete*). Кончести неразгранети талуси имаат сино-зелените алги (*Oscillatoria*, *Lyngbya*), златно-жолтите алги (*Tribonema*), зелените (*Ulothrix*, *Oedogonium*, *Spirogyra*, *Zygnema*), а кај типовите со посложена градба какви се кафеавите и црвените алги, постојат голем број видови со кончеста форма (*Ectocarpus*, *Batrachospermum*).



Слика 22. Алги со трихална градба на талусот. А – *Oscillatoria limosa*; Б – *Tribonema vulgare*.

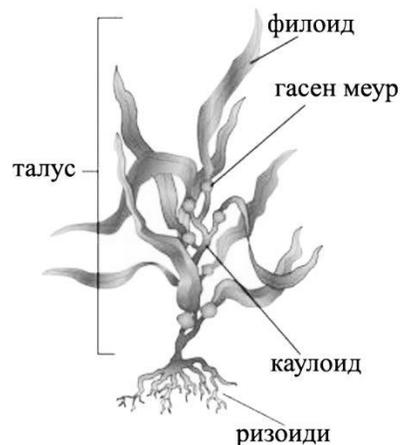
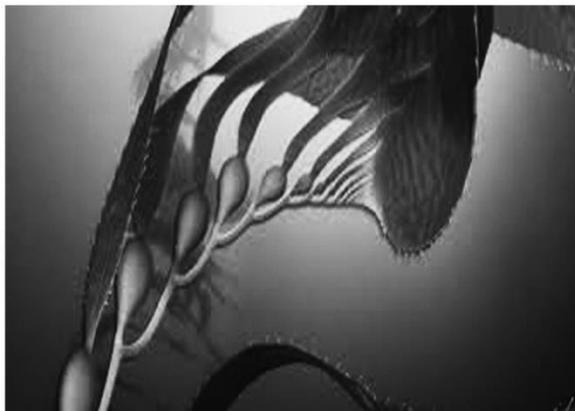
Од друга страна, кончестите талуси на алгите можат да бидат изградени од клетки кои се меѓусебно исти - *хомоцитни талуси* како кај *Oscillatoria*, или клетките на крајот да бидат издиференцирани на специфични клетки со посебна функција - *хетероцитни талуси* како кај *Nostoc*. Најразвиените форми на кончести алги започнуваат диференцирање на крајот на базален, врвен, централен дел и зона за размножување како зачеток на псеудо-паренхиматичната градба.

Посложената варијанта на кончестата градба позната е под називот *хетеротрихална градба*. Таквите талуси се изградени од два вида на конци, едните кои го прекриваат супстратот ползејќи хоризонтално по него (супстратен талус), а другите растат усправно од нив (врвен или апикален талус) како кај видовите на редот *Chaetophorales* од зелените алги.

Посебен тип на сложена кончеста градба претставува сифонокладалната градба која се сретнува само кај видовите на редот *Siphonocladales* од зелените алги, а се одликува со повеќејадрени сегменти кои настануваат со сегрегациска делба.

Псеудо-паренхиматичен талус е најсложен повеќеклеточен талус кој се среќава кај алгите и настанува со делба на клетките во повеќе рамнини. Растењето на талусот настанува со делба на сите клетки (дифузен тип на растење) или со делба на локализирани меристемски клетки кои можат да бидат лоцирани апикално или интеркаларно.

Талусите на голем број алги од харите, црвените и кафеавите алги се така сложено издиференцирани **за** да потсетуваат на вишите растенија (слика 23) и на нив можат да се разликуваат делови кои личат на корен - ризоид, стебло - каулоид и лист - филоид, поради што уште се нарекуваат кормоидни талуси. И самата внатрешна градба на овој тип талус е доста комплексна поради формирањето на клеточни групации со определена физиолошка функција. Кај видовите од црвените и кафеавите алги во периферните делови на талусот се развива епидермоид кој има заштитна функција, а во внатрешноста се наоѓаат клеточни комплекси кои имаат механичка, спроводна и улога на складирање на резервни материи. Сепак, и покрај таквата градба алгите никогаш не достигнуваат таков степен на хистолошка градба каков поседуваат вишите или васкуларните растенија.



Слика 23. Макрофотографија и шематски приказ на псеудопаренхиматичен талус кај кафеавата макро алга *Macrocystis pyrifera*.

Еволутивниот развиток на талусите на алгите во основа потекнува од монадните форми, пришто и денес многу од монадните видови можат лесно да преминат во ризоподијални или кокоидни форми при формирањето на палмелоидната состојба. Доколку ја подразбереме оваа особина како еволутивен напредок, тогаш е лесно од монадните форми да ги изведеме и трихалните (кончестите) алги, при што монадната структура најчесто се задржува на ниво на репродуктивните клетки. Од трихалните пак, преку преодните хетеротрихални форми, лесно се изведува посложениот псеудопаренхиматичен талус. Со тоа станува јасно дека во рамките на царството на алгите усложнувањето на градбата во текот на еволуцијата се одвивало со постепена редукција на подвижноста, така што кај формите со повисока организација, подвижни остануваат само репродуктивните клетки. Притоа, најинтересна е еволуцијата на црвените алги кај кои подвижноста потполно исчезнува, што е доказ за еволутивниот правец на алгите кон копнен начин на живот и размножување по пат на ветер, надвор од водната средина. Јасниот морфолошки паралелизам кај различните алгални групи е резултат на еволуцијата во исти животни услови кои владеат во водната средина.

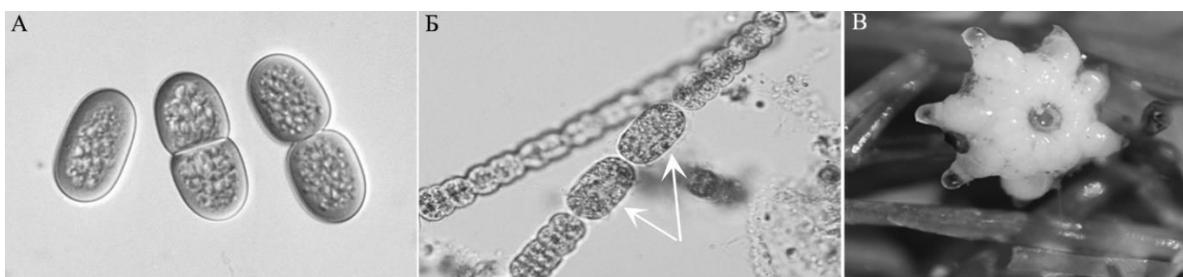
РАЗМНОЖУВАЊЕ И ЦИКЛУСИ НА РАЗВОЈ КАЈ АЛГИТЕ

Покрај веќе споменатите особини на алгите, какви што се составот и количеството на пигменти, градба на вегетативното тело, формата и големината на камшиците и други особини, од големо значење за нивната систематика секако е доброто познавање на начинот на размножувањето, како и градбата на клетките и деловите на талусот кои се во функција на овој процес.

Алгите се размножуваат *вегетативно*, *бесполово* и *полово*. Вегетативното размножување во основа е една форма на бесполовото размножување (односно подобар термин е клонирање), кое се спроведува преку делба на вегетативните делови на талусот

(или клетките). Бесполовото размножување (преку спори) се одвива преку делбата на протопластот, формирање на спори и нивното излегување надвор од клетките во кои настанале. Половото размножување се одвива преку спојување на две полни клетки.

Вегетативно размножување кај алгите се одвива преку делба на клетките, со фрагментација на талусот, со кртоли и акинети. Со делба на клетките се размножуваат едноклеточните форми, а со фрагментација главно кончестите повеќеклеточни форми. Фрагментацијата всушност претставува одвојување на вегетативниот дел на талусот на повеќе делови кои се способни да ја регенерираат целата алга. Раздвојувањето на талусот може да биде предизвикано со механички дејства или со внатрешни физиолошки процеси. Кај харите се создаваат и специјални органи кои служат само за вегетативно размножување какви се *кртолите* (слика 24).

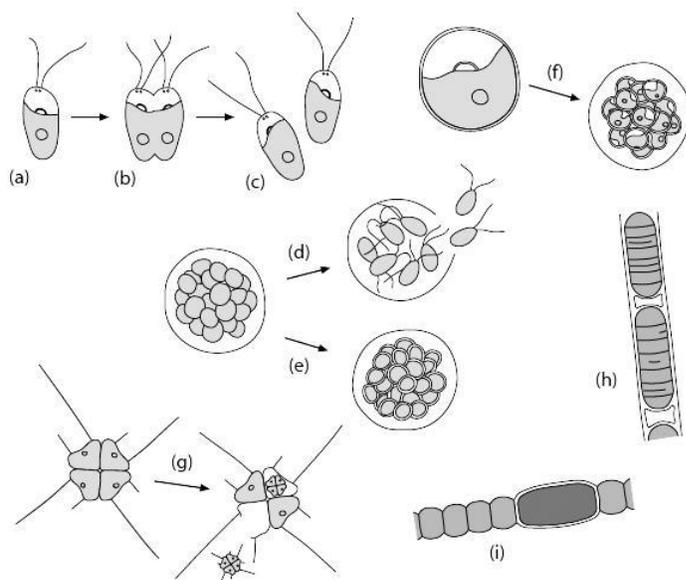


Слика 24. Вегетативно размножување кај алгите. А - делба на клетка кај *Synechococcus aeruginosus*, Б – акинети (означени со стрелки) кај *Anabaena planctonica*, В - ѕвездовидна кртола кај *Nitellopsis obtusa*.

Посебна форма на повисоко организирано вегетативно размножување претставуваат *акинетите* (слика 24). Тоа се клетки богати со резервни материи и обвиткани со дебели ѕидови, а се формираат од вегетативните клетки. Акинетите имаат посебна улога во преживувањето на неповолните услови и чести се кај кончестите форми на сино-зелените и зелените алги.

Бесполовото размножување се одвива преку подвижни или неподвижни спори. Подвижните спори се нарекуваат зооспори, а неподвижните егзоспори, ендоспори, апланоспори, моноспори и други, во зависност од нивните специфични одлики. Спорите настануваат во клетки кои не се разликуваат посебно од вегетативните клетки, или во посебни органи – *спорангиуми* (слика 25).

Претставителите на сино-зелените, црвените и делумно кафеавите алги се размножуваат со ендо и егзоспори. По самиот нивен назив може да се заклучи дека ендоспорите настануваат во внатрешноста на клетките со делба на протопластот, додека егзоспорите се јавуваат како израсатоци на површината на талусот.



Слика 25. Шематски приказ на различни примери на бесполово размножување кај алгите. (a)-(c) клеточна делба; (d) зооспори, (e) апланоспори, (f) формирање на аутоспори, (g) формирање на автоколони, (h) фрагментација на талусот, (i) формирање на акинета (преземено од Graham et al. 2016).

Многу од алгите се размножуваат со зооспори кои се формираат во вегетативните клетки или во посебни зооспорангиуми. На формирањето на зооспорите претходи делба на јадрото, најчесто редуциска со делба на хлоропластите, органелите и цитоплазмата, поради што тие спори се нарекуват *мејоспори*. Бројот на зооспорите во спорангиумите варира од една (*Oedogonium*, *Vaucheria*), 100-тина (*Cladophora*), до повеќе од 20.000 (*Hydrodictyon*).

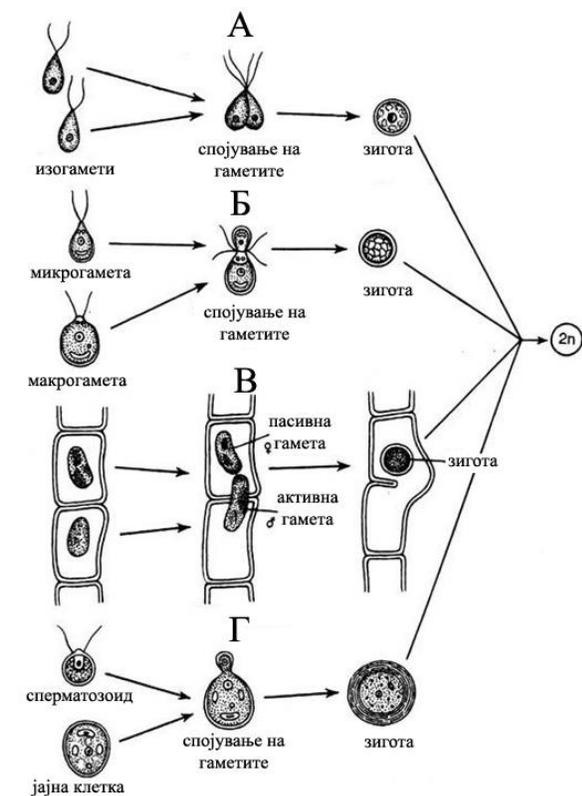
Зооспорите се гимнобласти, подвижни се и поседуваат камшици (слика 14), чии број, градба и положба се важни таксономски карактеристики. Во нивната цитоплазма се видливи јадрото, хлоропластите, стигмата и пулсативните вакуоли. По излегувањето на зооспорите од спорангиумите, од нив се развиваат нови единки.

Од друга страна, поголем број на видовите од редот *Chlorococcales* и некои *Chrysophyta* се размножуваат со неподвижни апланоспори, чиј клеточен сид се формира уште во самата клетка каде настануваат. Црвените алги и редот *Dictyotales* од кафеавите алги бесполово се размножуваат со неподвижни тетраспори, при што кај црвените алги се среќаваат уште моноспори и биспори. За овие видови спори, за разлика од апланоспорите, важи дека се гимнобласти.

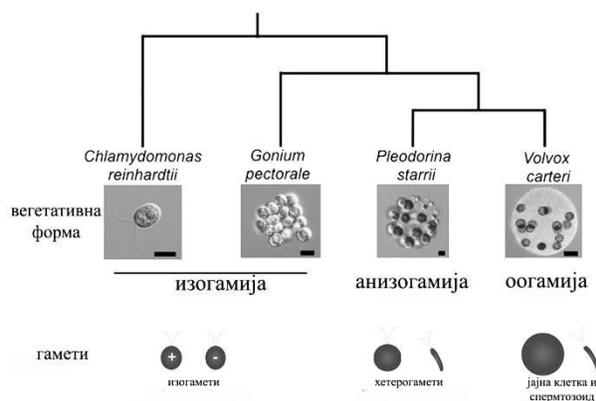
Половото размножување, застапено кај поголемиот број на алги, во основа се состои од спојување на содржината на две хаплоидни (со n број хромозоми) сексуални клетки кои се нарекуваат гамети. Резултат на нивното спојување е формирањето на зигота со диплоиден број на хромозоми ($2n$) која рти веднаш (или по период на мирување) во нова единка или претходно создава зооспори. Гаметите главно се создаваат во посебно диференцирани клетки - *гаметангии*, кои се најчесто едноклеточни, освен кај харите кај кои се застапени повеќеклеточни сложени органи за размножување.

Според видот на гаметите постојат неколку типови на полови процеси: *изогамија*, *хетерогамија*, *оогамија* и *коњугација* (слика 26). Изогамија е полов процес при кој се спојуваат гамети кои морфолошки не можат да се разликуваат, но имаат физиолошки

различни потенцијали и поради тоа се означени со + и -, и се нарекуваат *изогамети*. Помеѓу алгите кои се размножуваат со изогамија постојат хомоталусни - кај кои се соединуваат гаметите настанати на ист талус, и хетероталусни - кај кои се соединуваат само гаметите создадени на различни единки.



Слика 26. Типови на полово размножување кај алгите. А – изогамија кај *Chlamydomonas*, Б – анизогамија (хетерогамија) кај *Ectocarpus*, В – физиолошка анизогамија кај *Spirogyra*, Г – оогамија кај *Chlamydomonas*.



Слика 27. Диморфизам на гаметите и филогенетски врски помеѓу волвокалните зелени алги (преземено од Geng et al., 2018).

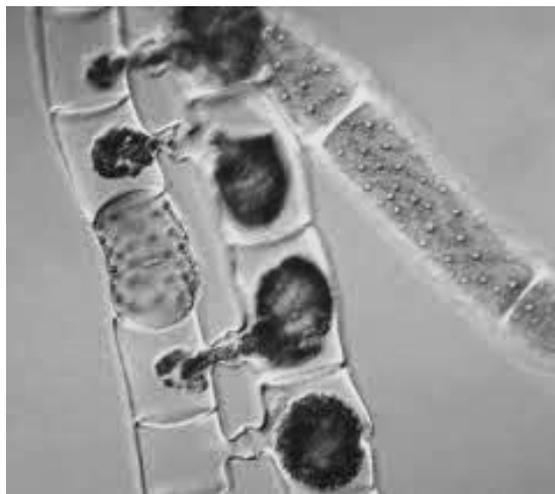
Гаметите на повисокоорганизираните алги се разликуваат не само физиолошки, туку и морфолошки. Покрупниот и помалку подвижниот гамет се означува како **женски** или **макрогамет**, а поситниот и подвижен **машки** или **микрогамет**. Таквите гамети, кои не се еднакви по големина и форма се нарекуваат *анизогамети* или *хетерогамети*. Процесот на нивното соединување се нарекува *хетерогамија*.

Понатамошната еволуција на гаметите се одвива кон создавање на крупна и неподвижна јајна клетка во оогониумите, и ситни подвижни сперматозоиди во антеридиумите, кои се соединуваат во процес познат како оогамија. Оплодувањето на јајната клетка се одвива во оогониумот, а поретко надвор од него, најчесто во водна средина.

Машките и женските гамети можат да се наоѓаат на иста единка, при што таквите видови се нарекуваат *еднодомни*, или машките репродуктивни клетки на една, а женските на друга единка, видови наречени *дводомни*.

Кај претставителите на зелените алги од класата Conjugatorphyceae се сретнува посебен вид на полов процес каде изогаметите немаат камшици и се придвижуваат со амебовидни движења едни кон други. Според тоа, процесот при кој доаѓа до спојување на

две морфолошки еднакви гамети настанати од целата содржина на протопластот и кои не поседуваат камшици се нарекува *коњугација* (слика 28).



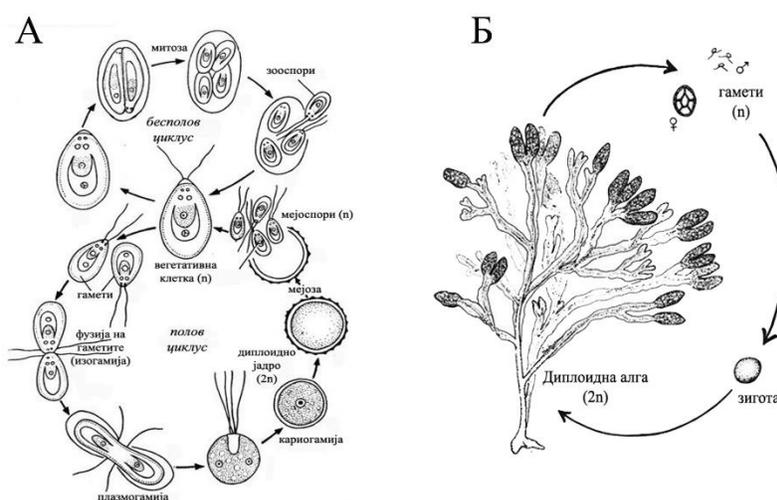
Слика 28. Коњугација кај *Spirogyra* sp. Видливи се процесите на целосен премин на содржината на клетките од еден филамент кон друг, коњугациските мостови, и зиготи кои се формираат во еден од филаментите.

Покрај опишаните процеси на размножување, алгите со попримитивна градба можат полово да се размножуваат и со *хологамија*, процес при кој комплетно се соединува содржината на две активно подвижни клетки. Силикатните алги можат да влезат во процес на *аутогамија* при определени услови, додека кај некои хари (*Chara crinita*) се сретнува дури и процесот познат како *партеногенеза*, каде не доаѓа до оплодување, туку новата единка се развива од неоплодена јајна клетка.

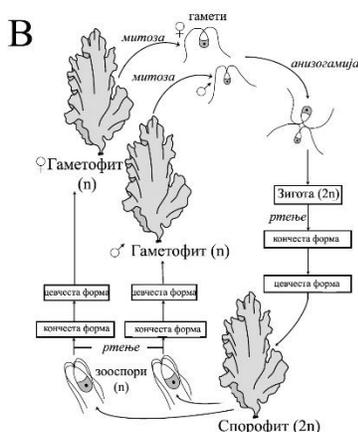
Во текот на индивидуалниот развој, секоја алга поминува низ редица сукцесивни промени, кои најчесто се нарекуваат *циклус на развој*. На пример, во циклусот на развој на алгите кои полово се размножуваат, во кариолошки поглед се разликуваат *хаплоидна* и *диплоидна* фаза кои правилно се сменуваат. Преодот од хаплоидната во диплоидната фаза се одвива при оплодувањето, додека од диплоидната во хаплоидната при мејотската делба на јадрото, која претходи на формирањето на гаметите. Правилното сменување на овие две фази се нарекува *смена на јадрови фази*.

Во циклусот на развој на поединечните видови алги, хаплоидната и диплоидната фаза се просторно и временски оддалечени. На пример, кај поголемиот дел од зелените алги првата делба во јадрото на зиготот е мејоза, а по неа следува уште една митотична делба, што како резултат создава хаплоидни зооспори од кои ќе се добијат нови хаплоидни единки. На тие хаплонти се образуваат гаметангии со гамети со чие оплодување повторно се добива зигота од која, преку мејоза, се образуваат хаплоидни зооспори и циклусот се повторува. Преку овој циклус можеме да заклучиме дека талусот на алгите со овој тип на размножување е хаплоиден и дека во целиот циклус на развој само јадрото се јавува како диплоидна фаза. Од друга страна, јасно е дека процесите на *сингамијата* (спојување на половите клетки) и *мејозата* се блиску еден до друг, со што оваа смена на јадровите фази се нарекува *зиготска смена*. Покрај зиготската, кај алгите нешто поретко се јавува и *гаметската смена* на јадрови фази (*Fucus*, *Acetabularia*), каде редукциската делба се одвива во гаметангиумите при формирање на гаметите. По спојувањето на хаплоидните гамети, се создава диплоиден зигот од кој се формира нова

диплоидна единка на која повторно се развиваат гаметангиуми со хаплоидни гамети. Со тоа, мејозата се одвива на диплоидниот талус на алгата, а хаплоидни се само гаметите.



Слика 29. Шематски приказ на смена на јадрови фази и различните циклуси на развиток кај алгите. А – зиготска смена на јадрови фази кај *Clamydomonas*, Б – гаметска смена на јадрови фази кај *Fucus*, В – интермедијарна смена на јадрови фази кај *Ulva*.



Како преодна фаза помеѓу овие два циклуса се јавува **интермедијарната смена на јадрови фази** при која од зиготата се развива диплоиден талус на кој се формираат органи за бесполово размножување или спорангиуми во кои се формираат хаплоидни мејоспори. Од мејоспорите се развиваат хаплоидни единки од истиот вид на кои сега се формираат гаметангиуми со гамети. Нивното спојување повторно создава зигота, а од неа нов диплоиден талус. Видовите алги кои се одликуваат со ваква смена на јадрови фази (*Laminaria*, *Ulva*) се нарекуваат **хаплодиплонти**, при што хаплоидните талуси кои создаваат гамети се нарекуваат **гаметофит**, а диплоидните кои создаваат спори **спорофит** (слика 29).

Наизменично сменување на гаметофитот и спорофитот во циклусот на развиток на алгите се нарекува смена на генерации, термин кој сепак не е целосно оправдан поради тоа што гаметофитот и спорофитот не се посебни генерации туку само две морфолошки фази на единствен циклус на развиток. При тоа, тие можат да бидат со слична градба и

големина ('изоморфна смена на генерации') или делумно или целосно различни еден од друг ('хетероморфна смена на генерации').

ПОТЕКЛО, ЕВОЛУЦИЈА И ФИЛОГЕНИЈА НА АЛГИТЕ

Проучувањето на потеклото и еволуцијата на алгите има исклучително важна теориска задача во расветлувањето на процесите на постанокот на животот на нашата планета, органската и морфолошка еволуција, појавата и еволуцијата на половиот процес, начинот на исхрана, развитокот на клеточниот сид и други базични биолошки прашања.

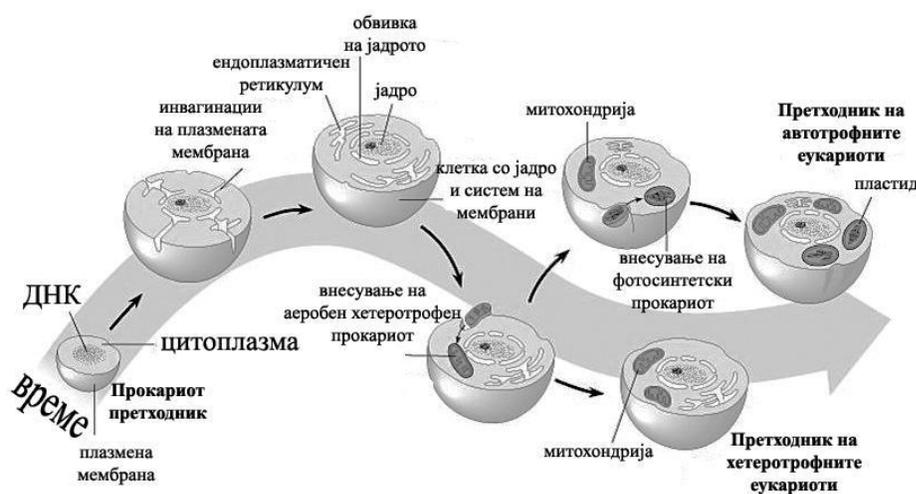
Според податоците добиени со комплексните проучувања на фосилните и современите форми на живот, со голема сигурност може да се констатира дека првобитните форми на живот биле анаеробни хетеротрофни организми со прокариотска градба чии остатоци сè уште не се пронајдени. Најстарите фосилни остатоци припаѓаат кон бактериите и сино-зелените алги, пронајдени во фосилните карпи стари 3,5 милијарди години, иако има докази дека биолошката еволуција започнала порано, пред 4 – 4,5 милијарди години. Фосилите на првите еукариотски организми пронајдени се во слоевите стари 1,4-1,2 милијарди години.

Во толкувањето на еволуцијата на еукариотските организми од прокариотските се јавуваат две гледишта. Според едното гледиште, еукариотските форми се јавуваат со постепено усложнување на градбата на прокариотските организми, при што како доказ се потребни фосилни остатоци на преодните форми кои до денес не се пронајдени. Поради тоа, денес во науката се повеќе приврзаници добива теоријата на симбиогенеза според која првите живи организми биле амевовидни, анаеробни хетеротрофи. Со нивна еволуција се создаваат првите организми кои синтетизираат порфирин-цитохром преку кој е овозможена хемосинтезата, односно хемоавтотрофната исхрана. Подоцна, во молекулата на цитохромот, атомот на железото се заменува со магнезиум и се јавува првата молекула на хлорофил, односно првите зачетоци на автотрофните организми кои можат да вршат фотосинтеза. Појавата на процесот на фотосинтеза е значајна прекретница во еволуцијата бидејќи на тој начин, покрај продукција на примарна биомаса во водните екосистеми, се јавува ослободување на молекуларен кислород во водата и атмосферата и формирање на услови за појава на аеробните организми.

Според теоријата на симбиогенезата, се смета дека амевовидните прокариоти создаваат симбиоза со аеробните бактерии и така формираат зачетоци на *митохондри*. Следната фаза е симбиотско приклучување на бактериска форма слична на спирохетите, која во новиот организам донесува јадро и органи за движење односно камшици. На овој начин се објаснува појавата на првиот хетеротрофен еукариотски организам. Понатаму, некои од овие нови форми влегува во симбиоза со сино-зелените алги кои носат тилакоиди или зачетоци на нова органела - *пластид*, со што се создава можност за формирање на првите еукариотски автотрофни организми (слика 30).

Прикажана на овој кус начин, теоријата на симбиогенеза, всушност, укажува дека создавањето на еукариотските клетки се толкува како долг еволутивен процес на многу

ендосимбиози. Поради тоа, оваа теорија уште носи име теорија на сериски ендосимбиози. Основата на ова теорија не се базира само на теориско-научни претпоставки, туку и серија научни докази за формите на симбиотските односи кои денес се среќаваат во живиот свет, а секако и на поединечните истражувања на различните органели на еукариотските клетки кои покажуваат висок степен на автономија, посебно во однос на нуклеинскиот материјал, што укажува дека некогаш биле одвоени самостојни организми.



Слика 30. Шематски приказ на теоријата на повеќекратната симбиогенеза во еволуцијата на живиот свет на нашата планета.

Врз база на денешните познавања за потеклото на алгите може да се заклучи дека оваа група на организми води потекло од некои протокариотски организми со хлорофил. Од нив најпрво се издвоиле сино-зелените алги кои со своите примитивни особини, какви што се: отсуство на половиот процес на размножување, отсуство на подвижни фази, присуство на муреин во клеточниот ѕид и фикобилини како пигменти, како и поседување на само еден хлорофил (Chl *a*) и отсуство на стероли, ја потврдуваат нивната голема старост.

Понатамошната еволуција на алгите се одвивала во правец на издвојување на првите еукариотски организми, од кои, според многу автори, најрано се издвојуваат црвените алги. Нивното потекло, кое исто така во целост не е разјаснето, укажува дека се со слична старост како и сино-зелените алги, со фосилни остатоци од периодот на предкамбриум. Нивните архаични особини како недостиг на подвижни стадиуми, фикобилини како доминантни пигменти, резервна материја флоридеофицејски скроб сличен на цијанофицејскиот скроб, укажуваат на сличности со сино-зелените алги. Од друга страна, црвените алги се еукариоти, полово се размножуваат со оогамиија, а при тоа имаат и сложена морфолошка градба.

Според тоа, сличностите во пигментите и физиолошките особини на овие две хетерогени групи алги, сепак, не се резултат на меѓусебна филогенетска поврзаност, туку паралелна адаптација на исти услови на развој, при што црвените алги рано се издвојуваат од основниот еволутивен правец и достигнуваат висок степен на развој и сложена градба.

Следната значајна еволутивна етапа во развитокот на алгите претставува создавањето на фотосинтетски активни монадни алги, така што од кои еволуцијата понатаму тече во два основни правци. За една група на алги типично е дека во своите пластиди развиваат два основни хлорофила *a* и *c*, а од помошните пигменти главно доминираат ксантофилите, поради кои овие алги имаат кафеава боја (златните, кафеавите, огнените и силикатните алги). Втората група ја сочинуваат алгите кај кои доминираат хлорофилите *a* и *b* и кои се поради тоа зелени по боја (зелените алги, еуглените и харите). Помеѓу овие две основни линии се наоѓа групата на жолто-зелените алги, кои сепак се поблиски на групата алги со кафеава боја. Во рамките на сите групи алги постојат нови групи на форми кои постапно се развиваат со сопствени еволутивни патишта, при што често тој процес се одвива паралелно и создава слични морфолошки форми помеѓу алгите на различните групи кои филогенетски не се сродни.



Слика 31. Филогенетски и еволутивни односи помеѓу алгите.

Според цела серија на карактеристики, филогенетски меѓусебно се поврзани огнените, златните, силикатните и кафеавите алги, при што во најблиска врска стојат златните и силикатните алги поради истиот состав

на хлорофили, каротеноиди, резервни материи (хризоламинин и масла), силициумот во клеточните ѕидови и отсуство на целулоза. Притоа, златните алги се далеку постара група која потекнува од *Девон* и од која во *Јура* се одвојуваат дијатомеите како високоспецијализирана група на алги со диплоидно јадро.

Зелените алги, еуглените и харите ја сочинуваат втората еволутивна група меѓусебно поврзани алги. Сите претставители на овие групи имаат хлорофил *a* и *b*, ергостерол и слични каротеноиди, при што јасни сроднички односи покажуваат зелените алги и харите посебно во своите биохемиски својства. Поради тоа, постои мислење дека харите не треба да се издвојуваат од зелените алги, но единствената градба на нивните репродуктивни органи и талуси јасно укажува за нивната висока развиеност и потекло од високоорганизираните зелени алги.

Фосилните остатоци на зелените алги пронајдени се во слоевите на *Силур*, што укажува на нивната голема старост, и нивната еволуција се одвивала во различни правци, создавајќи претставители кои меѓусебно се разликуваат во морфолошката диференцираност и сложеност. Од друга страна, по своите биохемиски особини и метаболизам, зелените алги се многу слични со вишите растенија, поради што денес се смета дека вишите растенија водат потекло од поединечните разгранети кончести зелени алги.

За еуглените денес се смета дека доста рано се издвоиле од основниот еволутивен правец на зелените алги, но останале на монадно ниво на градба и со особини кои се сметаат за исклучително архаични, како *парамилон* за резервна материја (сличен на гликогенот кај животните), или пигментите *астаксантин* и *астацин* од групата на ксантофилите (типични исто така за животните). Сепак, дека тие се рано издвоена слепа гранка на еволуцијата од зелените алги укажува постоењето на хлорофил *a* и *b*, сличните ксантофили и ергостеролот како резервна материја.

Конечното мислење за севкупното потекло на алгите во науката сè уште не е диференцирано, пред сè, поради различните ставови околу нивното потекло. Покрај општото мислење дека алгите имаат монофилетско потекло (заеднички предок на сите типови алги), постои и мислење, главно поради високата разновидност на рецентните форми, дека сите еволутивни типови на алги имаат полифилетско потекло (потекнуваат од различни предци со посебна еволуција). Двојби, од друга страна, постојат и во однос на организационата структура на првите алгални форми, при што преовладуваат две мислења: ризоподијална или монадна.

Авторот на овој текст го почитува мислењето дека еукариотските алги имаат полифилетско потекло од монадните форми кои денес се претставени со наведените 12 типови (табела 4) како посебни еволутивни развојни правци. Како евидентна развојна еволутивна линија се јавува оската: монадни претци - зелени алги - виши растенија, додека сите останати линии денес се слепи еволутивни гранки со сопствена еволуција во рамките на типот.

Табела 4. Главни еволутивни правци (типови) на алгите опфатени со класификацијата прикажана во книгата.

1. <i>Cyanophyta</i> – сино-зелени алги	7. <i>Phaeophyta</i> – кафеави алги
2. <i>Prochlorophyta</i> – примитивни зелени алги	8. <i>Rhodophyta</i> – црвени алги
3. <i>Glaucophyta</i> – глаукофитни алги	9. <i>Xanthophyta</i> – зелено-жолти алги
4. <i>Pyrrophyta</i> – огнени алги	10. <i>Euglenophyta</i> – еуглени
5. <i>Chrysophyta</i> – златни алги	11. <i>Chlorophyta</i> – зелени алги
6. <i>Bacillariophyta</i> – силикатни алги (диатомеи)	12. <i>Streptophyta</i> – стрептофитни алги

ФИЛОГЕНЕТСКИ ВРСКИ ПОМЕЃУ АЛГИТЕ И ВИШИТЕ (ВАСКУЛАРНИ) РАСТЕНИЈА

Вишите растенија (мовови и васкуларните растенија) и зелените алги имаат заеднички предок. Првиот фосилен наод од зелените терестични растенија, односно зелени растенија адаптирани на перманентна експозиција на воздух, се спорите датирани пред околу 470 милиони години. Овој временски период се совпаѓа со времето кога во атмосферата е детектирано доволно количество на кислород за успешно функционирање на респирацијата кај фотоавтотрофните растенија. Анатомијата на спорите и нивната хемија, во комбинација со фосилните отисоци на кутикулата, доведуваат до заклучок дека најстарите терестични растенија биле слични со денешните талусни *Нератицае* (цигерки). Во периодот од пред 470-350 милиони години пронајдени се многу морфолошки преодни форми помеѓу зелените алги, цигерките и васкуларните растенија.

Тогаш, каква форма имал предокот на вишите растенија? Модерната молекуларна систематика го поткрепува мислењето дека најблискиот жив сродник на зелените терестични растенија е родот *Coleochaete* (слика 348) од редот *Coleochaetales* на стрептофитните алги *Streptophyta*, ред кој е во блиска сродност со највисоко организираните алги од редот *Charales*. Родот *Coleochaete* содржи повеќе видови кои главно се јавуваат во плитките води на олиготрофните езера, најчесто на паднатите листови потопени во водата. *Coleochaete* има бројни заеднички одлики со *Charales* и зелените терестични растенија кои отстапуваат од особините на останатите зелени алги, како:

- Почетокот на митозата кај *Coleochaetales*, *Charales*, мововите и васкуларните растенија започнува со поместување на кратките микротубули под агол од 90° во однос на новосозданиот клеточен сид (или фрагмобласт). Кај останатите зелени алги микротубулите се поставуваат паралелно кон новиот клеточен сид.

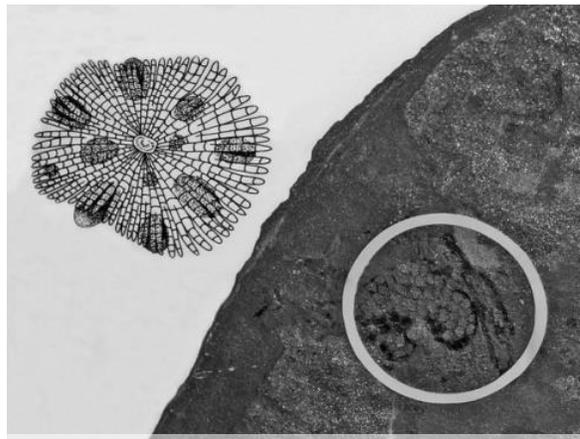
- *Coleochaete* е во основа хаплоиден род, но по создавањето на диплоидниот зигот, тој останува извесно време во оогониумот, за кое време гаметофитот формира заштитен слој од псеудо-паренхиматично ткиво околу него. Подоцна зиготот преминува низ мејоза и ги ослободува спорите. Високо ниво на заштита на зиготот е карактеристика која *Coleochaete* ја споделува со мововите и васкуларните растенија, но не и со останатите зелени алги.

- Материја слична на лигнинот е пронајдена во талусите на *Coleochaete*, додека спорополенин во сидот на зиготата. Лигнинот е главна материја на дрвото кај васкуларните растенија, а спорополенинот кај мововите и васкуларните растенија (тој го изградува сидот кај поленот и е главна причина за добрата фосилизација на поленовите зрна). Овие материји не се присутни кај останатите зелени алги.

- Кај поголемиот број зелени алги ензимот *гликолат дехидрогеназа* е присутен и активен за време на вон-митохондрискиот дел на респирацијата. Кај *Coleochaetales*, *Charales* и терестичните зелени растенија овој ензим го заменува *гликолат оксидазата*, за кој е докажано дека претставува предност за почетното населување на почвата.

• Кај *Coleochaetales*, *Charales* и зелените терестични растенија утврден е ензимот *бакар-цинк супероксид дисмутаза* кој ги елиминира токсичните кислородни радикали од клетките, што е јасна предност за растенијата кои ја населуваат почвата. Овој ензим не е присутен кај останатите зелени алги.

Дали постои каков бил фосил сличен на *Coleochaete*? Родот *Parka* (слика 32), кој се јавува приближно пред 400 милиони години, има многу заеднички особини со рецентниот род *Coleochaete*, но, исто така, и некои разлики при што до денес не е откриена континуирана фосилна серија на форми помеѓу овие два рода.



Слика 32. Фосилен вид *Parka decipiens*, зачетник на терестичните растенија

Тип **СYANOPHYTA** (сино-зелени алги)

Општи карактеристики

Суанophyta (Суанobacteria) или сино-зелени алги се најстара група на фотосинтетски активни организми на Земјата, па дури постојат и оправдани мислења за нивната појава на Марс, со што се продлабочува прашањето за нивното потекло. Определни автори (Van den Hoek et al., 1995) ја нарекуваат Протерозојската ера (2.5 милијарди - 570 милиони години) „Ера на цијанобактериите“ бидејќи тие се најзастапени во фосилните слоеви на оваа историска зона. Ламинарните формации наречени *строматолити*, кои беа многу чести во тоа време, содржат сино-зелени алги, а денес се распространети само на определни места, како во Заливот на Ајкулите во Западна Австралија, бидејќи најчесто се уништени преку исхраната на безрбетните животни, или почесто и со хуманото влијание. Сино-зелените алги се исто така вклучени во формирањето на многу од почвените слоеви кои содржат депозити богати со нафта.

Една од причините за успешноста на сино-зелените алги во денешни услови секако е нивната голема еволутивна старост која овозможува искористување на извори на енергија во услови кога кислородот сè уште не бил достапен. Еволутивниот развој на протеини кои можат да искористуваат метали придонесува сино-зелените алги да можат да толерираат високи концентрации на слободни сулфиди во услови без кислород. Некои од нив можат, исто така, да искористуваат H_2S како донор на водород наместо водата, особина која не постои дури и кај таквите еукариотски алги, како дијатомеите, кои можат да толерираат релативно високи концентрации на H_2S .



Слика 33. Геотермален извор во Националниот Парк Yellowstone САД и *Synechococcus* (мала слика) термофилна сино-зелена алга.

Друга значајна особина на некои видови сино-зелени алги е висока толеранција на UV-B и UV-C зрачењето, исклучително важна придобивка во раниот развој на животот на Земјата. Максималната температура на која е пронајдена некоја сино-зелена алга е 73°C, најчесто видови на родот *Synechococcus* (слика 33) во термални извори на Северна Америка. Сепак, и понатаму не е јасно дали оваа појава на адаптација на високи температури се јавува како остаток од предисториската ера на високи температури на Земјата, бидејќи до денес не се пронајдени сино-зелени алги на вака високи температури во останатиот дел на Земјата, ниту пак како стабилни рецентни форми кои живеат на повисоки температури од 73 °C.

Долгата адаптација на сино-зелените алги на услови на намален интензитет на светлина и ефикасната кинетика на искористување на хранителните материи од надворешната средина (*хетеротрофна исхрана*) доведуваат да сино-зелените пикопланктонери доминираат во биомасата и продукцијата на чистите океански или слатководни екосистеми со олиготрофен карактер. Сепак, останува уште доста да се проучи околу овие организми кои беа пронајдени дури во 1980-тите години, бидејќи нивната густина на пример достигнува некои од највисоките познати вредности за овие организми (8×10^6 клетки на mL) во солените крајбрежни езера на Антарктик, додека потполно отсутствуваат или се многу ретки во блиските поларни океани.

Сино-зелените алги се исто така важни во терестичните екосистеми, каде од клучно значење е нивната толеранција кон исушување и водниот стрес. Поради тоа, овие форми најчесто имаат клучна улога во одржувањето на стабилноста на површинските биоценози во полупустините, како и за фертилноста на земјоделските почви во аридните подрачја. Во вистинските пустини сино-зелените алги (најчесто *Chroococcidiopsis*) формираат микробна заедница неколку милиметри под површината, додека во сувите ледени пустини на Антарктик успеваат да опстанат на самата граница на животот, при што се мисли дека нивното генерациско време во тие услови може да биде бавно и до неколку илјадници години (Kozyrovskaya 1990).

Значајна карактеристика на некои видови сино-зелени алги, секако, е фиксацијата на атмосферскиот азот. Во најголемиот дел од чистите добро аерирани екосистеми, овој процес се одвива во *хетероцистите* (Whitton 1992), клетки со двојна мембрана кои

најчесто содржат гранула на *цијанофицин* (полимер од две аминокиселини). Само мал број на видови кои не поседуваат хетероцисти имаат можност за азотофиксација, но тој процес може да се одвива само во анаеробни услови. Микрофосилите кои се пронајдени и содржат хетероцисти јасно укажуваат на староста на овој процес со можност дека тој исходно се јавува кај видовите кои не поседуваат хетероцисти. Хетероцистите во лабораториски услови се јавуваат најчесто по намалување на азотните соединенија во подлогите. Ова се совпаѓа со многуте теренски докази дека популациите на азотофиксирачките сино-зелени алги растат доколку азотните соединенија во живеалиштето стануваат лимитирачки фактор за растот, односно се намалуваат. Според Уооп и Golden (1998) докажано е дека развитокот на хетероцистите е контролирано со дејството на мал пептид кој се транспортира низ мембраните, слично како физиолошката контрола на другите процеси во еукариотските клетки. Сепак, до денес не е позната еукариотска алга фиксатор на атмосферскиот азот, поради што сино-зелените алги се наоѓаат во исклучителна предност во услови на исчезнување на неорганските азотни соединенија од екосистемот. Нешто слично се одвива и во однос на амонијакот.

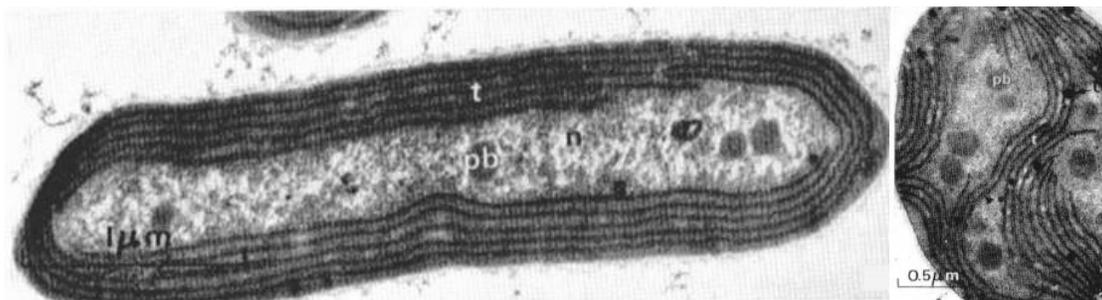
Големиот број на истражувања на сино-зелените алги во водните и почвените екосистеми укажуваат на фактот дека тие најдобро се развиваат во услови на повисока рН вредност. Сепак, постојат и бројни докази за нивно успешно развивање на пониски рН вредности во кисела средина, како планктонските пико форми до 4.5 (Steinberg et al. 1998), или неколку кончести форми пронајдени дури и на 4.0. Оваа ниска рН вредност се смета за најниска достапна за живот на сино-зелените алги (Ward and Castenholz 2001). Скоро сите пронајдени форми на ниски рН вредности имаат хетероцитни талуси, што повторно ја нагласува важноста на азотофиксацијата и во така тешките услови за живот.

Сино-зелените алги, исто така, се жители на студените пустини на Антарктик и другите поларни региони (Vincent 2000). Сувите долини на Викториината Земја на Антарктикот се состојат од големи подрачја на карпи и почви без снежна или ледена покривка, најверојатно како најекстремна средина на Земјата. Тука сино-зелените алги се формираат во замрзнатите езера и истопените потоци и реки при кусиот летен период. Филаментозните сино-зелени алги формираат превлаки по камењата на дното на овие водни живеалишта, а понекогаш се јавуваат и во водниот столб (Spaulding et al. 1994). Во поларните региони сино-зелените алги се населуваат како *криптоендолити* на места каде во лето температурите достигнуваат само до 0°C, а во зима паѓаат и на -60°C.

Друг тип на екстремно живеалиште кое го толерираат сино-зелените алги се *хиперсолените води* каде соленоста далеку ја надминува морската вода. Овде припаѓаат солените езера опколени со кристални депозити на соли, хиперсолените морски лагуни и соларните бари кои испаруваат. Вакви живеалишта најчесто населува *Aphanothese halophytica*, едноклеточна стапчеста *халофилна* сино-зелена алга.

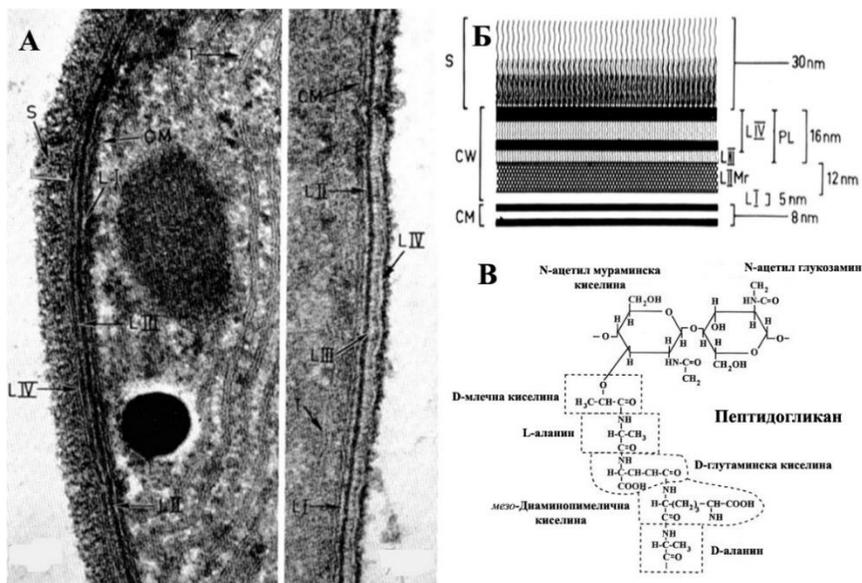
Градба на клетките и морфологија на талусот

Поради својата прокариотска градба, сино-зелените алги се разликуваат во клеточната организација во однос на сите останати алги. На светлосен микроскоп на површината на клетките јасно се забележува клеточен ѕид под кој се наоѓа протопластот. Во протопластот можат да се разликуваат периферната **хроматоплазма** во која се распоредени пигментите и централна **нуклеоплазма** која е безбојна и во која е сместен наследниот материјал. Јасна граница помеѓу овие две зони не постои, бидејќи јадровиот еквивалент во центроплазмата никогаш не е одвоен со мембрана, а не постои ниту јадренце (слика 34).



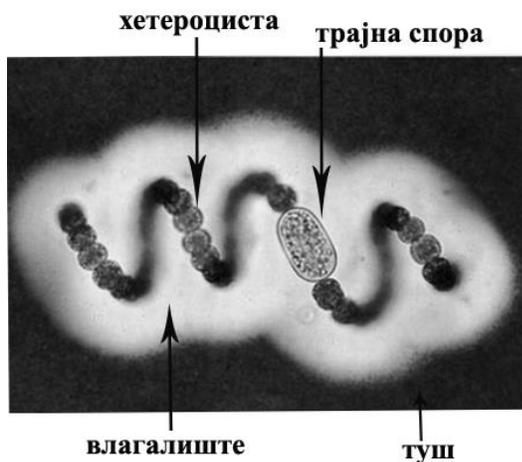
Слика 34. ТЕМ микрофотографија на структура на клетката кај сино-зелените алги. Лево – периферно поставени тилакоиди (хроматоплазма), полифосфатни гранули (pb) и нуклеински нишки (n) во центарот на клетката (нуклеоплазма). Десно – една од можните распоредби на тилакоидите во клетката.

Деталната структура на клетките комплетно е утврдена со употребата на електронскиот микроскоп (слика 35). Клеточниот ѕид се покажа како сложена структура која одговара на сличните творби кај бактериите, при што тој се јавува како повеќеслојна творба на слоеви (L1-L4) кои се надоврзуваат едни на други од внатрешноста на клетката кон надвор. Слојот L1 е во директна врска со цитоплазматичната мембрана, слојот L2 се карактеризира со типичната материја за прокариотите, пептидогликан **мурин**, кој овозможува цврстина на ѕидот, додека L3 и L4 во главно се изградени од јаглехидрати и се еластични. Кај кончестите сино-зелени алги сите слоеви се наоѓаат во надолжните клеточни ѕидови, додека во напречните навлегуваат само L1 и L2. Кај хормогонијалните форми во сите ѕидови се наоѓаат пори кои служат за комуникација помеѓу клетките со **плазмодезми**. Понекогаш мембраната е обоена со посебни мембрански пигменти какви се: **глеокапсин**, **фускородин**, **фускохлорин** и слично. На површината на многу сино-зелени алги се јавуваат слузести или галертни обвивки кои најчесто обвиваат повеќе клетки или конци и служат за спречување на исушувањето или помагаат при движењето.



Слика 35. Ултраструктура на клеточниот ѕид кај сино-зелените алги (А), шематски приказ на пресекот низ клеточниот ѕид со означени големини на поединечните делови од ѕидот (Б) и структурата на пептидогликанот *муреин* во клеточните ѕидови на сино-зелените алги (В). LI-LIV поединечните слоеви во ѕидот, S – надворешен слузест слој, CW – клеточен ѕид, CM – клеточна мембрана.

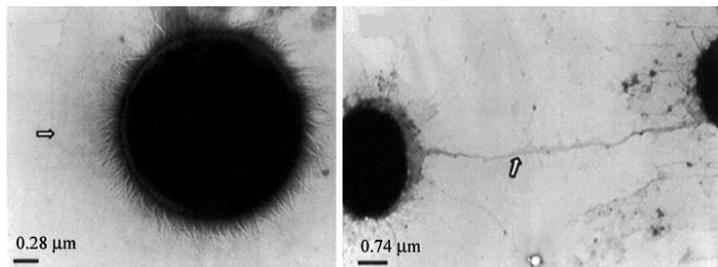
Влагалиште (капсула или екстрацелуларни полимерни материи) составено од мукозни материи и мало количество целулоза често се присутни на површината на клетките на сино-зелените алги. Влагалиштата ги чуваат клетките од исушување и активно се скеретитаат кај клетките кои интензивно растат. Продукцијата на влагалишта зависи и од условите на средината, при што недостиг од CO_2 ја прекинува продукцијата на влагалишта. Влагалиштата се често и обоени, главно во зависност од средината: црвени кај алгите од кисели почви, сини кај алгите од базни почви, жолти до кафеави кај алгите од силно солениот живеалишта. Влагалиштата се најповеќе воочливи доколку во микроскопскиот препарат се капне малку туш кој не се впива во влагалиштето (слика 36).



Слика 36. Микрофотографија на филament од *Anabaena* sp. во микроскопски препарат со туш. Методата јасно го истакнува влагалиштето околу филamentот на алгата.

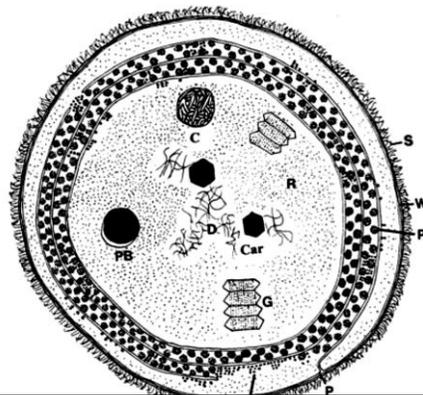
На површината на клетките кај некои сино-зелени алги се јавуваат и *пили* (слика 36). Постојат два типа на пили кај едноклеточната сино-зелена алга *Synechocystis*: а) клетката ја преркива континуиран слој на тенки четковидни пили со дијаметар од 3-4 nm и должина од 1 μm , б) клетките поседуваат и дебели флексибилни пили

со пречник од 6-8 nm и должина од 4-5 μm кои служат за поврзување со други клетки. Пилите се составени од 500-1.000 единици на полипептидот **пилин**; секоја единица на пилин содржи 145-170 аминокиселини. Молекулата на пилин е слична на *осцилин* молекулата која е одговорна за лизгачкото движење на алгите. *Synechocystis* е способна за движење по површината на подлогата со брзина од 1-2 $\mu\text{m}/\text{sec}$ користејќи го механизмот наречен *грчење* преку промена на конфигурацијата на пилите.



Слика 37. ТЕМ микрофотографија на негативно обоени клетки на *Synechocystis* со приказ на континуран слој на пили околу клетката (лево) и единечна пила помеѓу две клетки. (според Bhaya et al., 1999.)

Како што е веќе наведено, периферниот дел на цитоплазмата се нарекува хроматоплазма бидејќи е обоен поради присуството на пигментите во зачетоците на пластидите наречени **тилакоиди**, сплескани вреќести структури кои ги содржат хлорофилот *a* и каротеноидите, додека пигментите од групата на фикобилини (*c*-фикоцијанин, *c*-фикоеритрин и алофикоцијанин) се наоѓаат во посебни гранули на површината на тилакоидите наречени фикобилизоми. *Фикобилините* (детално објаснување во воведниот дел на книгата), кои уште се нарекуваат *билипротеини*, се специфична група на пигменти присутни само уште кај одредени групи на еволутивно стари алги (*Ryngophyta* и *Rhodophyta*) кои од физиолошки аспект се нарекуваат и **фотосензибилизатори**. Нивната основна улога е во максималното апсорбирање на достапната светлина во услови кога таа е намалена поради голема концентрација на прав и честички во атмосферата или облаци (состојба честа во раниот период на развитокот на планетата Земја) или при големи длабочини, каде допираат само поединечни бранови должини на видливиот дел од спектарот. Според тоа, во зависност кои пигменти доминираат во клетките на сино-зелените алги, тие имаат способност за хроматска адаптација и можат да бидат различно обоени: црвено, зелено, сино дури и црно, во зависност од интензитетот и видот на светлината со кои се осветлени, хемискиот состав на средината и рН реакцијата.

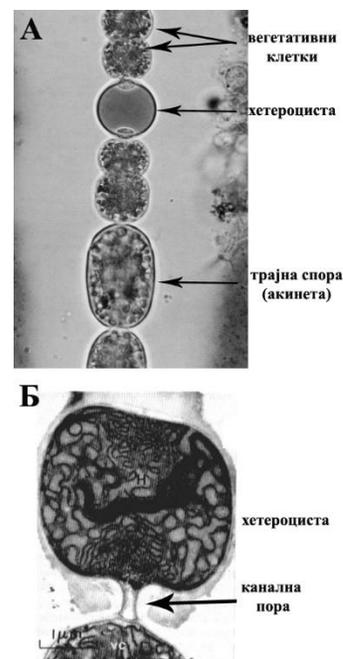


Слика 38. Цртеж на структурните одлики на клетка од сино-зелена алга. (C) Цијанофисески гранули; (Car) карбоксизом; (D) ДНК фибрили; (G) гасни вакуоли; (P) плазмалема; (PB) полифосфатни гранули; (PG) полиглюкански гранули; (Py) фикобилизоми; (R) рибозоми; (S) влагалиште; (W) клеточен сид.

Во протоцитоплазмата на клетките на сино-зелените алги уште се јасно видливи *рибозомите*, *резервните материи*, *различни кристали* и *гасните вакуоли*. Продукти на фотосинтезата се: а) **цијанофицејски скроб** - соединение слично на гликогенот кај животните (гликопротеид) и амилопектинот од скробот кај вишите растенија, се јавува во форма на мали гранули (30x65 nm) невидливи на СМ кои лежат помеѓу тилакоидите; б) **цијанофицејски гранули** – „аголни“ по форма гранули на цијанофитин (до 500 nm во пречник), видливи на СМ и се поставуваат во близина на напречните сидови кај кончестите форми или на границата помеѓу центро и хроматоплазмата кај останатите, содржат резервен протеин составен од само 2 аминокиселини - аргинин и аспарагинска киселина, служат како лесно достапна резерва на азот; в) **полифосфатни (волутински) гранули** - гранули со високо полимелизиран полифосфат, до 2 μm во пречник, служат како резерва на фосфати за клетките, пронајдени се и кај бактериите, габите и еукариотските алги, но не и кај вишите растенија; г) **полиедрални тела (карбоксизоми)** - 200 - 300 nm во пречник го содржат ензимот рибулозо-1,5-дифосфат карбоксилаза оксигеназа (RuBisCO), кој катализира фотосинтетска фиксација на CO_2 . Самата протоцитоплазма е неподвижна, многу погуста од цитоплазмата на другите растенија и најчесто без вакуоли, а доколку постојат тоа е знак на стареење и изумирање на алгата (слика 38).

Наспроти вакуолите со резервни материи кои се ретки, кај сино-зелените алги често се среќаваат гасните **вакуоли** или **псевдовакуолите**. Тоа се во основа органели исполнети со гас (за разлика од вакуолите кај еукариотските растенија кои се исполнети со течност), со двојна протеинска мембрана пермеабилна за гасови, лоцирани во близина на нуклеоплазмата и кои се присутни во текот на целиот живот кај видовите кои ги поседуваат, а тоа најчесто се формите кои живеат во планктонот (*Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa* и други). Гасните вакуоли делуваат како регулатори на можноста за 'лебдење' во водата дозволувајќи им на планктонерите да се движат нагоре-надолу по водниот столб, кон дното каде се подостапни хранителните материи или кон површината каде светлината е поволна за фотосинтеза. Гасните вакуоли се клучни и за формирање на „воден цвет“.

Во централниот дел на клетката се наоѓа **нуклеоплазмата** (центроплазма или прокарион) која ја сочинуваат хијалоплазма и фибрили на ДНК. Ваквата типична прокариотска градба се одликува со отсуство на јадрова мембрана, јадренце и хистони. Со најновите истражувања утврдена е интересната појава дури и најмалите и морфолошки наједноставните форми во своите клетки да содржат повеќе копии на својот геном (за *Synecoccus* и *Synechocystis* се



Слика 39. (А) Хетероцитна градба на филамент од *Anabaena* sp. и (Б) ултраструктура на хетероциста.

откриени дури шест идентични „хромозоми“ (Castenholz 1992). Сè уште не е јасно како овој зголемен геном влијае врз морфологијата на морфолошки покомплексните форми, дали во него се содржани поголем број на информации или е тоа само резултат на полиплоидијата. Исто така, утврдено е дека хормогониите (специфични делови на талусот на кончестите сино-зелени алги вклучени во процесите на размножување) содржат далеку помал број на копии на геномот од вегетативните клетки (Herdman and Rippka 1988), што укажува дека копиите на геномот се потребни во активните вегетативни клетки. Останува да се проучи како селекцијата и мутациите делуваат врз овие алги, но интересно е дека дури и единечен конец на *Oscillatoria* на пример содржи повеќе стотици копии на геномот и дека во културите на овој организам е честа појавата на фенотипски различни конци кои потекнуваат од еден ист вид.

Веќе е напоменато дека кај хетероцитните претставители на сино-зелените алги се среќаваат и други клетки како *хетероцисти* и *акинети* (спори) кои настануваат со диференцирање на вегетативните клетки. Хетероцистите се разликуваат од вегетативните клетки по својата боја, форма, големина и содржина. Тие се покрупни од вегетативните клетки, не содржат резервни материи, немаат гасни вакуоли и се бледожолти на светлостен микроскоп (Слика 39). Нивната највоочлива одлика секако е сложениот клеточен ѕид кој се јавува како двослојна цврста обвивка во која, покрај наведените слоеви кај вегетативните клетки, постојат и дополнителни обвивки. Комуникацијата со останатите клетки се одвива преку *пори* и *плазмодезми*, додека во самата хетероциста не постојат никакви гранулирани структури. Диференцирањето на хетероцистите се одвива со реорганизирање на мембранските системи, тилакоидите се разградуваат, а на нивно место се формираат нови цврсти структури. Од пигментите присутни се само хлорофилот *a* и каротеноидите, додека фибрилите на ДНК се расфрлени по целата површина на хетероцистата.

Хетероцистите се фотосинтетски неактивни, тие не фиксираат CO_2 , ниту продуцираат O_2 . Тие, исто така, покажуваат висока стапка на респиративно искористување на кислород и се обиколени со дебел, ламиниран клеточен ѕид кој ја спречува размената на гасови со надворешната средина. Поради тоа, внатрешноста на хетероцистите е целосно анаеробна, што е идеално за функционирање на *нитрогеназата*, ензим задолжен за фиксирање на атмосферскиот азот.

Положбата на хетероцистите во трихотот на алгите, исто така, се разликува, како поединечни клетки или низа од неколку споени хетероцисти. Според местото на положбата во трихотот разликуваме: базални хетероцисти (*Rivularia*), терминални (*Cylindrospermum*), интеркаларни (*Nostoc*, *Anabaena*) и латерални (некои видови на *Stigonematales*).

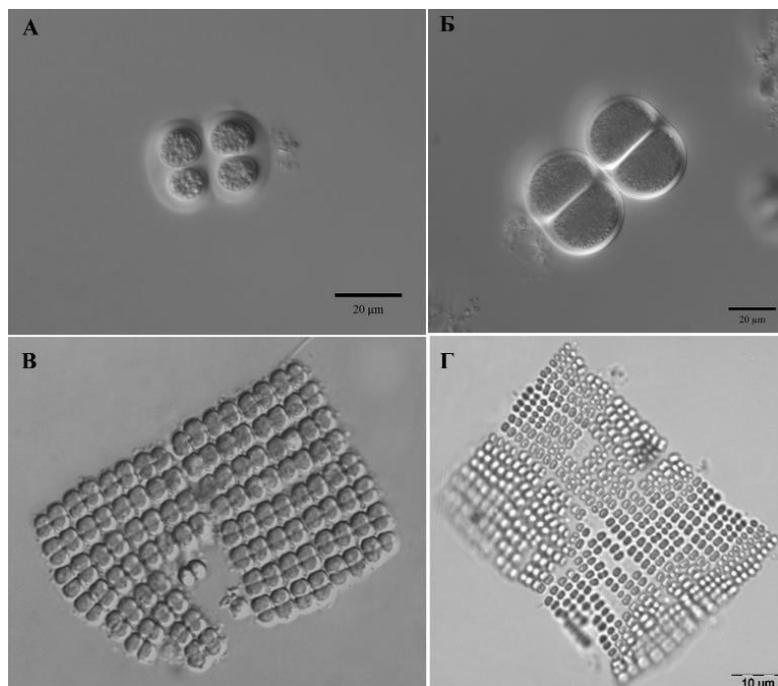
Сино-зелените алги се *диазотрофи* – организми способни за фиксирање на атмосферскиот азот. Сите познати азотофиксирачки организми се прокариоти. При азотофиксацијата, азотот (N_2) од атмосферата се фиксира преку ензимот *нитрогеназа* во амонијак со користење на енергија преку АТФ. Овој процес е еден од енергетски

најскапите процеси во биологијата, кој има потреба од дури 16 АТФ молекули за секоја молекула фиксиран азот. Амонијакот создаден со фиксирање на атмосферскиот азот се додава на 2-оксиглутаратот (од циклусот на лимунската киселина) преку ензимот *глутамат дехидрогеназа* за да формира *глутамат*. Додавањето на втор амонијак на глутаматот продуцира *глутамин*, молекула која се пренесува низ сите клетки на алгата.

Втор вид на специјализирани клетки во хетероцитните талуси на кончестите сино-зелени алги се *акинетите* или *трајните спори* (слика 39). Тие се создаваат од една вегетативна клетка или со фузија на повеќе клетки (како кај *Anabaena* на пример). Спорите се најчесто многу покрупни од вегетативните клетки и имаат задебелен цврст клеточен ѕид во кој не постојат пори. Содржината на спората е исполнета со резервни материи, посебно со цијанофицејски зрнца. Структурата и распоредот на тилакоидите е исти како во вегетативните клетки, но со далеку побогата содржина на ДНА за 20-30%. Според градбата на ѕидот и концентрацијата на резервни материи евидентно е дека спорите, акинетите или трајните спори се наменети за преживување во неповолни услови за подолг временски период.

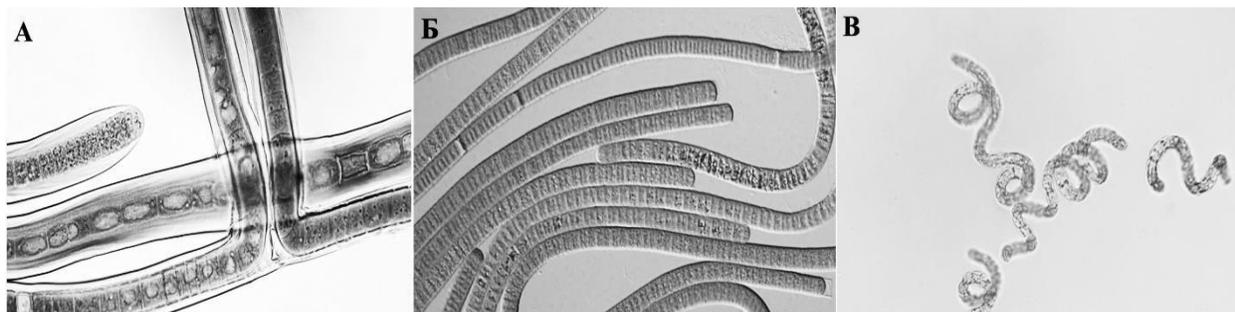
Сино-зелените алги покажуваат значајни морфолошки варијации на талусот. Можат да бидат едноклеточни (*Chroococcus*) или кончести (*Anabaena*) и можат да се јават поединечно или во колонии. Едноклеточните можат да се делат во една, две (*Merismopedia*) или три рамнини при што делбата понекогаш може да биде асиметрична како кај видовите на родот *Chamaesiphion* (слика 40).

Хетероцитите се зависни од соседните клетки за дотур на потребните хранителни материи, процес кој се одвива преку цитоплазматични конекции, *пори* или *микроплазмодезми*. Преку овие врски најчесто се пренесува и глутаминот од хетероцитите кон вегетативните клетки.



Слика 40. Едноклеточни и колонијални сино-зелени алги.
 А – *Chroococcus minutus*,
 Б – *Chroococcus turgidus*,
 В – *Merismopedia elegans*,
 Г – *Merismopedia tenuissima*.

За кончестите сино-зелени алги главно се користат два термина: **трихом** - кој одговара на кончеста форма со слузеста обвивка или влагалиште (*Scytonema*, *Lyngbya*), и **филамент** - се однесува на кончести форми без влагалиште (*Oscillatoria*). Конците составени од истоветни клетки се нарекуваат **хомоцитни** (*Oscillatoria*, *Spirulina*), а тие каде покрај вегетативните клетки постојат и други (спори, хетероцисти) се нарекуваат **хетероцитни** конци или талуси (*Nostoc*, *Anabaena*) (слика 41).



Слика 41. Примери за кончести сино-зелени алги. А - *Scytonema mychrous*, хетероцитен филамент со лажно разгранување ; Б - *Oscillatoria limosa*, трихом со хомоцитна градба на талусот; В - *Spirulina platensis*, спирално извиткан хомоцитен филамент.

Кончестите сино-зелени алги најчесто не се разгрануваат, но кај тие кои се разгрануваат се сретнува **лажно** (со делба на крајот во филаментот се создаваат два одвоени филаменти кои растат независно еден од друг – слика 41 А) и **вистинско** (кога клетките во филаментот имаат способност за делба во повеќе рамнини, најчесто нормални на главната оска на симетријата на филаментот) разгранување. Кај некои претставители со лажно разгранување, филаментот расте на врвот, а постепено изумира во основата, што доведува до појава на маса од изумрени филаменти со влагалиште под живите форми (типично за некои видови на *Scytonema*). Уште една одлика на кончестите форми е појавата да делбата на клетките во крајот се одвива блиску до основата на трихомот, додека врвните клетки стануваат издолжени и формираат повеќеклеточно влакно (пример родот *Calothrix*).

Поголемиот дел од сино-зелените алги се неподвижни, бидејќи во ниту една фаза од клеточниот циклус не создаваат органели за придвижување. Некои кончести претставители сепак можат да ползат на влажната подлога со брзина од 11 μm во секунда (*Oscillatoria princeps* на 1% агар при 42 $^{\circ}\text{C}$), при што придвижувањето настанува преку супмикроскопска контракција на бројни микрофибрили (околу 7.000 микрофибрили, 6-9 nm во пречник) испреплетени на надворешниот дел на крајот (надворешен дел на L2 слојот на клеточниот ѕид), кои имаат пропулзивна функција во контакт со супстратот, а користат АТФ за енергија. Движењата најчесто се таканаречни 'лизгачки' (или слични на движењето на полжавот), осцилирачки или ротирачки околу надолжната оска на крајот на алгата.

Раст и метаболизам кај сино-зелените алги

Кај сино-зелените алги утврдени се три типа на исхрана: (1) **облигатни фототрофи**, организми кои можат да растат само на светлина и со користење на неоргански хранителни материи (типични растенија); некои од нив се и **ауксотрофи** поради постојаната потреба од мали количества на органски материи, најчесто витамини; (2) **факултативни хемохетеротрофи**, организми способни за раст во темно користејќи органски извор на јаглерод, но и за фототропен раст на светлина (само мал дел на сино-зелените алги поседуваат ваква можност за раст), и (3) **фотохетеротрофи**, организми кои се способни да користат органски соединенија како извор на јаглерод на светлина, но не и на темно.

Сепак, растот на сино-зелените алги во темно е многу бавен процес, веројатно поради многу спората стапка на генерирање на АТП молекули во темно преку оксидацијата на *глукоза-6-фосфатот* во пентозниот циклус.

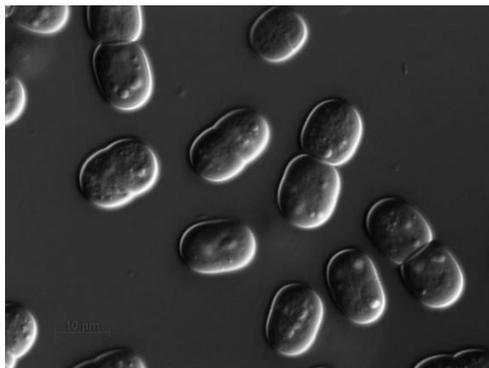
Сино-зелените алги главно не поседуваат метаболитичка контрола на многу биохемиски патишта преку репресијата или активацијата на синтезата на ензими, типичен процес за поголемиот број на други организми. Кај другите организми, кога во клетката се зголемува концентрацијата на определена хемиска материја (протеин, аминокиселина и сл.) доаѓа до репресија на синтезата на ензимот (или ензимите) кои се вклучени во нејзината биосинтеза, со што прекурсорите се насочуваат кон другите делови на клеточниот метаболизам каде можат да бидат подобро искористени. Доколку опадне концентрацијата на таа материја во клетката, ензимот(ите) повторно се активираат, со што повторно се овозможува производството на крајниот продукт.

Дополнително, сино-зелените алги најчесто испуштаат значителни количества на азотни и органски соединенија во медиумот, при што најголемиот дел на соединенијата се излучуваат како пептиди. Ваквата секреција на азотни соединенија претставува значително губење на потенцијалните метаболити кои се формирани од CO_2 со употреба на големи количества енергија (АТП) и редукцискиот потенцијал (како NADH). Сепак, ваквата клеточна активност може да биде неопходна последица на лошо контролираната биосинтеза на аминокиселините. Во услови кога алгата не може прецизно да го контролира процесот на биосинтеза на аминокиселините потребни за синтеза на протеини, таа мора да синтетизира голем вишок од аминокиселини со цел непречено одвивање на синтезата на протеините. Со тоа, вишокот на создадени аминокиселини се исфрлаат од клетката како непотребни. Ваквата состојба на метаболизмот на сино-зелените алги е уште една потврда за нивната длабока еволутивна старост како организми кои се развиле и пред воспоставувањето на контролната регулација на протеините во клетките.

Размножување и циклус на развиток

Едноклеточните сино-зелени алги се размножуваат со проста делба на клетките или вегетативна делба. На делбата и претходи удвојување на генетскиот материјал и формирање на внатрешен напречен ѕид кој се протега од двете страни на клетката, сè до

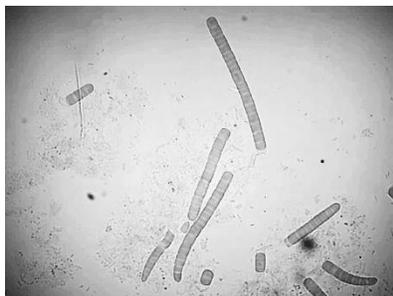
потполно одвојување на ќеркините клетки (слика 42). Во формирањето на напречниот ѕид учествува внатрешниот слој на клеточниот ѕид на мајката-клетка и плазмалемата.



Слика 42. Вегетативна делба на едноклеточна сино-зелена алга *Cyanothese aeruginosa*.

Размножувањето на колонијалните сино-зелени алги се одвива на ист начин, со таа разлика што ќеркините клетки не се одвојуваат од мајчините клетки, туку остануваат споени создавајќи различни групации. Плочестите колонии со правилно распоредени клетки (како кај *Merismopedia* на пример – слика 42) се создаваат со делба на клетките во две насоки нормални една на друга, но во една рамнина. Доколку делбата се одвива во сите три насоки се создаваат тродимензионални колонии како кај *Eucapsis*. Видовите на родовите *Gloeocapsa* и *Microcystis* имаат способност за размножување и со мали, ситни клетки од внатрешноста на мајката-клетка наречени *наноцити*.

Кончестите сино-зелени алги најчесто се размножуваат со *хормогонии* кои настануваат со разделување на кончестиот талус на алгата на еден или повеќе кратки подвижни фрагменти. Нивното отцепување од талусот настанува преку специјализирани 'клетки за жртвување' наречени *некридиуми* кои се утврдени веќе поодамна, но сè уште не е јасно кои процеси детерминираат создавање на некридија и зошто тој процес се одвива само кај поединечните видови. Кај другите видови сино-зелени алги, хормогониите се одвојуваат на местата каде се наоѓаат хетероцистите. Хормогониите имаат клучна улога во бројни физиолошки процеси кај кончестите сино-зелени алги, како распространување, формирање на колонии и слично. Колониите на родот *Rivularia* се формираат со здружување на поголем број хормогонии, додека на родот *Nostoc* само од една хормогонија, при што до денес не е јасно кои сигнали ги насочуваат хормогониите кон здружување во колонии.

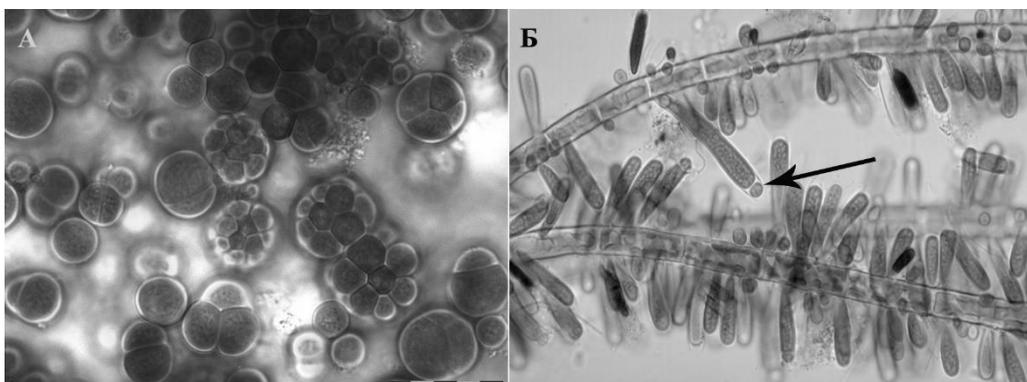


Слика 43. Хормогонии со различна должина создадени од конец на *Oscillatoria*.

Кај определен број видови кончести сино-зелени алги се среќаваат формации слични на хормогониите, но обвиткани со далеку поцврста заедничка обвивка и богати со резервни материи, наречени *хормоцисти*. Јасно е дека покрај функцијата на размножување и распространување, хормоцистите се директно одговорни за преживување на неповолните надворешни услови.

Некои видови на кончести сино-зелени алги се размножуваат со *гонидии*, *коки* и *планококи*. Тоа се едноклеточни фрагменти на кончестиот талус на алгата, при што гонидиите имаат слузест клеточен сид, коките немаат јасно диференциран клеточен сид, додека планококите се потполно без клеточен сид и имаат способност за придвижување како хормогониите.

Поединечните претставители на редовите *Pleurocapsales* и *Synechococcales* се размножуваат со *ендоспори* или *егзоспори*. Ендоспорите настануваат во внатрешноста на клетките, сферични се и со тенки сидови, а се ослободуваат со раскинување на клетката и при поволни услови создаваат нови единки. Егзоспорите се ситни топчести клетки кои настануваат со одвојување од врвниот дел на талусот, или остануваат како бројаница на матичната клетка (слика 44).



Слика 44. Ендо и егзоспори кај сино-зелените алги. А – ендоспори кај *Pleurocapsa* sp., Б – егзоспори кај *Chamaesiphon* sp. (стрелка).

Кај сино-зелените алги не е познат полов процес на размножување. Сепак, можни се 'пара-сексуалните' процеси на *коњугација* или *трансформација* на размена на генетскиот материјал слично на бактериите. Ова е докажано со можноста да *Synechococcus* соевите станат резистентни на антибиотици доколку во близина се најдат два соја со различна отпорност (Bazin 1968).

Еколошки и биолошки одлики

1. Сино-зелени алги во геотермални извори

Предметот на термалната екологија може лесно да се однесува единствено на сино-зелените алги, бидејќи не е соодветен за нити една друга екофизиолошка група од алгите. Без оглед на изворот на топлина, во акватични или семи-акватични живеалишта, зголемената амбиентална температура го фаворизира развитокот на сино-зелената микрофлора, често со видливо намалување на видовите од другите алгални групи. Дали термо издржливоста на сино-зелените алги се должи само на некои основни одлики на прокариотските клетки (бидејќи практично само прокариотите се сметаат за термобии) или сино-зелените алги се еволуционо приспособени за оптимално функционирање на

повисоки температури како директни наследници на O₂-продуцирачките бактерии од Прекабриумот кои живееле во такви услови? Втората претпоставка е секако можна, но денес се пронајдени докази дека формите толерантни кон највисоките температури (околу 73°C) не се реликти, туку специфично адаптирани форми кон такви услови.

Примери за термалната толерантност на сино-зелените алги се сите живеалишта загреани од соларна или атмосферска радијација, какви што се полутерестичните наслаги во регионите со висока топлина на планинските карпи, плитките барички во пустините, системите за ладење на индустриските постројки, каде тие главно доминираат. Сепак, во многу случаи сè уште не е јасно дали високите температури или хемиските фактори го спречуваат или ограничуваат развитокот на еукариотските форми во таквите живеалишта.

Геотермалните извори во светот со температура над 48-50°C се скоро исклучиво живеалиште на прокариотските организми. Во некои од нив, сино-зелените алги растат и вршат фотосинтеза на константна температура од 73-74 °C, додека нефотосинтетизирачки автотрофни бактерии растат на 90-95 °C (Brock et al. 1971) или дури на 100-101°C (Brock and Darland 1970). Сино-зелените алги се јавуваат во скоро секој осветлен термален извор над рН 5 и под 74°C во западниот дел на Северна Америка или под 64°C во останатиот дел од светот, доколку во нив нема екстремни концентрации на поединечни хемиски компоненти. Под рН 5 и од 40-56°C еукариотската црвена алга *Cyanidium caldarium* (Rhodophyta) се јавува како единствена автотрофна форма (Doemel and Brock 1971).

Во термалните извори ширум светот сино-зелените алги не се пронајдени на рН под 4.0, а нивниот диверзитет се чини доста ограничен при рН вредности под 6. Во паркот Yellowstone во Америка видовите на родот *Synechococcus* се јавуваат во изворите со рН ниво од околу 5.2, додека видовите од родот *Chlorogloeopsis* дури и на 4.5 (табела 5).

Температурата, во комбинација со достапноста на азот и слободни сулфиди (како H₂S, HS⁻, S²⁻), исто така ја определува видовата застапеност во заедниците на сино-зелените алги. Кога излезната вода од неутрален до базичен термален извор во кој нема сулфиди ќе се олади до 74°C најверојатно ќе се развијат (барем во определени географски зони) асоцијации на *Synechococcus* отпорни на високи температури во форма на биофилм кои влијаат врз хемизмот на излезната вода и овозможуваат развиток на други видови. На пример, азотните соединенија (најчесто NH₄⁺) од термалниот извор можат во голема мерка да бидат отстранети од нефиксирачки видови на *Synechococcus*, кои тогаш можат да бидат заменети низводно, под температурата од околу 58°C, со фиксирачки сино-зелени алги, најчесто *Mastigocladus* (*Fischerella*) cf. *laminosus*, но, исто така, и со *Chlorogloeopsis* под 64°C или *Calothrix* spp. под 60°C.

Многу неутрални или алкални геотермални извори содржат примарно растворени сулфиди во водата. Сулфидите се ефикасни инхибитори на фотосинтезата и веројатно на други бројни физиолошки процеси кај сино-зелените алги, но можат да бидат и искористени како донатор на електрони за фотосинтезата кај сулфид-толерантните видови (Cohen et al. 1986). Garcia-Pichel и Castenholz (1990) укажуваат дека не постојат сино-зелени алги кои имаат способност за раст над 56°C, а кои можат да толерираат сулфиди

над 10 μM во водата. Во термалните извори на Нов Зеланд кои се богати со сулфиди единствената сино-зелена алга која може да ги толерира и искористува сулфидите е од групата на *Oscillatoria amphigranulata* комплексот, додека во некои термални извори на паркот Yellowstone максимален раст покажуваат формите на *Spirulina labyrinthiformis*. Во изворите со повисока температура и слична концентрација на сулфиди, честа е појавата на искористување на вкупното количество сулфиди во истечните делови во кои температурата опаѓа на 52°C, што се должи на нефотосинтетизирачки сулфид-оксидачки бактерии (како *Thermothrix* sp.), и во тој случај е овозможен развиток на нетолерантни кон сулфиди видови на сино-зелени алги. Во неколку интересни термални извори на Исланд сулфид-оксидачки фотосинтетски бактерии на површината (како *Chloroflexus aurantiacus*) ги отстрануваат сулфидите и дозволуваат развиток на осетливи кон сулфиди сино-зелени алги во подолните делови на фотичната зона (Jorgensen and Nelson 1988).

Табела 5. Репрезентативни форми на сино-зелени алги во термални води со типичните физиолошки одлики (Ward and Castenholz 2001).

Таксон	Темп. лимит	pH	N ₂ -фикс.	Толерантност кон сулфиди	Познати локации
<i>Synechococcus</i> cf. <i>lividus</i>	74	>6	не	слаба (<50 μM)	Америка, Кина, (Африка?)
<i>Synechococcus</i> cf. <i>lividus</i>	~58-66	>5	не	слаба	Америка, Нов Зеланд, Азија, Европа, Африка
<i>Cyanothece</i> (<i>Synechococcus</i>) cf. <i>minervae</i>	62	>6 ?	не	слаба (?)	Америка
<i>Chlorogloeopsis</i> spp.	64	>4.5	да	слаба (~0.15 mM)	Америка, Европа, Исланд, вулкански острови
<i>Phormidium</i> spp. (cf. <i>P. laminosum</i>)	~62	>6.5	не	средна (?)	Топли извори во светот?
<i>Mastigocladus</i> (<i>Fischerella</i>) cf. <i>laminosus</i>	58	>5	да	(~0.25 mM)	Топли извори во светот?
<i>Oscillatoria</i> cf. <i>amphigranulata</i>	~56	>6.5	не	висока (~3 mM)	Нов Зеланд
<i>Oscillatoria</i> cf. <i>terebriiformis</i>	55	>6	не	висока (~1 mM)	Америка, Арабија
<i>Spirulina</i> cf. <i>labyrinthiformis</i>	51	>6	не	(~0.1 mM)	Топли извори во светот?
<i>Calothrix</i> spp.	~50	?	да	ниска (?)	Топли извори во светот?

По сè изгледа дека термо-минералните извори претставуваат живеалишта на многу, пред сè, прокариотски, организми со многу специфични метаболички патишта кои постепено ги пополнуваат празнините во еволутивните линии на филогенетскиот развиток на живите форми на нашата планета. Доколку натамошните истражувања ги пронајдат организмите „кои недостасуваат“ во термалните води, тоа во најмала мерка би значело

дека ваквите или сличните живеалишта во прекамбриската ера биле значајни центри на еволуцијата.

2. Сино-зелени алги во почви и оризови полиња

Сино-зелените алги се пронајдени во различни видови почви, како на површината така и на определени длабочини. Тие се исто така чести и во останатите типови на воздушни и повремено влажни живеалишта какви што се оризовите полиња. Според Granhall (1975), најважните фактори (покрај светлината) кои влијаат на појавата на сино-зелените алги во почвите се влажноста, рН, минерални материи и азотни соединенија. Влажноста е од посебно значење за поддршка на развитокот на сино-зелените алги во почвите, бидејќи Zimmerman и соработниците (Zimmerman et al. 1980) укажуваат дека густината на популациите на сино-зелените алги во глинести почви беше далеку поголема во влажните вдлабнувања отколку во околните суви делови на почвата. Толерантноста кон исушување и водниот стрес е фундаментално докажана особина на сино-зелените алги кои поради тоа се и најуспешните организми во хипер засолени средини. Сепак, распространувањето на сино-зелените алги е ограничено до рН 6, иако се почести на пониски рН вредности во тропските почви, веројатно поради фактот дека нивниот температурен оптимум е повисок од тој на останатите еукариотски алги (Castenholz and Waterbury 1989). Способноста за азотофиксација е широко распространета кај почвените сино-зелени алги, што им овозможува компетитивна предност во услови на недостиг од азотни соединенија. Многу од нив, исто така, толерираат висок интензитет на УВ радијација, што им овозможува преживување на површината на почвите, додека останатите вршат ефикасна фотосинтеза во услови на намален светлосен интензитет (van Liere and Walsby 1982) веднаш под површината на почвата.

Развојот на сино-зелените алги во почвите, преку голем број на спроведени истражувања, покажува видливи позитивни ефекти на квалитетот на почвата и поуспешниот развиток на васкуларните растенија. Подобрувањето на карактеристиките на почвите вклучува обогатување со органски материи, повисок капацитет на задржување на водата, обогатување со азотни соединенија, ослободување на витамини и растителни стимулирачки хормони, формирање на екстрацелуларни полисахариди кои ја подобруваат почвената агрегација и растворливоста на фосфатните соединенија (Nienow and Friedmann 1993). Постојат и докази дека васкуларните растенија можат да го стимулираат или инхибираат растот на почвените сино-зелени алги. Неколку лабораториски истражувања укажуваат на фактот дека сино-зелените алги не само што создаваат тесни асоцијации со површината на корењата на васкуларните растенија, туку можат и да се јават интрацелуларно кај оризот и пченицата (Gantar et al. 1991a). Gantar и соработниците (1991b) докажуваат дека постои лабава асоцијација на *Anabaena* со кореновите влакненца на пченицата, но дека видовите од родот *Nostoc* навлегуваат како во кората, така и во кортексот на коренот.

Докажаниот висок степен на азотофиксација кај поединечните видови сино-зелени алги доведе до многубројни усилби за зголемување на приносот на житните растенија

преку додавање на таквите видови во почвите, а најповеќе кај културите од ориз. Но, и покрај многубројните докази дека таквата „алгализација“ има позитивен ефект, мал е бројот на местата во светот каде оваа постапка е воведена во рутинската практика, спротивно на релативното широко искористување на *Azolla* (воден папрат со сино-зелен симбионт *Anabaena*: види дел *Симбиози на сино-зелените алги*-стр.66) кај оризовите култури.

Fritsch (1907c) прв известува за високата застапеност на сино-зелените алги во оризовите полиња, додека De (1939) ја истакнува нивната важност за азотната фиксација и подигнувањето на фертилноста на оризот. На повеќе од 85% од оризовите влажни почви во светот заедниците на сино-зелените алги се толку густы што често се видливи како зелени површини на водата или почвата по исушувањето. Вообичаено е дека повеќето од половината забележливи родови во оваа средина се хетероцитни како *Anabaena*, *Aulosira*, *Calothrix*, *Cylindrospermum*, *Fischerella*, *Gloetrichia*, *Nostoc*, *Scytonema*, *Tolypothrix*, *Wollea*, што е сепак во директна позитивна корелација со pH и достапниот фосфор во почвите, иако азот-фиксирачките сино-зелени алги можат сè уште да бидат доминантни во киселите оризови полиња.

Површинската апликација на ѓубрива врз оризовите почви вообичаено доведува до силен развој на алгите, при што сино-зелените алги често доминираат доколку количеството на азотните ѓубрива не е екстремно високо. Замената на сино-зелените алги со кончести зелени алги е индикација за достапноста на зголемени количества азотни ѓубрива на површината на почвата (Whitton and Roger 1989).

3. Сино-зелени алги во слатководен „воден цвет“

Сино-зелените алги често доминираат со фитопланктонот на езерата, реките и акумулациите. Успешниот нето-раст на кој било вид зависи од неговата способност да го оптимизира искористувањето на ресурсите и да ги минимизира губитоците. Нереално е да се претпостави дека кој било организам би имал таква флексибилност да покажува максимален раст во сите услови, но појавата на доминантни видови сугерира дека тие поседуваат особини кои им овозможуваат максимално да се развиваат под определени услови во животната средина. Во такви моменти се јавува „воден цвет“, но кој вид ќе доминира зависи од интеракцијата на организмите со животната средина.

Терминот „воден цвет“ е слабо дефиниран, но во основа опишува биомаса на фитопланктонот значително поголема од просечната на тој воден екосистем. Преку оваа дефиниција, дури и олиготрофните води можат да имаат „воден цвет“, но тогаш се надминува овој концепт во својата генерална смисла. „Цветот“ најчесто се состои од еден или два вида и се означува со неговата доминирачка компонента, на пример 'цвет на сино-зелени алги', 'цвет на дијатомеи', 'цвет на *Anabaena*' и слично. Во водата за пиење и водите кои се користат за рекреација „водниот цвет“ најчесто се дефинира преку концентрација на клетките при која се јавуваат непожелните ефекти на промена на квалитетот на водата, при што долниот лимит на оваа појава е поставен на 10 mg/m^3 на хлорофил *a* (или приближно 20.000 клетки на mL^{-1} вода).

Спротивно на тоа, „водниот цвет“ на површината на водните екосистеми е ограничен на тие видови кои се пловечки или подвижни и повремено се акумулираат на површината на водата и прават 'пенести превлаки'. Најчесто површинскиот „воден цвет“ е составен од лебдечки сино-зелени алги кои содржат клеточни инклузии исполнети со гас, наречени *гасни везикули*. Неколку видови од останатите алгални групи можат да формираат површински „воден цвет“ како *Botryococcus braunii* (Chlorophyta) кој продуцира и складира масла како резервна материја која му овозможува 'лебдење' во водата, или некои видови на родот *Euglena* (Euglenophyta) кои активно се движат со помош на флагелуми.

„Водниот цвет“ предизвикан од сино-зелените алги е забележен релативно рано (Reynolds and Walsby 1975) и во подолг временски период луѓето од водостопанските дејности беа свесни за негативното економско влијание на оваа појава поради предизвикувањето на проблеми во процесите на третман на водата како блокирање на филтерите, зголемени трошоци за дезинфекција, и влошување на вкусот и мирисот на водата. Од друга страна, „сино-зелениот воден цвет“ ги деградира и рекреационските вредности на површинските води, посебно при појава на густе и дебели пенести скрами на површината (пример со Дојранското Езеро по 1988 година!) кои предизвикуваат губење на кислородот од водата и помор на хидробионтите. Сознанијата за негативните ефекти на сино-зелените алги врз квалитетот на водите се прошируваат во 1980-тите години со истражувањата на потенцијалите на нивните токсини (*цијанотоксини*), иако нивното присуство е познато одамна (Francis 1878) и во врска со труењето на домашните животни. По откривањето на високоштетните ефекти на овие токсини и врз човекот, како и секојдневното зголемување на појавата на „сино-зелен воден цвет“ во минатите декади, се јавува потреба за подоброто разбирање на условите во животната средина кои ја поддржуваат оваа појава, што би овозможило база за подобрување на контролата и менаџментот на водните екосистеми.

Во длабоките мономиктични (со сезонска термална стратификација) езера на умерената климатска зона, силните измени во климатските услови во пролет доведуваат до сукцесија на фитопланктонот од дијатомеите, преку популации на зелените алги, до кулминација на сино-зелените алги и динофлагелатите во летниот период. Двата основни параметри кои доведуваат до ваква сукцесија (според Reynolds 1984) се измените во стабилноста на стратификацијата и намалувањето на хранителните материи. Во текот на вегетативниот период, интензитетот на стратификацијата максимално расте кон летото кога интензитетот на мешањето на водните слоеви е недоволен за поддршка на „тешкиот“ фитопланктон (какви се дијатомеите). Подвојувањето на водниот столб на горен епилимнион, каде светлината е доволна за раст, и темниот хиполимнион, доведува до искористување на хранителните материи во епилимнионот поради растот на фитопланктонот и негова седиментација кон дното на басенот. Притоа, во услови на мирно време во лето и есен најчесто се јавува површински „цвет“ од сино-зелени алги, главно поради минимална концентрација на хранителните материи во површинскиот слој.

Секундарен раст на дијатомеите често се забележува во есен при услови на делумно мешање на водните маси, пред конечно повлекување на фитопланктонот во зима. Оваа поедноставена генерална шема на динамиката на фитопланктонот во длабоките езера на умерената зона силно се модифицира во зависност од локалните услови (Round 1971). Во еутрофните езера, сукцесијата на фитопланктонот се одвива од дијатомеите, преку Volvocales и Nostocales, кон динофлагелатите или *Microcystis*, додека во мезотрофните езера од дијатомеите, преку Chrysophyta и *Spaerocysts* до динофлагелатите. Сино-зелените алги со гасни вакуоли се повеќе типични за еутрофните езера.

Во плитките еутрофни езера со интензивно мешање на водниот столб (Дојранско Езеро), доминантни сино-зелени видови во фитопланктонот се тие на родот *Microcystis*. Овие езера се најчесто многу матни и во услови кога зимите не се посебно студени, доминацијата на сино-зелените форми може да се пролонгира во текот на целата година (Scheffer et al. 1997).

Табела 6. Главните родови на планктонските сино-зелени алги со гасни вакуоли.

	N ₂ -фиксатор	Фамилија	Ред
Филаментни			
<i>Anabaena</i>	+	Nostocaceae	Nostocales
<i>Anabaenopsis</i>	+	Nostocaceae	
<i>Aphanizomenon</i>	+	Nostocaceae	
<i>Nodularia</i>	+	Nostocaceae	
<i>Cylindrospermopsis</i>	+	Nostocaceae	
<i>Gloeotrichia</i>	+	Rivulariaceae	
<i>Oscillatoria</i>	??	Oscillatoriaceae	Oscillatoriales
<i>Spirulina</i>	-	Oscillatoriaceae	
Нефиламентни			
<i>Microcystis</i>	--	Chroococcaceae	Chroococcales
<i>Gomphosphaeria</i>	--	Chroococcaceae	
<i>Coelosphaerium</i>	--	Chroococcaceae	

Сино-зелените алги кои главно создаваат „воден цвет“ се видови со гасни вакуоли. Тие припаѓаат на поголем број родови и варираат во формата и големината од мали филаменти до големи колонии (табела 6). Филаментните форми се јавуваат како прави, спирални или извиткани синцири на клетки, а понекогаш зафаќаат и секундарно

морфологија поради агрегацијата на поголем број филаменти. Последица на оваа комплексна секундарна структура е големината на биомасата на колониите.

Филаментните форми значително се разликуваат по големината, од малите филаменти кај *Anabaena minutissima* (4 μm широки и до 104 μm долги) или *Oscillatoria agardhii* var. *isothrix* (3,5 μm широка и 125 μm долга) до спирално извитканите филаменти на *Anabaena circinalis* кои можат да бидат долги и до 220 μm и да формираат макро колонии видливи со голо око. Филаментите на *Aphanizomenon* создаваат макро агрегати кои личат на трева, додека кај *Gloeothrichia* филаментите се концентрираат околу централна нодула и формираат голема (1-2 mm) топчеста формација (слика 61).

Планктонските колонијални сино-зелени алги исто така варираат во големина и форма. Глобуларните (топчести) колонии ја менуваат својата големина како резултат на растот или редуцирана стапка на раздвојување на колониите. На пример, *Microcystis aeruginosa* има големина на поединечните клетки од 5-6 μm во пречник, но нејзините топчести или полусферични колонии се протегаат до неколку милиметри во пречник и содржат десетици илјади клетки. Ова претставува промена во единица волумен за повеќе од „три редови на големина“ и има значајни последици на различни физиолошки процеси како регулација на флотантноста, внесување на хранителни материи, измена на гасовите, искористување и попречување на светлината и подложноста кон „напасување“ – (анг. grazing) од страна на зоопланктонот.

Површинските „водни цветови“ можат да се јават рапидно, често во тек на неколку часа, и за обичен набљудувач без претходна најава за присутноста на тој определен организам во екосистемот, што создава погрешна претстава дека сино-зелените алги можат да се развијат екстремно рапидно доколку условите за тоа им погодуваат. Всушност, ненадејната појава на сино-зелените алги на површината на водниот екосистем е резултат на вертикалната миграција на диспергираната популација кон површината, а не на рапидното размножување. Тоа најчесто се случува во услови на мирно време и намалена турбуленција на водата, што овозможува флотантна миграција кон површината на водата на веќе постоечката диспергирана популација на сино-зелените алги. Претпоставката дека 'водниот цвет' се јавува само доколку популацијата на сино-зелените алги е голема во екосистемот се покажа неточна, бидејќи дури и силно разредена популација при миграцијата кон површината значително се концентрира. На пример, доколку хомогено распоредена популација на алги во 5 метри воден столб со концентрација на клетки од $2 \times 10^3 \text{ mL}^{-1}$ (2.000 клетки/mL) се издигне во површинскиот слој од 2 cm, ќе создаде 'воден цвет' со концентрација на клетките од $0.5 \times 10^6 \text{ mL}^{-1}$ (500.000 клетки/mL!).

4. Токсини на сино-зелените алги

Како високоуспешна група на фотоавтотрофни организми со долга еволутивна историја, сино-зелените алги зафаќаат широк опсег на еколошки ниши, покажуваат значителен диверзитет во клеточната експресија, а сепак имаат мали потреби за своите

метаболички активности. Нивната висока успешност (интензивниот „воден цвет“) има и значително негативно влијание преку токсичноста на многуте сино-зелени видови кон другите организми, често предизвикувајќи широк спектар на алергиски и гастроинтестинални проблеми кај животните и човекот. Кај луѓето, примарните токсикози предизвикани од сино-зелени алги вклучуваат акутни болести на црниот дроб (хепатотоксикози), перакутни неуротоксикози и гастроинтестинални пореметувања (Kuiper-Goodman et al. 1999).

Атоксични и токсични соеви на сино-зелени алги можат да бидат изолирани од истиот „воден цвет“, но до денес постојат малубројни информации за факторите кои ја регулираат експресијата на токсичноста, односно преодот од атоксични во токсични соеви и обратно. Токсичноста често варира и во рамките на меѓусебните клонови од ист сој (Carmichael 1992). Воедно, некои од соевите продуцираат три или повеќе токсини, при што нивните релативни пропорции зависат од надворешните фактори како светлината, рН, нитрати, фосфати, метални јони и температура (Lukas and Aegerter 1993).

Податоците за влијанието на надворешните фактори врз формирањето на токсини кај поединечните видови сино-зелени алги мораат внимателно да се толкуваат, бидејќи секој забележен ефект може да биде резултат на различните влијанија врз различните видови. Така на пример, споредувањето на 72 езера во Финска покажаа дека повисоките концентрации на растворен фосфор го поттикнаа развитокот на „воден цвет“ од хепатотоксични *Micocystis* и анатоксин-а *Anabaena* видови, додека *Anabaena* видови кои продуцираат неуротоксини создаваа „цвет“ при ниска концентрација на фосфор и висока концентрација на вкупен азот.

- Видови токсини кај сино-зелените алги

Сино-зелените алги се богат извор на биолошки активни секундарни метаболити, односно соединенија кои не се искористуваат од примарниот метаболизам, меѓу кои постојат многу со фармацевтско значење. Но, и поголемиот број на цијанотоксините се класифицираат во групата на секундарни метаболити, и се поделени на:

- Предизвикувачи на акутни летални труења - *неуротоксини* и *хепатотоксини*,
- Цитотоксини со варијабилна токсичност кон животните и човекот.

(а) Неуротоксини

Неуротоксините се продуцирани од неколку родови како *Anabaena*, *Aphanizomenon*, *Oscillatoria* и *Trichodesmium* (Carmichael 1992, 1994ab; Keevil 1991). Главните неуротоксини се анатоксин-а, хомоанатоксин-а, анатоксин-а(с), сакситоксин и неосакситоксин (афанотоксини I и II). Вообичаено, тие се хемиски аналози на неуротрансмитерите (но и на некои дроги како кокаинот) и директно ја блокираат трансмисијата на нервниот импулс во синапсите предизвикувајќи смрт поради блокирање на респирацијата.

(б) Хепатотоксини

Цикличните хепатотоксични пептиди се најчести предизвикувачи на заболувања поврзани со токсичните сино-зелени алги во светот, кои уште се нарекуваат *пептидни*

хепатотоксини или токсини на црниот дроб. Поделени се на: *циклични хептанептиди* како *микроцистините* кои се изолирани и опишани од *Micocystis* и кончестите родови *Anabaena* (*A. flos-aquae*), *Nostoc* (*N. rivulare*) и *Oscillatoria* (*O. agardhii*), и *циклични пептанептиди* како *нодуларин* изолиран од бракичната *Nodularia spumigena* (Hunter 1995). Познат е уште и *цилиндроспермонсином* изолиран во Австралија од *Cylindrospermopsis raciborskii* (Smith et al. 1998) и од *Aphanizomenon ovalisporum* во Израел (Banker et al. 1997). Општа карактеристика на овие токсини е силното влијание врз хепатоцитите при што се нарушува нивната структура и функција, а при леталните дози смртта настанува поради внатрешни крварења во црниот дроб. Тие исто делуваат на ниво на намалување на полимеризацијата на актинот (односно ја нарушуваат цитоскелетонската структура), но и се силни инхибитори на ензимите од типот 1 и 2А серин протеин фосфатази (MacKintosh et al. 1990), кои се витални за различни клеточни процеси како растот и туморната супресија, со што овие токсини се потенцијални промотори на тумори (Runnegar et al. 1995). Nishiwaki-Matsushima и соработниците (1992) докажуваат дека микроцистинот-LR е најсилен досега познат тумор промотор кај лабораториски животни, поради што појавата на овие токсини во водата за пиење (или капење и рекреација) претставува сериозна закана за здравјето на човекот и доколку мали количества на токсини се консумираат подолго време доведуваат до заболување на црниот дроб, тумори или некрози (Falconer 1991).

(в) Цитотоксини

Покрај силно токсичните неуротоксини и хепатотоксини, постојат неколку помалку проучени цијанотоксини, главно, исто така секундарни метаболити, важни поради својата антиалгална, антимикотична, антибактериска активност или како умерени антиканцерни соединенија (Gerwick et al. 1994; Patterson et al. 1994). Такви се:

- *Сцитофицини*, липофилни токсини продуцирани од *Scytonema pseudohofmanni*, средно токсични за глумците, но со јасна антиканцерна активност во клеточните ткивни култури (хуман епидермоиден карцином и фибриобласт на глумци) (Carmichael et al. 1990);

- *Цијанобактерин*, продукт на *Scytonema hofmanni* е *диарил-лактон* со токсично дејство кон сино-зелените алги, поради што е предложен за алгацид (Gleason and Paulson 1984);

- *Хапалиндол А*, липофилен алкалоид изолиран од *Hapalosiphon fontinalis* со широк спектар на антиалгална и антимикотична активност (Moore et al. 1984);

- *Акутифицин*, член на скоро откриените макролиди изолирани од *Oscillatoria acutissima* (Barchi et al. 1984) со антитуморни особини кон карциномот на белите дробови;

- *Лингбиатоксин*, потенцијален туморен промотор и активатор на *протеин киназа С* која предизвикува контракции на мазната мускулатура, изолиран од *Lyngbya majuscula* (Fujiki et al. 1983) која формира масивни флотантни колонии во плитките засолнети водни системи во топлиите региони;

- *Ендотоксини* или *липополисахариди*, покрај својата ендотоксичност покажуваат и особини на иритирачки материји при допир (на пр. кај пливачите) (Codd and Bell 1985).

И покрај фактот што сино-зелените алги се долго познати во науката, нивната токсична активност долго беше запоставена и главно се толкуваше преку неколку токсични видови кои својата активност само повремено ја експресираат во средината, со што нивното можно влијание врз здравјето на човекот и животните и улогата во животната средина се сметаа за минимални. Оваа слика драстично се менува во последните години преку докажувањето на сè поголем број токсични видови, како и бројот и варијабилноста на токсините. Со разјаснувањето на потенцијалот на цијанотоксините, научните истражувања се фокусираат кон ризикот од акутни и хронични влијанија врз човековото здравје, посебно во однос на водата за пиење или рекреационските активности. Покрај обемните сознанија, сепак и денес остануваат неразјаснети бројни крупни прашања, како на пример патиштата на синтеза на хепатотоксините, или како се продуцира токсинот во клетките, како е синтезата регулирана и со што? Докажани се неколку еколошки параметри како стимулатори на синтезата на токсините, посебно концентрацијата на фосфатите и нитратите, светлосниот и температурниот интензитет, но и тие се без конечна потврда. Сепак, постојат неколку непобитни факти: токсичните видови сино-зелени алги се бројни, тие можат, во зависност од условите (природни или културни), да продуцираат широк спектар на токсини, и дека појавата на сино-зелениот 'водни цвет' во морските и слатководните екосистеми се интензивира со зголемувањето на еутрофикацијата.

Најновите сознанија за важноста и улогата на алгите (вклучително и сино-зелените алги) во биосферата претставени се во последното поглавје *Алги и биосфера*.

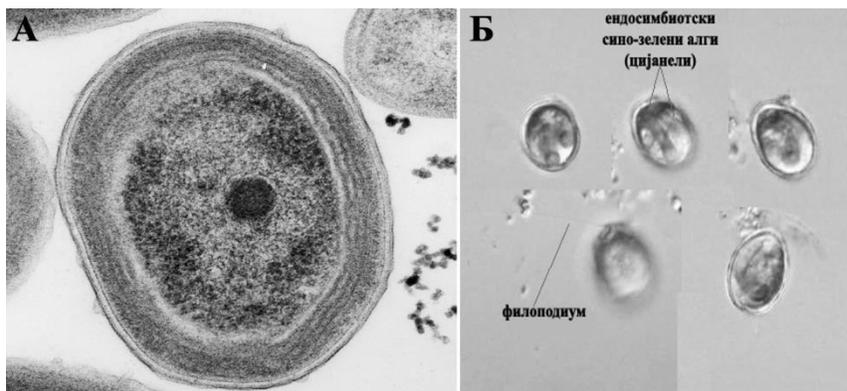
5. Симбиотски односи на сино-зелените алги

Сино-зелените алги формираат симбиотски односи со голем број еукариотски домаќини, при што во најголем број случаи сино-зелениот симбионт (*цианобионт*) е способен за азотофиксација, продукт кој е искористен од домаќинот. Поради својата фотосинтетска активност со продукција на кислород, сино-зелените алги еволутивно развиваат неколку механизми за заштита на нитрогеназата (главен ензим во азотофиксацијата) од кислородна инактивација (Gallon 1992). Најтипичен, секако, е формирањето на хетероцисти, кои редовно се формираат во конците од вегетативни клетки и обезбедуваат анаеробни услови погодни за азотна фиксација. Специјализираната природа на хетероцистите значи дека тие мораат да се потпираат на соседните вегетативни клетки за надополнување со јаглерод (или хранителни материји), додека спротивно тие ги снабдуваат со фиксиран азот (Wolk et al. 1994). Оваа меѓусебна зависност во самиот конец на сино-зелените алги овозможува интересна паралела во случај на симбиоза на сино-зелената алга со други растителни организми.

Инфективните агенти при многу сино-зелени симбиози, посебно со другите растенија, се специјализираните филаменти наречени хормогонии, кои се создаваат кај хетероцитните фамилии *Nostocaceae* и *Stigonemataceae*. Хормогониите немаат

хетероцисти, но имаат можност за ползечки движења како клучен фактор за воспоставување на симбиозата, поради тоа што долгите и неподвижни кончести форми не се во состојба да навлезат во растителните структури кои имаат можност да бидат домаќини на симбиотските сино-зелени колонии. Формирањето на хормогониите и самите хормогонии реагираат на екстрацелуларните сигнали на растенијата домаќини, поради што скоро секогаш цианобионтите се членови на родот *Nostoc* (Adams 2001).

Во поголем број случаи, сино-зелените симбионти се лесно препознатливи и можат да растат самостојно и покрај тоа што некои од нив не се добиени во лабораториски култури. Сепак, постојат два исклучока:



прохлорофити и *цијанели* (слика 45). Првите припаѓаат кон групата на аеробни фотосинтетски

Слика 45. Прохлорофити и цијанели. (А) *Prochlorococcus marinus* – прохлорофит и (Б) *Paulinella chromatophora* – глаукофит со цијанели.

прокариоти кои се многу блиски до сино-зелените алги, но од нив се разликуваат преку поседувањето на хлорофил *a* и *b*, но и отсуство на фикобилини (фикоцијан, фикоеритрин), а при тоа основниот таксон *Prochloron* влегува во симбиоза со асцидии. Цианелите од друга страна имаат големина на еден пластид во својот домаќин, многу сличности со сино-зелените алги (од кои најверојатно и потекнуваат), но поради големината на геномите од само 130-140 кбп, не се способни за самостоен раст. Тие се екстреман пример на адаптација кон симбиотските односи при кој го загубиле најголемиот дел на генетскиот капацитет и станале зависни од домаќинот.

(а) Симбиози со алги

- Симбиози со Bacillariophyta (дијатомеи): Морската пенатна дијатомеа *Rhizosolenia* често формира симбиоза со кончестата сино-зелена алга *Richelia intracellularis* која содржи хетероцисти (Rai 1990) и домаќинот го обезбедува со CO_2 и H_2 . Сепак, присуството на симбионтот не е есенцијално за растот и опстанокот на домаќинот, бидејќи тој често се сретнува без својот симбионт. Два слатководни вида дијатомеи, *Rhoplaodia gibba* и *Epithemia turgida*, поседуваат едноклеточни сино-зелени ендосимбионти во својата цитоплазма (DeYoe et al. 1992), способни за азотофикација. Нивниот број варира од 1 до 8 во клетките и се зголемува со намалувањето на достапниот азот во средината.

- Симбиози со Rhodophyta - Dinoflagellatae (огнени алги): сино-зелени симбионти наречени *феозоми* се пронајдени кај поголем број морски динофлагелати (Janson et al. 1995). Во суптропските води, хетеротрофните видови на огнени алги од родовите

Ornithocercus, *Histioneis* и *Citharistes* се докажани домаќини на сино-зелените симбионти од родовите *Synecococcus* и *Synechocystis*, од кои се снабдуваат само со продуктите на фотосинтезата, но не и со азот.

(б) *Симбиози со габи*

Најчест симбиотски организам на сино-зелените алги со габите се лишаите (Lichenes), кои според дефиницијата на Ahmadijjan (1993) се „асоцијација на габа со фотосинтетски автотроф (зелена или сино-зелена алга) која создава стабилен талус со специфична структура“. Постојат многубројни примитивни алга-габа асоцијации кои создаваат морфолошки едноставни и неприметни талуси (се нарекуваат микролишаи), а кои се јасно издвоени од макролишаите со талуси над супстратот и добро дефинирана форма. Околу 8-15% од вкупно 15.000-20.000 познати лишаи содржат сино-зелена алга како симбионт, најчесто *Nostoc*, но и видови од родовите *Calothrix*, *Scytonema* и *Fischerella*. Во околу 8% од копнените екосистеми на Земјата лишаите се доминантна форма на живот поради еколошката предност да живеат во студени (Арктик), екстремно жешки (карпи) или безводни услови (пустини), каде васкуларните растенија се борат за опстанок. И покрај бавниот раст, циано-лишаите можат да бидат важен извор на азотни соединенија во својата средина, поради што и се (покрај останатото) *пионери на вегетацијата*. Специфична и единствена симбиоза се среќава кај лишајот *Geosiphon pyriforme*, бидејќи сино-зелената алга (*Nostoc sphaericum*) живее ендосимбиотски во везикулите на габните хифи (хифомицетна габа од типот на *Glomus*).

(в) *Симбиози со растителни организми*

Лабави асоцијации помеѓу растенијата и сино-зелените алги се најверојатно широко застапени во природата. На пример, одамна е познато дека присуството на слободни (епифитски) и симбиотски (најчесто во папратот *Azolla*) сино-зелени алги во оризовите полиња ги подобрува како растот така и приносот на оризот. Исто така, докажана е азот-фиксирачката улога на *Gloeotrichia pisum* како епифит на потопените стебла и корења на длабоководниот ориз (Rother et al. 1988). Цветањето на водната леќа *Lemna* секогаш е поврзано со епифитскиот рат на *Nostoc*, *Gloeotrichia*, *Anabaena*, *Calothrix* и *Cylindrospermum* видовите и нивната азот-фиксирачка улога (Dung and Tiedje 1985).

- Симбиози со Bryophyta (Hepaticae-цигерки, Anthocerotae-антоцеротови и Musci-мовови): помеѓу сите наведени мововидни растенија се јавуваат симбиотски врски со сино-зелените алги, главно *Nostoc*. Кај мововите асоцијацијата е главно епифитска (Meeks 1990), но кај Sphagnum-от, симбионтот се наоѓа во хиалинските клетки, што нејверојатно овозможува да *Nostoc* успева на рН под 5 (‘сфагнумски тресетишта’) (Peters 1991). Асоцијациите (епифитски или ендифитки) со цигерките (*Blasia*) или антоцеротовите мовови (*Anthoceros*, *Phaeoceros*) се екстремно ретки.

- Симбиози со Pteridophyta (папрати): во рамките на групата папрати, сино-зелените алги формираат симбиоза единствено со водната папрат *Azolla*, позната како

„зелено ѓубриво“ уште од 11-от век во Виетнам. Најчест симбионт е *Anabaena azollae*, која се населува во секундарната празнина на дорзалниот лист.

- Симбиози со Gymnospermae (голосемени растенија): до денес се познати симбиотските односи само со цикасовите растенија (Cycadales), најпримитивната група на семените растенија која и денес живее исклучиво во тропските и суптропските предели на јужната хемисфера. Азот-фиксирачките сино-зелени алги симбиотски се поврзуваат со „коралните“ корења на цикасовите растенија, помеѓу внатрешниот и надворешниот кортекс на коренот. Ваквата асоцијација ја збогатува достапноста на азотните соединенија во ограничената средина со азот какви се шумите на еукалиптуси во Австралија.

- Симбиози со Angiospermae (скриеносемени растенија, цветници): од сите цветници денес е позната симбиозата на сино-зелените алги единствено со 50-тина видови на родот *Gunera*, широко распространето растение во тропските/суптропските региони, на влажните живеалишта на јужната хемисфера. Поради фактот дека сите житни растенија важни во хуманата исхрана се скриеносемени, проучувањето на овој симбиотски систем може во многу да ги подобри нивните култивациски особини.

(2) Симбиози со животни

Познати се околу 40 родови морски сунѓери за кои се знае дека поседуваат интра и интер клеточни симбиотски цијанобактерии, разместени по целиот сунѓер или само во површинските ткива (Wilkinson 1992). Цијанобионтите се најчесто видови од едноклеточниот род *Aphanocapsa*, или кончестиот род *Phormidium* (Rai 1990), но цијанобионтот на тропскиот морски сунѓер *Dyckidea herbacea* е определен како *Osillatoria spongelia* (Unson and Faulkner 1993). Сите овие родови не поседуваат хетероцисти, но докажано е сепак дека цијанобионтите на најмалку два вида сунѓери имаат можност за азотофиксација. Цијанобионтите во сунѓерите се фотосинтетски активни кај сунѓерите во фотичната зона и предаваат околу 12% од фиксираниот јаглерод на домаќинот, веројатно во форма на глицерол.

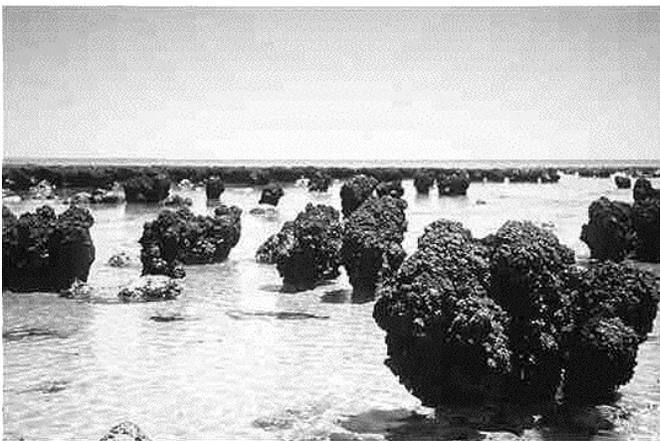
Степенот на метаболитска зависност на некои сунѓери во однос на присуство на цијанобактериски симбионти илустрирана е во случајот на *Chondrilla nucula* која не може да колонизира темни места и доколку е префрлена на темно ги губи цијано-симбионтите и умира (Arillo et al. 1993). Позитивното влијание на цијано-симбионтите врз домаќините докажано е на примерот на сунѓерите од коралните спрудови на Јамајка каде, тие што ги поседуваат, растат многу побрзо. Се мисли дека симбионтите исто така помагаат да се намали оштетувањето на сунѓерите од висок светлосен интензитет. Во ретки случаи, растот на домаќинот и симбионтот можат да бидат надвор од баланс. Пример за тоа е сунѓерот *Geodia papyraceae* од мангровите шуми на Белидсе, кој содржи интра-целуларна кокоидна сино-зелена алга која зафаќа речиси половина од вкупниот клеточен волумен на домаќинот (Ruetzler 1988). Под поволни услови за раст, алгата се размножува побрзо од можноста сунѓерот да ги елиминира од ткивата, што предизвикува оштетување на ткивата на домаќинот или 'мангрова болест на сунѓерите'.

Најмалку проучувани асоцијации на сино-зелените алги се тие со асцидиите и боцкастите црви. Два вида американски асцидии од Пацификот содржат бројни џебови во туниката исполнети со различни видови алги, кои најверојатно навлегуваат во нив преку инкорпорација на песочните зрнца (Lambert et al. 1996). Сино-зелените алги се од родовите *Dermocarpa*, *Xenococcus* и *Synecococcus*, но кај двојно туникатните асцидии *Puura cancellata* и *P. carnea* пронајдени се претставители на *Oscillatoria*, *Spirulina* и *Anabaena*. Сино-зелени алги се пронајдени и во сврзното ткиво на супепидермисот кај два вида боцкасти црви *Ikedosoma gogoshimense* и *Bonellia fuliginosa*, но многу малку е познато за овие асоцијации.

Докажана е и евидентно мутуалистичка асоцијација помеѓу хириноидната ларва *Cricotopus noctocicola* и колониите на *Nostoc parmelioides* во релативно брзите потоци (Dodds et al. 1995). Ларвите се хранат со алгата и во неа се заштитени од предаторите, додека алгата има поинтензивна фотосинтеза и размножување преку хормогонии како и можност за населување на брзите текови преку сврзните структури на ларвите.

Филогенија, еволуција и значење

Познато е (van de Hoek et al. 1995) дека милестите или песочните седименти на брегот на Северното Море, или тропските мангрови шуми, се често прекриени со желатинозни наслаги сочинети од извиени конци на сино-зелените алги, најчесто *Lyngbya* или *Microcoleus*, видови добро адаптирани на живот веднаш над анаеробните седименти. При сушењето на ваквите седименти, се јавуваат пукнатини на површината кои предизвикуваат пукање на алгалната покривка во полигонални парчиња. При повторно надоаѓање на водата, алгите продолжуваат со растот и повторно ги зафаќаат сите партикули кои ќе се најдат на нив. Последователни смени на овие појави доведуваат до формирање на окаменети столбови со тенко издвоени слоеви - **строматолити** (=слоевити камења); најпознати се строматолитите од Заливот на Ајкулите во Австралија (слика 46) високи 100-тина сантиметри.

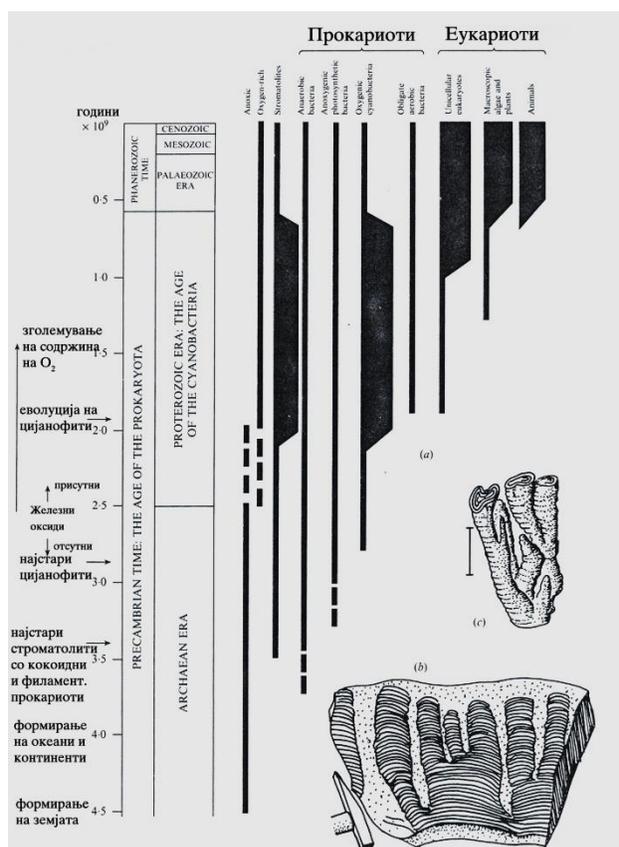


Слика 46. Строматолити во Заливот на Ајкулите, Западна Австралија (фото: Cristian van de Hoek).

Строматолити можат да се формираат и во постојана водна средина каде растечките колонии на сино-зелени алги ги зафаќаат седиментите, а слоевите се формираат со варијација (на пр. дневно-ноќна) на активноста на алгите. Исталожувањето на карбонати во желатинозните влагалишта на алгите исто така придонесуваат кон формирањето на строматолитите (Monty 1977).

Строматолитите се широко распространети низ седиментните карпи на Прекамбриумот, поради што е претпоставено дека тие, а со нив и сино-зелените алги, прекриваа големи површини во тоа геолошко време. Најстарите познати строматолити датирани се од пред 3.5 милијарди години - екстремно стари карпи кои содржат органски сочувани микрофосили во силикатен матрикс. Овие микрофосили потсетуваат на денешните бактерии, како едноклеточни кокоидни или кончести форми. Се верува дека тие припаѓаат кон анаеробните бактерии, некои фототрофни други хетеротрофни, бидејќи постојат силни докази дека атмосферата и океаните на Земјата во тоа време биле без кислород. Фототрофните бактерии се сметаат за еволутивни реликти од тоа рано време на нашата планета, кога за прв пат се јавува фотосинтезата како процес. Овие бактерии не се способни да ја користат водата како донор на електрони и водород за светлосната реакција на фотосинтезата, поради што и не ослободуваат молекуларен кислород, туку користат H_2S , H_2 или органски соединенија како донори на водород. Сино-зелените алги од друга страна ја користат водата како донор на електрони и водород, и поради тоа ослободуваат кислород за време на фотосинтезата, особина која е заедничка со сите еукариотски фотоавтотрофни организми.

Подоцна, во Предкамбриумот - најстариот дел од Протерозоиската Ера (пред 2.5 - 2 милијарди години) (слика 47), строматолитите беа присутни во плитките мориња на секаде и формираа широки појаси од карбонати.



Слика 47. Геолошкото време на претпоставената појава на сино-зелените алги и другите прокариоти, во споредба со еукариотите (a); (b и c) цртежи на Протерозоиски строматолити (според van de Hoek et al. 1995).

Тие биле формирани од различни микроорганизми чии фосилни остатоци морфолошки во многу сличат на денешните сино-зелени алги. Ова се потврдува и со фактот дека во оваа ера за прв пат се забелжува доволно присуство на кислород во атмосферата, како продукт на фотосинтезата на сино-зелените алги. Поради тоа, овој период се нарекува „Ера на Цијанобактерии“, во кој период сино-зелените алги постепено ја подигнуваат концентрацијата на кислород во атмосферата (како и формирањето на озонската обвивка во стратосферата важна за спречувањето на космичките УВ-зраци) и со тоа го овозможуваат развитокот на

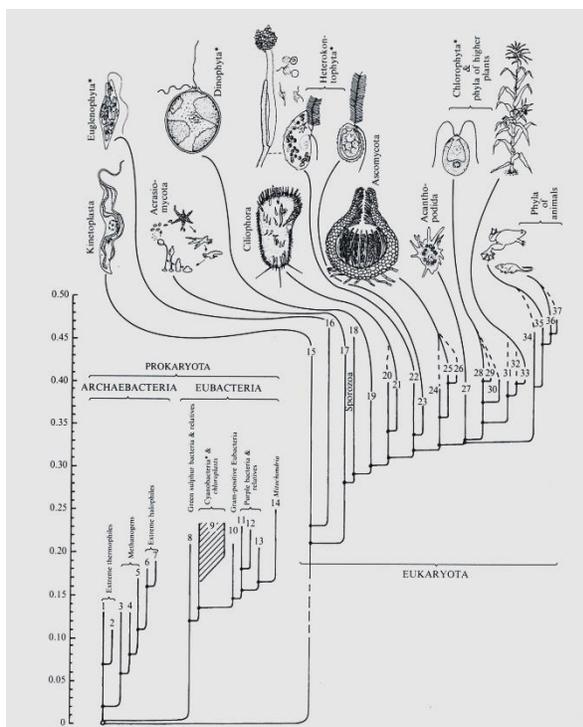
стриктните аеробни организми кои во еволутивната линија доведуваат до пренесување на животот на почвата. Првите микроскопски едноклеточни еукариоти се јавуваат пред околу 1.9 милијарди години и максимално започнуваат со развој пред околу 1 милијарда години. Кон крајот на Протерозоиската Ера, сино-зелените алги ја губат својата превласт помеѓу живите форми на нашата планета, но остануваат важни жители на многу живеалишта, посебно тие со екстремни животни услови.

Микрофосилните остатоци укажуваат дека сегашниот морфолошки диверзитет кај сино-зелените алги се појавил пред околу 2 милијарди години. Сепак, фосилните остатоци не укажуваат на филогенетските врски помеѓу одделните групи ниту за останатите врски помеѓу сино-зелените алги и останатите алги. Поради тоа, истражувањата мора да се насочат кон други информации, главно складирани во гените.

Кај сино-зелените алги (како и другите бактерии) рибозомите содржат три вида структурна РНК и тоа, „голема“ 23S рибозомална РНК, „мала“ 16S рибозомална РНК и „многу мала“ 5S рибозомална РНК (S претставува 'Svidberg' - единица за брзината на таложење во ултра-центрифуга, или индиректна мерка на големината на молекулите). 23S рРНК е долга околу 2900 нуклеотида, додека 16S рРНК има околу 1540 нуклеотида, а 5S рРНК содржи околу 120 нуклеотида. Хлоропластите и митохондриите кај еукариотите содржат рибозоми како кај прокариотските организми, а цитоплазматичните рибозоми се нешто поголеми, но повторно содржат три класи на рРНК и тоа: 25-28S рРНК, 18S рРНК и 5S рРНК.

Во поново време направена е анализа на филогенетската поврзаност помеѓу модро-зелените алги и останатите прокариоти и некои еукариоти (слика 48). Добиеното филогенетско стебло покажува рана сепарација на три групи организми, од кои две се прокариотски - *Archeobacteria* и *Eubacteria*, како и *Eukaryota*. Оваа студија укажува дека постојат две неповрзани групи на прокариоти. Археобактериите се необични организми кои се адаптирани кон екстремни услови. Помеѓу нив има метаногени бактерии кои го редуцираат CO_2 и водородот и продуцираат метан. Тие се стриктно анаеробни и се сметаат како реликти од примарниот анаеробен океан во минатото. Сино-зелените алги не припаѓаат кон археобактериите, туку сочинуваат кохерентна група со вистинските бактерии. Интересно е дека на ова филогенетско стебло, хлоропластите на еукариотските организми исто така припаѓаат кон сино-зелените алги.

Се смета дека сите сино-зелените алги настанале од фотосинтетизирачка, анаеробна бактерија која живеела во бескислородниот океан. Одредени археобактерии исто така имаат способност за фотосинтеза, но кај нив механизмот на фотосинтеза е комплетно различен и се базира на пигментот родопсин. Во рамките на *Eukaryota*, способноста за фотосинтеза се изгубила независно кај голем број еволутивни линии, како и кај некои еукариотски групи кои во основата биле фотосинтетски, како што се *Dinophyta*, *Rhodophyta* и *Chlorophyta*. Во рамките на вистинските бактерии, само сино-зелените алги имаат фотосистем II (заедно со фикобилипротеините како „антена“ пигменти), а со тоа и способност за кислородна фотосинтеза.



Слика 48. Филогенетско стебло на трите главни 'домени' на животот на планетата Земја - Археобактерии, Вистински бактерии и Еукариоти.

Како краен заклучок може да се истакне дека сино-зелените алги развиле ограничен број на базична морфолошка градба во далечното минато (кокоидна, проста кончеста, со ендоспори и хетероцисти), и дека во рамките на секоја од овие групи специјацијата се одвивала постојано за време на долгиот период на постоење на овие алги.

Важноста на сино-зелените алги во природата и за човекот се препознава во:

- Тие се наоѓаат насекаде на Земјата (убиквисти), во океаните и пресните води, на почви, или на екстремни места какви се мразниците, пустините или термалните извори. Поголемиот број видови, сепак живеат во пресните води;
- Главно живеат во фитопланктонот на мирните или бавнотечечките води. Забележени се периодични (годишни) сукцесии во доминацијата на планктонот кај езерата од умерената климатска зона: на крајот на пролетта при термална стратификација на водниот столб (топол епителимнион, термоклина, ладен хиполимнион) во планктонот се доминантни кончестите *Anabaena* или *Aphanizomenon* видовите, додека пред крајот на летото и во есен доминацијата ја преземаат колонијалните форми како *Microcystis aeruginosa*;
- Во морињата од исклучителна важност се неодамна откриените (Fogg 1987) пикопланктонски сино-зелени алги (планктонски форми со димензии од 0.2-2 μm во пречник), кои доминираат со отворените води на тропските и умерените океани; во поларните океани скоро и да ги нема. Поради својата голема застапеност (маса) овие мали сферични алги доминираат во примарната продукција на овие океани и ослободување на кислород во атмосферата (заедно со другите морски планктонски алги се вистинските 'бели дробови' на планетава);
- Како симбионтски организми, сино-зелените алги имале клучна улога во еволутивниот развој на еукариотските растенија. Денес, тие се важни партнери во лишаите и вишите растенија (*Azolla*, *Cycas*) каде придонесуваат кон обогатување со азот на шумските почви или оризовите полиња. Нивните симбиози со животните

(морски сунѓери, корали и хидри) засега остануваат неразјаснета биолошка енигма со реална можност да се развијат во идни нови организми со далеку понапредни еволутивни можности за опстанок;

- Поради способноста да издржат намалени услови на светлина, сино-зелените алги често ја преземаат доминацијата над другите алги, во кој случај брзо се развиваат во масовен „воден цвет“. Оваа појава особено е нагласена во плитките еутрофни езера или водни екосистеми кои се под притисок на загадување со органски отпадни материи или еутрофизирачки хранителни материи (на пр. фосфорни соединенија повеќе отколку азотни поради способноста за азотофиксација). Видовите со гасни вакуоли често се издигнуваат на површината на водата и создаваат „супа“ (слика 49).



Слика 49. Површински „воден цвет“ од сино-зелени алги во акумулацијата „Келије“, Србија, во јули 2004 (според Svirčev et al. 2007).

Во случај на масовен развој во форма на „воден цвет“ во пресните води, поединечните видови сино-зелени алги како *Oscillatoria rubescens*, *Anabaena flos-aquae*, *Aphanizomenon flos-aquae* или *Microcystis aeruginosa* ја бојат водата црвено, сино-зелено или црно, и во неа испуштаат **цијанотоксини**, продукти на секундарниот метаболизам. Во зависност од концентрацијата на токсините во водата, тие можат да предизвикаат помори на хидробионтите и смрт на крави (Puschner et al. 1998), кучиња (DeVries et al. 1993) и водни птици (Matsunaga et al. 1999) кои пиеле од таквата вода. Chorus и Fastner (2001) укажуваат на докажаната закана од експонирање на луѓето кон цијанотоксините при рекреацијата, додека Свирчев и соработниците (2007) и на јасната врска помеѓу цијанотоксините во акумулациите кои служат за водоснабдување во Србија со примарниот рак на црниот дроб кај луѓето. Поради тоа, цијанотоксините стануваат се поголема закана за здравјето на екосистемите и човекот (Chorus and Bartram 1999);

- Во базичната монографија за употребата на микроалгите и цијанобактериите во биотехнологијата, Свирчев (2005) наведува бројни примери на искористување на разни видови од сино-зелените алги во хуманата исхрана во минатото и денес: *Spirulina* се нарекува *текуитатл* во околината на езерото Чад и се користи во секојдневната исхрана; истата алга ја користат племињата околу алкалните езера во Мексико под името *дихе*; во Северна Америка, Кина и Индонезија познати се јадења од исушена биомаса на *Nostoc*, *Spirulina*, *Phormidium* и *Chroococcus*; *Nostoc verrucosum* и *Phyllocladon sacrum* се специјалитети во Тајланд и Јапонија; *Nostoc commune*, *N. sphaeroides*, *N. flagelliforme* се собираат од почвите во Кина повеќе од илјада години; денес се познати макробиотските производи посебно од *Spirulina* кои

се наведуваат како „здрава храна“. Засилената индустрија во овој правец предизвика оправдани сомневања кај основоположникот на применетата фикологија, професор Amos Richmond во однос на токсиколошката исправност и безбедност на ваквиот вид храна. До денес, ниту еден закон за храна во ЕУ или WHO (Светска Здравствена Организација) не ги има поставено на листите за дозволена храна, адитив, „здрава храна“, „функционална храна“ или „додаток во исхраната“ производите од биомасата на сино-зелените алги поради недостиг од соодветни темелни истражувања. Спротивно на тоа, во поголем број такви производи пронајдени се токсични материи (Carmichael et al. 2000; Gilroy et al. 2000) и различни контаминанти - од тешки метали до пестициди (Shelef and Soeder 1980). Ставот на авторот на оваа книга е дека биомасата и биотехнолошките продукти на сино-зелените алги имаат многу поголема перспектива во производството на сточна храна, пречистување на отпадните води, производство на различни биолошки активни материи, козметички производи, па дури и во екстратерестичните зафати за формирање на услови за живот во свемирските летала или на другите планети (terra формирање), отколку во хуманата исхрана. Интензивните истражувања во тој правец секојдневно продуцираат нови сознанија, при што сино-зелените алги како најстари жители на нашата планета имаат многу што уште да ни откријат.

Класификација

Модерната класификација на сино-зелените алги потпаѓа кон две класификации - една алголошка започната уште од Geitler во 1932 година, која базира на морфолошките карактеристики на видовите пронајдени во природата, и втора бактериолошка според Bergy Manual of Systematic Bacteriology (Stales et al. 1989), каде овие организми се наведени во секцијата 19: *аеробни фотосинтетски бактерии* според класификација која се базира на физиолошките и морфолошките карактеристики на мал број видови во култури. Поради важноста видовите од сино-зелените алги да можат да бидат препознаени во самата природа или во лабораторијата под микроскоп според своите морфо-еколошки карактеристики, јасна е потребата од задржување на класичната ботаничка систематика која е следена и во оваа книга.

Денес се познати над 4.700 видови на сино-зелени алги кои врз основа на нивниот морфолошки карактеристики се делат во 5 поткласи и многу фамилии каде можат да се следат типови од едноклеточни, преку колонии до кончести форми. Систематиката на Суанорфута е уште далеку од совршенството, бидејќи сите познати системи се од субјективен карактер, далеку од природниот што е резултат на многу простата морфологија, малиот број на систематски карактеристики и нејасната разграниченост помеѓу видовите.

Модерната класификација на сино-зелените алги (Hofmann et al. 2005) ги вклучува следните подкласи: Суанорфусидае (поткласа со нејасна таксономска положба –

subclassis incertae sedis), Gloeobacteriophycidae, Synechococcophycidae, Nostocophycidae и Oscillatoriofycidae.

Поткласа *Cyanophycidae*

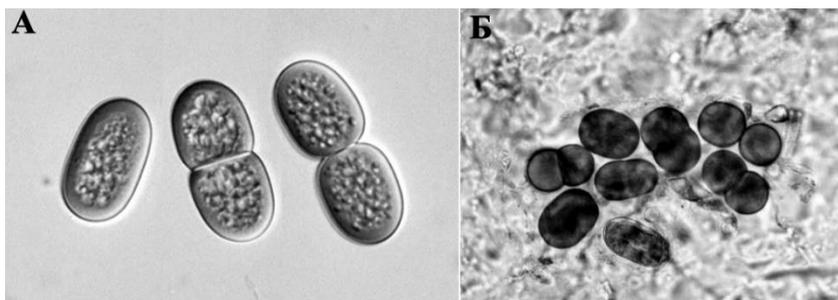
Оваа поткласа сè уште е со нејасна таксономска положба во однос на филогенетските врски со останатите сино-зелени алги. Тука се сместени голем број на видови со едноклеточна или колонијални сино-зелени алги со најпримитивна градба, кои најчесто се појавуваат како галертасти слузави превлаки на влажните карпи и сидови. Клетките се распоредени во колонии без никаков ред, каде нивните клетки се во повеќето случаи без диференцијација на основни (базни) и врвни (апикални). Кај нив не среќаваме ендо и егзоспори, а немаат ни хетероцисти. Основниот начин за размножување е со делба на клетката и преку наноцисти или пупење. Оваа класа е застапена со еден ред **Chroococales** со повеќе фамилии од кои попознати се: *Aphanothecaceae*, *Chroococcaceae*, *Cyanobacteriaceae*, *Entophysalidaceae*, *Gomphosphaeriaceae* и *Microcystaceae*.

Ред *Chroococales*

Фамилија *Cyanobacteriaceae* – Ова е фамилија во која се сместени најпримитивните сино-зелени алги со кокоидна градба кои се јавуваат како поединечни клетки (неколку видови се *пикопланктоски* форми) или собрани во лабави зборови на клетки, но никогаш не формираат јасни желатинозни колонии поради недостиг на мукозни материи. Клетките се малку до јасно стапчести (овални или во форма на куси стапчиња) и се делат единствено во напречен правец во сите последователни генерации. Од основниот род *Synechococcus* кој е и најрано опишан, издвоени се *Cyanothece* поради значителни цитоморфолошки и ултраструктурни разлики, а подоцна уште и *Cyanobium* и *Cyanobacterium* поради разлики во составот на ДНК и осетливоста кон различни бактериофаги.

Кај *Cyanothece* (слика 50) клетките се поединечни или во парови по делбата, поретко собрани во групи и никогаш не формираат јасни колонии. Не поседуваат поединечни обвивки, но се опкружени со многу нежна тесна, дифузна и структурирана колонијална мукозна обвивка. Клетките се широкоовални до цилиндрични со заоблени краеве, 7-100 μm долги и 6-76 μm широки. Бојата им е слабо до силно сино-зелена, маслинестозелена,

сивкаста или виолотеова. На повисоки зголемувања се забележува јасна мрежеста *кератомија* (неправилна до радијална распореденост на



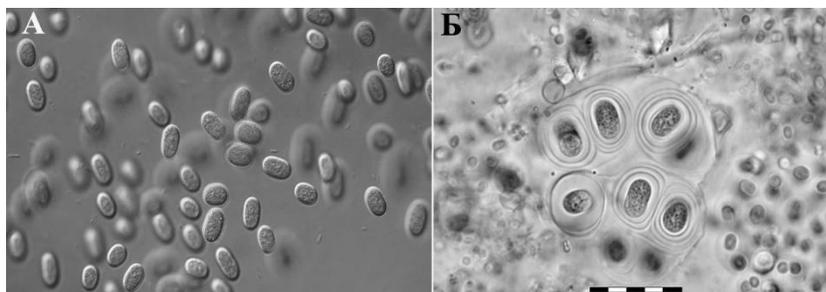
тилакоидите). Клетките се делат со проста делба во напречна рамнина на

Слика 50. Видови на родот *Cyanothece*.
(А) *C. aeruginosa*, (Б) *C. major*.

клетките, создавајќи две изоморфни полукружни ќеркини клетки кои растат до оригиналната големина пред својата следна делба. Познати се повеќе видови кои главно се јавуваат во перифитонот на различни живеалишта, при што *Cyanothece aeruginosa* е опишана од тресетни студени екосистеми, додека *C. major* е жител на суб-арктичките и алпските региони на Алјаска и Канада; *C. lineata* е пронајдена во мало мезотрофно езеро во Мексико.

Фамилија *Aphanothecaceae* – Фамилијата е претставена со повеќе од 20 рода од кои два се поголеми: *Aphanothece* и *Gloethece*. Кај родот *Aphanothece* (слика 51) колониите се микро или макроскопски (до неколку центиметри во пречник), со повеќе клетки во колониите кои се сферични или аморфни, сивкасти, зеленкасти, сино-зелени, или кафеави по боја. Клетките се нерегуларно поставени во колониите, понекогаш доста густо распоредени, поставени во заедничка слузеста материја. Клетките се широкоовални до цилиндрични, прави или слабо извиени; кај некои планктонски претставители присутни се гасни везикули и аеротопи. Клеточната делба е трансверзална, напречна на подолгата оска на клетката. Ова е чест род со околу 60 видови од различни живеалишта, како влажни карпи (*A. castagnei* и *A. saxicola*), на почви (*A. pallida*), бентос на езера и акумулации (*A. microscopica*, *A. nidulans*, *A. stagnina* и *A. uliginosa*) како и термални извори (*A. bullosa* и *A. thermalis*).

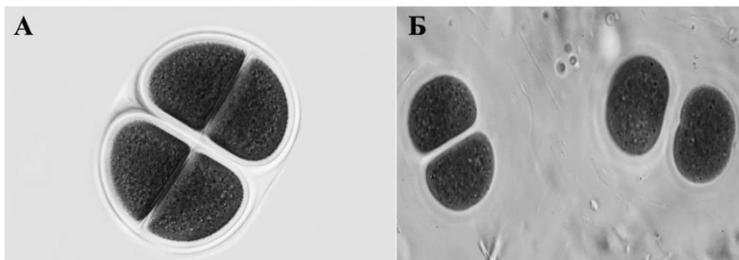
Родот *Gloethece* (слика 51) опфаќа видови со колонии составени од бројни групи на клетки кои поседуваат сопствени, често во повеќе слоеви ламинирани, слузести (мукозни) обвивки. Колониите, главно формираат слузави макроскопски слоеви на различни подлоги. Мукозните обвивки се главно безбојни, а кај поедини видови имаат синкаста, виолетова, црвенкаста или жолто-кафеава нијанса. Клетките се широкоовални до стапчести, бледи до јасно сино-зелени, маслинесто зелени или виолетови без гасни везикули. Клеточната делба е со бинарна фисија, но напречна на подолгата оска на клетката; кај некои видови опишана е појавата на наноцити. Овој род содржи многу субаерофитни видови (над 30) кои се населуваат на влажни карпи, а само мал број на видови населуваат водни живеалишта, додека еден е претставник на нанопланктонот. Почести видови се *G. confluens*, *G. palea*, *G. linearis*, *G. fusco-lutea*, *G. rupestris* и други.



Слика 51. Претставители на фамилијата *Aphanothecaceae*: (А) *Aphanothece stagnina*, (Б) *Gloethece tepidarium*.

Фамилија *Chroococcaceae* – Од преку 35 родови на оваа фамилија и околу 219 таксони, само родот *Chroococcus* поседува поголем број (93) на до денес утврдени форми. Клетките на *Chroococcus* се групирани во форма од 2-4 клетки и опкружени со мукозна

обвивка, најчесто формираат сферични микроскопски колонии. Мукозните обвивки се безбојни или жолтеникави и ја следат формата на клетките, а понекогаш се и во слоеви со јасни или дифузни краеве. Клетките прво се сферични или овални, а подоцна полусферични или во форма на дел

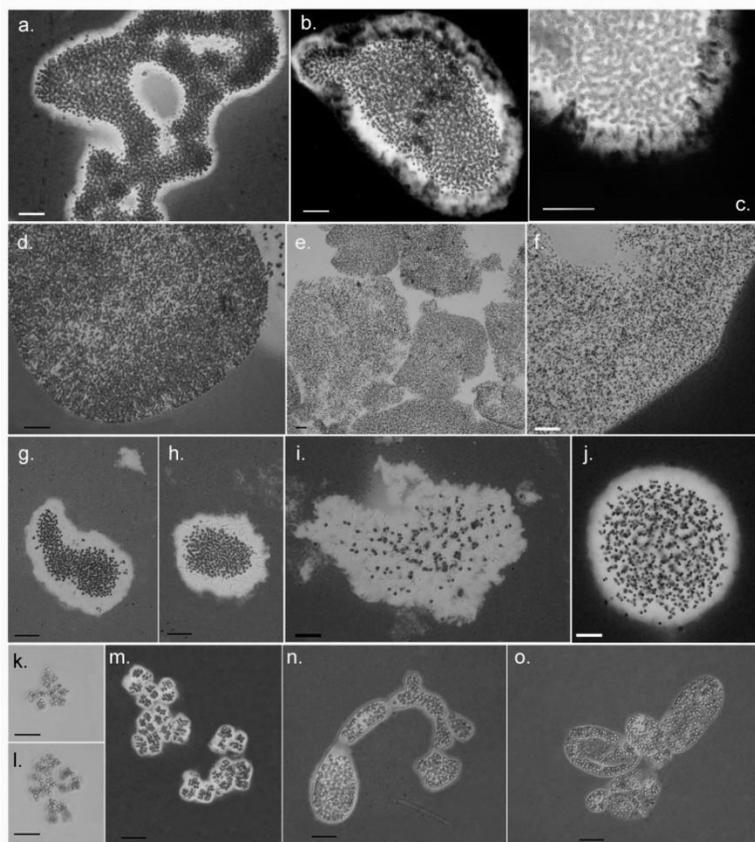


Слика 52. Претставители на родот *Chroococcus*. (А) *Chroococcus turgidus* и (Б) *Chroococcus multicoloratus*.

од сфера, најчесто 0,7-50 μm во пречник. Содржината на клетките е сива, сино-зелена, маслинесто зелена, портокалова, или црвено-виолетова со гранулирана структура. Само кај мал број планктонски видови утврдени се гасни везикули. Клеточната делба е по пар на бинарна фисија во една или повеќе рамнини, додека размножувањето е со фрагментација на колониите. Опишани се многу видови, од кои околу 60 се добро дефинирани. Чести планктонски видови во умерената зона на северната хемисфера секако се *C. microscopicus*, *C. minimus*, *C. dispersus*, *C. distans* и *C. limneticus*. Поголемиот број видови се епифити на васкуларни растенија (метафити-епифити) како *C. varius*, *C. minutus*, *C. pallidus*, *C. schizodermaticus*, *C. multicoloratus*, *C. submarinus* (халофил) и *C. turgidus*, додека *C. thermalis*, *C. tenacoides*, *C. yellowstonensis* и *C. endophyticus* се утврдени од термални извори.

Фамилија *Microcystaceae* – Фамилијата ја сочинуваат околу 15 родови од кои само 3 се со позначителен број на видови: *Gloeocapsa* (83), *Microcystis* (51) и *Anacystis* (19). Алгите на оваа фамилија создаваат јасни колонии обвиткани со мукозни материи со различна сложеност. Родот *Microcystis* има неправилни микро или макроскопски колонии кои слободно пливаат во планктонот. Колониите се компактни или растресити, можат да бидат составени и од збирови на субколонии, а поседуваат ретко или густо неправилно распоредени клетки. Мукозната обвивка е нежна, безбојна, дифузна или јасно означена, и понекогаш формира широка маргина околу клетките. Клетките се сферични или полукружни (по делбата) со бледо сино-зелена боја, но тие просветлуваат кафеаво поради аеротопите кои ја маскираат сино-зелената боја на протопластот. Клетките имаат 0,8-9,5 μm во пречник и не поседуваат сопствена мукозна обвивка. Клеточната делба е во три нормални рамнини кај последователните генерации со што се создава сферична колонија. Видовите на овој род се, главно планктонски форми кои често формираат густе ‘водни цветови’ во еутрофните води. Поради својата потенцијална и докажана тоскичност, родот *Microcystis* е важен научен објект на истражувања во многу лимнолошки студии. Кај нас доминантна застапеност на овој род забележана е во сите проучувања на Дојранското Езеро во последните години, поради интензивните процеси на еутрофикацијата наметнати од страна на човекот врз овој екосистем. При анализите на планктонот во 2015 година утврдени се дури девет видови од овој род во езерото, појава која воопшто не е забележана во светската научна литература (слика 53). Доманицијата на токсичните *M.*

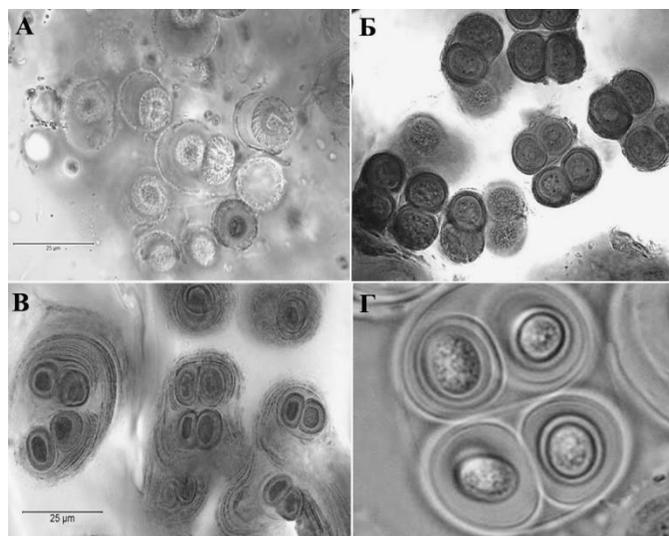
viridis, *M. aeruginosa* и *M. ichthyoblabe* се посебно загрижувачки за овој екосистем. При овие истражувања за прв пат во Европа утврдено е и присуството на *Microcystis protocystis* (слика 53i) – пан/нео тропски вид кој дотогаш не бил регистриран во Дојранското Езеро. Овој научен доказ претставува дополнителна поткрепа на теоријата на глобалните климатски промени и постепена измена на автохтоните биоценози со појава на видови карактеристични за другите климатски подрачја.



Слика 53. Утврдени девет видови на родот *Microcystis* во Дојранското Езеро во 2015 година (според Krstić et al. 2016). **a.** *Microcystis aeruginosa*; **b.** *Microcystis botrys*; **c.** *Microcystis botrys*, детал на колонијата; **d.** *Microcystis flos-aquae*; **e.** *Microcystis ichthyoblabe*, општ изглед, **f.** *Microcystis ichthyoblabe* - детал; **g-h.** *Microcystis novacekii*; **i.** *Microcystis protocystis*; **j.** *Microcystis smithii*; **k-m.** *Microcystis viridis*; **n-o.** *Microcystis wesenbergii*. (скала = 50 μm).

Родот *Gloeocapsa* го сочинуваат едноклеточни или најчесто колонијални форми кои се обично сферични и микроскопски, но се здружуваат во макроскопски мукозни или аморфни маси кои населуваат влажни каменести површини (карпи, кровови) или поретко кора на дрвја и водни живеалишта (перифитон или планктон). Клетките и групите на клетки се опкружени со широки, сферични, мукозни или желатинозни обвивки кои покажуваат концентрични слоеви и јасни граници, а кои можат да бидат интензивно обоени жолто, портокалово, црвено, сино или виолетово. Бојата на обвивките најчесто се менува според киселоста на средината. Клетките се сферични, но по делбата се полутопчести, и имаат цврсти, желатинозни овални обвивки со бледо сино-зелени или маслинесто зелени протопласти. Тие се 0,7-11 μm во пречник (без обвивките) и не поседуваат гасни вакуоли. Клеточната делба се одвива во три нормални рамнини. Размножувањето се одвива преку дезинтеграција на колониите. Најголемиот број на видови населуваат карбонатни или силикатни карпи како *G. conglomerata*, *G. caldariorum*, *G. decorticans*, *G. gelatinosa*, *G. granosa* и *G. arenaria* кои имаат безбојни обвивки,

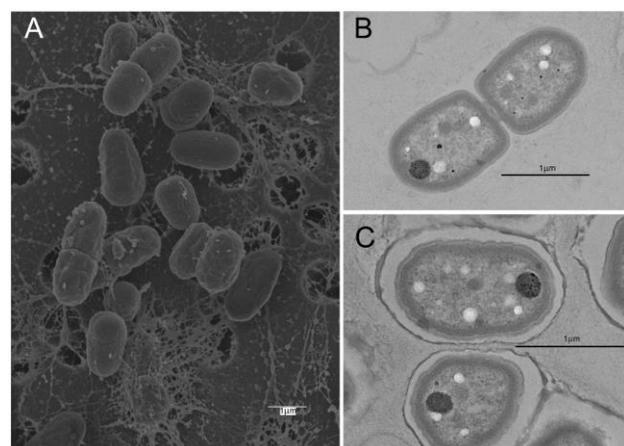
G. nigrescens и *G. alpina* имаат сини или виолетови обвивки, додека *G. sanguinea* има црвено обоени обвивки, а *G. fusco-lutea*, *G. kuetzingiana* и *G. rupestris* жолти или жолто-кафеави обвивки.



Слика 54. Претставители на родот *Gloeocapsa*. (А) *G. sanguinea*, (Б) *G. rupestris*, (В) *G. magma*, (Г) *G. decorticans*.

Поткласа *Gloeobacteriophycidae*

Во оваа поткласа поставени се два неодамна откриени видови на родот *Gloeobacter*, *G. violaceus* и *G. kilaeensis* (слика 55), форми кои се јасно издвоени во основата на еволутивното стебло на сино-зелените алги. Главната одлика на овие најпримитивни алги е целосен недостиг на тилакоиди во хромоплазмата како и фикобилизоми. Видовите се едноклеточни со поединечни клетки или клетки кои формираат неправилни групи на стапчести, широкоовални до сферични клетки околу кои се формира тенка, нежна и скоро невидлива обвивка која понекогаш обвива повеќе клетки. Клетките се неподвижни, скоро со безбојна клеточна содржина која има гранулирана структура. Кога се во масовен развој создаваат виолетово обојување. Плазмалемата е единствен мембрански систем во клетките; таа ја следи формата на клеточниот ѕид и го содржи фотосинтетскиот апарат. Размножувањето е со бинарна делба напречна на должината на клетката. Типичниот вид *G. violaceus* е изолиран од карбонатни карпи во Швајцарија. Класата содржи еден ред *Gloeobacteriales*, како и една фамилија *Gloeobacteriaceae*.



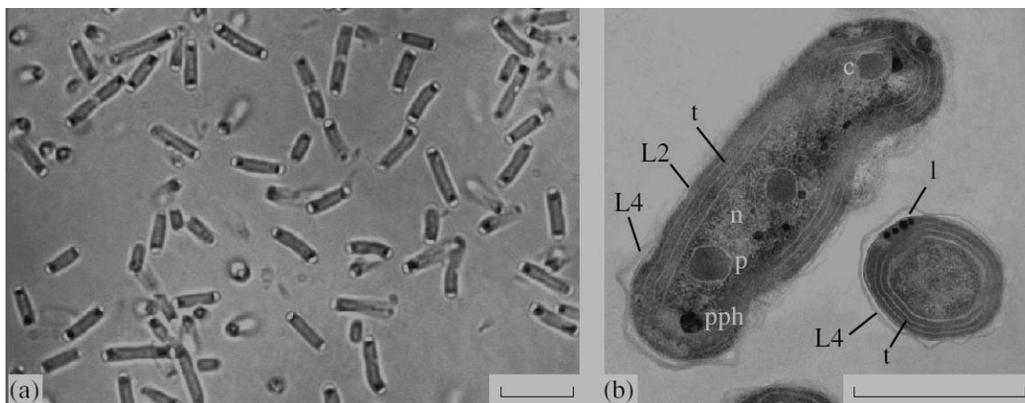
Слика 55. СЕМ на *Gloeobacter kilaeensis*. Видливи клетки во делба, гранулирана структура на клетките, поларни гранули (црни топки при врвот на клетките) како и мукозни материи околу клетките. (според Saw et al. 2013).

Поткласа *Synechococcophycidae*

Во оваа поткласа поместени се видовите на сино-зелени алги кои претставуваат зачеток на формите со кончест (филаментозен) хабитус (ред *Pseudoanabinales*), но и едноклеточни и колонијални форми кои тука припаѓаат поради молекуларно-генетската сличност (ред *Synechococcales*).

Ред *Synechococcales*

Овој ред е еволутивна групација на форми од сино-зелени алги кои имаат едноклеточна издолжена форма на талусот (фам. *Synechococcaceae*), создаваат колонии (фам. *Merismopediaceae*) или поседуваат талуси кои се зачеток на кончести форми (фам. *Chamaesiphonaceae*). Родот *Synechococcus* опфаќа околу 20 видови на релативно ретки алги со единечни клетки кои создаваат неправилни групации или агломерати, но никогаш не создаваат колонии. Поседуваат многу нежни, дифузни, и тесни желатинозни слоеви околу клетките. Клетките се цилиндрични или стапчести, понекогаш слабо извиени, и создаваат парови по делбата. Содржината на клетките е хомогена, понекогаш се разликува центро и хроматоплазма која поседува неколку тилакоиди, бледо сини-зелени или црвени по боја, без гасни вакуоли, а само понекогаш со видливи гранули. Во стресни услови создаваат типични кончести заштитни клетки. Овој важен род како експериментален модел содржи нешто почести видови како *Synechococcus nidulans* распространет во мали водни тела во умерената климатска зона, познат во поранешните истражувања како *Anacystis nidulans*. Групата на термофилни видови ја претставуваат *S. lividus* и *S. vulcanus* кои се адаптирани на температури од 70°C, додека *S. sigmoides* е типичен претставител на нанопланктонот на езерата од северната хемисфера.

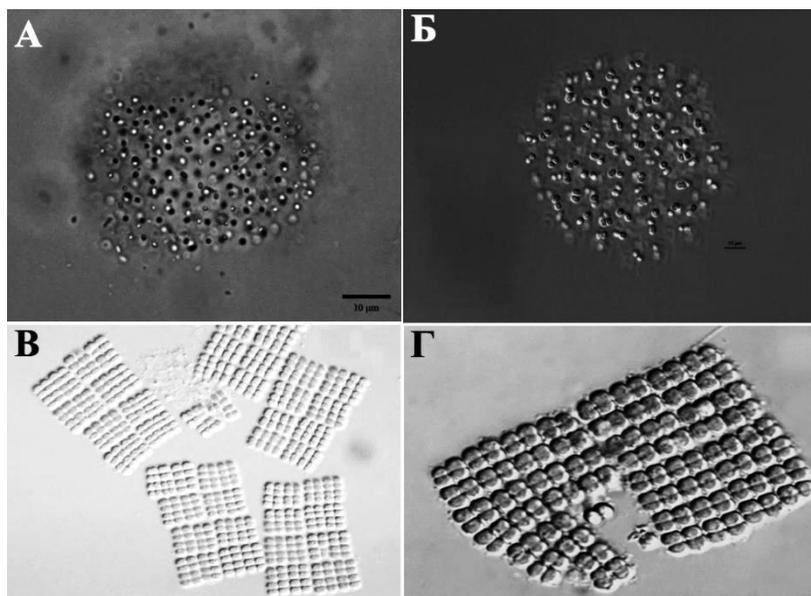


Слика 56. Морфологија и ултраструктура на клетките на *Synechococcus bigranulatus*, изолиран од термален извор во близина на Бајкалското Езеро (според Sorokovikova et al. 2008). (a) Слика на видот на СМ, (b) ТЕМ микрофотографија на тенок пресек: l – липидни капки; n – нуклеоид; p – полиедарни гранули; pph – полифосфатни гранули; t – тилакоиди; c – гранули на цијанофицин; L2 – слој на пептидоглукан на клеточниот ѕид; и L4 – надворешна мембрана. [скала: (a) 10 μm , (b) 1 μm].

Од 16 родови на фамилијата *Merismopediaceae* најзастапени и со најголем број видови се родовите *Aphanocapsa* и *Merismopedia*. *Aphanocapsa* опфаќа микроскопски и

макроскопски желатинозни колонии со неправилно поставени сферични или неправилни клетки. Мукозните материи на колониите се главно хомогени и безбојни со дифузен раб. Клетките се бледо или јасно сино-зелени, маслинесто зелени или виолетови (кај морските форми), без гасни вакуоли, 0,4-12 μm во пречник. Клетките се делат во две нормални рамнини, додека размножувањето се спроведува со дезинтеграција на колониите. До денес се опишани повеќе од 65 видови од аерофитни живеалишта, почви и водни екосистеми. Помеѓу нив најпознати се *A. delicatissima*, *A. incerta*, *A. holsatica*, *A. conferta* и *A. planctonica* како планктонски видови кои создаваат микроскопски колонии во мезотрофни езера. *A. thermalis*, *A. botryoides*, *A. protea* и *A. tolliana* населуваат термални извори.

Родот *Merismopedia* го сочинуваат видови кои изградуваат правилни табличести колонии кои имаат еден слој од клетки поставени ретко или густо во правилни редови обвиткани со фина, често невидлива, и дифузна мукозна обвивка. Колониите се рамни или слабо брановидни и најчесто микроскопски, понекогаш составени од подколони. Клетките се сферични или широко овални пред делбата, бледо или силно сино-зелени (поретко црвени) со ретко видлива центро и хроматоплазма. По делбата, клетките се полутопчести со пречник од 0.4-17 μm . Размножувањето се одвива преку фрагментација на колониите. Познати се 59 вида на овој род кои слободно пливаат или се наоѓаат во метафитонот во детритусот, помеѓу водните растенија. Неколку мали видови се планктонски, други се халофили или во термални извори. Чести видови се *M. punctata* и *M. tenuissima* како и *M. glauca* и *M. elegans* кои се населуваат во мезотрофни езера и мочуришта. *M. smithii* е форма со големи клетки, *M. angularis* се јавува во кисели мочуришта на Северот, додека *M. gardneri* и *M. convoluta* се типични за метафитонот во потошлите региони.

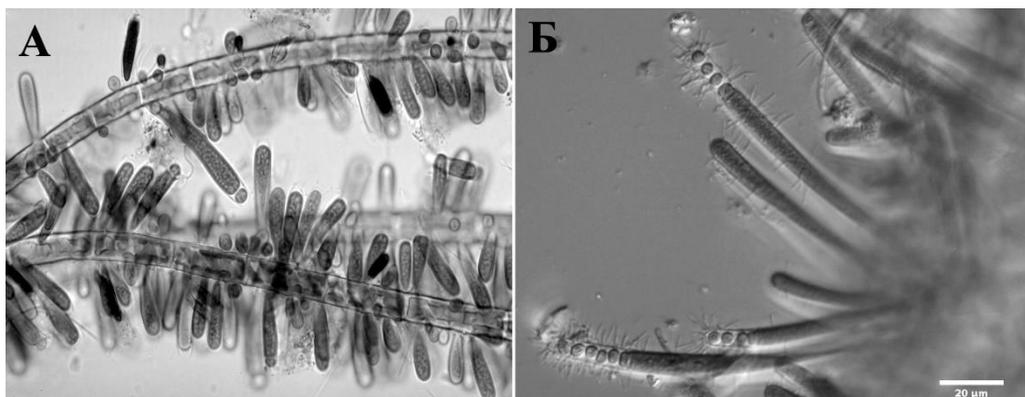


Слика 57. Претставители на фамилијата Merismopediaceae. А – *Aphanocapsa delicatissima*, Б – *Aphanocapsa planctonica*, В – *Merismopedia tenuissima*, Г – *Merismopedia elegans*.

Од вкупно седум родови на фамилијата Chamaesiphonaceae, најдобро е проучен родот *Chamaesiphon* кој воедно и претставува еволутивен

пред кон кончестите форми на сино-зелените алги. Клетките се хетерополарни, поединечни или во групи, или формираат повеќеслојни колонии со бројни клетки кои

формираат радијални или грмушести колонии закачени со своите основи за подводните предмети или камен. Клетките се слабо до јасно издолжени (зачеток на кончести форми) секогаш обвиени со футрола (*псеудовагина*), долги до 200 μm , а широки до 12 μm , со бледо сино-зелена боја, маслинесто зелени, сиви, виолоетови или црвено-виолетови, и без видливи гасни вакуоли. Клеточната делба е асиметрична со прекин во близина на апексот, при што се издвојуваат поединечни или низови на егзоспори. Ова е широко распространет род со над 38 видови кои главно се среќаваат во чисти, брзи, студени потоци и реки во северната хемисфера. Најзастапени се видовите *C. incrustans* и *C. confervicola* (слика 58), *C. polonicus* и *C. minutus*, додека *C. halophilus* е црвена ендемична форма од вулканско езеро во Мексико.



Слика 58. Типични претставители на родот *Chamaesiphon*. А – *C. incrustans*, Б - *C. confervicola*.

Ред Pseudanabaenales

Во овој ред се поставени првите вистински кончести сино-зелени алги чии трихоми се исклучително тенки и хомоцитни (филаментозни сино-зелени алги без хетероцити и акинети), со минијатурна ширина на трихомот (максимум до 4 μm), кои имаат париетална организација на тилакоидите (тилакоиди поставени паралелно на клеточниот ѕид). Овие претставници имаат повеќе или помалку едноставна морфологија. Поради нивната минијатурна ширина на трихомот, како и поради ограничениот, мал број на јасни, лесно препознатливи дијакритични карактери на светлосен микроскоп, многу видови едноставно наликуваат еден на друг, што ја прави нивната микроскопска идентификација базирана само на цитоморфолошките карактери доста компликувана и честопати придружена со долг и напорен процес на опсервација.

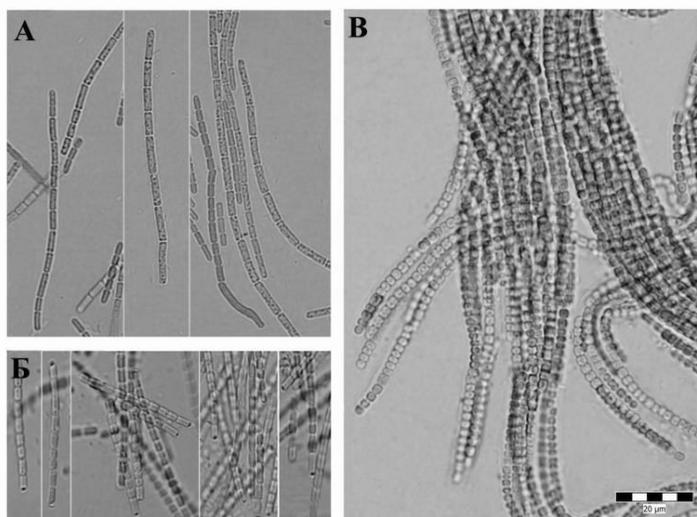
Сите претставници се изградени од една низа на истородни клетки. Како специјални морфолошки диференцирани клетки, освен вегетативните, можат да се јават само **некритичните** клетки, кои помагаат во фрагментацијата на трихомот (тие се однесуваат како еден вид на „сепарациони дискови“). Честопати, врвната (апикална) клетка, може да има различна морфологија од останатите, па затоа нејзиниот изглед е мошне важен при таксономската детерминација на видовите. Кај голем број претставници

се јавува влагалиште, кое може да биде тенко и слузаво (незабележително на светлосен микроскоп) или пак да биде подебело, јасно забележително. Кај различни родови, влагалиштата можат да бидат *факултативни* (односно да се појавуваат во зависност од еколошките услови; најчесто при услови на стрес), *облигаторно присутни* (како стабилен карактер) или пак комплетно да отсуствуваат. Влагалиштата може да опфаќаат еден или повеќе трихоми.

Поради нивната убиквистичка дистрибуција, од тропските предели (пустини) до поларните краишта, каде населуваат широк дијапазон на еколошки ниши, односно слатководни, почвени и морски екосистеми, овие претставници се мошне значајни и заслужуваат посебно внимание. Редот опфаќа повеќе фамилии, кои се дефинирани врза база на цитоморфолошки и молекуларни (филогенетски) карактери: *Pseudanabaenaceae*, *Leptolyngbyaceae*, *Osculatellaceae*, *Prochlorotrichaceae*, *Trichocoleaceae*.

Познати се повеќе од 15 родови помеѓу кои позначајни се *Geitlerinema*, *Halomicronema*, *Limnothrix*, *Leptolyngbya*, *Prochlorothrix* и *Pseudanabaena*. Родот *Prochlorothrix* е од посебно еволутно значење бидејќи тоа се првите сино-зелени алги кои во себе содржат хлорофил *a* и *b*, а немаат фикобилини. Најверојатно е дека некој претставител од овие алги бил претходник на секундарната ендосимбиоза која ги создала зелените алги и сите виши растенија.

Сепак, најбогат со видови е родот *Pseudanabaena* кој опфаќа филаментозни (кончести) алги со поединечни трихоми или трихоми соединети во нежни агрегации. Трихомите се прави или слабо извиени, најчесто куси, без разгранување, широки 0,8-3 μm , составени од цилиндрични клетки најчесто со јасна констрикција на напречните сидови (хијалински мостови) поради што крајот личи на бројаница. Неколку видови се планктонски, тихопланктонски или бентосни во олиготрофни, мезотрофни до слабо еутрофни акумулации, други видови се јавуваат на почви или во внатрешноста на колониите на планктонски ротифери или други алги. Неколку видови се екстремофили (минерални, солени или врели извори).



Слика 59. Претставители на родот *Pseudanabaena*. А – *P. catenata*, со јасни хијалински мостови, Б – *P. galeata*, со видливи крупни аеротопи на врвот на клетките, В – *P. pruinosa*, со куси сферични клетки. (В. Aleksovski – pers.com.)

Поткласа Nostocophycidae

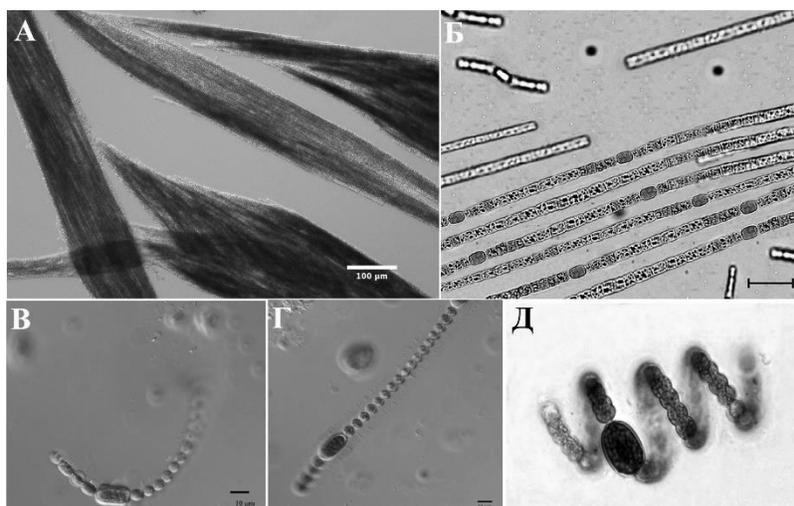
Во оваа поткласа класифицирани се кончести сино-зелени алги со хетероцитна градба на талусот; кај нив главно се разликуваат три вида на клетки – вегетативни клетки, хетероцити и трајни спори. Тоа е голема група на монофилетски кончести алги (утврдени над 1.400 видови) кои можат да бидат неразгранети и изополарни, да имаат вистинско или лажно разгранување, а некои имаат и хетерополарни талуси. Поткласата содржи еден ред – **Nostocales** со 19 фамилии од кои прикажани во овој текст се: Aphanizomenonaceae, Gloeotrichiaceae, Nostocaceae и Scytonemataceae.

Ред Nostocales

Фамилија Aphanizomenonaceae – Типични претставители на оваа фамилија се кончести хетероцитни планктонски форми кои често создаваат „воден цвет“ во еутрофните езера. Родови со најголем број видови се *Aphanizomenon* и *Dolichospermum*. Кај видовите на *Aphanizomenon* кончестите талуси се поединечни или создаваат мали или поголеми колонии со карактеристична паралелна ориентација на филаментите кои често на препаратите потсетуваат на макроскопски флеку или конци од трева (слика 60). Конците се изополарни, прави, понекогаш со малку закривени краеве, се стеснуваат кон краевите, со или без констрикции на напречните сидови. Конците се заштитени со нежна, дифузна, мукозна обвивка. Клетките се цилиндрични или издолжено овални, бледо сино-зелени, со аеротопи. Хетероцистите се скоро тркалезни, елипсовидни, или цилиндрични со две пори, најчесто во внатрешноста на конецот, и единечни, најчесто 1-3 по конец. Трајните спори се долги цилиндрични со заоблени краеве, поединечни или во групи од 2-3, споени со хетероцистите или одалечени од нив. Клеточната делба се одвива во целиот трихом, додека репродукцијата настанува со фрагментација на конецот и формирање на акинети (трајни спори). Од познати 19 видови скоро сите се планктонски и често формираат густе ‘водни цветови’ во умерената климатска зона. Типичниот претставител *Aphanizomenon flosaquae* карактеристично се јавува во еутрофни езера, акумулации, рибници и други застоени еутрофни води. Почести видови уште се *A. issatschenkoi*, *A. skujae* и *A. aphanizomenoides*.

Родот *Dolichospermum* е неодамна издвоен од родот *Anabaena* за да ги опфати планктонските видови на овие форми со аеротопи во клетките. Клетките се овални до цилиндрични, создаваат конци кои се најчесто различно правилно или неправилно извиени, со незабележителни влагалишта најчесто како мукозна обвивка. Бојата на клетките е бледо до жолто сино-зелена со приметни аеротопи, и понекогаш со гранулирана содржина. Хетероцистите се во филаментите, поединечни и распоредени на правилна одалеченост (до 9 по еден филамент). Трајните спори се сферични, елипсовидни, цилиндрични, извиени, поединечни или во групи од 2-5, кај некои видови поставени до хетероцистите. Од познатите 46 видови, некои како *D. flos-aquae*, *D. circinale*

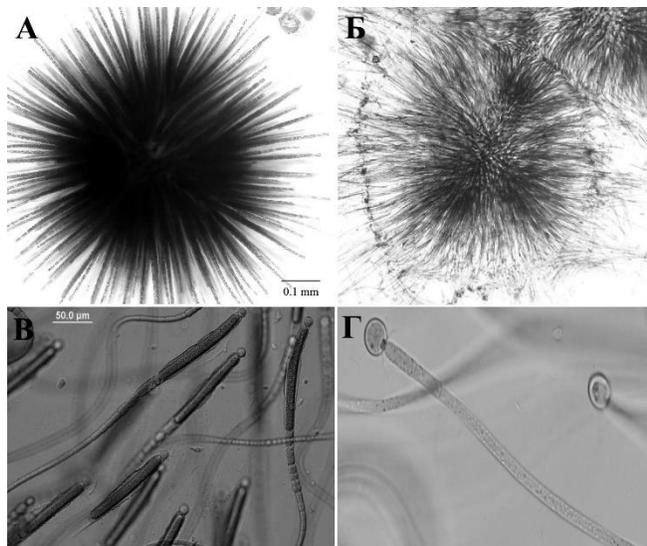
или *D. sigmoideum* формираат „воден цвет“ и се докажано токсични видови, додека *D. crassum* и *D. planctonicum* се среќаваат поединечно и не се токсични.



Слика 60. Претставители на фам. Aphanizomenonaceae. А и Б – *Aphanizomenon flos-aquae*: (А) макроскопски изглед на групации на филаменти, (Б) СМ микрофотографија со хетероцисти; В – *Dolichospermum flos-aquae*, Г – *D. planctonicum*, Д – *D. crassum*.

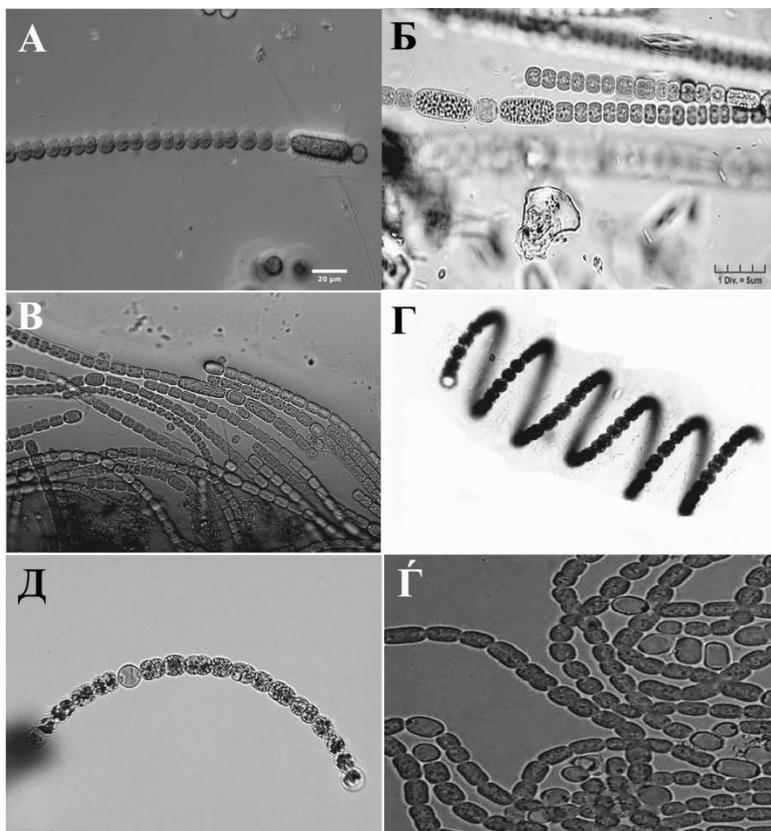
Фамилија *Gloeotrichiaceae* – Фамилијата содржи само еден род – *Gloeotrichia*, сино-зелени кончести алги кои формираат колонии на хетерополарни филаменти со базално поставена хетероциста и терминален завршеток во форма на влакно обвиткани со влагалиште. Најчесто формираат желатинозни сферични колонии до неколку центиметри во пречник, при што поединечните филаменти во колонијата секогаш се ориентирани со хетероцистите кон центарот на колонијата (слика 61). Колониите слободни пливаат или се закачени за подводни предмети. Пред крај на вегетативниот период, во соседство на хетероцистата се формираат трајни спори (поединечно или во низа). Размножувањето по пат на издвојување на поединечни конци од колониите, а особено со хормогонии. Од познати 26 вида, два се еупланктонски, неколку се развиваат во перифитонот на акватичните растенија и предмети, а неколку живеат во детритусот. Освен *Gloeotrichia echinulata*, која живее во бракични води, сите видови се слатководни.

Слика 61. Претставители на родот *Gloeotrichia*. А – *G. echinulata*, изглед на колонија; Б – *G. intermedia*, изглед на колонија; В – *G. natans*, хабитус на филамент со хетероцисти и трајни спори, вегетативни клетки и завршеток како влакно; Г – *G. intermedia*, хабитус.



Фамилија *Nostocaceae* – Тоа е централна фамилија на редот и поткласата која опфаќа околу 45 родови на хетероцитни кончести сино-зелени алги кои се среќаваат во целата биосфера. Конците се обвиткани со мукозни или желатинозни обвивки и не се разгрануваат. Видовите на родот *Nostoc* се главно слатководни, родот *Nodularia* е морски, додека *Anabaena* се среќава во двата медиума. Од вкупно 45 рода на оваа фамилија, најбогати со видови се *Anabaena* (152), *Cylindrospermum* (51) и *Nostoc* (105).

Родот *Anabaena* го сочинуваат видови со поединечни филаменти, кои можат да создаваат групации или макроскопски прекривки, или да живеат во ткивата на акватичните растенија. Трихомите се прави, извиени, или правилно спирални, многу поретко во групи со паралелни трихоми. Нежни влагалишта се јавуваат само кај поедини видови. Клетките сферични, елипсовидни, цилиндрични, понекогаш бубреговидни, бледо сино или жолто зелени. Хетероцистите интеркаларни (во внатрешноста на конецот), единечни, во правилни размаци по конецот. Трајните спори сферични, елипсовидни, цилиндрични, интеркаларни, поединечни или во групи, некаде во контакт со хетероцистите. Размножувањето се одвива преку фрагментација на талусот и трајните спори. Видовите на родот *Anabaena* се широко распространети во водите и надвор од нив, но со модерните таксономски истражувања поголем број на видови стекнуваат нови имиња поради што нивниот диверзитет станува нејасен. Во нашата земја често се евидентирани *A. cylindrica*, *A. oscillarioides*, *A. sphaerica* и други (Петровска 1997).



Слика 62. Претставители на родот *Anabaena*. А – *A. echinospora*, Б – *A. oscillarioides*, В – *A. subcylindrica*, Г – *A. spirioides*, Д – *A. circinalis*, Ѓ – *A. azollae* (симбионтска сино-зелена алга во водениот папрат *Azolla* каде врши фиксација на атмосферскиот азот).

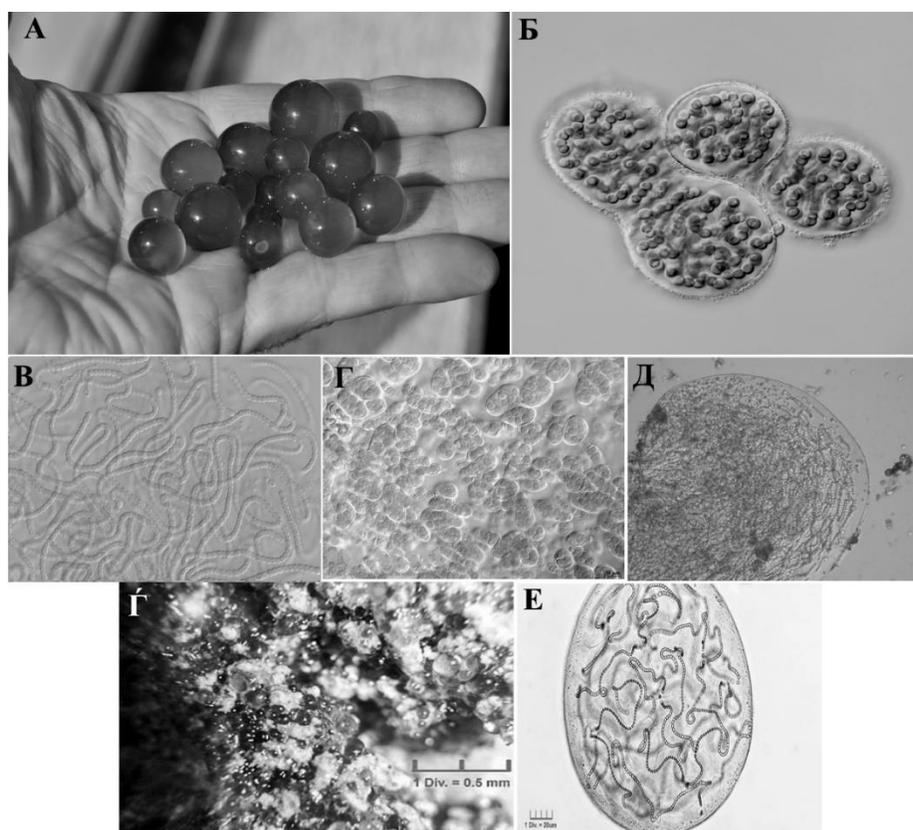
Родот *Cylindrospermum* го сочинуваат видови чии конци се вметнати во аморфни, лигави, темно сино-зелени обвивки. Конците се цилиндрични, неразгранети, исти по широчина во должина и завршуваат со конусни клетки од кои се развиваат хетероцисти. Клетките се најчесто цилиндрични со заоблени краеве, поретко буревидни, а хетероцистите секогаш терминални (често на двата краја од крајот). Трајните спори се развиваат во допир со хетероцистата, најчесто поединечни, а ретко 2-3 во низа, и се далеку поголеми од вегетативните клетки, со мазна обвивка но поретко со разни израстоци и брадавици. Скоро сите видови на овој род создаваат превлаки во слатководни живеалишта богати со вегетација или по влажни почви. Типична одлика на родот се бројни трајни спори во маса. Познати се како продуценти на *анатоксин-а*. Кај нас се утврдени *C. alatosporum*, *C. stagnale*, *C. muscicola* и *C. voukii*.



Слика 63. Претставители на родот *Cylindrospermum*. А – *C. skujae*, Б – *C. stagnale*.

Родот *Nostoc* е составен од силно хетерогена група на видови со бројни варијации на основните карактери. Тие главно формираат макроскопски (поретко микроскопски) колонии вметнати во желатинозен матрикс обвиткани со *перидерм* или создаваат неправилни аморфни превлаки во кои конците на алгите се распоредени радијално на периферијата на колонијата. Многу од видовите имаат комплициран и специфичен животен циклус за време на кој поставеноста на филаментите и формата на колониите силно се менуваат. Мукозните колонии се безбојни или жолто-кафеави, а трихомите понекогаш создаваат и свои влагалишта. Трихомите не се разгранети, содржат ситни вегетативни клетки, изополарни и стеснети на напречните сидови. Хетероцистите поединечни, ретко неколку заедно, интеркаларни или терминални на двата краја од трихомот. Трајните спори се јавуваат под хетероцистите во низови, често сите клетки во трихомот преоѓаат во трајни спори, кои се само два пати поголеми од вегетативните клетки. Размножувањето по пат на подвижни хормогонии, ослободување на трихомите од колониите, распад на колониите, или поретко преку 'ртење на трајните спори. Различните

видови се развиваат во слатководни живеалишта, епипелични, епилитични и епифитски во незагадени езера, бари и мали водни површини, а многу од видовите (посебно *Amorphonostoc*) населуваат почви. Неколку видови се важни бионти на почвите и водите во поларните региони каде вршат азотофиксација. Неколку се ендofити (симбионти во растенија) во лишаи (*Geosiphon*), мовови, папрати и семени растенија (корења на *Cycas* и *Gunnera*). Наведени се околу 300 различни видови и соеви на родот *Nostoc* кои сепак не се таксономски потврдени. Истражувањата укажуваат дека е тоа силно хетероген род со бројни генетски разлики кои веројатно треба да доведат до многу нови филогенетски линии. Издвојувањето на подродовите како *Amorphonostoc*, *Spheronostoc* и *Stratonostoc* се само преодни фази во конечното дефинирање на овој сложен род. Кај нас се наведуваат неколку чести видови како *N. commune*, *N. paludosum*, *N. punctiforme*, *N. pruniforme*, *N. microscopicum* и други.

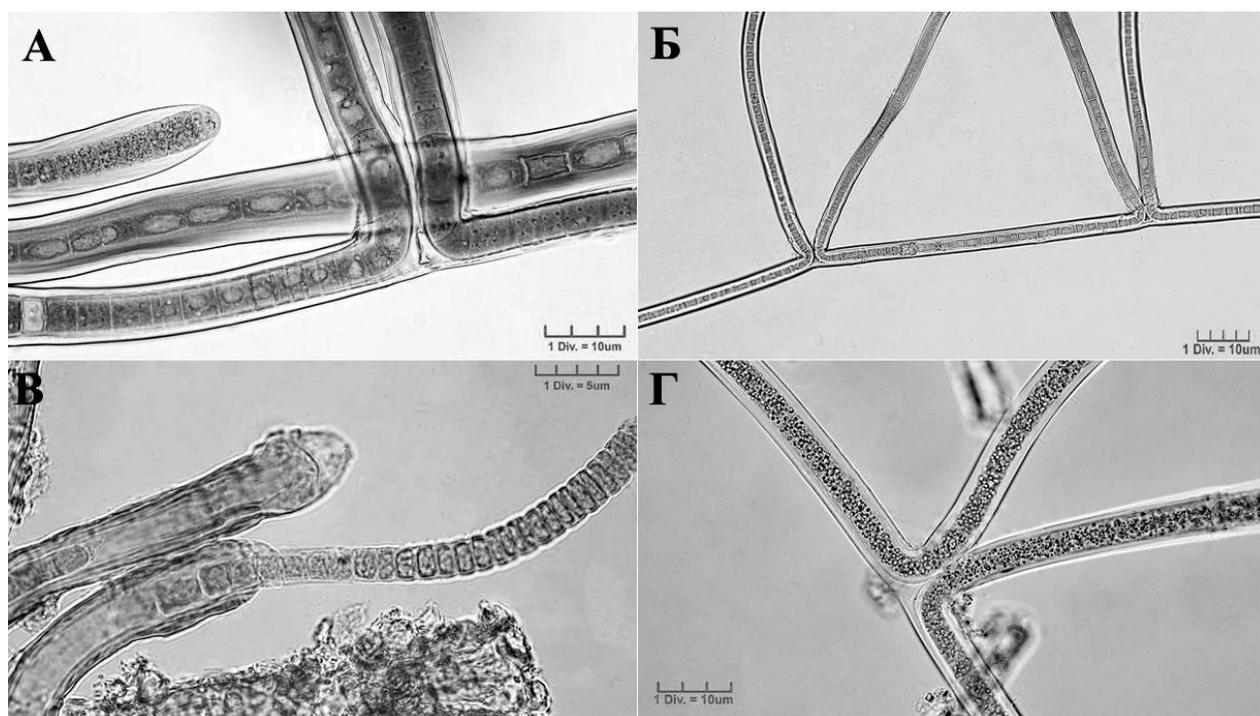


Слика 64. Претставители на родот *Nostoc*. А – *N. pruniforme* (езерска слива), макроскопски изглед на колониите; Б – *N. pruniforme*, микроскопски изглед на микроколониите и трихомите; В – *N. commune*, микроскопски изглед на трихомите во колонијата; Г – *N. punctiforme*, микроскопски изглед на колониите; Д – *N. paludosum*, пронајден во Беличка Река; Ѓ – *N. microscopicum*, макроскопски изглед на колониите по карпи; Е – *N. microscopicum*, микроскопски изглед на трихомите во овалните колониите.

Фамилија *Scytonemataceae* – Видовите на оваа фамилија се хетероцитни кончести сино-зелени алги кои секогаш имаат лажно разгранување. Талусот најчесто е супстратен

во форма на рамни или топчести превлаки по подлогата, а поретко формира исправени филаменти помеѓу другите растенија. Филаментите се изополарни, поретко хетерополарни, разгранувањето започнува помеѓу вегетативните клетки во близина на хетероцистите. Конците секогаш единечни, обвиткани со дебело влагалиште кое е често ламинирано (во слоеви), обоено или понекогаш инкрустрирано со соли. Хетероцистите се главно поединечни и со две пори. Трајни спори нема, но понекогаш се создаваат *артроспори* кај некои видови. Фамилијата опфаќа 7 родови на слатководни или морски видови од кои најтипичен е *Scytonema* со преку 100 видови.

Родот *Scytonema* поседува слободни филаменти или групирани во колонии кои претко формираат слоеви (биофилм) на супстратот. Конците секогаш обвитаки со јасни, цврсти, слоевити влагалишта. Конците поединечни во влагалиштата. Хетероцистите поединечни, интеркаларни, многу ретко во групи. Размножувањето преку хормогонии без влагалишта кои се формираат од краевите на конците. Овој род е широкораспростанет, посебно во тропските региони. Тоа е високоваријабилен род кој има потреба од таксономска ревизија. Некои од видовите се цијанобионти во тропските лишаи. Кај нас се утврдени повеќе видови на влажни карпи и во литоралот на Охридското Езеро како *Sc. (Petalonema) alatum*, *Sc. crispum*, *Sc. hofmanni* и *Sc. mirabile*.



Слика 65. Претставители на родот *Scytonema*. А – *Sc. mychrous*, типичен хабитус со јасно видливо лажно разгранување; Б – *Sc. mirabile*, хабитус со лажни разгранувања; В – *Sc. hofmannii*, микроскопска слика на конците, клетките и влагалиштето; Г – *Sc. coactile*, хабитус.

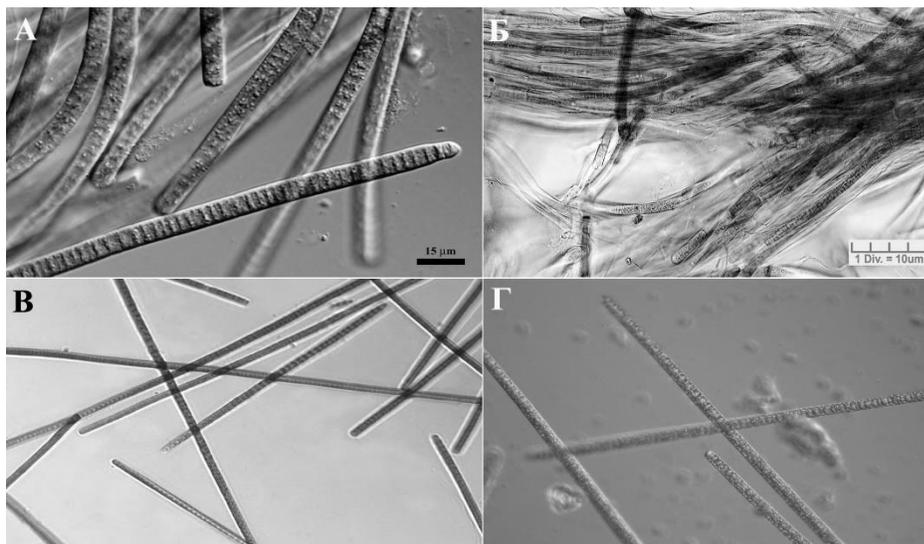
Поткласа Oscillatoriophycidae

Оваа прелиминарна поткласа е предложена од Hoffmann и сор. (2005) за да ги опфати генетски сродните едноклеточни, псеудо-кончести и кончести форми на сино-зелените алги на хомоцитна талусна градба. Сепак, како едноклеточните (кокоидни) форми од оваа група се опишани во поткласата Cyanophycidae (Chroococcales), поради филогенетската развојна линија овде ќе бидат прикажани единствено кончестите сино-зелени алги со хомоцитни талуси од редовите Oscillatoriales и Spirulinales.

Ред Oscillatoriales

Алгите на овој ред се главно бентосни кончести форми со сино-зелена боја кои создаваат прекривки по камењата или подлогата, а можат да бидат и терестични. Трихомите се изградени од една низа на клетки, не се разгрануваат, ниту создаваат лажно разгранување. Не поседуваат хетероцисти, а најчесто ниту спори. Трихомите се еднакво широки по целата должината на крајот, а можат и симетрично да се стеснуваат или прошируваат на двата краја. Кај некои форми трихомите силно се стеснуваат во форма на влакно. Влагалиште присутно или отсутно, опфаќа еден или повеќе трихоми. Размножувањето е главно со хормогонии. Редот опфаќа 11 фамилии од кои најбогати со видови се *Microcoleaceae*, *Oscillatoriaceae* и *Phormidiaceae*.

Фамилија *Microcoleaceae* – Талусот на овие алги е желатинозен и формира нежни, тенки и компактни прекривки по подлогата, поретко слоевити наслаги или кора. Често поединечните трихоми се издвојуваат од масата и се движат (ползат) по подлогата. Трихомите изополарни и најчесто 1-2 или повеќе здружени во заедничка обвивка (влагалиште), цилиндрични и интензивно се движат. Размножувањето се одвива преку долги подвижни хормогонии кои од матичниот крај се издвојуваат по пат на *некридични клетки*. Утврдени се повеќе од 30 родови помеѓу кои по бројот на видови се издвојуваат *Arthrospira*, *Microcoleus*, *Planktothrix*, *Pseudophormidium* и *Symploca*.

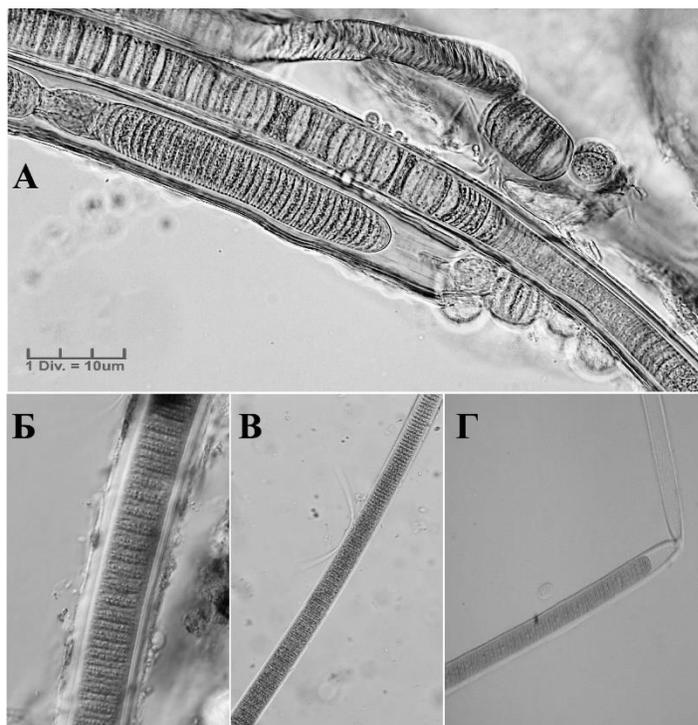


Слика 66. Претставители на фамилијата *Microcoleaceae*.

А - *Microcoleus vaginatus*,
 Б - *Symploca muscorum*,
 В - *Planktothrix agardhii*,
 Г - *Planktothrix rubescens*.

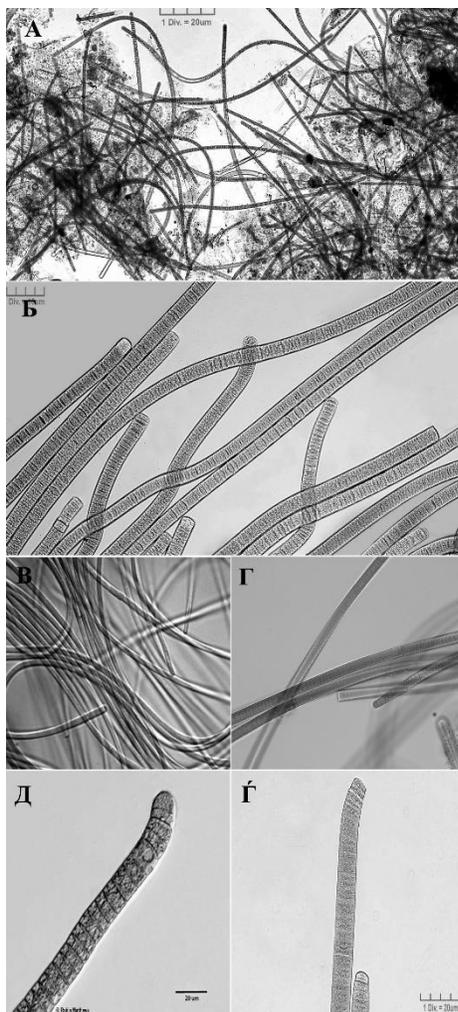
Фамилија *Oscillatoriaceae* – Трихомите на видовите од оваа фамилија се неразгранети, прави или различно извиени. Видовите поседуваат (или не поседуваат) влагалишта, кои можат да бидат тенки или широки, цврсти или меки, најчесто непигментирани, а понекогаш и тешко забележливи. Во влагалиштето е поставен само по еден трихом. Трихомите се еднакво широки по целата дожина, само на краевите можат да бидат стеснети или проширени. Врвните клетки на трихомот се разликуваат од останатите клетки и понекогаш завршува со специјално задебелување на клеточниот ѕид – *кана* или *калинтра*. Размножувањето се одвива преку дезинтеграција на целиот трихом во помали и поголеми подвижни хормогонии, или неподвижни хормоцисти, кои се издвојуваат со помош на некридии. Од околу 60 рода, најбројни со видови се *Lyngbya* (227), *Oscillatoria* (308) и *Phormidium* (213).

Родот *Lyngbya* поседува трихоми кои се прави или слабо брановидни (само неколку видови се слабо спирално извиени), ретко поединечни, а најчесто формираат рамни компактни дебелы прекривки по подлогата; исклучителни ретко со лажно разгранување, трихомите главно пошироки од 6 μm . По хабитус трихомите многу слични на *Oscillatoria* и *Phormidium* само што секогаш поседуваат јасно видливи влагалишта. Влагалиштата тесно или пошироко поставени до трихомите и различно обоени. Движењето на трихомите, поради цврстото влагалиште, не се така изразени како кај другите родови. Врвните клетки најчесто со калиптра. Кај нас се утврдени неколку видови типични за планктонот на езерата (*L. lagerheimii*, *L. contorta*, *L. limnetica*), речни текови или извори (*L. kuetzengii*, *L. maertensiana*) или термални извори [(*Lyngbya* (*Leptolyngbya*) *margaretheana*)] во изворите Банско (Струмичко) на температура од 68°C.



Слика 67. Претставители на родот *Lyngbya*. А – *L. aestuarii*, Б – *L. stagnina*, В – *L. maior*, Г – *L. martensiana*.

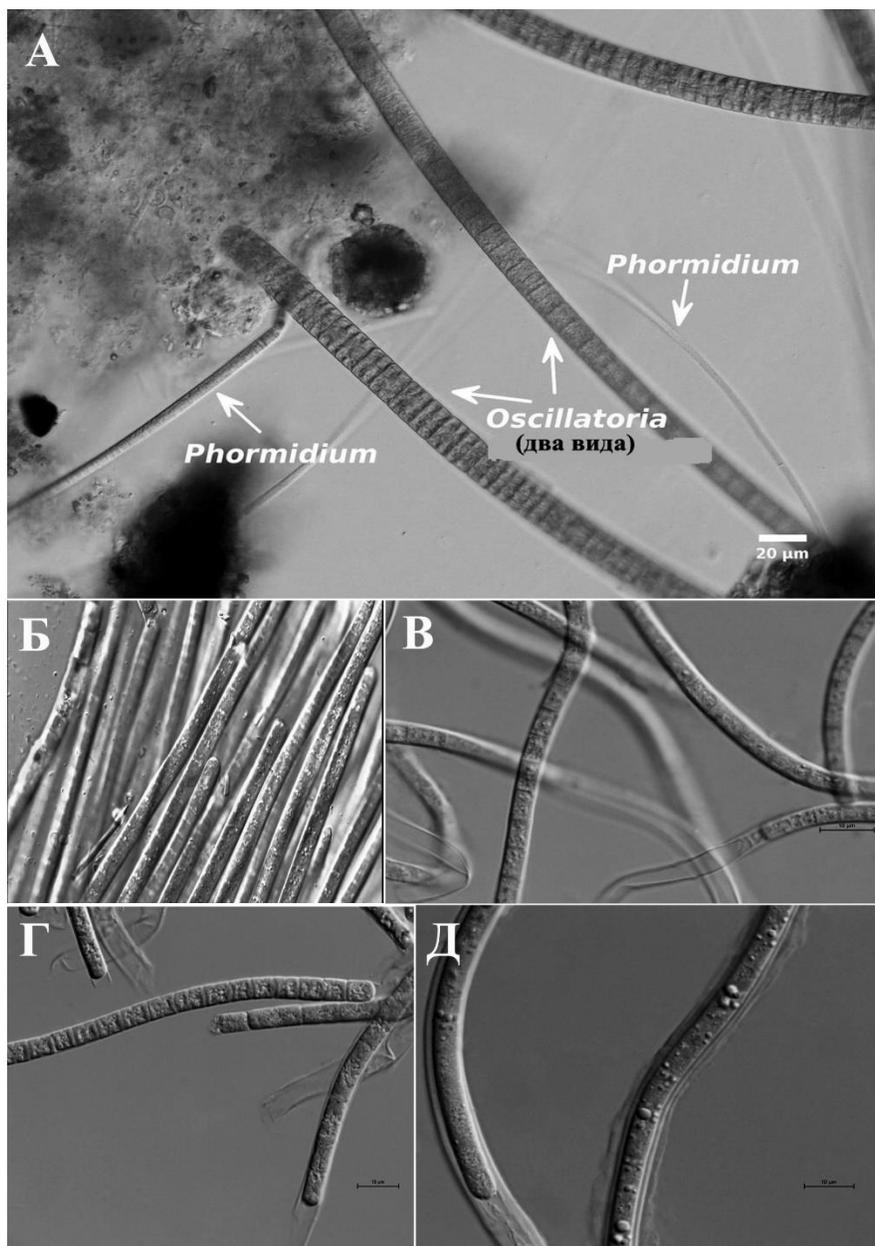
Родот *Oscillatoria* со своите трихоми формира талус кој е макроскопска, мазна, превлака во слоеви по подлогата. Трихомите се цилиндрични, прави или слабо брановидни, подвижни со ползечки движења околу надолжната оска (осцилираат, поради што и родот добил име), најчесто пошироки од 6,8 μm (до 70 μm). Клетките кратки, дисковидни, најчесто 3-11 пати покуси отколку широки, клеточната содржина хомогена или со големи гранули, но без аероцисти. Размножувањето преку хормогонии ослободени по пат на некриди. Овој род е широко распространет во биосферата, но по ревизијата ги опфаќа само формите кои се населуваат во бентосот или перифитонот; планктонските форми со потесни трихоми и различна ултраструктура се поместени во други родови (на пр. *Planktothrix*, *Pseudanabaena* или *Limnothrix*). Видовите се јавуваат како превлаки на различни подлоги (мил, растенија, камен, песок) во плитки водни тела или во мочуришта (често се индикатори за органско загадување). Кога ќе им порасне биомасата делови од превлаките се откинуваат и формираат пловечки групации на површината на водата. Космополитски се *O. limosa*, *O. sancta*, *O. princeps* и *O. proboscidea*, додека кај нас се утврдени и *O. ornata*, *O. tenuis*, *O. chalybea*, *O. amphibia* (во термални води), *O. amoena*, *O. brevis*, *O. formosa*.



Слика 68. Претставители на родот *Oscillatoria*. А – *O. articulata*, микрофотографија на создадена превлака, Б – *O. limosa*, В – *O. amphibia*, Г – *O. tenuis*, Д – *O. curviceps*, Е – *O. princeps*.

Родот *Phormidium* формира кохезивни, желатинозни, мукозни или 'рскавични талуси кои се закачени за супстратите или (секундарно) слободнопловечки во маси, многу ретко поединечни филаменти. Трихомите не се разгрануваат (нема ни лажно разгранување), најчесто се испреплетени меѓусебе во неправилни извиени маси. Влагалишта се јавуваат поради неповолните услови или се постојана одлика; тие се цврсти и тенки, безбојни, припиени до трихомот. Трихомите се цилиндрични, до 15 μm широки, и јасно подвижни во влагалиштето или надвор од него (ползење, треперење, брановидно движење, со осцилација или ротација). Клетките цилиндрични без аероцисти, додека апикалната клетка може да биде заострена, истенчена, заоблена, со или без калиптра. Размножувањето преку куси или долги хормогонии кои настануваат преку биконкавни некридијални клетки. Ова е многу чест род распространет во целата

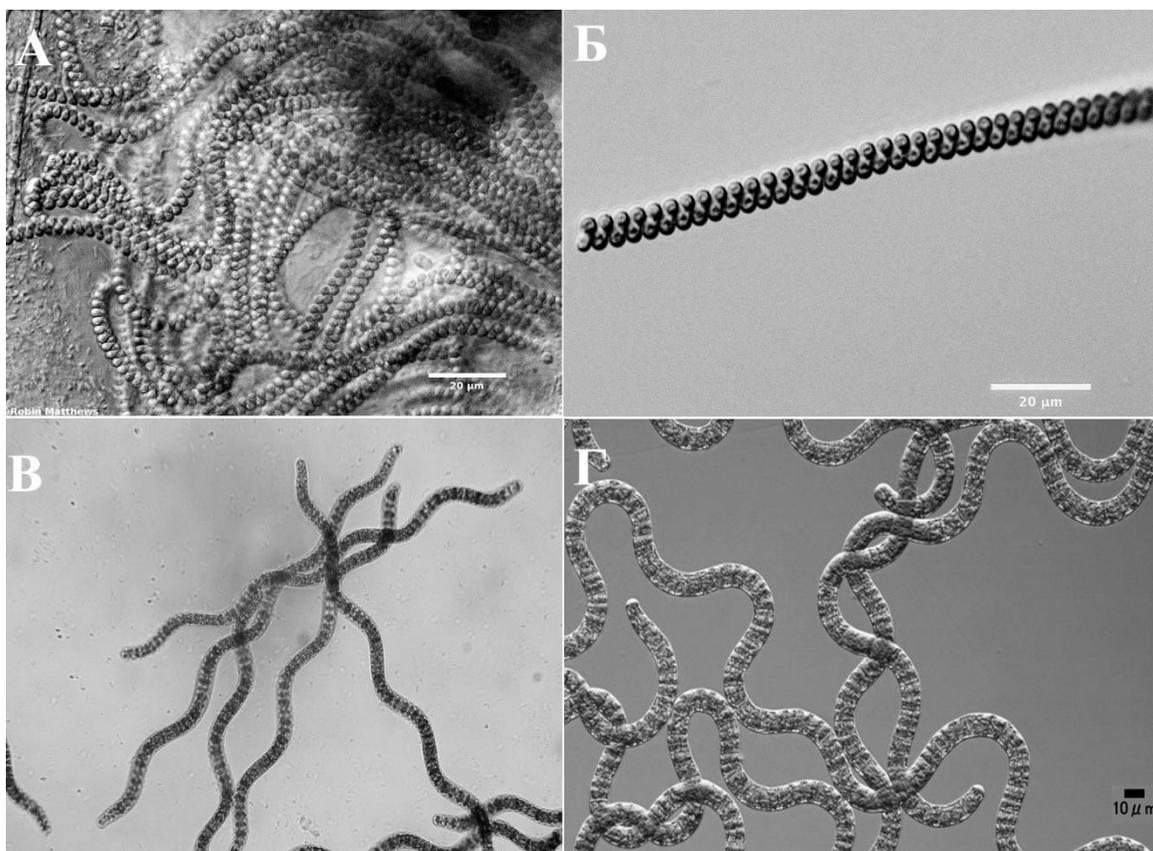
биосфера, каде формира превлаки на влажни почви, мил, влажни карпи или макрофити, во реки и езера. Неколку видови се познати од екстремни живеалишта (термални извори и пустини). Најчести видови се *Phormidium inundatum*, во реки и езера, *P. retzii*, *P. autumnale*, *P. uncinatum* и *P. fonticolum* се чести жители на карпите во брзи истечни планински реки и потоци. Покрај наведените, кај нас како почести видови се наведуваат и *P. ambiguum*, *P. laminosum*, *P. subfuscum*, *P. papyraceum*.



Слика 69. Хабитус и претставители на родот *Phormidium*. А – компаративна микрофотографија помеѓу два вида *Oscillatoria* и два вида *Phormidium* (забележлива е јасната разлика во големината на трихомите; Б – *Ph. autumnale*; В – *Ph. ambiguum*; Г – *Ph. corium*; Д – *Ph. aerugineo-caeruleum*, (В-Д јасно видливи влагилишта).

Ред Spirulinales

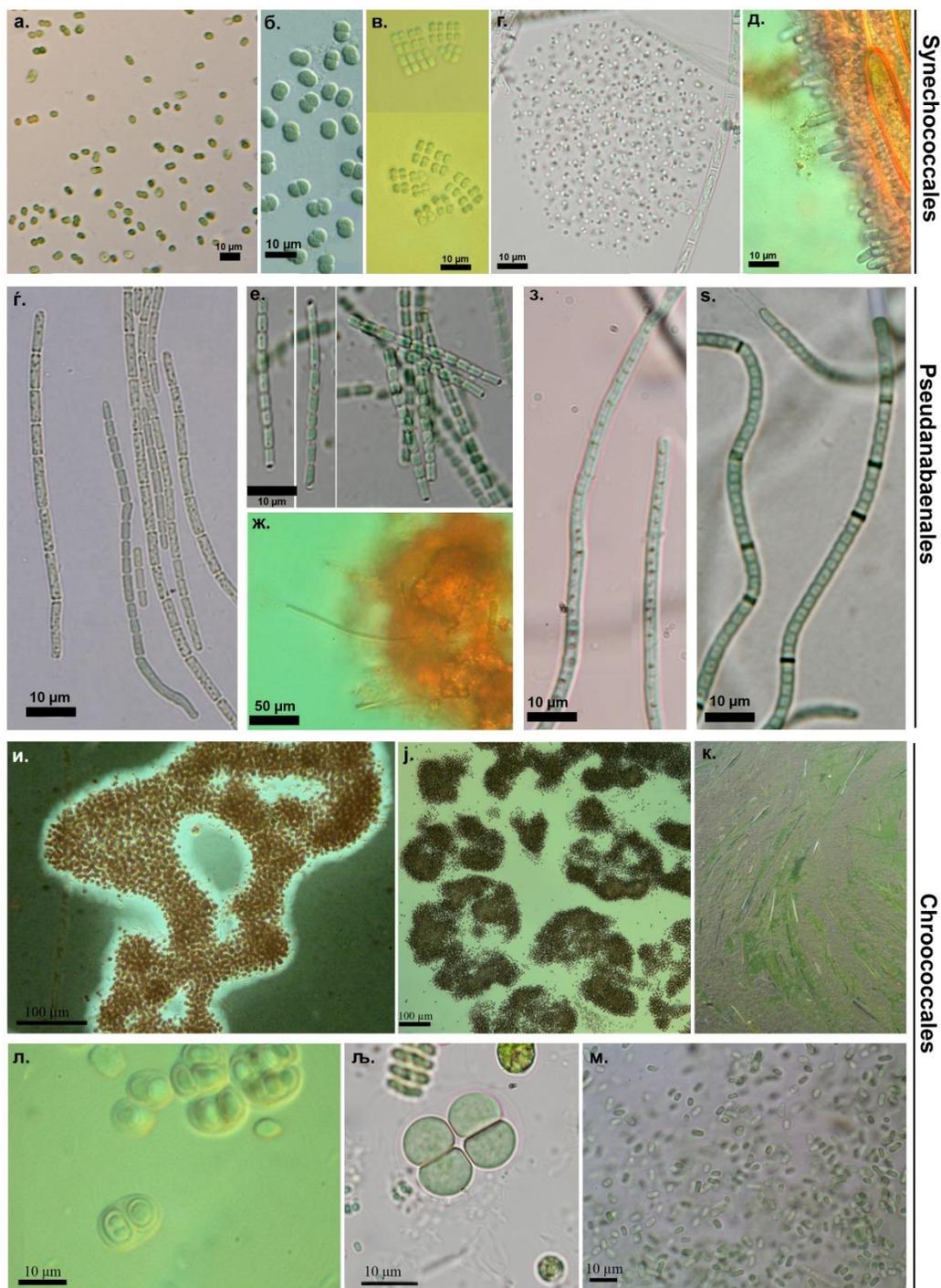
Овој ред има посебна филогенетска положба во системот на класификацијата, а се карактеризира со типичните правилно спирално извиени трихоми без влагалишта и специфична цитологија и екологија. Трихомите се поединечни или во група, при што напречните прегради помеѓу клетките во крајот се видливи само кај пошироките трихоми. Трихомите имаа способност на движење околу оската на спиралата. Трихомите се широки до 7,5 μm , клетките се најчесто подолги отколку широки, додека апикалните клетки се заоблени, полукружни, без калиптра или задебелен клеточен ѕид. Размножувањето се одвива преку подвижни хормогонии без некридијални клетки. До денес се опишани 53 видови на овој род, при што комерцијалниот вид *Spirulina platensis* е многу различен според сите филогенетски и цитолошки критериуми и мора да биде класифициран во родот *Arthrospira* (Oscillatoriales, Microcoleaceae) (Komarek et al. 2014). Видовите кои припаѓаат кон *Spirulina* s.s. (s.s. = *sensu stricto*) се алги кои населуваат бентос или метафитон, често во многу загадени води или во детритусот. Останатите видови се чести жители на термални и минерални извори или засолени езера и бари. Во нашата земја утврдени се *S. labyrinthiformis*, *S. major*, *S. subtilissima*.



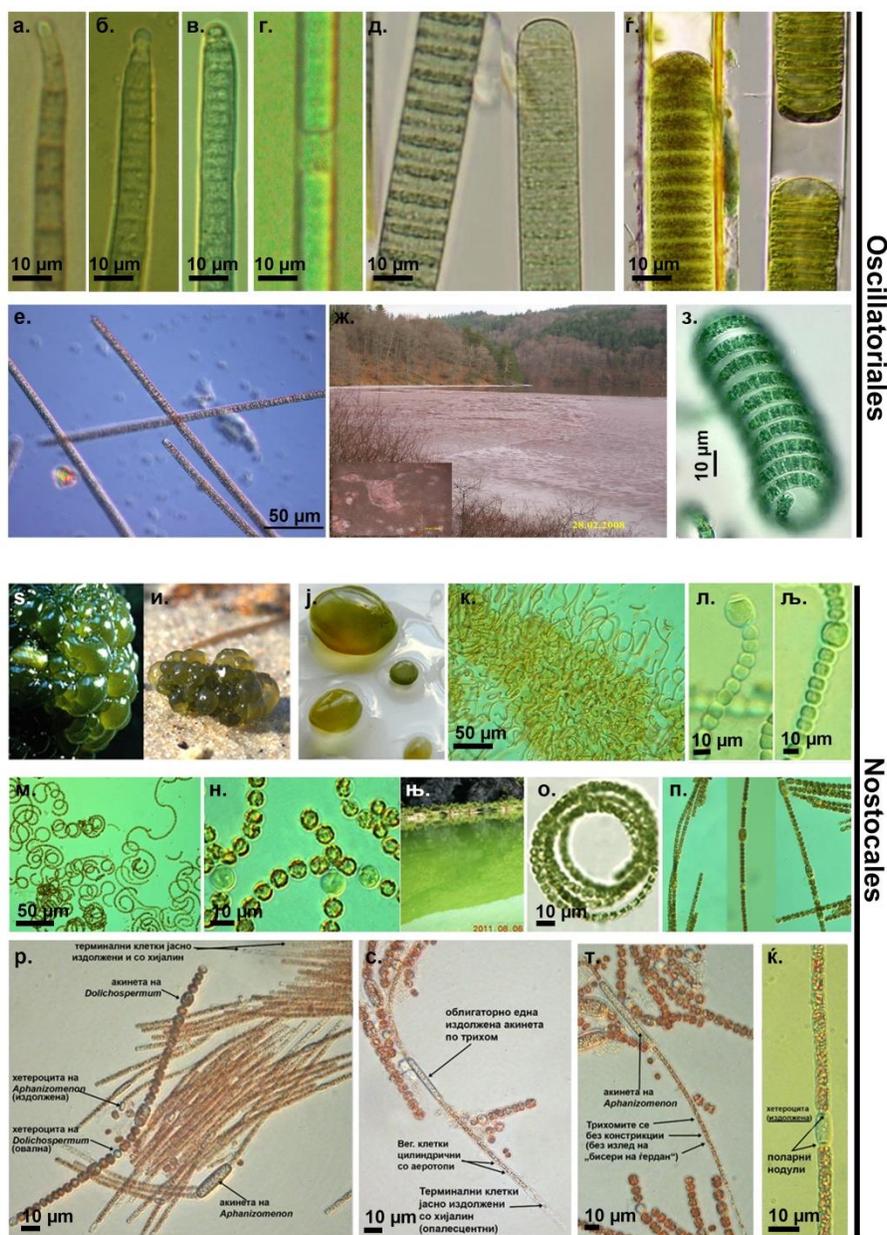
Слика 70. Хабитус и претставители на родот *Spirulina*. А – микрофотографија на маса од *Spirulina major*; Б – Поединечен трихом на *Spirulina major*; В – *Spirulina maxima*; Г – *Spirulina (Arthrospira) platensis* (економски култивиран вид за хумана употреба).

Резиме на основните карактеристики на сино-зелените алги

1. Во рамки на сино-зелените алги се сретнуваат едноклеточни, колонијални и кончести (филаментозни) форми, а кај некои се јавува и едноставна паренхиматична организација. Флагелатни клетки не се јавуваат во текот на онтогенетскиот развој;
2. Како и кај другите бактерии, во клетките на овие претставници не се сретнуваат јадро, Голџи апарат, ендоплазматичен ретикулум и други органели на еукариотските клетки;
3. Фотосинтетските пигменти се лоцирани во тилакоиди кои лежат слободно во цитоплазмата, наспроти еукариотските клетки каде тилакоидите се наоѓаат во хлоропластите. Тилакоидите не се напластени (стакирани) спротивно на тилакоидите кај типот Prochlorophyta и повеќето еукариотски хлоропласти, туку се единечни и поставени на еднакво растојание (еквидистантни);
4. Тилакоидите содржат **хлорофил а**, но никогаш хлорофил *b* и *c*;
5. Клетките по боја се генерално сино-зелени до виолетови, а понекогаш и зелени или црвени. Зелената боја на хлорофилот е маскирана од помошните пигменти, **фиикоцијанин**, и **алофиикоцијанин** (сини) и **фиикоеритрин** (црвен). Овие пигменти се поставени во полудисковидни или полусферични тела означени како **фиикобилизоми**. Истите се поставени во редови на надворешната страна од тилакоидите. Фиикобилизомите дополнително се сретнуваат и кај еукариотските алги од типовите Rhodophyta и Glaucophyta;
6. Резервна материја е **џијанофицејски скроб**, кој формира мали гранули помеѓу тилакоидите и можат да се видат со помош на електронски микроскоп. Сино-зелените алги често пати содржат и **џијанофицински гранули** кои се составени од полимери на аминокиселините **аргинин** и **аспарагин**, како и полифосфатни тела и **карбокисоми** (познати и како полиедрални тела) кои го содржат примарниот ензим во фотосинтетската фиксација на CO₂, односно ензимот **рубурозо 1,5-бисфосфат карбоксилаза-оксигеназа** (RuBisCO).
7. Како и кај другите бактерии ДНК е поставена во центарот на протопластот. Поради тоа, централниот дел на протоплазмата уште се нарекува и **нуклеоплазма**. Мора да се истакне дека не се формира јадро и нуклеоплазмата не е обвиткана со двојна мембрана. Многу сино-зелени алги содржат и плазмиди кои се јавуваат и кај бактериите.
8. Структурниот дел на клеточниот ѕид се состои од **муреин** (пептидогликан), како кај другите бактерии. Од надворешната страна се јавува липо-полисахариден слој. Клетките често пати се обвиткани и со слоеви на слуз;
9. Сино-зелените алги можат да се размножуваат само бесполово, додека половото размножување отсуствува. Процесите на **парасексуално размножување** (трансформација и коњугација) можат да доведат до мала генетска рекомбинација;
10. Сино-зелени алги се сретнуваат во морски, слатководни и копнени живеалишта.



Слика 71. Морфологија и боја на талусот кај различни претставители на сино-зелените алги. а. *Synechococcus* sp. б. *Synechocystis* sp. в. *Merismopedia elegans* г. *Aphanocapsa delicatissima* д. *Chamaesiphon incrustans* ф. *Pseudanabaena catenata* е. *Pseudanabaena galeata* ж. *Heteroleibleinia kuetzingii* з. *Limnithrix redekei* s. *Leptolyngbya boryana* и. *Microcystis aeruginosa* j. Воден цвет со доминација на претставници од родот *Microcystis* к. Превлака (scum) како последица од масивен развој на воден цвет од *Microcystis* во Дојранското Езеро, л. *Gloeocapsa* sp. љ. *Chroococcus turgidus* м. *Aphanothece stagnina*.



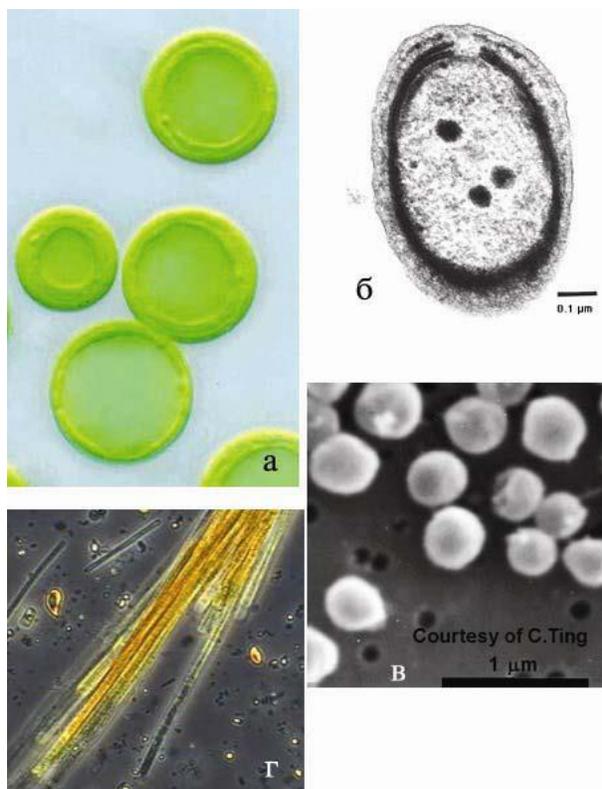
Слика 72. Морфологија и боја на талусот кај различни претставители на сино-зелените алги. а. *Phormidium autumnale*. Чест претставник во есен во олиготрофните текови, каде создава црни навлаки на камења и карпи. б. *Phormidium favosum*. в. *Phormidium uncinatum*. г. *Phormidium interruptum*. д. *Oscillatoria limosa*. ф. *Lyngbya wollei*. е. *Plantotrix rubescens*, воден цвет. ж. Изглед на Беровското (Ратевско) Езеро со воден цвет од *Plantotrix rubescens*. з. *Arthrospira maxima*. с-и. Макроскопски приказ на *Nostoc zetterstedtii* j. Макроскопски приказ на *Nostoc pruniforme* („езерска слива“). к. Микроскопски приказ на трихомите од *Nostoc pruniforme*. л-лъ. Приказ на терминални и интеркаларни хетероцити кај *Nostoc pruniforme*. м. Воден цвет од *Dolichospermum flosaquae* во Преспанското Езеро. н. Детали на трихомот на *Dolichospermum flosaquae*. њ. Изглед на Преспанското Езеро со воден цвет од *Dolichospermum flosaquae*. о. *Dolichospermum circinale*, карактеристичен претставник за Дојранското Езеро. п. *Dolichospermum affine*, претставник со исправени трихоми, карактеристичен за акумулацијата Глобочица. р. *Aphanizomenon flosaquae*, приказ на колонијано здржување на трихомите и споредба со трихомите на *Dolichospermum*. с-к. Дијакритични карактери на поединечни трихоми од *Aphanizomenon flosaquae*.

Тип PROCHLOROPHYTA (примитивни зелени алги)

Општи карактеристики

Овој вештачки создаден тип припаѓа кон прокариотските Eubacteria и веројатно е дел од сино-зелените алги. Родот *Prochloron* е откриен во раните 1970-ти години (Lewin and Withers, 1975). Овие организми се интересни бидејќи, можеби, преставуваат предок на хлоропластот кај зелените алги и вишите растенија. Самото име на родот *Prochloron* ја изразува оваа претпоставка бидејќи и буквално значи 'примитивно зелено суштество'.

Родот *Prochloron* е претставен од неколку кокоидни форми кои живеат како екстрацелуларни симбионти во тропски и суптропски асцидии. Во поново време е откриен уште еден кокоиден прохлорофит - *Prochlorococcus* - со димензии на клетка околу 1 μm кој живее во пикопланктонот на слабо осветелените води на длабочина од 50-100 m во океаните (Chisholm et al., 1988). За разлика од нив, *Prochlorothrix hollandica* е кончеста алга која масовно се развива во плитки еутрофни езера во Холандија каде е и откриена (Burger-Wiersma and Mur, 1989). Филаментите се неразгранети и содржат гасни вакуоли.



Слика 73. *Prochlorophyta*. а. *Prochloron* sp. б. *Prochlorococcus* sp. (TEM); в. *Prochlorococcus* sp. SEM. г. *Prochlorothrix hollandica*.

Откривањето на *Prochloron* предизвика голема возбуда, бидејќи бил сметан за предок на хлоропластите на зелените алги и вишите растенија поради тоа што содржи хлорофил *a* и *b*. Според ендосимбионтската теорија, хлоропластите кај еукариотските организми водат потекло од прокариотски организми. Хлоропластите кај црвените алги (Rhodophyta) и кај Glaucophyta се смета дека настанеле од сино-

зелените алги. Од друга страна, хлоропластите на зелените алги (Chlorophyta) и кафеавите алги (Phaeophyta) значително се разликуваат од хлоропластите на црвените алги, како по ултраструктурата, така и по составот на пигментите. Се смета дека зелениот и кафеавиот хлоропласт настанеле независно, односно од два различни прокариоти: зелен (со хлорофил *a* и *b*) и кафеав (со хлорофил *a* и *c*, заедно со помошен пигмент фукоксантин).

На тој начин, кога е откриен *Prochloron*, се сметало дека претставува „врска која недостасува“ помеѓу прокариотите и зелените хлоропласти.

Сепак, *Prochloron* и *Prochlorothrix* се филогенетски тесно поврзани со сино-зелените алги. Направената филогенетска анализа (базирана на 16S rRNA) покажува дека тие припаѓаат кон еволутивната линија на сино-зелените алги, односно истите претставуваат зелени прокариоти. Оваа анализа покажала дека и трите рода се филогенетски далечни. Друга анализа базирана на аминокиселинските секвенци на протеините на тилакоидите, покажува дека хлоропластите кај зелените алги и прохлорофитите се филогенетски поврзани и дека најверојатно потекнуваат од ист предок.

Резиме на основните карактеристики на Prochlorophyta

1. Во оваа група се среќаваат едноклеточни кокоидни видови, како и организми кои формираат неразгранети трихоми;
2. Клетките се **прокариотски**, односно немаат јадро, Голџи апарат, митохондрии и ендоплазматичен ретикулум;
3. Фотосинтетските пигменти се наоѓаат на тилакоиди кои лежат слободно во цитоплазмата и не се организирани во хлоропласти. Тилакоидите се групирани во ламели (напластени, наредени како монети) во групи од два или повеќе тилакоиди (за разлика од *Suanoophyta* каде се единечни и поставени на еднакво растојание). Тилакоидите се слично организирани како и кај хлоропластите на зелените алги (*Chlorophyta*) и вишите растенија;
4. Тилакоидите содржат хлорофил *a* и *b*, со што повторно наликуваат на хлоропластите кај зелените алги и вишите растенија. Хлорофил *c* не се сретнува;
5. Клетките се светло зелени, иако се присутни и помошни пигменти, кои не ја маскираат бојата на хлорофилот. Помеѓу помошните пигменти се сретнуваат β -каротен и бројни ксантофили (зеаксантин). Фикобилизоми не се сретнуваат, а со тоа и пигментите фикобилини кои се карактеристични за сино-зелените алги;
6. Резервната материја е **скроб**. Цијанофицин (резерви на азот) не се сретнува кај *Prochlorophyta*, додека се застапени полиедрални тела (карбоксизоми) кои го содржат примарниот фотосинтетски ензим риболулоза 1,5-бисфосфат карбоксилаза-оксигеназа (RuBisCO);
7. ДНК има дифузна дистрибуција и се јавува низ клетката, особено помеѓу тилакоидите. ДНК молекулата не е концентрирана само во централниот дел (центроплазма) како кај сино-зелените алги;
8. Клеточниот ѕид е сличен како кај сино-зелените алги и содржи пептидоглюкан - **муреин**;
9. Досега се познати само три рода, од кои два *Prochloron* и *Prochlorococcus* се морски, додека еден *Prochlorothrix hollandica* е слатководен.

Тип GLAUCOPHYTA (глаукофитни алги)

Општи карактеристики

Овој мал тип припаѓа кон групата на еукариоти и клетките содржат јадро, Голџи систем, митохондрии и хлоропласти. Glaucophyta еволутивно се поставени веднаш до прокариотите бидејќи нивните хлоропласти во многу аспекти наликуваат на едноклеточни, кокоидни сино-зелени алги. Поради тоа, тие се сметаат како интермедиерни помеѓу сино-зелените алги и хлоропластите на другите алги и вишите растенија.

Флагелумите кај глаукофитите имаат типична "(9+2)" структура како и кај останатите еукариотски флагелуми. Секој флагелум содржи аксионема составена од 9 периферни парови од микротубули заедно со централен пар на единечни микротубули. Во клетката аксионемата завршува со базално тело составено од прстен од 9 триплети на микротубули, што е исто така типично и за останатите еукариотски флагелуми. Флагелумите се поврзани за клетката со крстовиден систем на четири микротубули, систем кој е сличен како и кај зелените алги.

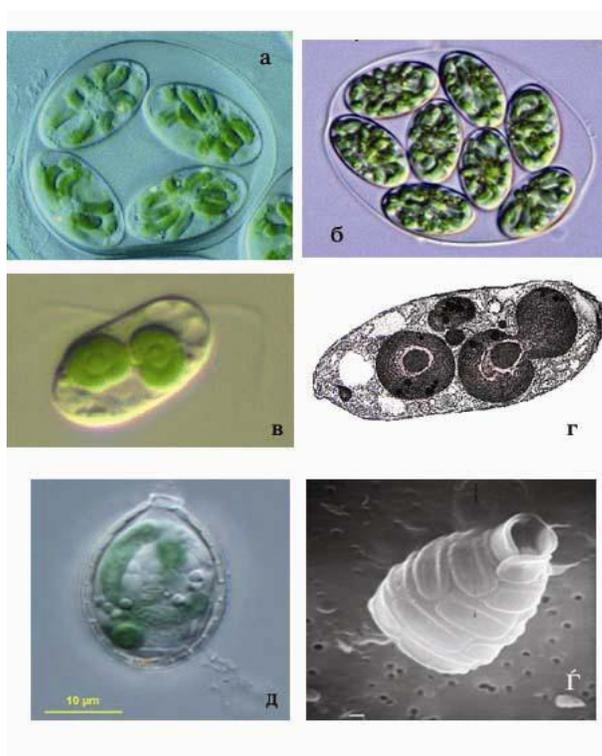
Глаукофитите се интересни поради сличноста на нивниот хлоропласт со едноставни, едноклеточни сино-зелени алги. Поради тоа, нивните хлоропласти се сметале за ендосимбионтски сино-зелени алги „**цијанели**“. Оваа интерпретација силно ја поддржува теоријата на Mereschkowsky (1905) за ендосимбионтското потекло на хлоропластите. ЕМ истражувањата на хлоропластите кај глаукофитите ја покажале нивната сличност со сино-зелените алги и хлоропластите кај црвените алги. Откривањето на тенок сид од пептидоглюкан - муреин е важен доказ за врската со сино-зелените алги.

Истражувањата на големината на хлоропластниот геном кај глаукофитите укажаа дека истиот е за околу десет пати помал од геномот на сино-зелените алги, но според својата големина е сличен како и кај останатите еукариотски организми. Хлоропластниот геном според својата организација е исто така сличен како и кај хлоропластите кај другите еукариотски организми.

Овие откритија, заедно со фактот дека изолираниот хлоропласт не може да се култивира како сино-зелена алга надвор од својот 'домаќин', доведуваат до заклучок дека "цијанелите" се всушност функционални хлоропласти, а не симбионтски сино-зелени алги. Сепак, се смета дека хлоропластот настанал по пат на ендосимбиоза, но во овој случај хлоропластот еволуирал во помала мера, за разлика од хлоропластите кај другите алги. Во таа насока се и доказите дека кај хлоропластите од глаукофитите се задржале пептидоглюканот, фикобилипротеините, како и гените кои се карактеристични за сино-зелените алги. Исто така, и филогенетската анализа базирана на 16S rRNA ја поддржува оваа идеја дека хлоропластите кај глаукофитите се еволутивна врска помеѓу сино-зелените алги и хлоропластите.

Од оваа анализа произлегува дека Glaucophyta се многу стара група организми чии хлоропласти се предци на хлоропластите кај голем број, ако не и кај сите, фотосинтетски

еукариоти. Оваа хипотеза за монофилетско потекло на хлоропластите е во спротивност со хипотезата за полифилетско потекло. Хипотезата за полифилетско потекло е поддржана со постоење на голем број различни симбионтски асоцијации помеѓу хетеротрофни и автотрофни организми. Овие асоцијации покажуваат различен степен на интеграција и изгледа укажуваат дека инкорпорирањето на фотоавтотрофни организми во хетротрофни се случило многупати во еволуцијата.



Слика 74. Претставители на *Glaucophyta*: а-б: *Glaucocystis nostochinearum*; в-г: *Cyanophora paradoxa*; д-ѓ: *Paulinella chromatophora*.

Како доказ на теоријата битно е да се напомене уште еден пример на организам (*Paulinella chromatophora*) кој содржи цијанели. Овој организам наликува на амеба и формира обвивка составена од крупни силикатни плочи. *Paulinella* содржи „цијанели“ кои се многу слични на истите кај глаукофитите. Истите содржат пептидоглюкан, единечни еднакво поставени тилакоиди кои носат фикобилизоми. „Цијанелите“, како и кај глаукофитите, немаат способност да живеат независно од својот домаќин. Сепак, *Paulinella* филогенетски не е поврзана со глаукофитите, што би значело дека таа морала независно да внесе ендосимбионт преку друг ендосимбионтски настан. Ако „цијанелите“ и хлоропластите имаат различно потекло, еволуирајќи постојано од различни сино-зелени алги, тогаш сличноста во организацијата на геномот и генските секвенци мора да се препише на заеднички предок со цијанобактериска архитектура. На овој начин „цијанелите“ заземаат интермедиерна позиција во текот на еволуцијата помеѓу сино-зелените алги и хлоропластите.

Клетките на *Cyanophora paradoxa* се елипсовидни со два нееднакви камшици кои излегуваат од плитка депресија на едната страна од врвот на клетката. Едниот камшик е насочен кон напред, другиот кон назад вдолж клетката. Во клетките јасно се забележуваат две топчести цијанели. Овој вид често се користи како модел во истражувањата на потеклото на ендосимбиозите.

Glaucocystis nostochinearum има елипсовидни и неподвижни клетки обвиеени со целулозен „сид“. Цианелите во клетките создаваат две групи на свездовидни „органели“.

Cyanophora и *Glaucocystis* се сретнуваат многу ретко во плитките пресни води помеѓу пливачките или сесилните кончести алги.

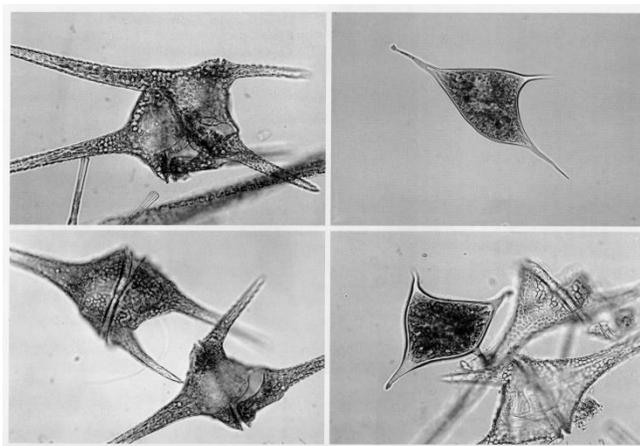
Резиме на основните карактеристики на *Glaucophyta*

1. Само три рода се поставени во овој тип и истите се едноклеточни флагелатни форми;
2. Флагелатните клетки се дорзовентрални со заоблена дорзална и рамна вентрална страна. Клетките содржат два нееднакви по градба флагелуми кои се вметнати во плитка вдлабнатина непосредно под врвот на клетката. Флагелумите содржат по два реда нежни влакненца, кои наликуваат на влакненцата на флагелумите кај некои зелени алги;
3. Хлоропластите се многу слични на едноклеточни, кокоидни видови од сино-зелените алги (*Cyanophyta*). Секој од хлоропластите е обвиткан со тенок сид на пептидоглюкан-**муреин** и е поставен во специјална вакуола;
4. Тилакоидите во хлоропластите не се напластени (правилно наредени еден над друг), спротивно на хлоропластите кај најголемиот број еукариоти, туку истите се единечни и поставени на еднакво растојание (еквидистантни). Сличен распоред на тилакоиди се сретнува и кај сино-зелените алги и хлоропластите кај црвените алги (*Rhodophyta*);
5. Хлоропластите содржат хлорофил *a*, но никогаш хлорофил *b* и *c*. Во тој однос тие повторно наликуваат на сино-зелените алги;
6. Бојата на хлоропластите е сино-зелена бидејќи зелената боја на хлорофилот е маскирана од сините пигменти фикоцијанин и алофикоцијанин. Овие помошни пигменти се наоѓаат врзани во фикобилинозоми кои се поврзани со тилакоидите;
7. Хлоропластната ДНК е концентрирана во средината на хлоропластот. Ваквиот распоред повторно наликува на распоредот кај сино-зелените алги и хлоропластите кај црвените алги. Каротеноидни пигменти се присутни и тоа β -каротен, зеаксантин и други. Присутни се и карбоксизоми кои го содржат ензимот рубулозо 1,5-бисфосфат карбоксилаза-оксигеназа (RuBisCO);
8. Резервна материја е **скроб**. Гранулите скроб се формираат надвор од хлоропластот како кај црвените алги, додека кај зелените алги скробот се формира во рамки на хлоропластот;
9. Типот содржи три ретки слатководни родови, секој со по еден вид.

Тип DINOPHYTA (PYRRROPHYTA – огнени алги)

Општи карактеристики

Познати се повеќе од 2000 рецентни и околу 2000 фосилни видови на огнени алги, кои припаѓаат кон 130 родови (Taylor, 1987). Поголемиот број се едноклеточни флагелати ('динофлагелати') кои живеат во планктонот; околу 90% се морски жители. Типично е дека многу од нив имаат најразлични израсстоци како трнови, крилца или гребени на површината со бизарен изглед преку кои ја зголемуваат својата можност за лебдење во водата како и многу други жители на планктонот (златните алги или дијатомеите на пример). Но, тие се и активни пливачи со своите камшици поради што овие израсстоци имаат друга функција, како задржување на храната и одбивање на можните предатори.



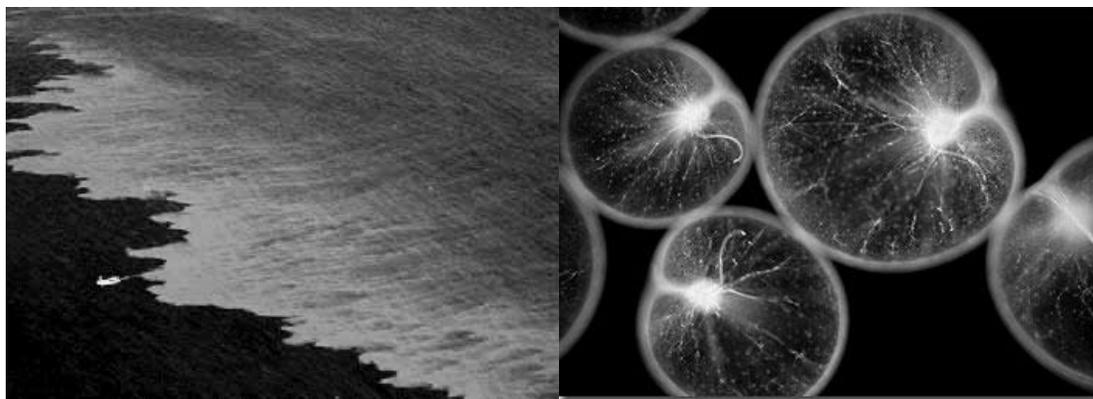
Слика 75. Хабитус на типичен претставник од огнените алги, *Ceratium hirundinella* и неговите цисти

Околу 50% од видовите на огнени алги немаат хлоропласти и се **облигатни хетеротрофи**. Преостанатите видови кои се способни за фотосинтеза се факултативни хетеротрофи и често се исхрануваат со **фаготрофија** - 'јадат' бактерии и мали планктонски алги.

Огнените алги се распространети од поларните океани до тропските води, но сепак доминираат во потоплите води. Во тропските води тие се присутни во текот на целата година, додека во умерените климатски подрачја покажуваат максимален развој во доцна пролет и во текот на летото, веднаш по пролетниот „цвет“ на дијатомеите. Најголемиот диверзитет и бројност го достигнуваат во *неричните води* (блиску до брегот) на океаните каде е интензивно снабдувањето со „храна“. Сепак, чести се и во заедниците на слојот на вода на околу 150 метри длабочина во отворените океани каде, заедно со видовите од сино-зелените, златните алги и коколитите, го создаваат слојот наречен „длабок максимум на хлорофил“ - слој на водата каде сè уште има доволно светлина за фотосинтеза, но и флуks на храна од длабоките студени води под еуфотичната зона.

Некои видови на огнените алги се бентносни форми, главно како слободни ползачи врз песок („епипсамон“), но еколошки најзначајни се секако видовите кои живеат ендосимбиотски во ткивата на безрбетните животни, на пример, сите корали зависат од клетките на своите ендосимбиотски динофити наречени зооксантели без кои не можат да живеат.

Во поволни услови клетките на поединечните видови можат рапидно да се размножат и да создадат густ „воден цвет“. Резултат на тоа е појавата на црвена боја на површината на морињата или езерата (Дојранското Езеро помина низ овој процес во 1996 година) која е наречена „црвена плима (red tide)“. Таквите „цветања“ на динофити се токсични за многу различни видови животни и често се следени со масовни помори на хидробионтите, посебно рибите. Овие појави, исто така, се пратени и со емисија на светлина или биолуминисценција како единствена појава кај огнените алги. Помеѓу динофитите се среќаваат и необични паразити кои се населуваат во копеподните ракчиња, рибите, туникатите и други алги. Фосилните цисти на динофита се чести во седиментите на Тријас (пред 230 милиони години), но најстарите цисти се познати од Прекамбриум (пред 600 милиони години).

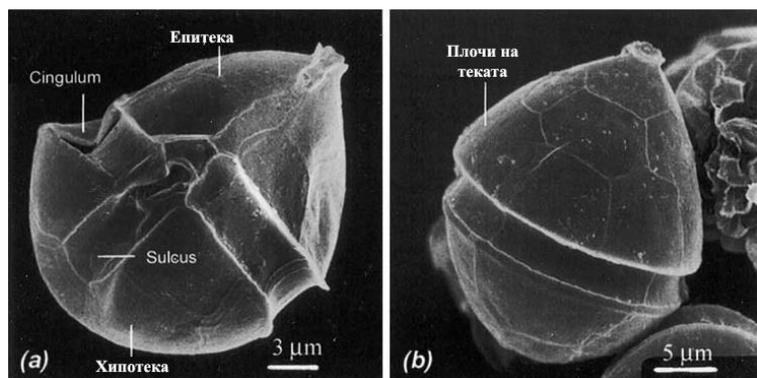


Слика 76. „Црвена плима“ при „воден цвет“ и биолуминисценција кај *Noctiluca miliaris*.

Градба на клетките и морфологија на талусот

Како и кај дијатомеите, поголем број на видови динофити се покриени со специфична куќичка или тека која често има чудна форма и убава орнаментација. Сепак, за разлика од дијатомеите, теката кај динофита е поделена на горна и долна половина, а составени се од полигонални плочи кои цврсто се спојуваат меѓусебе. Тие се изградени од целулоза, која понекогаш изградува микрофибрили, како кај дебелиите плочки на *Ceratium*. Еден од најраспространетите видови во пресните води низ светот е *Scrippsiella trochoidea* преку кој ќе ја објасниме градбата на клетката. Клетките се бубреговидни со дорзо-вентрална градба, 40-60 μm во пречник, над кои се наоѓа робусна тека со два канали на површината: напречен канал - *singulum* и надолжен канал – *sulcus*, кој се протега само од вентралната страна на клетката и е прекриен со ситни плочки. Главно, каналите на теката содржат камшици кои се нееднакви по форма (хетероконтни алги). Теката е изградена од

неколку полигонални плочи со различна големина и форма, разместени во карактеристичен стил, што претставува значајна диференцијална карактеристика помеѓу родовите и видовите. Самите плочки, исто така, поседуваат помали полигонални зони на себе, кои се меѓусебе издвоени со брегови и издупчени со пори низ кои се исфрлуваат трихоцистите. Под теката се наоѓа плазмалема која содржи материја слична на спорополенинот, отпорна на силни киселини и бази, која е главна градбена материја на зиготите.



Слика 77. Градба на теката кај динофита - *Scrippsiella trochoidea*. СЕМ микрофотографија која ги покажува плочите на теката, напречен – cingulum и надолжен канал - sulcus на вентрална (a) и дорзална (b) страна.

Повеќето фотосинтетски динофити се златно-кафеави по боја како резултат на присуството на помошните пигменти ксантофили кои ја маскираат бојата на хлорофилите. Перидининот е доминантен ксантофил во оваа група, но присутни се и диадиноксантин и диноксантин. Сепак, перидининот е главниот акцептор на светлина и е во цврста врска со хлорофилот, а во протеински комплекс растворлив во вода. Некои видови содржат кафеав пигмент фукоксантин наместо перидинин, а кај други хлоропластите се зелени, сини или црвени (Jeffres et al., 1976). Хлоропластите ги содржат хлорофилот а и с, како и β -каротен.

Кај помалите клетки на динофита хлоропластите се плочести и распоредени блиску до клеточната мембрана, додека поголемите видови имаат издолжени и радијално распоредени хлоропласти во клетките. Нивната ултраструктура има специфични за динофита карактеристики. Тилакоидите се по 3 во една ламела, примерите со по 2 или 4 тилакоиди се ретки. Обвивката на хлоропластите има 3 паралелни мембрани, кои не се споени со ендоплазматичниот ретикулум или со јадрената мембрана, или со која било друга клеточна органела.

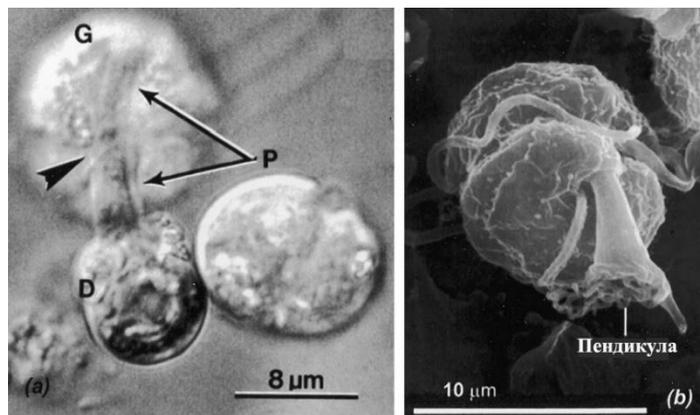
Кај два рода, *Aureodinium* и *Glenodinium*, пиреноидите имаат дршки и форма на копје, одлика многу слична со кафеавите алги. Резервната материја скроб се складира наспроти пиреноидите во цитоплазмата, слично како кај црвените алги. Липидите се втората важна резервна материја присутна низ клетката како глобули и капки.

Хлоропластот на динофита има комбинација на карактеристики (перидинин и трислојна мембрана) која не се среќава кај ниту еден друг еукариотски организам; во рамките на типот, типичниот хлоропласт се среќава кај филогенетски оддалечените групи. Овие две одлики укажуваат дека хлоропластот кај динофита се јавува многу рано во нивната еволуција, веројатно во форма на еукариотски ендосимбионт кој беше задржан кај многу од нивните еволутивни правци кои подоцна се одвојуваат едни од други. Другите

динофити ги губат своите хлоропласти и стануваат целосно зависни од фаготрофијата, начин на исхрана многу проширен и кај видовите кои вршат фотосинтеза. Во поново време, некои од овие секундарни хетеротрофи повторно ја добиваат можноста за фотосинтеза со „заробување“ на различни алги како фотосинтетски ендосимбионти.

Фаготрофијата, како вообичаен метод на исхрана кај динофита, претставува внесување на цврста храна во хранителни вакуоли. Ингестијата на храна од динофита без тека, со или без хлоропласти, одамна е познат процес. Тие се исхрануваат со далеку поголеми клетки од себе, како дијатомеи и цилијати, при што клетките на динофитите многу се прошируваат при овој процес. Од друга страна, истиот процес кај видовите со ригидна тека како *Ceratium* или *Peridinium* до скоро остана енигма поради невозможноста да помала затворена во тека клетка внесе далеку поголема клетка во себе. Поради тоа, поголемите видови со тека беа сметани за сапротрофи. Сепак, истражувањата (Spero 1982) покажаа дека многу динофита поседуваат специјални органели за прифаќање и ингестија на жртвите, наречени пендикули. Ова се екстензивни псевдоподии кои се испуштаат од регионот на сулкусот, а содржат стапчиња со цврсто спакувани микротубули наречени микротубуларна кошница. Пендикулите се користат на различни начини зависно од видот. Помалите видови како естуарискиот *Gymnodinium fungiforme* ги прободува своите жртви со пендикулата (веројатно преку ензимска активност) која може да ја исфрли и до 12 mm далеку од површината на својата клетка. Потоа цитоплазмата на жртвата се вшмукува преку пендикулата во хранителна вакуола. На овој начин, *G. fungiforme* може да се исхранува со организми далеку поголеми од себе какви се цилиатите, па дури и нематодните и полихетните ларви. Стотици клетки се закачуваат на жртвата преку пендиклуите привлечени со хемотаксија од различни органски материи.

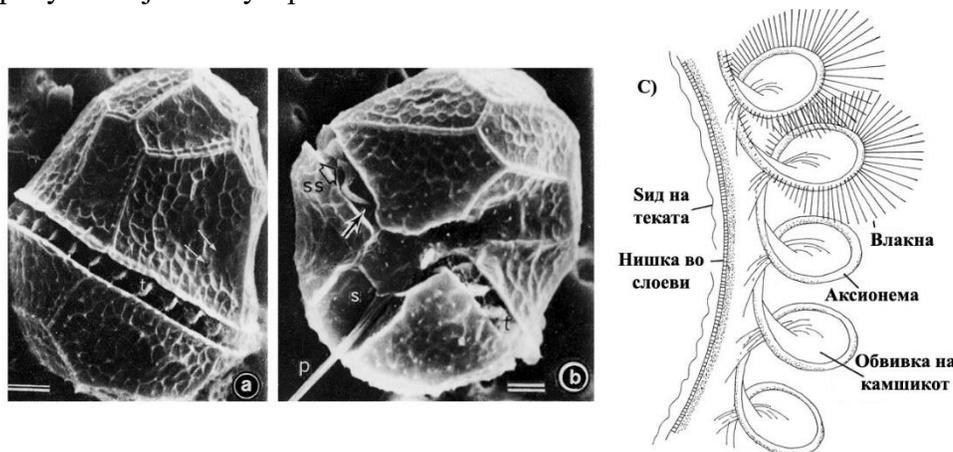
Морскиот фаготрофен род *Protoperdinium* се храни со крупни дијатомеи кои ги фаќа во слузест филамент кој може силно да се истегне. Пендикулата се проширува во прекривачка псевдоподија која е многу пати поголема од матичната клетка и ја затвора жртвата во хранителна вакуола која се наоѓа надвор од матичната клетка. Процесот на фаќање и заокружување на жртвата трае неколку минути, а дигестијата преку ензимите дури и до 30 минути. Потоа, празните черупки на дијатомеите се ифрлаат од вакуолите.



Слика 78. Фаготрофија кај динофита. (a) СМ фотографија на динофлагелатот *Gymnodinium fungiforme* (G) кој ја ингестира протоплазмата на *Dunaliella salina* (D); Пендикулата (P) на *G. fungiforme* се закачила за *D. salina*, при што протоплазмата поминува низ зголемената пендикула. (b) СЕМ на зооспора од *Pfiesteria pisciicida* со пендикула.

Последен пример на анимална исхрана кај пиропита е сферичната слатководна *Stilodinium sphaera* која се закачува преку мала дршка за кончестата зелена алга *Oedogonium* и во неа испушта две амевобидни клетки. Амевите се зацврстуваат на клеточниот сид на алгата, го пробиваат и многу брзо нараснуваат полнејќи се со содржината од клетките. Подоцна се откачуваат, преоѓаат во сферични клетки кои во себе содржат матични хлоропласти но и делумно дигестирани хлоропласти од *Oedogonium*-от кои го проголтале.

Флагелумите и флагеларниот апарат кај динофита се одликува со типична еукариотска и хетероконтна градба. Двата камшика излегуваат од клетката на пресекот помеѓу напречната и надолжната бразда. И двата содржат **аксионема** со типична 9+2 структура (9 периферни двојни и 2 единечни централни микротубули). Секој камшик се појавува од мала инвагинација на површината на клетката наречена **флагеларен канал** кој се отвора кон надвор со **флагеларна пора**. Во клетката секој камшик завршува во базално тело кое содржи цилиндрично распоредени 9 триплети од микротубули, форма, главно присутна кај сите еукариоти.



Слика 79. Дорзален и вентрален поглед на клетка од *Peridinium cinctum* на СЕМ (а и б) и (с) Дијаграм на дел од напречниот камшик. (р) Заден (постериорен) надолжен камшик; (s) надолжен сулкус; (ss) слоевита нишка; (t) трансверзален напречен камшик.

Во задните 2/3 надолжниот камшик станува подебел и зарамнет, а на својата површина носи фини влакненца (0.5 μm долги и 10 nm дебели) распоредени во 2 реда. Напречниот камшик е обмотан околу клетката во каналот и има многу чудна структура. Се состои од извиена **аксионема** која се држи со посебни нишки во внатрешноста на каналот, а која содржи контрактилен протеин **центрин**. Со акцијата на двата камшика, клетката има комплицирано движење на напред и околу својата оска кое сè уште не е доволно познато.

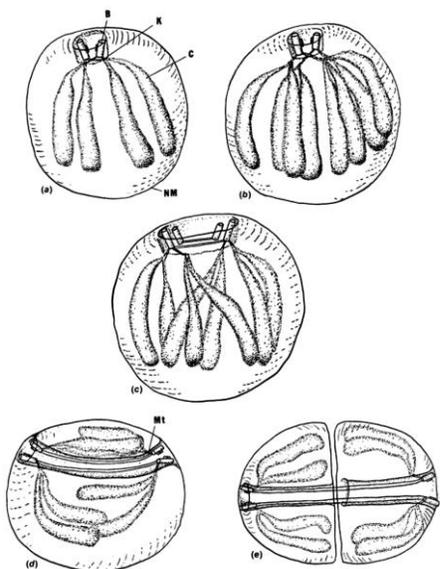
Специфичните органели во основата на камшиците - **пузули** се високо карактеристични за пиропита. Нивната функција сè уште не е јасна, но не се слични на контрактилните вакуоли пронајдени кај сите останати алги. Се мисли дека се вклучни во осморегулацијата, екскрецијата или внесување на растворените хранителни материи.

Кај некои видови пиропфита јасно се забележува **стигма**, лоцирана блиску каде што излегуваат камшиците и главно лежи слободна во цитоплазмата без контакт со хлоропластот, слично како кај еуглените. Кај другите видови, стигмата ја сочинуваат низи од сферични глобули кои лежат во хлоропластот, како кај останатите преставители на хетероконтните алги. Стигмата дефинитивно влијае врз фототаксисот на клетките, при што највоочливи реакции се забележуваат при осветлување со 475 nm (сина светлина), но можеби и не е неопходна бидејќи многу од видовите ја немаат.

Трихоцисти (ефектозоми) се уште една одлика на пиропфита. Составени се од издолжена вреќа која содржи долго протеинско стапче, тркалезно или ромбично на пресек. Трихоцистите се поставени на периферијата на клетката под единечен отвор во теката. Во момент на определена стимулација, трихоцистите се исфрлаат надвор од клетката и ја придвижуваат клетката во спротивна насока, на пример за да го избегнат нападот на предаторите.

Најголемата примитивност на групата Dinophyta се огледа во градбата на јадрото која е од **мезокарионтски тип** (форма на примитивно јадро помеѓу прокариота и еукариота-динокарион). За разлика од останатите еукариота, хромозомите кај динофита се силно кондезирани и видливи во текот на целиот клеточен циклус. ЕМ (ЕМ=електронски микроскоп) слика прикажува силно контрактирани хромозоми со пречник од 2.5 nm, за разлика од 25 nm кај другите еукариоти. Разликата е во тоа што кај динофита постои многу мало количество на нуклео протеини - **хистони** слично на прокариота. Покрај тоа, кај овие алги се сретнува и многу необичен тип на митоза при која во текот на профазата снопови од микротубули го пробиваат јадрото без да ја оштетат јадровата мембрана. Во метафаза не постои поставувањето на хромозомите во централната рамнина. Не постојат ни центриоли на половите на делбеното вретено. Поради овие карактеристики кои јасно

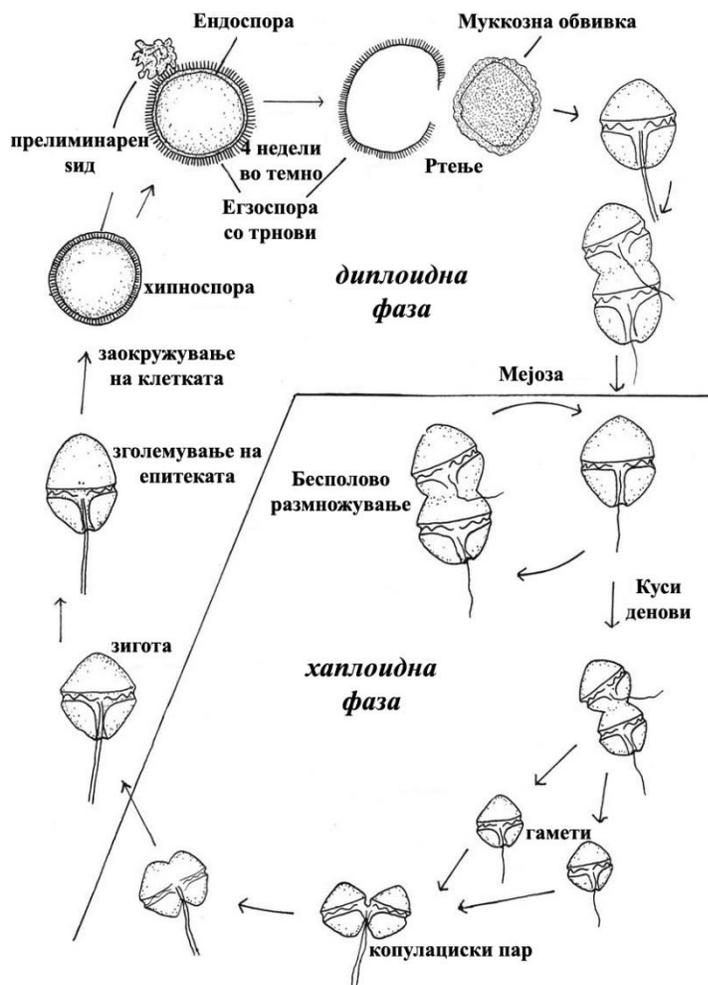
покажуваат екстремна старост на јадрениот апарат на пиропфита во еволуцијата кој се наоѓа помеѓу прокариота и еукариота, во оваа книга типот Ruggophyta со право го зазема ова интермедиерно еволутивно место.



Слика 80. Шематски приказ на јадровата делба кај *Syndinium* sp. (a) Интерфаза; (b) Рана делба – кинетохорите и хромозомите се дуплирани; (c) Рана фаза на раздвојување на хромозомите, централна поделба помеѓу базалните телца на камшиците; (d) Доцна фаза на раздвојување на хромозомите, централното вретено во цитоплазматичен канал низ целото јадро; (e) делба на јадрото. (B) Базално телце на камшикот; (K) кинетохор; (C) хромозом; (Mt) Микротубули; (NM) Јадрена мембрана.

Размножување и циклус на развиток

Клеточната делба (вегетативна делба) се одвива преку раскинување на клетката при што кај *Ceratium* секоја ќеркина клетка содржи половина од теката и треба да ја надогради таа што недостасува. Кај *Peridinium* отпаѓа целата тека, така што ќеркините клетки мораат целосно да ја изградат.



Слика 81. Животен циклус на *Gymnodinium pseudopalustre*.

Кај повеќе од 20 видови динофита забележено е полово размножување. Типична форма на репродукцијата е **анизогамија**, додека **изогамијата** е помалку застапена. Недостиг од хранителни материи, посебно азотни соединенија, индуцира полов процес кај повеќето истражувани видови. Во основа, процесот започнува со генерирање на помали клетки од матичните преку делби на клетките. Овие помали клетки функционираат како микрогамети, додека клетките со нормална големина претставуваат макрогамети. Компатибилни гамети (од различни клонови бидејќи постои фактор на стерилност при спојување на гамети од исти клон!) полека се спојуваат со стомачните страни, комплетната клеточна содржина на микрогаметата преоѓа во макрогаметата, следува фузија на јадрата и се добива подвижна зигота (планзигота) на која сè уште се забележува

остатокот од теката на микрогаметата. Планзиготата проаѓа низ стадиум на мејоза (R!) при која се забележува силно нараснување на јадрото и негова брза ротација (**нуклеарна циклоза**) создавајќи хаплоидни вегетативни клетки. Со тоа, динофита се изо или анизогамни **хаплонти**.

Повеќето динофити се способни за бесполово создавање на спори на преживување (**хипноспори**) кои се многу слични со зиготите, поради што често се нарекуваат со заедничко име **цисти**. Цистите служат како спори за преживување во неповолни услови (ниски или високи температури, пресушување) со временски период на мирување од неколку недели до 6 месеци. Способни се да издржат анаеробни услови на седиментите во кои се наоѓаат и привремено исушување на малите води, а преку нив се остварува преносот од една водна средина во друга со воздушните маси или птиците. Големиот број на цисти во милта при брегот служат како „резервоар“ на клетки кои чекаат поволни услови и се причина за рапидна појава на „воден цвет“ во водните екосистеми.

Еколошки и биолошки одлики

1. Црвена плима

Под името 'црвена плима' се подразбира црвенкасто или кафеавкасто, пенесто обојување на површинските води, главно во морињата и океаните како резултат на масовен развој на алгите: акумулацијата на каротеноидите е одговорна за обојувањето на водата. Динофита се најчесто одговорни за оваа појава во морињата, а посебно фотоавтотрофните таксони на родовите *Gymnodinium*, *Gonylax*, *Glenodinium*, *Dinophysis* и *Prorocentrum*, но и хетеротрофната *Noctiluca*. „Црвените плими“ се оригинално познати за тропските и суптропските зони, но се јавуваат и во умерениот појас во доцна пролет и лето. Главно, започнуваат блиску до брегот при мирно време и во услови на зголемена температура на горните слоеви каде се поволни условите за развој (герминација) на цистите од милта. Делувањето на поволен ветер може да го издигне бројот на клетки дури на 20 милиони во литар вода.

Оваа појава е скоро редовна во некои делови на светот, како јужно-западниот брег на Африка, каде вертикалните водни струи ги издигнуваат хранителните материи кон површината. Често „**црвената плима**“ се протега стотици километри вдолж брегот, трае до 20 дена и може да предизвика масовен помор на рибите и другите хидробионти. Во некои случаи овој ефект е предизвикан со силно трошење на слободниот кислород од водата поради распаѓањето на енормните количества мртви клетки и анаеробна појава на H₂S, но најчесто причината е продукцијата на токсини. Во 1975 година (Ray and Wilson 1975) е докажано дека *Gymnodinium breve* (syn. *Ptichodiscus brevis*) е одговорен за масовниот помор на риби во Мексичкиот Залив. Токсинот наречен **бревитоксин** е само умерено токсичен за човекот.

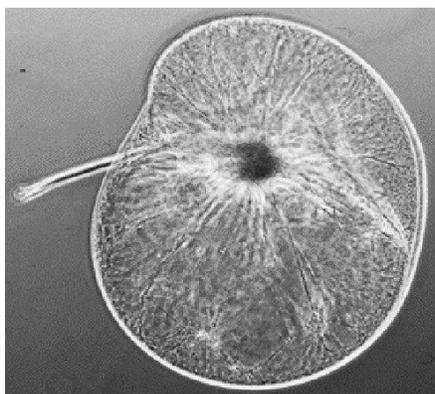
Но, доколку „водниот цвет“ го сочинуваат други видови динофита, се случува интересна акумулација на отрови со смртни последици по човекот. Имено, **сакситоксин** и **неосакситоксин** продуцирани од *Protogonylax catenella* како и различни **гониотоксини**

продуцирани од *P. tamarensis* се натрупуваат во црните дробови на школките и остригите. При нивна консумација предизвикана е токсикоza наречена „паралитично труење со школки“ која може да доведе до смртни последици поради парализа на нервните патишта и задушвање (Schwimmer and Schwimmer 1962). Докажано е и дека „црвените плими“ можат да имаат и директни последици за човекот. Во услови на силни ветрови, клетките на динофита се отргнуваат од водата и како аеросоли се вдишуваат од луѓето каде предизвикуваат иритации на дишните патишта. Пливањето и рекреацијата во таквата вода доведува до иритации на кожата.

Подоцна исто така е докажана и врската на *Gambierdiscus toxicus* со токсикозата наречена „цигуатера“ во тропите кај луѓето кои јаделе риба што значи дека влијанието на токсините на динофита може да биде многу пошироко.

2. Биолуминисценција

Голем број на морски организми и бактерии, посебно тие од големите длабочини, поседуваат органи за емитирање на светлина, главно поради привлекување на храната или одбрана од предатори. Помеѓу автотрофните организми, **биолуминисценцијата** се јавува единствено кај динофита и тоа само кај некои од видовите. Емисијата на светлина е индуцирана од некоја стрес појава: механичка (пливање на рибите), електрична, хемиска или осмотска стимулација. Ензимот *луцифераза* ја катализира оксидацијата на супстратот *луциферин* (материја слична на хлорофилот). При тој процес се ослободува светлосен флукс од само 0.1 секунда од мали точки расфрлени по целата клетка. Типични биолуминисценти се видовите на *Noctiluca* - *N. scintillans* и *N. miliaris*, како и *Gonyaulax polyedra*. Иако оваа појава кај пиропита е подложна на внатрешните циркадијални ритмови (како и фотосинтезата, делбата на клетките или вертикалната миграција) докажано е дека има главна улога во одбивањето на малите копеподни ракчиња кои се хранат со планктонот (White 1979).



Слика 82. *Noctiluca scintillans* - центри на биолуминисценција по клетката.

3. Ендосиомбиотски динофити

Многу водни безрбетници и протозои имаат во своите ткива и органи фотосинтетски алги. Во пресните води чести симбионти кај *Chlorohydra* (Coelenterata) и сунѓерите се едноклеточни зелени алги, но во морето таа улога, главно им припаѓа на динофита иако постојат и примери со едноклеточни алги од другите типови - *Rhodophyta*,

Bacillariophyta, *Haptophyta*, *Cryptophyta*. Како резултат на тоа, бројни Protozoa и Metazoa се трансформираат од чисто хетеротрофни во делумно фотоавтотрофни организми.

Во ткивата на своите домаќини, на пример кај коралите, динофита се јавуваат како мали топчести клетки кои ја откриваат својата вистинска природа само поради присуството на динокарионтско јадро. Овие мали жолто-кафеави ендосимбионти долго се познати како **зооксантели**, додека зелените симбионти кај слатководните животни ги нарекуваме **зоохлорели**. Динофита се јавуваат како симбионти во протозоите, видови од Foraminifera и Radiolaria, кај жаркарите Cnidaria (различни медузи, морски анемони и корали) и кај мекотелите Mollusca (некои полжави и школки како *Tridacna*). Најпрвин се чинело дека една иста динофита, *Symbiodinium microadriaticum*, е вклучена во сите овие симбиози, но и дека таа живее слободно во морето од каде била и изолирана. Подоцна е докажано дека се работи за „видов комплекс“ на повеќе соеви кои меѓусебе се разликуваат по бројот на хромозомите, распоредот на тилакоидите и бројот на хлоропластите во клетката (Trench and Blank 1987).

Најтипичната симбиоза, сепак, се јавува со коралите кај кои кафеавата боја се должи на зооксантелите. Тие корали се распростираат до длабочина од 100-ина метри каде сè уште постои доволно светлина за активна фотосинтеза на симбионтот. Помеѓу динофитскиот симбионт и клетките на коралот домаќин постои континуирана размена на материи. Молекули со мала маса (глицерол, глукоза, аланин и некои органски киселини како гликолат и фумарат) се пренесуваат од алгата кон домаќинот. Во обратен правец, вишокот на азотни соединенија во форма на уреа и амонијак, како и нискомолекуларни фосфорни соединенија (фосфоглицерат и нуклеински киселини) се движат од домаќинот кон алгата. Оваа врска е толку стабилна што кај некои видови корали алгата се пренесува преку јајцата на следната генерација, а кај други пак целосно престанува анималната исхрана и тие потполно зависат од фотосинтезата на својата алга симбионт.

Ваквата необична симбиоза најчесто се толкува како високоефикасна адаптација на сиромашните со храна тропски мориња. Размената на азотни соединенија помеѓу симбионтите ги одржува во живот. Сепак, оваа хипотеза не е докажана, посебно и поради фактот што тие води ги населуваат многу растенија и животни кои, и без симбионти во себе, покажуваат висок степен на адаптација. Во секој случај, ваквата „чудна“ кооперација меѓу растение и животно може да се смета како една нова еволутивна линија на фотосинтетските организми како и фактот дека нема реска граница помеѓу овие две царства кои во иднина веројатно ќе бидат предоци на еден сосема нов начин на живот – „автотрофни животни“.

Филогенија, еволуција и значење

Фосилите (преку фосилните цисти) ни укажуваат дека динофита се стара група на алги која веројатно настанала од некои амебовидни автотрофни форми пред околу 600 милиони години. Нивниот диверзитет рапидно расне кон крајот на Јура (пред 150 м.г.), а максимумот го достигнува во Доцна Креда (пред 80 м.г.). Денес се сметаат за „слепа

еволутивна гранка“, но во светло на своите бројни симбиотски односи дури и со животните, авторот на оваа книга длабоко верува дека оваа група е една од малкуте биолошки форми кои денес се наоѓаат во центарот на еволуцијата со далекусежни можности за создавање на живи форми со целосно нови особини, досега невидени на Земјата. Во рамките на групата исто така постојат различни мислења за еволутивните правци, но поради докажаните исходни предци кои имале форма на *Gymnodinium*-от денес се смета дека својата форма динофита ја усложнувале преку голите клетки без панцири, кон цврстите преставители со целулозни панцири до примитивните кончести форми со кокална градба. Според составот на пигментите, продуктите на фотосинтезата и градбата на цистите тие се сродни со Chrysophyta од една, а според градбата на зооспорите (камшиците) со Phaeophyta и целата група на Heterocontophyta од друга страна.

Значењето на динофита во биосферата денес се огледа во нивната доминација со планктонските заедници во океаните (заедно со силикатните, златните алги и пикопланктонските сино-зелени алги) со што се најважните примарни продуценти на нашата планета, првиот чекор во синцирот на исхрана и најинтензивните продуценти на кислород. Од друга страна, нивната масовна појава во форма на „воден цвет“ или „дрвена плима“ често е резултат на забрзаната еутрофикација на водните екосистеми со екстремни последици по хидробионтите па дури и човекот. Нивната масовна појава најчесто е резултат на измена на воспоставениот еколошки баланс во екосистемот, ненадејно зголемување на определени биоактивни материи во него (како тешките метали на пример) кои се ограничувачки фактор за нормалниот развој на другите конкурентски видови со што динофита го заземаат нивното место и достигнуваат целосна доминација. Со тоа, видовите способни за масовен развој се сметаат за **биоиндикатори** на измена на еколошкиот баланс кон влошување на квалитетот на водите. Помал број на видови, главно од *Dinococcales* и *Dinotrichales*, индицираат чисти води.

Класификација

Динофита се главно едноклеточни организми со камшици, но и другите морфолошки организации се забележуваат барем кај еден од родовите. При тоа, едноклеточниот флагелат се смета за најпримитивна форма од која се развиваат сите останати типови на талус; сличен развој се забележува и кај златните, зелено-жолтите и зелените алги. Примери на организацијата на талусот се:

Едноклеточни флагелати - *Peridinium*, *Ceratium*, *Gymnodinium*, *Gonyaulax*;

Едноклеточни амевидни - *Dinamoebidium*, *Stylodinium*;

Палмелоидни (тетраспорни) колонии - *Gloeodinium*;

Едноклеточни кокоидни - *Dinococcus*, *Phytodinium*;

Кончести - *Dinotrix*, *Dinoclonium*.

Поранешната класификација на типот Dinophyta на 3 класи: Cryptophyceae, Chloromonadophyceae и Dinophyceae (Peridinae) во најновата класификација (Dodge 1984) е сведена само на една класа - Dynophyceae. Сепак, иако криптофита се издвоени како

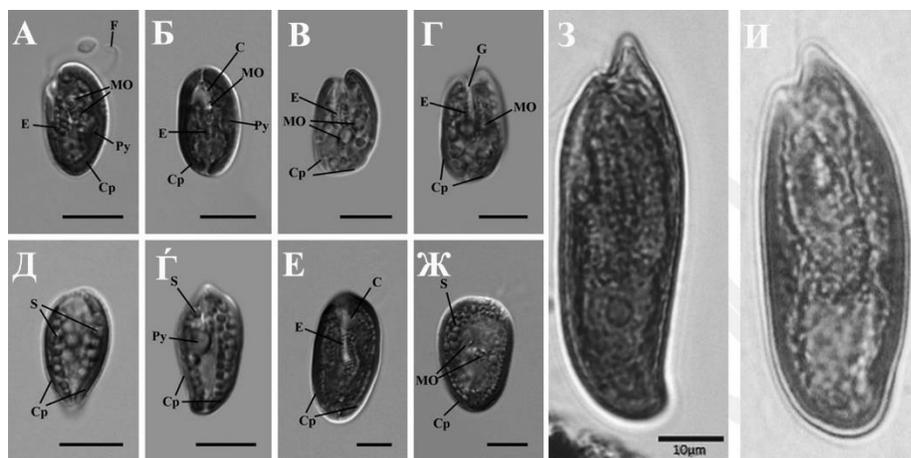
посебен тип ги наведуваме тука како дел на динофита од кои се разликуваат само по некои мали особини.

Класа Cryptophyceae

Мала група на лесно препознатливи флагелати со комплексна и карактеристична структура, како на светлосен така и на електронски микроскоп (Santore, 1982). Тие се и единствена група која покрај сино-зелените алги, глаукофита и црвените алги содржат **фикобилини** како помошни пигменти. Посебни се и по тоа што содржат **мауплиевии телца** (со нејасна функција), трихоцисти со цврсто извиени нишки долги 300-400 nm, посебен флагеларен апарат кој е единствен според „базалните телца“ со кои се поврзува во клетката, и по тоа што освен автотрофи утврдени се и безбојни хетеротрофни видови кои поседуваат леукопласти наместо хлоропласти. Хлоропластите имаат 1-2 ламели на тилакоиди.

Класата содржи три реда – Cryptomonadales, Pyrenomonadales и Tetragonidiales со околу 220 видови подеднакво распоредени во океаните и пресните води. Слатководните видови се јавуваат во езерата, а поретко во обогатени со храна мали водни басени. Морските видови се населуваат во басените останати од плимата, бракичните води или фитопланктонот (нанопланктон со димензии од 2-20 μm) на отворените океани.

Видовите криптофита, поради различната доминација на пигментите, имаат различно обојување кое е типично за родот, па така и ги нарекуваме: *Rhodomonas*-црвени, *Chroomonas*-сини, *Cyanomonas*-сино-зелени. *Cryptomonas curvata* и *C. similis* чести се жители на плитките барички и езера обогатени со храна или загадени, додека *C. platyuris* е жител на чисти езера. *Chilomonas paramecium* е безбоен хетеротроф со леукопласти, додека *Cyanophora paradoxa* и *C. tetrasuana* содржат **цианели** наместо хлоропласти.



Слика 83. СМ микрофотографии на видови од родот *Cryptomonas*.

(А и Б) *C. curvata*, (В и Г) *C. gyropyrenoidosa*, (Д и Ѓ) *C. marsonii*, (Е и Ж) *C. ovata*. (според Choi et al. 2013). (З и И) Зголемена слика на *C. curvata*. С – контрактилна вакуола, Ср – хлоропласт, Е – ецектозом, F – камшик, G

- ждрело, МО – Мауплиевии телца, Py – пиреноид, S – скроб.

Класа Dinophyceae (динофлагелати)

Тоа е типичната група на огнените алги, кои се примарно едноклеточни организми со единствени карактеристики кои ги одликуваат од сите останати алги (табела 7), како што се: поставеност на камшиците, пигменти, органели, одлики на јадрото. Името динофлагелати потекнува од грчкиот збор *dinos* (спирална ротација) кој го објаснува карактеристичниот стил на пливање на овие алги, и *flagellum* (лат. камшик). Вториот наведен назив за овие алги е Pyrrophyta или *огнени алги* поради нивната обоеност (црвекансти, боја на огин). Типичниот претставител на слатководните огнени алги *Ceratium hirundinella* може да предизвика „воден цвет“ во летниот период и да ја обои водата во црвено, или да предизвика проблеми со вкусот и мирисот на водата за пиење.

Табела 7. Карактеристични одлики на динофита

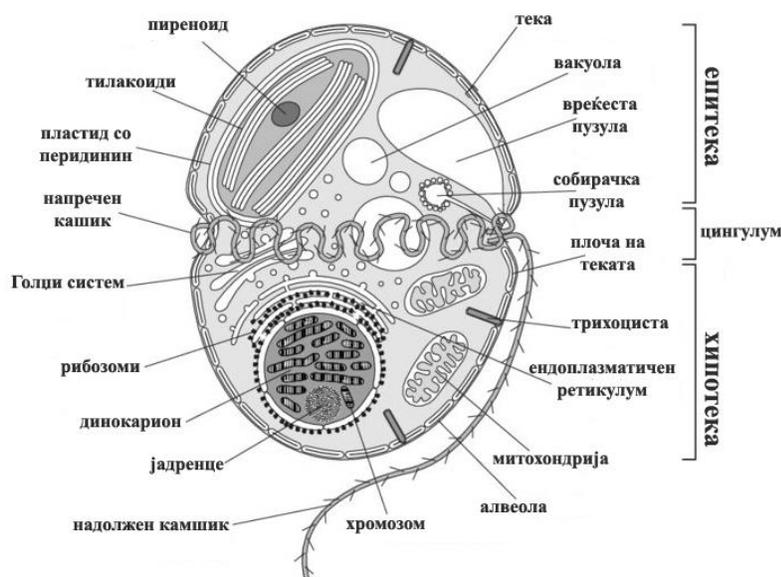
<p>Јадрени</p> <ul style="list-style-type: none"> • Трајно кондензирани хромозоми • Карактеристична митоза – целосна јадрена мембрана, надворешно делбено вретено, хромозомите закачени за јадрена мембрана, нуклеолуси присутни во делбата • Недостиг на хистони и нуклеозоми • Присуство на необична база – 5'-хидроксиметил урацил
<p>Клеточни</p> <ul style="list-style-type: none"> • Поставеност на камшиците во цингулус и сулкум • Пузули • Трихоцисти (еџектозоми)
<p>Хемиски</p> <ul style="list-style-type: none"> • Диностерол • Перидинин • Присуство на токсини

Карактеристиките кои ги унифицираат динофлагелатите, исто така ги отежнуваат процесите за нивно филогенетско определување, бидејќи имаат одлики на бројни животни форми (табела 8). Нивното јадро има трајно кондензирани хромозоми и уникатна нуклеинска база, нема хистони и нуклеозоми. За ваквото јадро се употребуваат термините *мезокарион* или *динокарион*, како ознака за примитивно јадро. Многу автотрофни динофлагелати имаат единствен пигмент *перидинин* асоциран со повторно единствен перидинин-хлорофил протеин и атипична фотосинтеза со необична форма на *рибулозо 1,5 бисфосфаткарбоксилаза (RuBisCo)* – ензим критичен за започнување на Калвиновиот циклус. Карактеристичниот начин на пливање со спирална ротација се јавува поради присуството на камшикот во цингулумот (напречната бразда) и надолжниот камшик во сулкусот, што е потворни единствена организација на клетката помеѓу алгите. Во клетките се видливи, исто така, карактеристични трихоцисти и пузули (органели вклучени во снабдување на клетките со азот).

Карактеристиките на динофлагелатите кои се слични со растенијата вклучуваат целулоза во клеточните ѕидови и синтеза на скроб како резервна материја. Според тоа, далечни филогенетски сродници на динофлагелатите се Euglenophyta и Cryptophyta. Од друга страна, сличностите со животинските организми (како хетеротрофијата, трихоцисти и стигма) во комбинација со силните докази дека динофлагелатите се здобиле со способност за фотосинтеза по пат на ендосимбиоза, доведуваат до мислење дека нивните најблиски сродници се во рамките на протозоа.

Табела 8. Споредба на карактеристиките на динофлагелатите со другите организми.

Особина на динофлагелатите	Сличност со
Азотна база - <i>хидроксиметилурацил</i>	Бактериофаги
17S rRNA ген	Археобактерии/растенија
Јадрени фибрили во форма на лак	Бактерии
Хромозоми закачени за јадрена мембрана	Бактерии
RuBisCo	Бактерии
18S rRNA ген	Апиокомплекси
Трихоцисти	<i>Paramecium</i>
Кондензирани хромозоми	Еуглени
Хлорофил с	Chromista
Скроб, целулоза во ѕидовите	Зелени алги/растенија
2Fe 2S фередоксин	Зелени алги



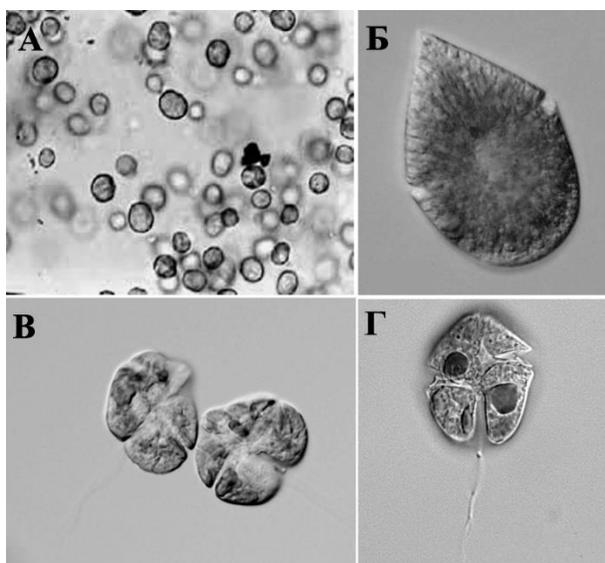
Слика 84. Шематски приказ на типична градба на клетката на динофлагелати.

Од вкупно утврдени над 3.450 таксони распоредени во 18 редови, во оваа прилика се прикажуваат само најтипичните форми.

Ред Gymnodiniales

Слободни подвижни флагелати со добро развиени напречна и надолжна бразда. Клетките повеќе или помалку дорзо-вентрални. Се разликуваат од Peridinales по тоа што немаат тека на површината или текалните плочи се многу тенки. Содржи и

фотосинтетски и безпигменти видови. *Gymnodinium micrum* е ситен морски вид. *Gymnodinium splendens* ги населува морските води околу Британските Острови и САД. *Symbiodinium microadriaticum* е ендосимбионт на коралите. Поставен е во овој ред поради зооспорите кои многу личат на *Gymnodinium*, додека во домаќинот има кокоидна форма. Еден од поинтересните претставители е *Polycricos chwartzii* кој е составен од 4-8 поединечни клетки од *Gymnodinium* во заедничка колонија (ценоза) во која напречните бразди спирално се извираат кон полот на колонијата, а надолжните се фузионирани во една заедничка бразда. Овој вид поседува и специфични органели **нематоцисти** кои исфрлаат ситни 'харпуни-копја' при стимулација. Жител на отворените морски води. Видовите на родот *Karenia* се главно морски планктонски форми кои често создаваат масовни популации видливи од сателит. Нивната биологија сè уште не е доволно позната, но се знае дека нивното масовно развивање придонесува кон натрупување на опасен токсин – **бреветоксин** во ткивата на мекотелите и последователно труење на животните и човекот под име **неуротоксично труење со мекотели**. Најпознати видови на родот *Karenia* се *K. brevis* и *K. mikimotoi*.



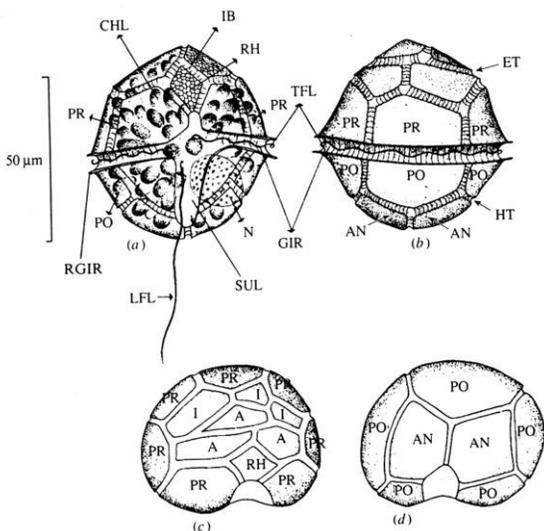
Слика 85. Видови од редот Gymnodiniales. А - *Symbiodinium microadriaticum*, Б – *Gymnodinium fuscum*, В - *Karenia brevis*, Г - *Karenia mikimotoi*.

Ред Peridinales

Динофлагелатите од овој ред поседуваат доста дебели текални целулозни плочи кои ја сочинуваат класичната клетка со *епитека*, *хипотека*, две бразди и камшици. Како и кај дијатомеите, повеќето динофлагелати се покриени со видов-специфичен „панцир“, кој често пати е необичен во однос на орнаментацијата. Сепак, споредбата со дијатомеите е вештачка бидејќи панцирот кај двете групи организми се разликува како во структурата така и во однос на хемискиот состав. Динофлагелатскиот панцир е поделен на горна (апикална) и долна (антапикална) половина. Панцирот е изграден од полигонални плочки кои се блиску поставени една до друга. Најзначајна хемиска супстанција во панцирот е **целулозата**, додека кај дијатомеите, панцирот е изграден од силикат.

Доста широкораспространет вид во слатководните екосистеми е *Peridinium cinctum* (слика 86). Клетките на оваа алга се повеќе или помалку топчеси со димензии од околу 40-60 μm . Секоја клетка е обвиткана со крупна обвивка означена како **тека** која поседува две бразди: напречна бразда или појас (girdle) и надолжна бразда или сулкус (sulcus). Напречната бразда се протега околу целата клетка формирајќи спирала. Делот на клетката над напречната бразда се означува како **епивалава** или епикон (epicone), додека делот на клетката под напречната бразда се означува како **хиповалва** или хипокон (hypocone).

Клетката гледана одгоре има бубреговидна форма со позаоблена страна означена како **дорзална** (грбна) и зарамнета страна означена како **вентрална** (стомачна), односно таа има **дорзовентрална** структура. Надолжната бразда е поставена само на вентралната страна и тоа само на долната (антапикалната) половина. Теката кај *Peridinium* се состои од бројни полигонални плочки со различен облик и големина, распоредени на карактеристичен начин. Распоредот на плочките е значаен за препознавање на поделните родови и видови на динофлагелати. Самите плочки се орнаментирани со помали полигонални плочки. Тие се одделени една од друга со помош на бразди и се перфорирани со неколку пори преку кои настанува ослободување на материите од трихоцистите. Кај неки видови плочките носат **бразди** или **трнчиња**.



Слика 86. *Peridinium cinctum*. (a) Вентрална страна, (b) Дорзална страна, (c) Апикален поглед, (d) Антапикален поглед. А-апикална плочка; AN-антапикална плочка; CHL-хлоропласт; ET-епитека; GIR-појас, напречна бразда; HT-хипотека; I -интеркаларна плочка; IB-интеркаларна трака; LFL-надложен флагелум; N-јадро; PO-постцингуларна плочка; PR-прецингуларна плочка; RGIR-издигнат раб на појасот; RH-ромбоидно поле; SUL-сулкус или надолжна бразда; TFL-напречен флагелум.

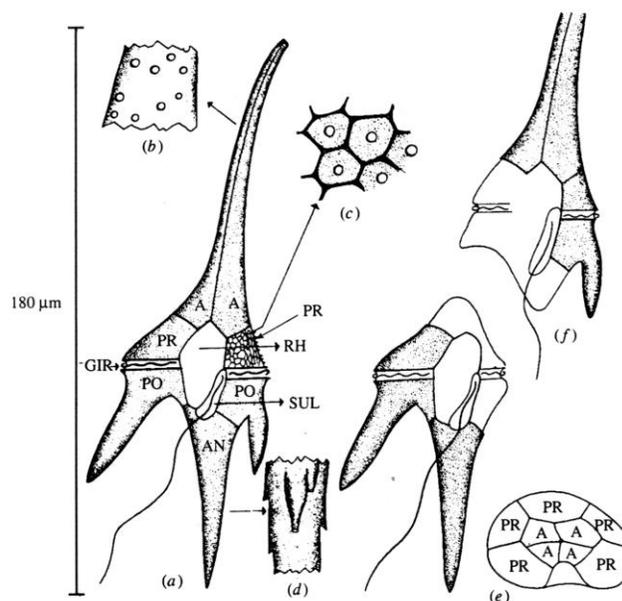
Видовите од родот *Ceratium* се карактеризираат со присуство на неколку рога. Горната половина на клетката продолжува во еден рог, додека долната половина поседува еден до три рога. На пример кај *Ceratium hirundinella* (слика 87) кој е широко распространет вид, се сретнуваат два до три рога на долната половина на клетката. Како и кај *Peridinium*, плочките се полигонални и орнаментирани. На површината на плочките се наоѓаат отвори преку кои трихоцистите ја ослободуваат својата содржина.

Електрон-микроскопските истражувања покажале дека структурата на теката е во основа слична кај сите динофлагелати. Таа се состои од единечен слој на тенки везикули кои лежат под површината на плазмалемата. Овие везикули можат да бидат исполнети со

аморфен материјал како кај *Amphidinium* и *Gymnodinium* или пак исполнети со микрофибрили кои ги формираат плочките како кај *Ceratium* и *Peridinium*.

Кај многу динофити се сретнува дополнителна обвивка - **пеликула**, која лежи под плочките на теката. Пеликулата е изградена од целулоза и супстанција слична на *спорополениот*, која е отпорна на киселини и бази. Слична ваква супстанција се сретнува и во клеточниот сид на зиготите во мирување (*хипнозиготи*).

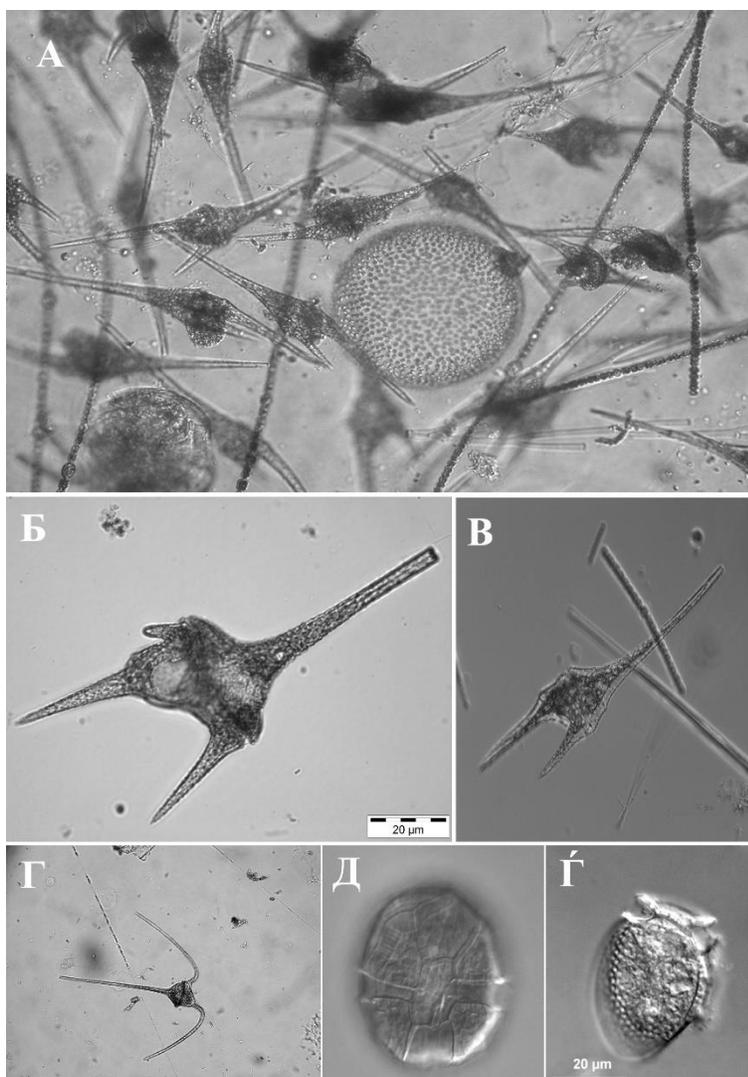
Слика 87. *Ceratium hirundinella*. (a) Клетка гледана од вентрална страна; (b) Детал од апикалниот рог (израсток). (c) Детал од една од прецигуларните плочки. (d). Детал од антапикален рог (израсток). (e) Апикален изглед. (f) Две клетки непосредно по делбата на клетката. Новите полови од клетките треба да се формираат. А-апикална плочка; AN- антапикална плочка; GIR-појас (напречна бразда); PR-прецигуларна плочка; PO- постцигуларна плочка; RH-ромбоидно поле; SUL-сулкус (надолжна бразда).



Во поглед на трофичниот статус динофлагелатите се многу различни: од обоените *автотрофи*, *ауксотрофи* (имаат потреба од егзогени витамини), *миксотрофи* (комбинираат автотрофија со фаготрофија), како и *органотрофи* (стриктни хетеротрофи без хлоропласти). Миксотрофната фаготрофија се одвива кај *Ceratium hirundinella* преку продукција на „плашт“ за исхранување (*pallium*), екстраклеточна дигестија и псевдоподии кои ја вовлекуваат жртвата во клетката. Донофлагелатите кои користат *pallium* за исхрана го започнуваат процесот со специфичен начин на пливање и испуштање на *филамент* за привлекување кој брзо се закачува за жртвата, додека псевдоподијата ја прекрива жртвата. По дигестијата на клеточната содржина на жртвата, ‘плаштот’ се вовлекува во теката. Начинот на исхрана кај *Peridiniopsis berolinensis* вклучува хемосензорно привлекување кон повредената жртва, закачување со филамент, екстензија на туба за исхранување и вшмукување на содржината на клетката. Органотрофната исхрана вклучува *осмотрофија* (апсорпција на растворени органски соединенија), *фаготрофија* („голтање“ на честички – динофлагелатите „голтаат“ други динофлагелати, дијатомеи, сино-зелени алги, цилијати, метазоични форми и бактерии), *мизоцитоза* (содржината на клетката вшмукувана преку туба како кај *Katodinium fungiforme*, *Cystodinedria* и *Stylodinium*), како и *ектопаразитизам* на рибите (како кај *Oodinium* и *Haidadinium*).

Претставителите на овој ред се најчесто жители на стагнантни (стоечки или лентички) водни екосистеми. Некои се почести во големи водни тела, езера и акумулации

(*Ceratium hirundinella*, *Peridiniopsis polonicum*) додека другите во мали водни тела, како бари и канали. Некои од видовите се жители на кисели до неутрални меки води, како *Peridinium limbatum*, *Gymnodinium caudatum* и *Ceratium carolinianum*, додека други се почести во тврди алкални води, како *Ceratium hirundinella*, кој е чест, исто така, и во еутрофни води, додека родовите *Gonyaulax* и *Exuviaella* се жители на бракични води. Голем е и бројот на жители во морски екосистеми, како на пример *Dinofthrix paradoxa*, еден од малубројните примитивни кончести форми на овој ред. Познати се над 830 видови распоредени во 18 фамилии. Во рамките на родот *Peridinium* почести се видовите *P. cinctum*, *P. tabulatum*, *P. bipes*, *P. quadridens*, додека од родот *Ceratium* (поставен во редот Gonyaulacales) типични се споменатиот *Ceratium hirundinella*, *C. brachyceros* и *C. furcoides*.



Слика 88. Претставители на редот Peridinales и Gonyaulacales. А) Масовен развиток 'воден цвет' на *Ceratium hirundinella* (ред Gonyaulacales) во заедница со *Volvox aureus* и *Aphanizomenon flos-aquae* (забележено на акумулацијата Градче, Кочани); Б) *Ceratium hirundinella*; В) *Ceratium furcoides*; Г) *Ceratium macroceros*; Д) *Peridinium cinctum*; Ѓ) *Dinophysis acuminata*.

Ред Phytodiniales (Dinococcales)

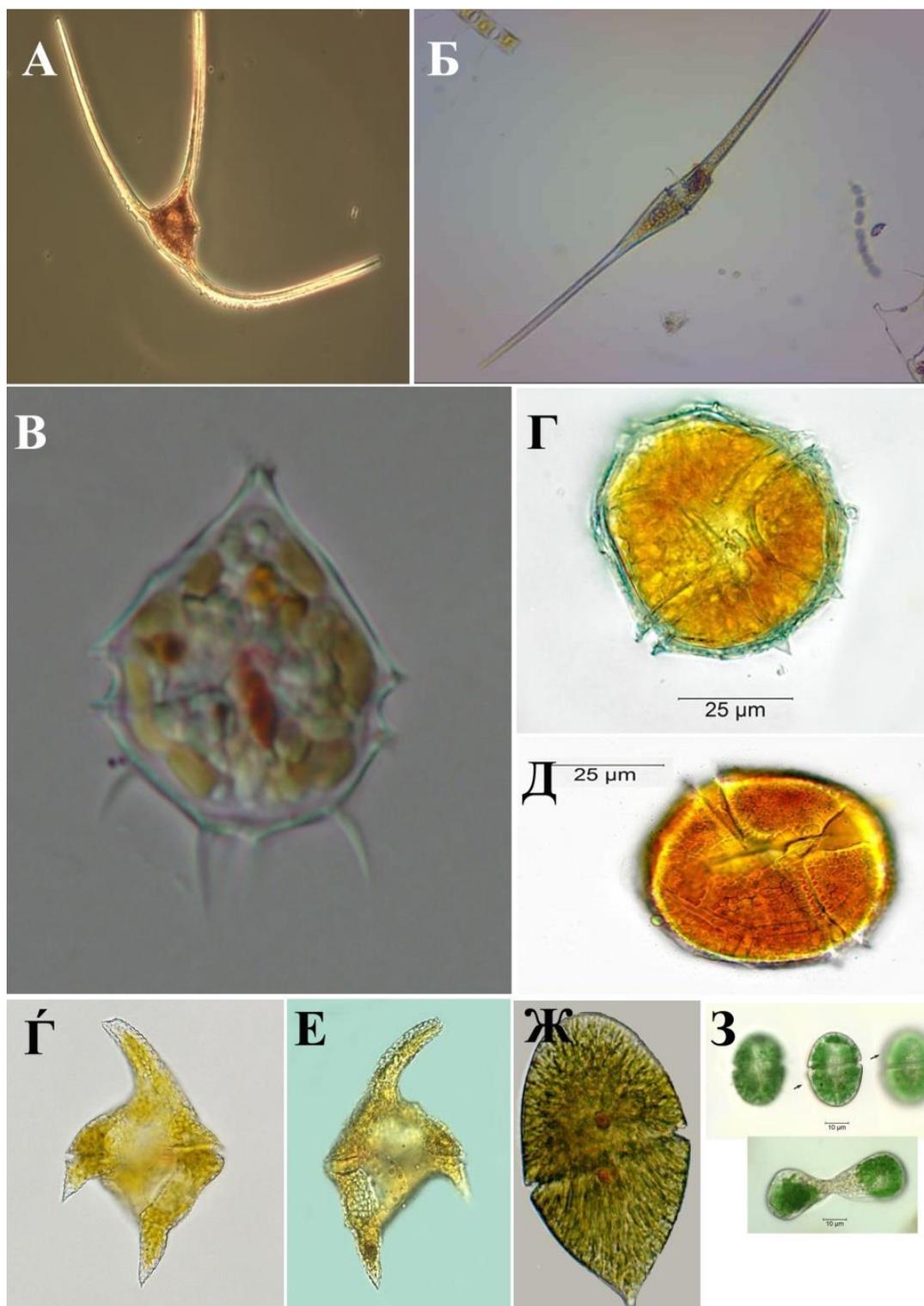
Форми со кокоидна градба. Се размножуваат со неподвижни апланоспори (аутоспори) или со *Gymnodinium* зооспори. *Phytodinium globosum* се тркалезни алги без бразди, кои продуцираат по 2 апланоспори во секоја клетка. Единствено, динокарионот ги издвојува во динофита, инаку би личеле на многу други кокоидни форми посебно од зелените алги. Жители на мочуришта.

Ред Dinamoebidales

Во оваа група слободните амобовидни форми преоѓаат во кокоидна фаза кои можат да продуцираат *Gymnodinium* зооспори. Кокоидната фаза на *Stylodinium sphaera* живее закачена за кончестата зелена алга *Oedogonium*, потоа продуцира амобовидни клетки кои го пробиваат клеточниот ѕид на *Oedogonium*-от и се исхрануваат со неговата содржина. *Dinamoebidium varians* е амобовидна алга со тапи псевдоподии, нема хлоропласти и се храни фаготрофно. Формира издолжени цисти кои понекогаш создаваат *Gymnodinium* зооспори. Видот е случајно пронајден во еден морски аквариум.

Резиме на основните карактеристики на Dinophyta

1. Динофита се главно **едноклеточни флагелати**, помал број имаат кокоидна или кончеста градба. Околу 50% видови се автотрофни, а хетеротрофите покажуваат чудна и висока специјализација;
2. Камшиците се нееднакви по форма и големина (**хетероконтни**) кои носат нежни влакненца на површината и излегуваат од исто место, на вентралната страна на клетката, каде се спојуваат двете бразди;
3. Хлоропластите се обвиткани со тројна мембрана која не е споена со ендоплазматичниот ретикулум. Тилакоидите се составени од по 3 ламели. Главниот пигмент во нив е хлорофил *a*, со присуство на хлорофил *c*₂. Кафеавата боја на хлоропластите доаѓа од помошните пигменти (β -каротен и повеќе ксантофили - најважен е **перидиниот**). Пиреноидите се или на сталаци или вметнати во хлоропластите;
4. Главната резервна материја е **скробот** кој се синтетизира надвор од хлоропластите во форма на зрнца. Како резервна материја се јавуваат и маслата;
5. Интерфазното јадро има единствена градба, со хромозомите постојано во контрактирана и кондензирана форма, без хистони, со карактеристична хеликоидна структура. Таквото јадро се нарекува **мезокарион** или **динокарион** и е типично само за динофита. Архаичната митоза при која јадрената мембрана останува целосна и низ која поминуваат нишките на микротубулите, исто се поврзува со староста на ваквото јадро кое еволутивно стои помеѓу прокариота и еукариота;
6. На површината на клетките се наоѓаат **трихоцисти** кои експлозивно исфрлаат копјести израстоци при определена стимулација;
7. На периферијата на клетките се наоѓа слој на тенки полигонални везикули (текални везикули) кои содржат **целулозни плочки** од кои се изградува куќичката (теката);
8. Животниот циклус на динофита е **хаплонтски**, само јадрото на зиготата е диплоидно по половиот процес од кое, по редукцијата, најчесто следува формирање на циста (хипнозигота);
9. Околу 90% динофита се **морски жители**.



Слика 89. Морфологија и боја на талусот кај различни претставители на динофита. А) *Ceratium arcticum*; Б) *Ceratium fusus*; В) *Peridinium quinquecorne*; Г) *Peridinium bipes*; Д) *Peridinium cinctum*; Ѓ) *Ceratium cornutum*; Е) *Ceratium carolinum*; Ж) *Gymnodinium fuscum*; З) *Nusuttodinium aeruginosum*.

Тип CHRYSOPHYTA (златни алги)

Општи карактеристики

Во поновата филозошка литература (van De Hoek et al. 1995), со огнените и златните алги започнува големата група на организми наречена **хетероконти** - организми со различни камшици кај подвижните клетки (Heterokontophyta), во која се поместени 9 многу различни групи на алги, неколку класи на безпигментни (хетеротрофни) едноклеточни протозои и неколку класи на сифонални повеќеклеточни габи. Без намера да ги негираме новите сознанија за еволуцијата на животот и филогенетските односи помеѓу организмите, во овој учебник сепак се определуваме за класичната поделба на алги, протозои и габи поради јасната диференцијација на организмите на автотрофни и хетеротрофни, полесното толкување на животните циклуси и филогенијата на поединечните групи, како и поради можните грешки на новиот таксономски систем - се што носи суфикс *phyta* припаѓа кон царството на растенијата, а во овој случај животните и габите секако не припаѓаат таму. Од друга страна, градбата на камшиците колку и да е стара и еволутивно значајна одлика кај организмите, нивната диференцијација и генетско-биохемиска еволуција многукратно подобро ја опишуваат нивната позиција во денешната еволуција, важноста на поединечните групи во животната средина и важноста на секоја од нив во однос на човекот. Конечно, класификацијата на сите организми по тој принцип би довело до состојба сите да бидат класифицирани во една единствена група бидејќи досега е познато дека целиот биолошки свет на планетата Земја потекнува од единствен предок. Во тој случај, целосно би ја изгубиле основната причина за класификациониот систем во кој принципиелно не доминираат модерните генетски и биолошки карактеристики на организмите, и што доведува до конфузија во класификацијата каде фундаментално различни организми - автотрофи, хетеротрофи и паразити - се класифицираат во иста група, и тоа со наставка која означува дека се растенија?

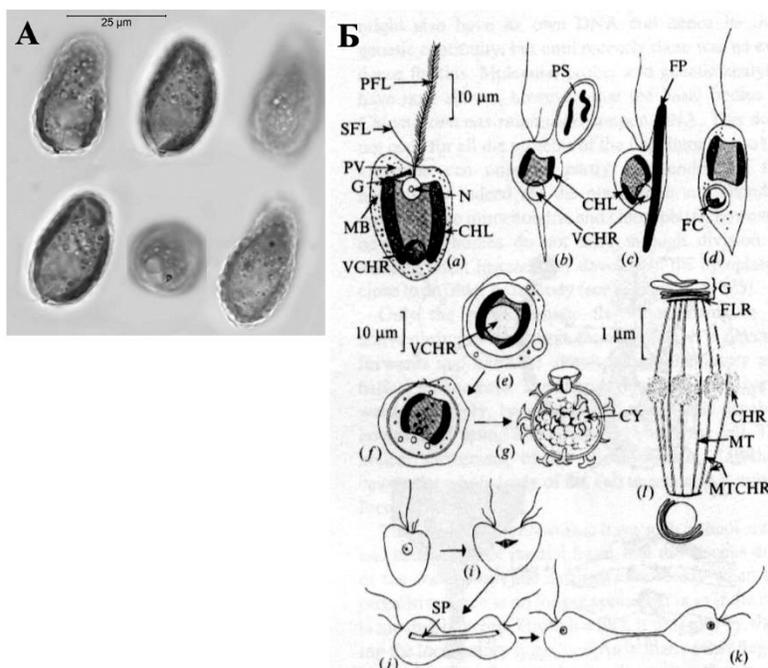
Денес се познати околу 200 родови со повеќе од 750 видови златни алги (Fott 1972) со максимален развој во пресните води, а само малку видови се утврдени во браќичните или солените екосистеми. Слатководните златни алги, главно доминираат во олиготрофните езера со слабо кисела до неутрална рН на водата. Досега се сметаше дека тие, исто така, имаат потреба од ниски температури на водата, бидејќи најчесто беа утврдени како доминираат во текот на целата година во Арктичките и Алпските олиготрофни езера, или во студените периоди во езерата од умерената температурна зона. Сепак, лабораториските експерименти покажуваат дека оптималната температура за нивниот развој е околу 20°C. а често се утврдени и како доминантни во фитопланктонот на тропските езера.

Езерата со висока продуктивност (еутрофни езера) и со рН над 7.5, главно немаат златни алги. Една од можните причини е што тие се добри конкуренти за фосфор во услови кога е тој во лимит (олиготрофни езера). Од друга страна, високата стапка на исхрана на зоопланктонот во еутрофните езера (посебно *Daphnia* и *Bosmina* видовите)

значително го редуцира нивниот број во нив, како и конкуритивните односи со другите алги, посебно сино-зелените алги. Високите вредности на рН во тие води го ограничуваат развитокот на златните алги поради тоа што CO_2 во нив, главно е во форма на бикарбонати; златните алги можат да користат единствено слободен CO_2 кој е доволно застапен при пониски рН вредности (Sandgren 1981).

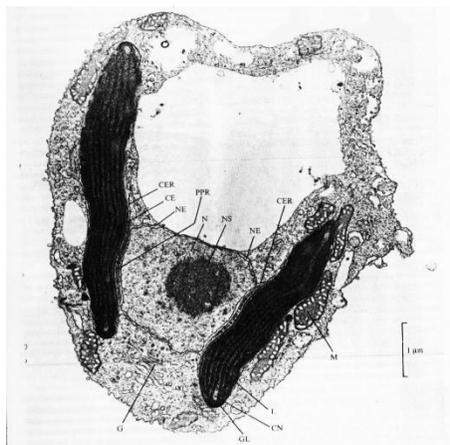
Од неодамна е познато дека златните алги веројатно имаат важна улога во примарната продукција на океаните, и тоа како **нанопланктон** (мали планктонери со пречник од 2-20 μm) или дури **пикопланктон** (0.2-2 μm). Ситните видови на родот *Ochromonas* (слика 90) и пикопланктонските кокоидни златни алги често доминираат во водите на океаните или морињата.

Видовите на родот *Ochromonas* (денес околу 62 познати) се сметаат за типичен најпримитивен претставник на златните алги. Малите голи клетки без клеточен ѕид, способни за амевовидни движења, чести се жители на малите слатководни системи, барички или локви, помеѓу вишите растенија. Тие се основната форма со камшици од која потекнуваат сите останати градбени форми на групата, слично како и кај останатите групи на алгите, освен кај сино-зелените и црвените алги кај кои не постојат подвижни клетки.



Слика 90. Хабитус (А) и основни одлики на (Б) на типичниот претставител на златните алги - *Ochromonas danica*. (a) *Ochromonas*. (b-c) фаготрофна исхрана. (d) *Ochromonas danica*. (e-g) *Ochromonas fragilis*: формирање на ендогена циста. (h-k) *Ochromonas*: митоза и клеточна делба. (l) метафаза. CHL - хлоропласт; CHR - хромозми; CY - циста; FC - хранителна вакуола која содржи *Chlorella*; FP - хранителна вакуола; G - Голџи апарат; MB - секреторни тела; MT - континуирани микротубули (интегзонални микротубули); MTCHR - микротубули поврзани за хромозоми; N - јадро; PFL - плеуронематски флагелум; PS - псевдоподија со хранителна вакуола; PV - контрактилна вакуола; SFL - краток флагелум; SP - делбено вретено; VCHR - вакуола која содржи хризоламинарин.

Клетките на *Ochromonas* поседуваат еден или два плочести хлоропласти во кои се присутни **тилакоиди** во групи од по три; секоја група од три тилакоиди се нарекува **ламела**. Хлоропластите се обвиени со 4 мембрани; двете внатрешни се на самиот хлоропласт додека двете надворешни припаѓаат на **ендоплазматичниот ретикулум** кој е во тесна врска со хлоропластот. На местото каде хлоропластот е во близина на јадрото, мембраните на хлоропластниот ендоплазматичен ретикулум се во континуитет со јадрената мембрана. Мрежа на меѓусебно поврзани тубули се наоѓа сместена во тесен простор помеѓу хлоропластната обвивка и ендоплазматичниот ретикулум. Оваа мрежа се нарекува **перипластиден ретикулум**. Се смета дека функцијата на перипластидниот ретикулум е во транспортот на протеини кои се кодираат во јадрото.



Слика 92. *Ochromonas danica*: ЕМ фотографија која го покажува јадрото и двата поврзани хлоропласти. Хлоропластниот ретикулум е во продолжение со јадрената обвивка. Во тесниот простор помеѓу јадрената мембрана и хлоропластната мембрана се јавува перипластидниот ретикулум. CE-двојна мембрана на хлоропластот; CER-хлоропластен ретикулум; CN-хлоропластен нуклеоид; G-Голџи апарат; GL-појасна ламела; L-ламела составена од три блиску поставени тилакоиди; M-митохондрија; N-јадро; NE-јадрена мембрана; NS-јадренце; PPR-перипластиден ретикулум.

Очно петно (стигма) и флагеларно проширување - Очното петно може да се забележи кај живи клетки во форма на мала црвена точка на предниот дел на клетката (слика 91). Истото лежи во еден од хлоропластите и е поставено во близина на основата на краткиот флагелум. Очното петно се јавува кај многу флагелатни алги и претставува дел од хлоропластот, како кај *Ochromonas*, додека кај некои алги како кај Euglenophyta, истото лежи слободно во цитоплазмата.

Терминот „очно петно“ укажува дека оваа органела е вклучена во осетот за светлина. Светлосниот рецептор е очигледно присутен кај флагелатните клетки, бидејќи истите имаат способност за фототаксија. Се смета дека очното петно има важна улога во фототаксијата, но не и најважна улога. Утврдено е дека некои флагелатни алги кои немаат очно петно, сепак имаат способност за фототаксија. Исто така, видови кои обично имаат очно петно, кое истото го загубиле поради мутација, сепак не ја губат способноста за фототаксија.

Очното петно се состои од група на **масни глобули** кои се обоени со црвени каротеноидни пигменти. Кај *Ochromonas tuberculatus* глобулите формираат единечен слој кој е сместен помеѓу појасната ламела и обвивката на хлоропластот.

Над очното петно се наоѓа мало вдлабнување на хлоропластот и клеточната површина. Во овој дел се јавува задебелување на базалниот дел на краткиот флагелум. Ова

проширување на краткиот флагелум е карактеристика на класите Chrysophyceae и Xanthophyceae.

Се смета дека проширувањето на краткиот флагеум е одговорно за сетилото за светлина, а не очното петно. Ова било утврдено во почетокот на 20-от век кај претставниците од Euglenophyta. Имено, кај некои безпигментни еуглени кои содржат флагеларно проширување, а не поседуваат очно петно, тие имаат способност за фототаксија. На тој начин, утврдено е дека флагеларното проширување има функција на фоторецептор. Сепак, механизмот на функционирање на флагеларното проширување како рецептор не е доволно познато. Утврдено е дека најсилен фототаксичен одговор се јавува при светлина со 420-490 nm бранова должина (син дел од спектарот на целосната светлина), што укажува дека ова проширување мора да содржи жолт пигмент (*флавопротеин*) кој го апсорбира овој дел од спектарот.

Голци апарат - Голци апаратот е поставен помеѓу јадрото и контрактилната вакуола и често пати може да се забележи на светлосен микроскоп (слика 91). Оваа органела е со типична еукариотска градба и се состои од напластени рамни, дисковидни везикули или сакули (*Голци цистерни*). Кај некои претставници од Nannophyta и Prasinophyceae, клеточниот сид се состои од плочки со специфична структура и распоред. Овие плочки се синтетизираат во Голци апаратот, а потоа се излачуваат на површината на клетката.

Вакуоли со хризоламинарин - Најзначајна резервна материја е *хризоламинарин*, кој се наоѓа во воден раствор во посебни вакуоли поставени во задниот дел на клетката (слика 91).

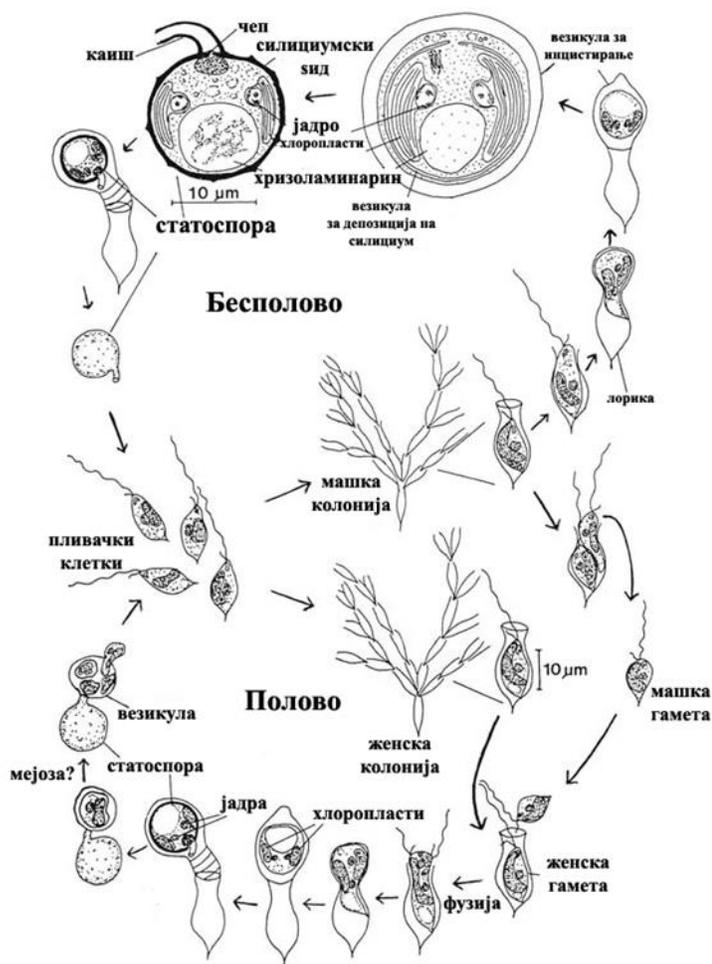
Клеточна делба - Пред да започне клетката со делба се формира нов пар на флагелуми (слика 90 h-k). Би можело да се очекува дека базалните тела на флагелумите би функционирале како центриоли за време на митозата (како што се случува кај некои организми), но кај *Ochromonas* тоа не се случува. Базалните тела се рециклираат за време на интерфазата и од нив се формираат нови флагелуми. За време на раната профaza настанува делба на Голци апаратот, како и формирање на *ризоласти*. Во текот на митозата, настанува делбеното вретено при што јадрената мембрана исчезнува. Тоа значи дека кај овие организми се јавува *отворен тип на митоза*. Половите на делбеното вретено се формираат од двата ризоласти за кои се поврзуваат микротубулите. Некои микротубули се континуирани и се протегаат од едниот до другиот пол (*интерзонални микротубули*), додека останатите се поврзуваат со хромозомите. Во анафаза хромозомите се тесно поврзани со дел од хлоропластниот ендоплазматичен ретикулум, од кого подоцна се формира новата јадрена обвивка. На крај на митозата (во телофазата), делбеното вретено е долго, постојано држејќи ги двете јадра раздвоени. Ова е во спротивност во однос на другите флагелати, како што е зелената алга *Chlamidomonas*, каде делбеното вретено се разложува во раната телофаза. По завршената јадрена делба, клетката се дели со инвагинација на клеточната мембрана.

Полово размножување кај *Chrysophyceae*

Кај *Ochromonas* не е утврдено полово размножување, но кај некои видови од оваа класа, како што е *Dinobryon*, утврдена е изогамија. *Dinobryon* е род чии претставници наликуваат на *Ochromonas*, но истите живеат во тенки, фини куќички. За време на половото размножување две вегетативни клетки, кои истовремено имаат и функција на гамети, се спојуваат. Кај некои видови флагелумите од двете клетки се извиваат околу себе и потоа клетките ги напуштаат своите куќички и комплетно се фузионираат (процес хологамија). Потоа, добиениот зигот формира типична хризофицејска циста. Кај други видови на *Dinobryon* можат да се разликуваат морфолошки многу слични машки и женски полови клетки. Женските клетки лачат **полов хормон** кој предизвикува машките клетки да ги напуштаат своите куќички и се движат кон женските клетки, по што настанува **хологамна фузија** на гаметите. По фузионирање на гаметите се формира циста – **статоспора** која обично е обвиткана со силикатна обвивка. Ртењето на цистата е проследено со мејотичка делба, што укажува дека овие организми се **хаплобионти**. Од цистата се формираат една до четири флагелатни клетки.

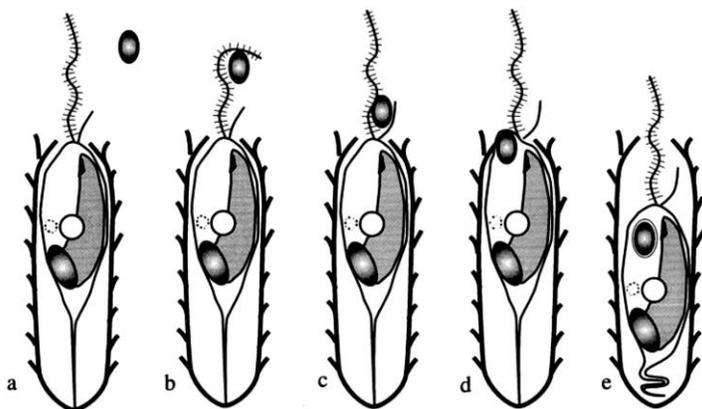


Слика 93. Животен циклус кај *Dinobryon* и СЕМ микрофотографија на статоспора (циста) на *Dinobryon cylindricum*.



Исхрана

Различни типови на исхрана се јавуваат кај претставниците од Chrysophyta: **фотоавтотрофија**, **сапротрофија** и **фаготрофија**. *Ochromonas granularis* може да живее комплетно хетеротрофно доколку се одгледува на хранителна подлога која содржи сахароза, така што може дури и комплетно да ги изгуби хлорофилните пигменти. Овој вид може да се исхранува и фаготрофно. Псеудоподиите се издолжуваат од телото на алгата и ги обвиткуваат бактериите или помалите алги, по што ги внесуваат во хранителни вакуоли и ги дигестираат. Псеудоподиите се формираат главно од предниот дел на клетката и во овој дел се формираат примарни хранителни вакуоли. Примарните вакуоли потоа се транспортираат до задниот дел каде храната со помош на ензими се дигестира во секундарни хранителни вакуоли. Дигестивните ензими потекнуваат од лизозомите кои се формираат од Голџи апаратот. Се смета дека фаготрофијата кај овие организми е примитивна карактеристика и ја наследиле од првите еукариотски организми (У-еукариоти). Кога клетките на *Ochromonas* се одгледуваат автотрофно, тогаш секундарните хранителни вакуоли служат за складирање на хризолaminaрин. Некои видови од *Ochromonas* имаат потреба од органски материи, како што се протеини, аминокиселини, шеќери, масти, како извори на азот и јаглерод.



Слика 94. Фаготрофија кај *Eryuxia pulchra*. Клетката има дршка на задниот дел со која е закачена за куќичката. (а) Долгиот камшик ги привлекува водата и честичките кон клетката, (б) Една честичка е фатена од долгиот камшик, (в) Честичката се вметнува помеѓу двата камшика, (д) Клетката ја обвиткува честичката, (е) Честичката се вметнува во хранителна вакуола во цитоплазмата. Дршката је вовлекува клетката во куќичката (лорика).

Еколошки и биолошки одлики

Златните алги денес имаат широко распространување на планетата, главно во пресните, браќичните, а помалку во морските, чисти води во умерено континенталната климатска зона. Посебно се типични за водите на *Sphagnum*-овите тресетишта. Главно, припаѓаат на групата на активни планктонери кои значително се развиваат во постудените периоди од годината. Во својата средина претставуваат важни продуценти на органската материја и кислород. Сепак, во услови кога видовите на *Mallomonas*, *Synura*, *Dinobryon* или *Primensium* се јавуваат во максимален развиток како „воден цвет“ предизвикуваат значајно намалување на квалитетот на водата, која има непријатен мирис на риба, и со тоа ограничување на нејзината примена. Непријатниот мирис е резултат на испуштање на

незаситени алдехиди кои потекнуваат од високиот состав на полинезаситените киселини во клетките. Овие хемиски материи се класифицирани како *испарливи органски компоненти од алгите* (AVOCs). *Primnesium parvum*, исто така, е познат како продуцент на силен *ихтиотоксин примнезин* кој причинува помор на рибите во рибниците или природните водни екосистеми.

Филогенија и еволуција

Chrysophyta претставуваат стара група на алги со фосилни остатоци пронајдени во слоевите од пред 1,5 милијарди години, а својот максимален развој го достигнуваат за време на Терциер. Во рамките на вештачката група Heterokontophyta денес се претпоставува дека типичната форма *Ochromonas* претставува основна градбена единица на клетка со флагелуми ('9+2'), од која еволутивно потекнуваат сите еукариотски форми со различни камшици. Сепак, во однос на останатите биохемиски, физиолошки и структурни карактеристики, златните алги филогенетски се многу блиски со дијатомеите (Bacillariophyta), жолто-зелените (Xanthophyta) и донекаде со кафеавите алги (Phaeophyta). Поради присуството на силициум во сидовите на поединечните видови златни алги се мисли дека директно од нив потекнуваат силикатните дијатомеи. Денес се *слепа гранка на еволуцијата* со слаб еволутивен капацитет за понатамошен развој во посложени морфолошки форми.

Класификација

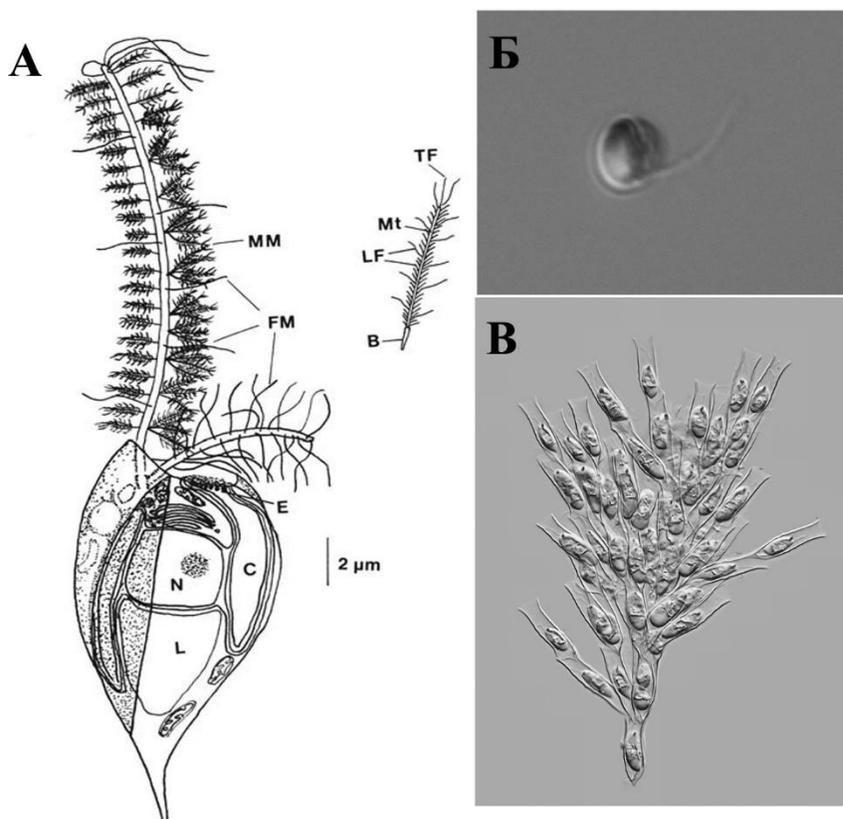
Таксономијата на златните алги претрпува големи и постојани промени во зависност од трендовите на истражување и новите сознанија. Денес класата Chrysophyceae е дел од царството Chromista и спаѓа во типот Ochrophyta, а содржи само неколку (8) реда кои ја опишуваат вкупната таксономска разнообразност на оваа богата група со видови на алги. Поради фактот дека станува збор за алги, кои претставуваат дел од растителното царство, во оваа прилика се определуваме за постара класификација, во која типот Chrysophyta е изделен на повеќе класи кои ја отсликуваат морфолошко-хабитуелната организација на видовите, нивната сродност и секако еволутивното усложнување на градбата како основа на традиционалните системи за класификација.

Класа Chrysomonadophyceae Поткласа Chrysomonadophycidae

Едноклеточни флагелатни претставници - монаден степен на организација

Еден претставник од златните алги со монадна организација - *Ochromonas danica* е опишан погоре (слика 90, 92). Неколку други родови имаат слична организација, како на пример *Chromulina* (слика 95), едноклеточна алга со само еден камшик (другиот е редуциран), која формира свои цисти на површината на водата (неустон). Од околу 50 опишани видови, *Chromulina rosanoffii* е почеста во езерата, рибниците и тресетиштата

каде, доколку масовно се развие, водата ја обојува темножолто. Некои од нив живеат во куќички во форма на пехар, како на пример *Dinobryon* (слика 95). Куќичките се составени од мрежа на целолузни фибрили во кои се сместени издолжени клетки со по 2 нееднакви камшика. По изогамиско спојување на целосните клетки настануваат цисти со кои алгатаги преживува неповолните услови. Од околу десет познати вида, *Dinobryon divergens* (слика 95), *D. sertularia*, *D. bavaricum* се почести во планктонот на чистите езера.



Слика 95. Претставители на Chrysomonadophycidae. (A) *Ochromonas danica*, шематски приказ на клетка, (Б) *Chromulina* sp., (В) *Dinobryon divergens*.

Легенда на шемата:

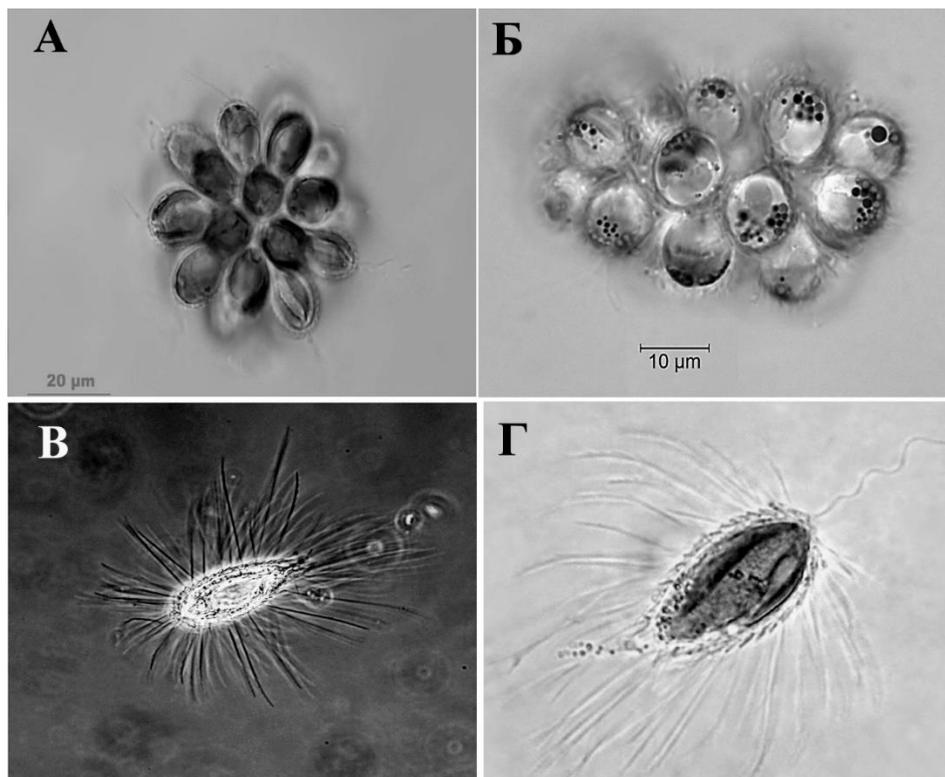
(В) Регион на базално поврзување, (С) хлоропласт, (Е) стигма, (М) фибрилно влакно, (L) леукозин, (LF) бочен филамент, (MM) микротубуларно влакно, (Mt) микротубула, (N) јадро, (TF) терминален филамент.

Колонијални флагелатни претставници

Кај овие организми, флагелатни клетки се поврзани меѓусебе, формирајќи колонија. Типичен претставник е родот *Synura*, кај кој сферичните или елипсоидните колонии се составени од многу клетки поврзани со нивните задни краеви (слика 96). Секоја клетка содржи по два хлоропласти и носи два нееднакви флагелуми. Околу клетката се наоѓаат плочки изградени од силикат. *Synura uvella* е почеста алга во планктонот на пресните води. Родот *Mallomonas* има јајцевидни клетки со панцир од силикатни плочки од кои потекнуваат долги влакнести силикатни израстоци со распоред типичен за секој вид пооделно. Од вкупно 60 познати вида *Mallomonas longiseta* и *M. caudata* (слика 96) се нешто почести во планктонот на езерата и рибниците.

Synura и блиските родови до неа (како на пример *Mallomonas*) се разликуваат од другите златни алги по низа карактеристики, како што се: содржат хлорофил *a* и *c*₁ (не *c*₂); не содржат типичен фоторецепторски апарат; плеуронематскиот (подолгиот) флагелум е

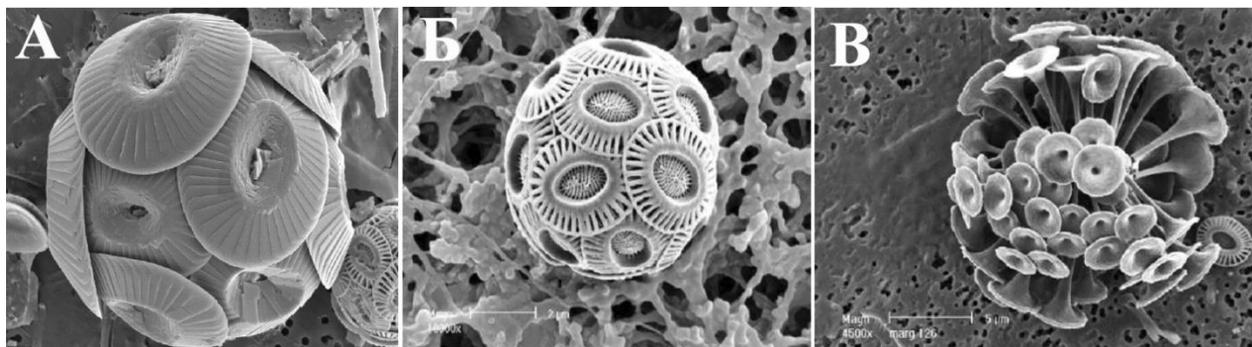
прекриен со тенки органски плочки кои се формираат во Голци апаратот; специфичен распоред на флагеларните корени; хлоропластната ДНК не е организирана во прстеновиден нуклеоид. Поради овие разлики во клеточната организација, некои автори сметаат дека претставниците од родот *Synura*, треба да се издвојат во посебна класа Synurophyceae.



Слика 96. Претставители на Chrysomonadophycidae. (A) *Synura uvella*, (Б) *Synura sphagnicola*, (В) *Mallomonas caudata*, (Г) *Mallomonas* sp. – видлив камшик и јасни влакнести силикатни израстоци.

Поткласа Coccolithophoridophycidae - коколити

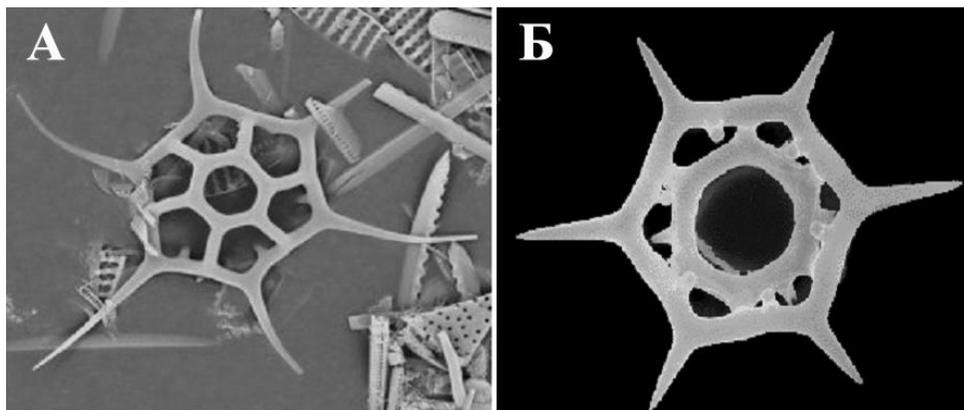
Модерните микроскопски претставители на коколитите денес се доминантни во планктонот на топлите мориња и океани. Нивната клетка е обвиткана со карбонатен панцир со различна градба и израстоци кои се важни во таксономијата на коколитите. На предниот крај на клетката поседуваат два камшика за движење. Оваа група на златните алги била многу повеќе развиена во периодот на Јура со голем број на видови кои денес се познати само како фосили. Нивните панцири се главниот составен дел на слоевите на Креда (обичната креда за пишување) каде во 1 cm^3 може да има и до 800 милиони клетки на коколити (лесно се забележуваат преку воден препарат припремен од струготини на кредата за пишување). *Coccolitus pelagicus*, *Emiliana huxleyi* и *Discosphaeria tubifera* (слика 97) се некои од рецентните претставители.



Слика 97. СЕМ микрофотографии на коколити. (А) *Coccolitus pelagicus*, (Б) *Emiliana huxleyi*, (В) *Discosphaeria tubifera*.

Поткласа *Silicoflagellatophycidae* - силикофлагелати

За разлика од коколитите, силикофлагелатите се златни алги со нежен внатрешен скелет од силициум кој им ја овозможува формата на клетката. Токму поради овие форми денес се смета дека следната голема група на алгите, силикатните алги или дијатомеите кои имаат целосен панцир формиран од силициум, потекнуваат од силикофлагелатите. Претставители се *Distephanus speculus* и *Dictyocha fibula* (слика 98).

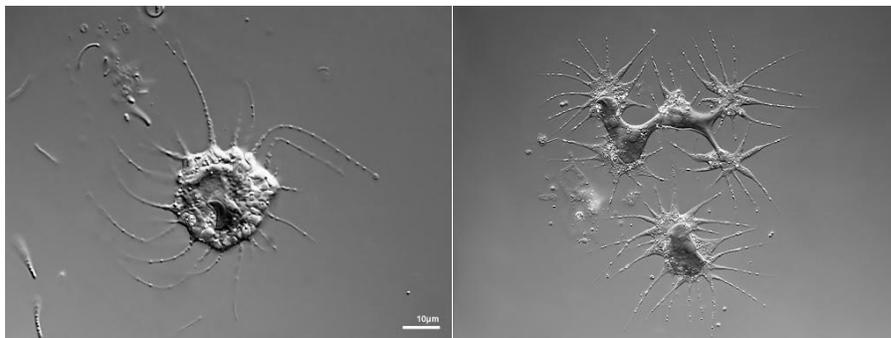


Слика 98. СЕМ микрофотографии на силикофлагелати. (А) *Distephanus speculus*, (Б) *Dictyocha fibula*.

Класа *Chrispodophyceae*

Ризоподијален степен на организација

Кај овие видови, клетките се голи и формираат псевдоподии кои честопати се именуваат како ризоподии бидејќи се тенки и филаментозни. Псевдоподиите се користат за внесување на хранителни честички. Типичен претставник е *Chrysamoeba radians* (слика 99), но класата опфаќа околу 200 познати видови кои главно живеат во неустонот, се движат слободно по дното или се прицврстени во куќички со или без дршка. Кај мал број на видови како *Chrysidiastrum catenatum* или видовите на родот *Chrysoarachnion*, клетките се поврзани со плазмодезми или ризоподии по делбата и формираат мали колонии.

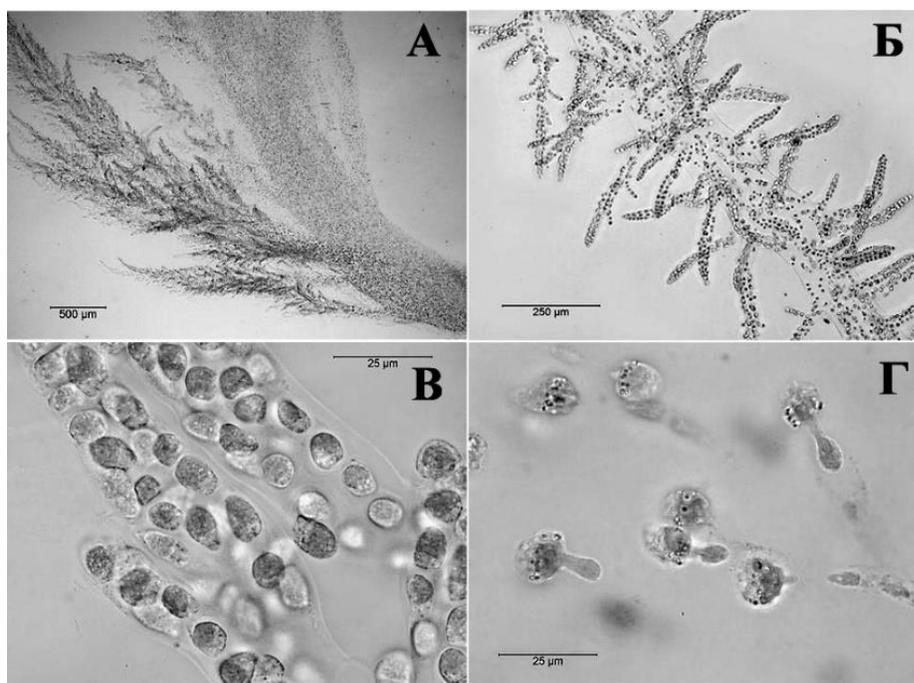


Слика 99. Морфолошки изглед на *Chrysamoeba radians* со поврзување на клетките преку ризоподии.

Класа Chrisocapsophyceae

Капсален (палмелоиден или тетраспорален) степен на организација

Кај палмеоидните форми, клетките се обвиткани со заедничка обвивка од слуз. Кај златната алга *Chrisocapsa*, голем број на клетки се обвиткани со заедничка топчеста слузеста обвивка. Од друга страна, кај *Hydrurus*, клетките (кои не содржат флагелуми) се поставени во голема, разгранета, слузеста обвивка (до 30 cm). Родот *Hydrurus* содржи повеќе видови од кои е најпознат *Hydrurus foetidus* (слика 100) кој често се среќава во планински потоци.



Слика 100. *Hydrurus foetidus* – хабитус. А – В Различно зголемување на грмушестите капсални колонии со неправилни клетки во слузеста материја; Г – Делба на клетките во колонијата.

Класа Chrysosphaerophyceae

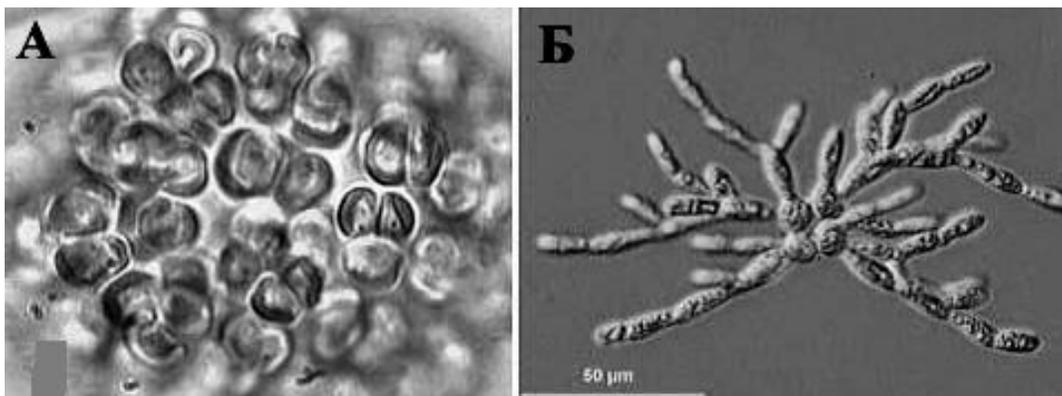
Кокоиден степен на организација

Овие алги се неподвижни и не содржат флагелуми. Секоја клетка е обвиткана со клеточен сид. Понекогаш клетките се поврзани во колонии. Типичен претставник е *Chrysosphaera paludosa* (слика 101).

Класа Chrysotrichophyceae

Трихален (филаментозен) степен на организација

Кај овој степен на организација, клетките се поврзани во разгранети или неразгранети филаменти. Кај родот *Phaeothamnion* талусот се состои од мали разгранети жбунести трихоми со два вида на клетки – покрупни осовински клетки и мали цилиндрични клетки на страничните разгранувања, а на почетокот јасно се издвојува една ризоидална клетка за прикрепување која кај *Phaeotamnion confervicola* (слика 101) служи за прикрепување на површината на другите покрупни алги како *Cladophora*, *Vaucheria*, *Tribonema* или на васкуларните растенија во постудените пресни води. Претставниците од овој род се размножуваат со помош на зооспори, кои наликуваат на клетките од *Ochromonas*.



Слика 101. Морфологија на капсални и трихални претставители на златните алги. А - *Chrysosphaera paludosa*, Б - *Phaeotamnion confervicola*.

Резиме на основните карактеристики на златните алги

1. Поголемиот број на видови се **слатководни** **едноклеточни** или **колонијални** организми со или без камшици;
2. Камшиците се поставени во близина на предниот крај (апекс) на клетките, не латерално;
3. Хлоропластите се златно-кафеави, бидејќи хлорофилот е маскиран со помошниот пигмент **фукоксантин**;

4. Во клетките се формираат сферични силициумски цисти, од силициумот кој се депонира во специјални везикули. Цистите се затворени со органски несилифицирани затвораачи. Кај неколку родови постојат силикатни плочки или израстоци на клетките;
5. Митозата е од „отворен“ тип; јадрената мембрана се распаѓа за време на митозата;
6. Веројатно сите видови се **хаплоидни**, посебно тие кои се размножуваат полово. Мејозата настанува во зиготата која е во исто време и спора за преживување (хипнозигота);
7. Малиот број морски претставители денес претставуваат значителна компонента на **пикопланктонот**. Најголемиот број слатководни видови се широко распространети, но главно ретки и во студените чисти води. Доколку поединечните видови се развијат во маса, водата рапидно го губи својот квалитет, се заматува и се обојува најчесто темножолто и непријатно мириса на распадната риба. Дел од видовите се и опасни продуценти на силни ихтиотоксини;
8. Стара група на алги со максимален развиток во Тријас. Најстара група на еукариоти со хетероконтни клетки кои како модел се задржани кај сите останати организми. Филогенетски, најблиско се поврзани со силикатните алги, кои најверојатно од нив и потекнуваат, жолто-зелените и помалку со кафеавите алги. Денес се **слепа еволутивна гранка** со слаб потенцијал за посложен морфолошки развиток.



Слика 102. Морфологија и боја на талусот кај различни претставители на златните алги. a) *Dinobryon bavaricum*, b) *Dinobryon divergens*, c) *Dinobryon sociale*, d) *Kephyrion cordatum*, e) *Kephyrion rubri-claustri*, f) *Mallomonas akrokomos*, g) *Mallomonas denticulate*, h) *Mallomonas globosa*, i) *Mallomonas helvetica*, j) *Mallomonas monograptus*, k) *Mallomonas paludosa*, l) *Mallomonas splendens*, m) *Pseudokephyrion pseudospirale*, n) *Synura sphagnicola* o) *Synura uvella* p) *Uroglena skujae* (според Klajić et al. 2014)

Тип BACILLARIOPHYTA (силикатни алги, дијатомеи)

Општи карактеристики

Последните литературни податоци (Round and Crawford 1990) упатуваат дека се познати преку 250 родови со повеќе од 100.000 видови на дијатомеи. Сепак, различните приоди во таксономијата на дијатомеите денес и доманицаијата на морфолошките одлики на микроскопските силикатни панцири, кои главно базираат на минијатурните разлики во градбата и големината на клетките, неретко видливи само на електронски микроскоп, ја издигнуваат бројката на можни таксони дури преку еден милион. Евидентно е дека систематиката на оваа голема и важна група на алгите сè уште ни од далеку не е завршена, така што дури по вклопување на сите биолошки, еколошки, цитолошки и генетски сознанија би можеле да имаме конечна претстава за вистинското богатство на видови и нивните меѓусебни клучни разлики кои би ги издвојувале како посебни видови (биолошки ентитети).

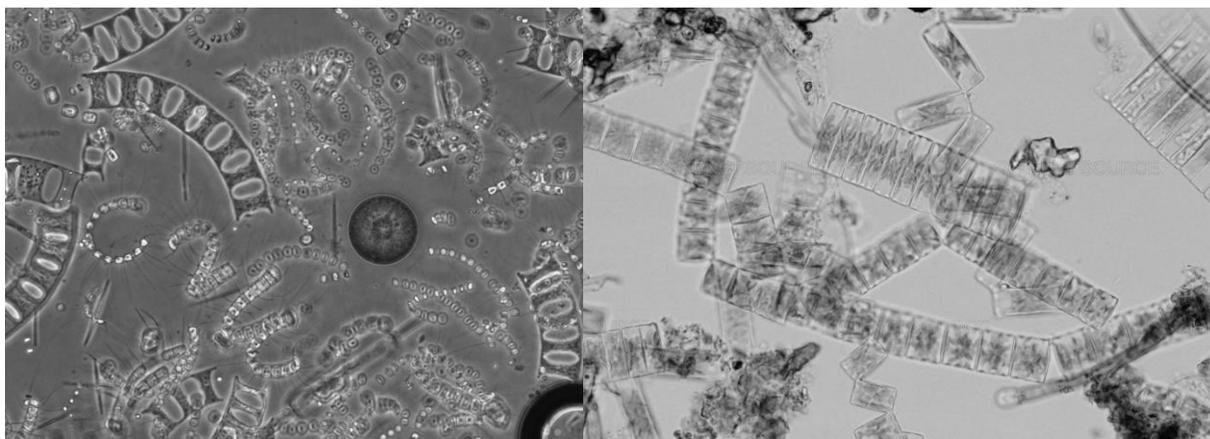
Дијатомеите, заедно со сино-зелените и зелените алги, се најраспространети алгални форми на нашата планета со масовна застапеност во морските и пресните води, влажните живеалишта, но и почвата. Фитопланктонот на океаните во голема мерка е составен од дијатомеи кои, во умерените и студените води богати со хранителни материи, се главно одговорни за високата примарна продукција, која достигнува $200-400 \text{ gm}^{-2}$ годишно фиксиран јаглерод (за споредба житните растенија достигнуваат до 2.500 gm^2). Иако поголемиот дел на светското море не е толку продуктивен, самата негова големина јасно укажува колкава е важноста на дијатомеите во продукцијата на органската материја преку својата фотосинтеза. Една од проценките говори дека вкупната продукција на биомаса на планетата, вода и почва заедно, се движи во рамките на $1.4 \times 10^{14} \text{ kg}$ сува материја годишно, од кои веројатно 20-25% отпаѓа на морските планктонски дијатомеи, а 15-20% на останатите планктонски алги (Werner 1977). Овие вредности го потенцираат квантитативното значење кое го имаат дијатомеите во функционирањето на екосистемите на Земјата, посебно во насока што сите останати организми директно зависат од нивната примарна продукција во синцирите на исхрана.

Во умерените климатски подрачја дијатомеите покажуваат два годишни максимума на својот развој, еден пролетен со поинтензивната соларна радијација и во присуство на доволни количества хранителни материи (посебно азот, фосфор и силициум) и еден помал есенски. Постојаното создавање на нови клетки во планктонот доведува до вистински „дожд“ од празни силициумски черупки кои паѓаат на дното на водните басени создавајќи богати наслаги во минатите геолошки периоди (особено Терциер), а кои денес се искористуваат како „дијатомејска земја“ или „дијатомит“ како филтери или абразивни материи (дури и во пастите за заби!), во градежништвото и прехранбената индустрија.

Дијатомеите се распространети во сите води, освен во најтоплите и хиперсолени термални извори. Често доминираат во фитопланктонот и фитобентосот на сите надморски височини (слика 103), ретко кој анализиран примерок од воден екосистем не

содржи дијатомејски клетки (Round et al. 1990). Растот и однесувањето на планктонските дијатомеи се под влијание на два главни фактора: достапноста на силициумот за изградба на клетките, и тенденцијата на нивните клетки да тонат кон дното како резултат на високата густина на нивните силициумски сидови.

Во сите води, дијатомеите можат да го искористат силициумот до многу ниски концентрации. Во отворените води на океанот нивото на силициум во водата е често многу ниско, поради што растот на дијатомеите зависи од транспортот на силициум од длабоките (богати со минерали и храна) води под термоклината. Тоа е основната причина што најбогатите дијатомејски популации се сретнуваат во близина на термоклината, која се наоѓа од 30-40 метри длабочина во умереното климатско подрачје, па дури до 120 метри длабочина во тропските океани. Нивниот пигментен состав, посебно дополнителните пигменти на хлорофилот како **фукоксантино**т, им овозможуваат активна фотосинтеза во длабочините и при значително редуцирана сончева радијација.



Слика 103. Планктонски морски (лево) и слатководни (десно) дијатомеи.

Планктонските дијатомеи имаат густина блиска или поголема од таа на водата, притоа тие немаат никакви органели за придвижување. Во неподвижна вода тие обично брзо тонат надвор од фотичната зона и се натрупуваат во седиментите. Но, ретко која вода е потполно мирна, посебно во фотичната зона која е разбранета од струење, ветер и вертикални движења - сили кои густите клетки на дијатомеите ги одржуваат во водниот столб. Сепак, ефикасноста на овој систем во голема мерка зависи од брзината со која клетките тонат кон дното, поради што дијатомеите развиваат серија адаптивни механизми за да го успорат својот пат кон дното (Walsby and Reynolds 1980), како:

- При еднакви услови, малите димензии на клетките може да се сметаат како адаптација. Во вискозни услови, во кои најчесто живеат планктонерите, тенденцијата на честичките да тонат кон дното (изразена преку нивната тежина) се зголемува по кубна формула на нивната линеарна димензија, додека површинскиот отпор кон тонењето расте само по квадратна равенка. Ова е основното објаснување зошто летниот планктон е главно составен од мали центрични планктонски дијатомеи

(*Cyclotella*, *Stephanodiscus*), додека во пролет и есен при посилна турбуленција во планктонот јасно доминираат крупните форми како *Aulacoseira*, *Asterionella* или *Tabelaria*;

- Планктонските форми често создаваат мукозна обвивка со мала густина која овозможува на клетките или колониите значително успорување на тонењето;
- Морските дијатомеи поседуваат и физиолошка адаптација преку процесот на замена на „потешките“ јони како калциумот и магнезиумот, со „полесните“ натриум и калиум во клетките. Овој метод нема ефект во пресните води поради ниската содржина на јони;
- Формата на планктонската алга, клетка или колонија, влијае врз брзината на тонењето. Иглестите (цилиндрични) форми на клетките како кај *Synedra* или *Nitzschia* или колонијата на *Aulacoseira* се сметаат за адаптација на планктонскиот начин на живот доколку односот должина - широчина надминува 7:1;
- Покрај хризоламинаринот како резервна материја, планктонските дијатомеи, главно продуцираат *масла* кои, во форма на масни капки во цитоплазмата, ја намалуваат специфичната тежина на клетките.

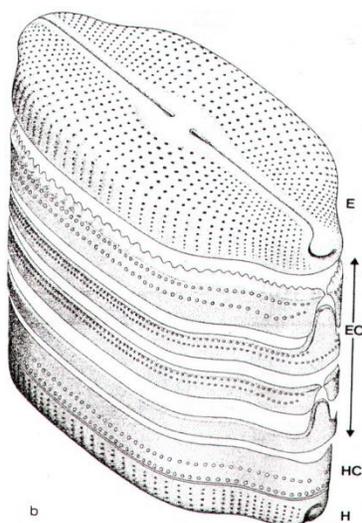
Екологијата на бентосните дијатомеи е далеку послабо проучена во однос на планктонските форми. Бентосот е далеку поразнообразен по бројот на видови и форми од планктонот, но поради поголемите проблеми во неговото истражување главно е изоставен од редовните анализи. Дури и поделбата на бентосни и планктонски форми во овој случај не е апсолутна поради фактот дека некои форми (како *Aulacoseira* видовите на пример) дел од животниот циклус поминуваат во „успиена“ состојба на дното, а дел во фаза на брз развиток во водниот столб. Помеѓу бентосните форми може да се направи груба поделба на формите кои живеат „закачени“ на површината на одредена подлога (*епифити* - на други растенија, *епилити* - на камен, *епизоични* - на животни) и оние кои слободно се движат по подлогата (*епипелични* или *ендопелични* форми). Генерално, бентосните форми немаат проблеми со тонењето кон дното или со недостиг на потребните материји за живот, поради што се однесуваат потполно различно од планктонските заедници.

Епифитските и епилитските дијатомеи најдобро се развиваат во вода. Сепак, мала и специјализирана флора пронајдена е помеѓу листовите на мовови или цветниците во тропските шуми, или како раст на почва и оголени карпи. Овие дијатомејски форми најчесто се нарекуваат *субареални* и опфаќаат видови како *Hantzschia amphioxys*, *Pinularia borealis*, *Diadsmis* spp., неколку други форми со рафа или долго-синцирестите *Orthoseira* видови. Овие заедници секако не се составени исклучиво од дијатомеи, туку и од бројни други алги тесно поврзани со значителни количества на секретирани мукозни материји во кои своја еколошка ниша пронаоѓаат и други организми. Ваквата сложена и недоволно истражена заедница се нарекува *метафитон* (Behre 1956).

Градба на клетките и морфологија на талусот

Дијатомеите се едноклеточни еукариотски микроорганизми. Тие се обоени и се исхрануваат автотрофно преку фотосинтеза; само мал број видови опстануваат хетеротрофно во темно доколку има достапен извор на јаглерод. Помалку од 10-тина видови се облигатни хетеротрофи, безбојни таксони кои припаѓаат на родовите *Nitzschia* и *Hantzschia* (Li and Volcani 1987).

Нема ништо необично во градбата на протопластот кај дијатомеите; тој ги содржи сите нормални еукариотски органели (јадро, диктиозоми, митохондри, пластиди...). Главната одлика е силициумскиот клеточен сид, единствен во живиот свет на планетата Земја. Тој е високо диференциран и скоро секогаш силно импрегниран со силициум ($\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$); кај определени форми дури 60% од сувата материја на клетката отпаѓа на силициумот. Сидот е повеќеслоен, секогаш составен од две големи, прецизно орнаментирани, половици наречени **валви** (слика 104) кои се поврзани со повеќе потенки структури наречени **појас** (плеура или цингулум). Горната рамна површина на клетката се нарекува **епивалва**, која заедно со своите плеурални појаси се нарекува **епитека**, додека долната **хиповалва** и последователно **хипотека**. Епитеката ја опфаќа хипотеката исто како капакот на петриевата плоча. Целосната клетка се нарекува **фрустула**.

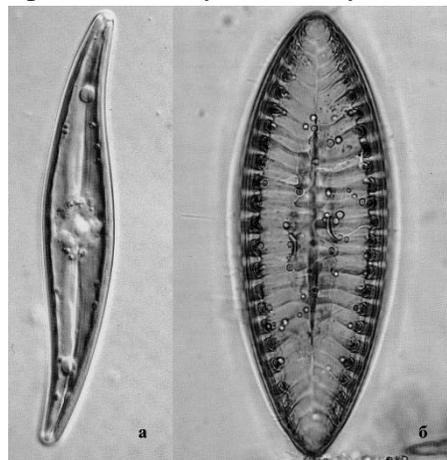


Слика 104. Шематски приказ на фрустула кај *Cosmoneis*. Е - епивалва, ЕС - епиплеурум, НС - хипоцингулум, Н - хиповалва.

Силициумскиот панцир во целост ја обвиткува клетката на дијатомеите во која јасно се забележува цитоплазмата потисната како тенок филм помеѓу силициумскиот клеточен сид и една, почесто две, големи централни вакуоли (слика 105). Јадрото е најчесто добро видно во центарот на клетката

во протоплазматичен мост, или на еден нејзин крај во близина на страничниот плеурален појас. Маслените телца, резервните гранули од хризоламинин и други инклузии исто јасно се забележуваат во цитоплазмата.

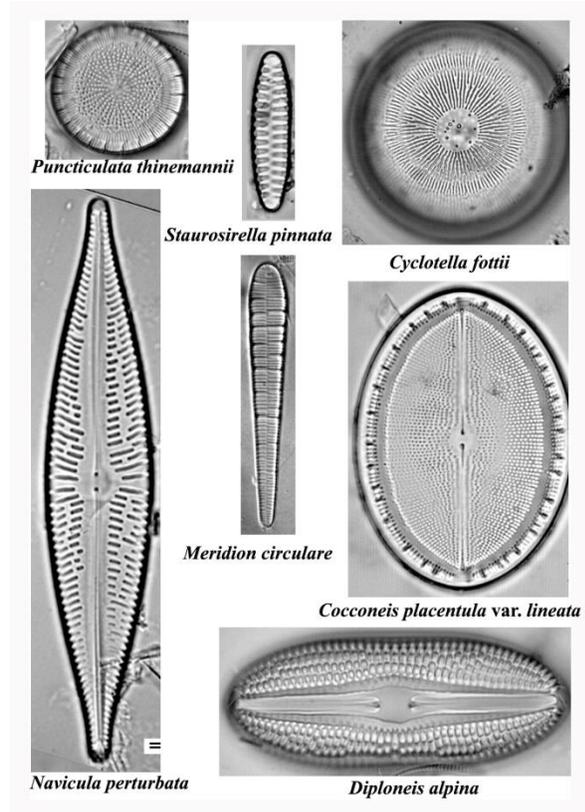
Контактот на внатрешната жива клетка со надворешноста се одвива преку разновидни отвори и пукнатини во силициумскиот клеточен сид. Нивната градба, ориентација, бројност,



Слика 105. Живи дијатомејски клетки: а) *Giosygma* sp., б) *Surirella* sp.

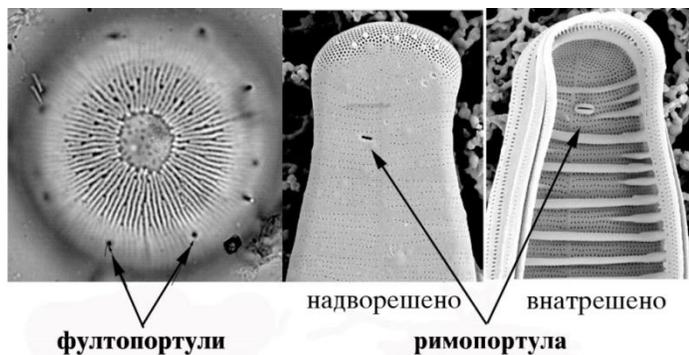
големина и распоред се еден од основните критериуми во таксономијата на дијатомеите. Основните орнаменти на сидот се:

- **ареоли (пори)** - отвори низ сидот на валвата кои се симетрично распоредени во циклични или линиски редови. Најчесто се покриени со потенок слој на перфориран силициум, деликатен и нежен слој **химен** или покрупен и робустен слој **крибра** (слика 106). Ареолите често создаваат правилни линии или **стрии** на површината на валвата кои се со различна големина, ориентација и број на редови на ареолите во нив;



Слика 106. Ареоли и нивен распоред на валвата кај различни видови дијатомеи.

- **портули** (цилиндрични канали низ сидот на клетките) (слика 107) - постојат два основни вида портули: **фултопортули** кои се среќаваат само кај центричниот ред *Thalassiosirales* и кои се со посложена градба во внатрешноста на клетката; и **римопортули** кои се среќаваат кај голем број таксони и нивната поставеност е специфична за поединечните видови. Функцијата на овие канали (цевки) низ сидот на клетките не е до крај јасна, но постојат докази за нивно учество во секрецијата на β -хитински фибрили (Herth 1979), па според тоа веројатно се важни во формирањето на колониите;

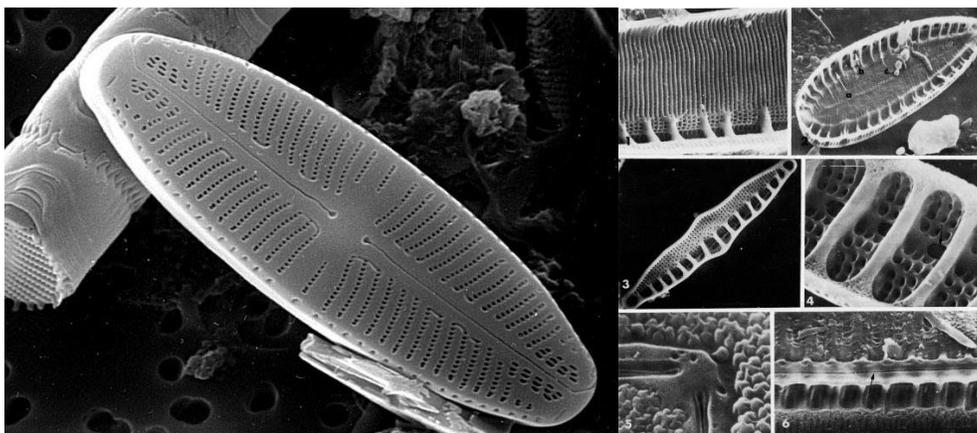


Слика 107. Фуртопортули кај *Cyclotella fottii* и римопортула кај *Diatoma ehrenbergii*.

- **рафа** (централна пукнатина кај пенантните дијатомеи) - карактеристична структура на многу пенатни родови, составена најчесто од една или две надолжни пукнатини во средината на

валвата и кои се најчесто одвоени со задебелен слој на силициум наречен „**централна нодула**“. На краевите на клетката рафата завршува со „**терминални нодули**“. Рафата е ретко обична пукнатина; повеќе е сложена творба во форма на '<' на напречен пресек

поради спречувањето на раздвојувањето на валвите по медијалниот дел поради тургорот и други притисоци. Должината, позицијата и структурата на рафата се важен таксономски карактер. Рафата може да биде централна или ексцентрична (слика 108); ексцентричната рафа е типична за родовите со дорзи-вентрална градба на клетките како *Amphora*, *Epithemia*, *Rhopalodia*, *Cymbella*... Во некои случаи рафата се протега околу целата должината по работ на клетката како кај *Surirella*, *Campylodiscus*, *Cymatopleura*, прекриена со куси силикатни мостови - **фибули** и претставува најсложено изградена **канална рафа**. Терминалните и централните завршетоци на рафата, исто така, се важни карактерни одлики.

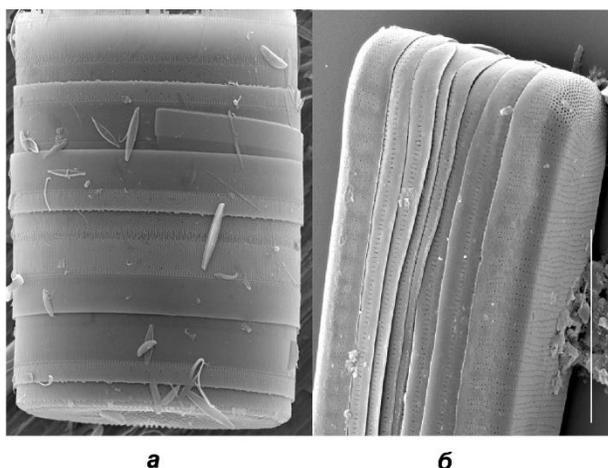


Слика 108. Рафа. Лево – правилна централна рафа кај *Navicula* sp., Десно – сложена канална рафа со јасни фибули кај *Surirella*, *Nitzschia* sp.

Рафата е главно вклучена во движењето на клетката. Видовите без рафа не можат активно да се движат. Така центричните дијатомеи, како и пенатните дијатомеи кои не содржат рафа се неподвижни. Дијатомеите кои содржат рафа се способни за **лизгачко движење** по супстратот. Според некои автори, движењето вклучува излучување на слузести материи. Се смета дека слузестите материи се движат по должината на рафата во спротивна насока од движењето на клетката, со што во позадината се остава трага од слуз. Според една од поновите теории за движењето на дијатомеите, процесот на лизгање се одвива според следниот начин. Везикулите кои содржат полисахарид ги ослободуваат полисахаридните микрофибрили во внатрешната страна на рафата по пат на егзоцитоза. Најчесто овој процес се случува на ниво на централни и терминални краеве на рафата. Потоа полисахаридните фибрили се издолжуваат и се протегаат преку надворешната страна на рафата. Тука истите се прикрепуваат за супстратот или кој било цврст објект. Од спротивна страна овие полисахаридни фибрили се прикрупени за цитоплазматичната мембрана. Потоа, плазмалемата се движи под површината на рафата во една насока влечејќи ги полисахаридните филаменти кои се прикрупени за неа. Ефектот на ова е движење во спротивна насока на движењето на цитоплазматичната мембрана. Се смета

дека движењето на цитоплазматичната мембрана се одвива со помош на протеински микрофибрили составени од актин.

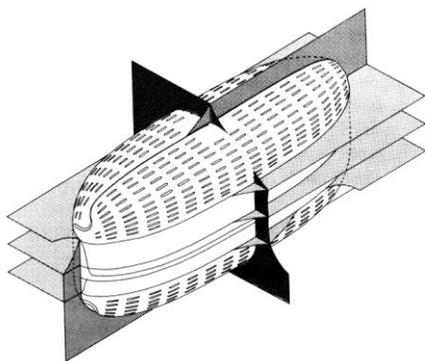
- **појас, плеура** (плеурални траки - копули (cupulae) - деловите на епитеката и хипотеката кои се преклопуваат на бочниот дел од клетката создаваат **појас**, или **плеура**, со три главни типа на траки: *луспести*, *отворени* и *затворени прстени* (слика 109). Нивната улога е да ја затворат и заштитат клетката, а во исто време и да дозволат зголемување на клеточниот волумен за време на клеточниот циклус. Најсложена градба на **валвокопулата** се среќава кај родот *Mastogloia* каде таа кон внатрешноста на клетката создава комплексен систем на внатрешни меурести комори и канали, кои на надворешната страна се отвораат со големи отвори.



Слика 109. Плеурални траки – копули кај:
а) *Ellerbeckia arenaria*, б) *Diatoma angusticostata*.

Една од важните особини на дијатомејските клетки е нивната симетрија (слика 110) според која се определуваа и припадноста на двете основни класи: Centrophyceae и Pennatophyceae. Доколку валвалната симетрија е радијална видовите

припаѓаат кон **центричните дијатомеи** (а), а доколку е билатерална тогаш се работи за **пенатни видови** (б). Разликуваме уште апикална и трансипикална симетрија (индицирани со различни тонови на сиво на слика 107) кои се важни во набљудувањето на посебните теки или при мерењето на степенот на торзијата околу оските на симетрија кај поединечните видови.



Слика 110. Шематски приказ на различни рамнини на симетрија кај една пенатна дијатомеа: апикална, трансипикална, валвлана симетрија.

Поради градбата на клетките во силициумска затворена кутија, дијатомеите секогаш се делат во иста рамнина поради што тие никогаш не достигнуваат посложена

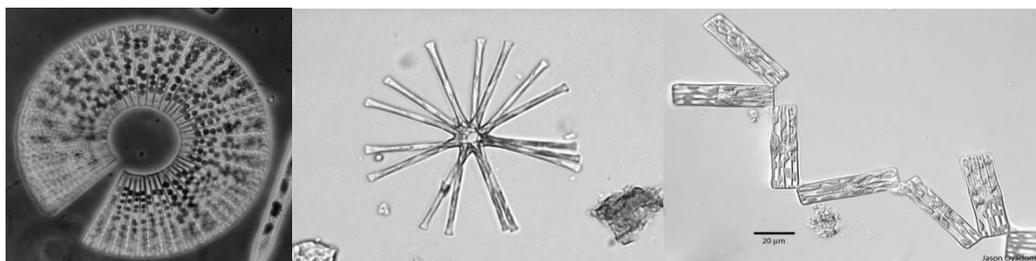
морфолошка организација од релативно едноставните колонии. Задржувањето на поединечните клетки во лабави колонии се одвива на следните начини:

- **Поврзување со заемно преплетени силициумски трнови** - многу дијатомеи формираат синцири преку заемно преплетени егзоскелетни трнови или други силициумски структури (римопортули кај *Rhizosolenia* или специфични израсоци на рафниот систем кај *Bacillaria*). Типичен пример е *Aulacoseira*, но енормно долгите синцири никогаш не се забележуваат.

- **Поврзување преку мукозни дршки** - дијатомеите без посебни силициумски структури на површината на клетките остануваат поврзани заедно најчесто преку **полисахаридни мукозни материи**. Клетките можат да се поврзат преку целата должина (*Fragilariopsis*) или преку само еден дел како кај многубројни претставници од *Diatoma*, *Nitzschia*, *Tabellaria* кои создаваат цик-цак или ѕвездовидни колонии (слика 111). Максимален развиток на таа форма се забележува кај колониите во форма на ладило на *Licmophora*. Групи на долги дршки на *Symbella* и *Gomphonema* чести се епифити на суберзни растенија и алги.

- **Клетки поврзани во мукозни цевки** - мукозни цевки формираат повеќе видови на разнородни дијатомејски родови: *Navicula*, *Gyrosigma*, *Symbella*, *Nitzschia*, со повеќе или еден низ на клетки во цевките.

- **Колонии поврзани со тенки нишки на полисахариди** - овој тип на поврзување се јавува само кај мал број на центрични родови, како *Coscinosira* и *Thalassiosira*. Утврдено е дека нишките за поврзување се чист хитин секретеран од римопортулите.



Слика 111. Колонии на планктонски дијатомеи. Како ладило – *Meridion circulare*; Свездовидна – *Asterionella formosa*; Цик-цак – *Tabellaria fenestrata*.

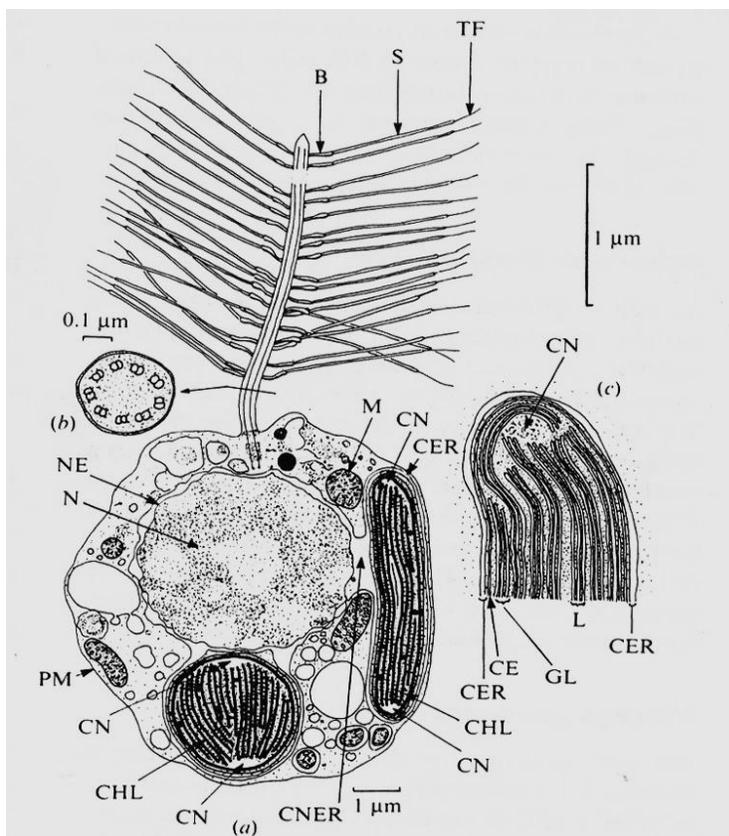
Дијатомеите се кафеави по боја (слика 139) поради помошниот пигмент фукоксантин присутен во хлоропластите. Покрај дијатомеите, фукоксантинот е присутен и кај златните (*Chrysophyta*) и кафеавите (*Phaeophyta*) алги. Исто така, во хлоропластите кај дијатомеите се присутни и други пигменти како што се *дијадиноксантин*, *дијатоксантин* и други. Од хлорофилите присутни се хлорофил *a* и *c*₂; кај мал број претставници утврдени се и хлорофил *c*₁ и *c*₃. Хлорофил *b* никогаш не се сретнува кај дијатомеите.

Сите споменати пигменти се сместени во хлоропластите. Многу од пенатните дијатомеи содржат два плочести хлоропласти, кои се периферно поставени а понекогаш и насечени. За разлика од нив, кај центричните дијатомеи најчесто се сретнуваат голем број

дисковидни хлоропласти. Секој хлоропласт најчесто содржи еден од неколку пиреноиди, кои можат да бидат централно поставени во хлоропластот или пак периферно во форма на продолжеток на хлоропластот.

Хлоропластите имаат иста ултраструктура како и кај другите претставници на хетероконтните организми. Тилакоидите се групирани по три во ламели (слика 112). Појасна ламела е присутна непосредно под хлоропластната обвивка, обиткувајќи ги останатите ламели. Прстеновиден нуклеоид е присутен во хлоропластот. Хлоропластот е обвиткан со ендоплазматичен ретикулум, кој е во продолжеток на јадрената обвивка. Хлоропластот на тој начин содржи четири мембрани.

Подвижни флагелатни клетки се јавуваат во животниот циклус кај некои центрични дијатомеи кои формираат машки гамети - *сперматозоиди*. Секој сперматозоид е јајцевиден и носи еден плаурнематски флагелум (слика 112). Ултраструктурните анализи (ТЕМ) покажуваат дека кај овој флагелум се јавува девијација на нормалната '9+2' градба на флагелумот. Имено кај овој флагелум отсуствуваат двете централни тубули, а присутни се само деветте периферни парови на микротубули. Дополнителна карактеристика е дека базалното тело се состои од девет парови, а не од девет триплети на микротубули. Сепак, како и кај останатите претставници на хетероконтните организми, *мастигонемите* се присутни кај плеуронематскиот флагелум и истите се со идентична градба.



Слика 112. Ултраструктура на дијатомејска флагелатна клетка: машка гамета кај центрични дијатомеи.

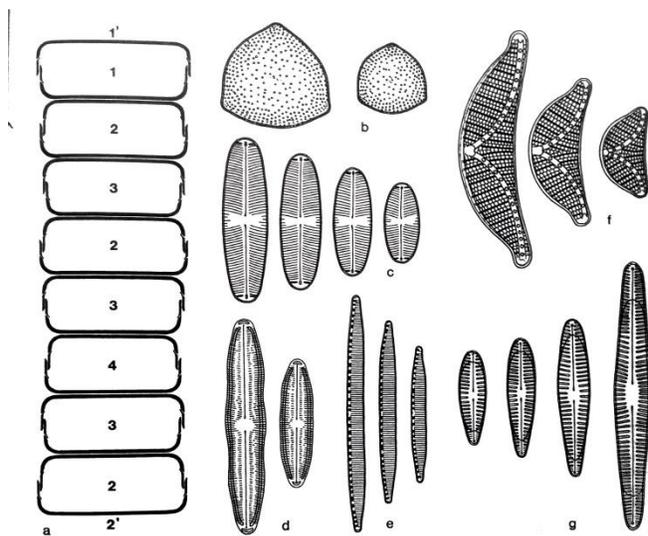
(a) Надолжен пресек низ цела клетка. (b) Напречен пресек низ флагелум: забележи дека отсуствуваат централниот пар на микротубули во аксонемата. (c) Детал на хлоропластот. В-основа на мастигонемите; СЕ-обвивка на хлоропластот; CER-хлоропластен ендоплазматичен ретикулум; CHL-хлоропласт; CN-прстеновиден нуклеоид; CNER-дел од ендоплазматичниот ретикулум помеѓу јадрото и хлоропластот. GL-појасна ламела; L-ламела составена од три тилакоиди; М-митохондрија; N-јадро; NE-јадрена обвивка; PM-плазмалема (клеточна мембрана); S-тубуларен дел од мастигонемите; TF-терминални влакненца на мастигонемите.

Размножување и циклус на развиток

Како и кај другите организми за време на клеточниот циклус, дијатомеите мораат да 'пораснат' скоро двојно во својот клеточен волумен, да го дуплираат бројот на клеточните органели, да ги реплицираат хромозомите, и на крајот да го споделат на еднакви делови целиот клеточен материјал на двете новонастанати ќерки клетки. Секоја ќерка клетка мора да синтетизира целосно нов клеточен сид, и тоа хипотека, бидејќи епитеката ја наследува од мајката клетка по делбата.

Поради градбата на своите клетки и можноста да клеточниот волумен разраснува единствено во една рамнина која ги раздвојува двете теки на нивото на плеурата, кај дијатомеите се забележени неколку специфични одлики во текот на митозата и клеточниот циклус. Тоа е високо организиран процес кој вклучува посебни везикули, тквр. *силициум депозициски везикули* (СДВ), посебна организација на делебните вретена, движења на јадрото и центрозомот, како и различните системи на микротубули и посебната делба и движења на пластидите (Round et al. 1990). Покрај евидентата цитолошка и морфогенетска важност на овие истражувања, за целите на оваа книга многу поважна е специфичната одлика на дијатомеите при секоја клеточна делба една од ќерките клетки да е со помала димензија.

Редукција на димензиите на новосоздадените клетки по митозата настанува поради тоа што новите валви и копули се формираат во внатрешноста на 'мајката клетка' и поради фактот дека двете нови ќерки клетки *секогаш надоградуваат хипотека* за својата нова клетка (слика 113). Редукцијата на големината главно е мала, но во текот на повеќе генерации тој ефект може да биде доста значителен. Кај големите форми на *Coscinodiscus* на пример, дијаметарот на валвите може да биде редуциран од 600 на 250 μm (*C.wailesii*), или од 200 на 50 μm (*C.asteromphalus*). Ваквите големи промени во димензиите често доведуваат до проблеми во класификацијата и идентификацијата на таксоните, посебно поради тоа што целосниот опсег на големините ретко е познат и документиран.

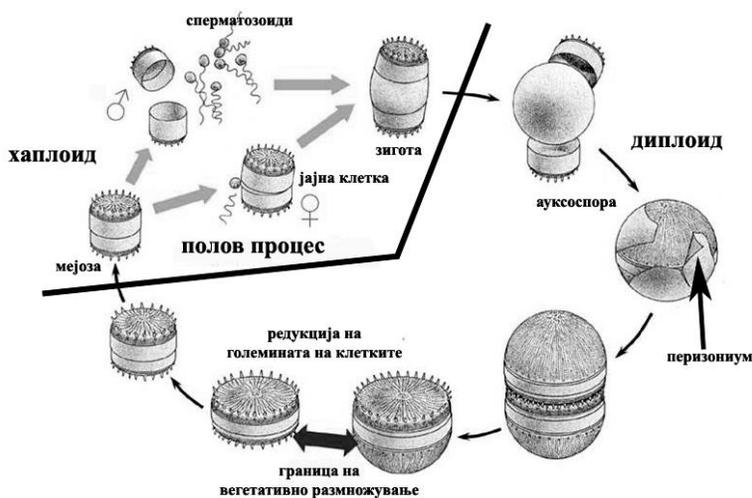


Слика 113. Клеточна делба и редукција на големината кај дијатомеите. (а) Делба на една клетка која формира синцир од 8 клетки, од кои клетката бр.1 е најголема, додека клетките бр.2, 3 и 4 се со последователна редуцирана големина. Валвите 1' и 2' се епивалва и хиповалва на оригиналната клетка во делба. (б)-(г) Примери на промена на големината и формата кај различните родови: (б) *Stictodiscus*, (в) *Sellaphora*, (д) *Brachysira*, (е) *Nitzschia*, (ф) *Epithemia*, (г) *Rhoicosphenia*.

За време на редукцијата на големината кај центричните дијатомеи нема поголеми разлики во изгледот на валвата. Кај пенатните форми, сепак се забележуваат различни промени, главно поради фактот што широчината на валвата кај нив се редуира значително помалку во однос на должината (слика 113). Така, покрај истата структура и карактеристики на валвата, нејзината форма кај пенатните дијатомеи може да се смени од линерно-издолжена, до овална, па дури и целосно кружна (како кај поединечни *Rhaphoneis* и *Delphineis* видови). Можни се и измени во поединечните делови на валвите како намалување на рострираните или главичестите завршетоци на валвите или поизразена хетерополарност кај помалите клетки (слика 113). Сето ова јасно предизвикува проблеми во класификацијата на таксоните.

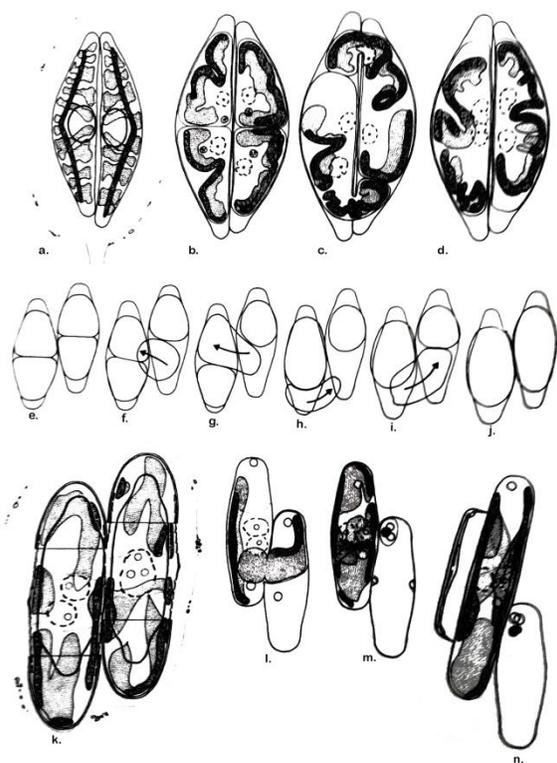
Вегетативната делба на клетките има свои граници. Базичните истражувања (Mann 1988) покажаа дека целосниот циклус на делби може да се протега и до 20 и повеќе години, но на крајот дијатомеите мораат да преминат во фаза на формирање на специјална зигота - **ауксоспора (спора на раст)** која настанува преку полов процес, или пак изумираат. Кај дијатомеите до денес како полови процеси се утврдени **оогамија**, **изогамија**, донекаде **аутомиксија** и **партеногенеза**.

Оогамијата кај дијатомеите доведува, преку различни патишта на создавање на половите клетки, до класично оплодување на голема женска јајна клетка со помали машки **сперматозоиди**, или поретко со голи **спермациуми** (*Rhabdonema*). Оогамијата е типична за центричните дијатомеи и, како први диплоидни организми во царството на растенијата, генезата на половите клетки е типична мејоза која се сретнува и кај сите останати диплоидни организми (слика 114). Продукт на спојувањето на двата гамета е **ауксоспора** со која се овозможува раст на новата клетка до генетски детерминирани димензии на видот.



Слика 114. Животен циклус на центрична дијатомеја. По серија на вегетативни делби, намалувањето на клетките доведува до полов процес и формирање на ауксоспора (перизониум – еластична обвивка на ауккоспората).

Пенатните дијатомеи полово се размножуваат со изогамија, процес во кој половите клетки не се разликуваат помеѓу себе, освен во физиолошки (генетски) поглед (**физиолошка анизогамија**). Типична одлика на овој тип на полов процес е дека самите вегетативни клетки се гаметангиуми, пришто мејозата се одвива во секоја од нив и продуцира 1-2 гамети без флагелуми (слика 115). За да се овозможи размена на гаметите кои немаат флагелуми, клетките се приближуваат една до друга во парови и се обвиткуваат во заедничка слузеста обвивка (слика 115 а, к). Во тие услови, плазмогамијата на гаметите се одвива на далечина од само неколку микрони од родителските клетки чии теки малку се раздвојуваат за да овозможат движење на гаметите. Подвижните дијатомеи со рафа, кога се сексуално активни, веројатно продуцираат хормони за привлекување на другите клетки во иста фаза; кај неподвижните форми без рафа приближувањето на клетките е главно пасивно, или преку многу ограничени движења, на пример кај *Synedra tabulata* (Hopkins 1969). Резултат на изогамијата се 1 или 2 **ауксоспори** кои растат биполарно во правец на издолжување на пенатните дијатомеи до генетски детерминираната големина на видот.

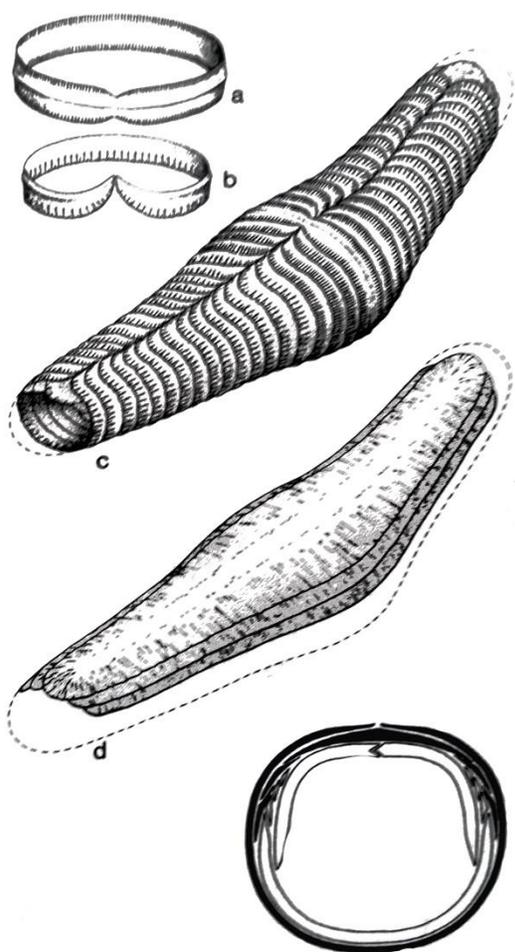


Слика 115. Изогамија кај пенатните дијатомеи. (а)-(d) *Cymbella lanceolata*: (а) Спарени гаметангиуми во мејотична профаза, во заедничка слузеста обвивка. (б) Гаметангиумите по придвижувањето на гаметите за да се постават од страните на медијалната рамнина. (в) Миграција на гаметите со плазмогамија. (д) Зиготи во внатрешноста на гаметангиумите. (е)-(j) *Gomphonema parvulum*: Шема на движењата на гаметите и оплодувањето преку физиолошка анизогамија. (к) *Neidium*: Растечки зиготи (ауксоспори); во една од нив настапила кариогамија. (l)-(n) *Sellaphora pupula*: плазмогамија и миграција на гаметите (l), (m) и раст на ауксоспората (n). Гаметангиите на *Sellaphora* продуцираат само по една гамета во клетките, за разлика од *Cymbella* и *Gomphonema* кои создаваат по две. сл. 59.

Најголем дел на дијатомеите се размножуваат полово според гореопишаните процеси. Кај помал дел сепак забележени се процеси на автооплодување (**автомиксија**) кои можат да се поделат на две главни групи: **педогамија** - кога фузионираат две гамети од ист гаметангијум, и **автогамија** - кога се спојуваат само јадрата на гаметите, без целосна фузија на протопластите, процес, исто така, наречен **партеногенеза** (Drebes 1977). Автогамијата е утврдена кај *Cyclotella meneghiniana*, *Melosira nummuloides* од центричните и кај *Synedra ulna*, видови на *Cymbella* и *Gomphonema* од пенатните форми. Во секој случај, недостигот на рекомбинацијата на гените и половото размножување се секундарна

појава при определени услови кога формирањето на ауксоспорите е попречено од различни причини.

Продуктот на половиот процес, зиготата или **ауксоспора**, настанува на сложен начин преку формирање на полисахаридна еластична обвивка наречена **перизониум** (слика 116). Перизониумот е тој што дозволува разраснување на теките до големина на генетски условена за дадениот вид. Новосоздадените теки, наречени како **иницијални клетки** се ослободуваат од ауксоспората со силно разраснување во радијален или билатерален правец и со разложување на перизониумот кој ги обвиткува.



Слика 116. Перизониум кај *Rhicosphenia abbreviata*. (a) Примарни трансверзни перизонијални траки. (b) Една од пресечените трансверзни перизонијални траки. (c) Целосна перизонијална обвивка од вентрална страна. (d) Како и (c) но со отстранети трансверзни траки за да се видат лонгитудиналните траки. (e) Напречен пресек на иницијална клетка со 5 лонгитудинални перизониумски траки (во црно) и иницијални епитека и хипотека под нив.

Дијатомеите поседуваат уште еден начин на размножување, поточно преживување, во неповолни услови. Терестичните, ареални, дијатомеи поседуваат способност да издржат долги периоди на суша со тоа што вегетативните клетки преминуваат во **анабиотични „успиени“ клетки** без некоја посебна морфолошка разлика. Истото се среќава и кај определени слатководни планктонски форми, *Aulacoseira* таксоните на пример, кај кои единствена разлика помеѓу вегетативните и „успиените“ клетки е во подебелите клеточни сидови, поголемата концентрација на резервни материи и масла, и тркалезната форма на пластидите (Lund 1954).

Таквите клетки преживуваат во анаеробната мил и повеќе децении. Помал број на видови создаваат **трајни спори** забележени кај родовите *Eunotia*, *Diatoma*, *Meridion*, *Achnanthes*, *Nitzschia* и *Navicula*. Тие можат да бидат егзогени, полуендогени и ендогени по својата поставеност во клетките, и од 1 до 4 спори по клетка. Нивната морфологија јасно се разликува од вегетативните клетки. Покрај пресушувањето на водниот биотоп, бројни надворешни фактори како достапност на различни хранителни материи (N, P, Fe, Si),

температура, интензитет на светлина и рН, поединечно или во комбинација, индуцираат создавање на трајните спори.

Еколошки и биолошки одлики

Покрај главните биолошки и еколошки одлики на дијатомеите наведени на почетокот, потребно е да се истакнат и следните специфични карактеристики на оваа богата и разнообразна група на алгите. Имено, покрај планктонските и бентосните форми, некои од дијатомеите растат на површината на животните. Овие **епизоични дијатомеи** можат да се видат на површината на хидроидите, черупките на многу мекотели и ракчиња (*Synedra cyclopus*), па дури и на кожата на рбетниците; китовите често имаат богат раст од *Epipellis* spp. на својата кожа, а подоцна се откриени и на венстралните пердуви кај водните птици.

Посебно интересни се **симбиотските односи** на дијатомеите со другите организми. Само мал број на дијатомеи досега се утврдени како домаќини на други организми, најпозната е симбиозата на видовите од *Rhizosolenia* со цијанобактеријата *Richelia intracellularis* која во внатрешноста на дијатомејата домаќин фиксира атмосферски азот. Слатководните дијатомејски видови на *Epithemia* и *Rhopalodia*, исто така поседуваат ситни ендосимбионти блиску до јадрото кои фиксираат азот. Сите поголеми бентосни фораминифери кои живеат во плитките тропски и суптропски мориња се домаќини на ендосимбионтски алги. Бентосните фораминифери во себе вклучуваат алги од различни групи, но сепак како најдоминантна група се јавуваат пенатните дијатомеи. На пример, фораминиферите од родот *Amphistegina* како ендосимбионти содржат дијатомејски видови од родовите *Navicula* и *Nitzschia*.

Односот на поединечните родови и видови дијатомеи кон еколошките параметри на водните екосистеми, посебно според температурата, салинитетот, рН вредноста и концентрациите на хранителни материи одамна е забележен во науката и претставува основа на различните системи за класификација на водите. Таквите **биоиндикатори**, или организми кои со своето присуство или отсуство од определен екосистем укажуваат за квалитетот на истиот, во групата на дијатомеите се издиференцирани како **олиго-поли халобни** (според соленоста на водата), **олиго-еутрофни** (според концентрацијата на хранителни материи), **олиго-полисанпробни** (според 'вкупниот капацитет' на водата) или **ацидо-алкалифилни** (според рН реакцијата). Специфичниот состав на дијатомејските заедници во определените еколошки услови на средината беа предмет на проучување на многу автори при мониторингот на водните екосистеми (Krstić 1995) и предложени како еден од најрелевантните индикатор организми (Krstić et al. 2007) за примена на мониторингот во новата ЕУ Директива за водите (WFD 2000).

Долготрајноста на силициумскиот панцир на дијатомеите во седиментите на некогашните и сегашните водни екосистеми претставува исклучителна можност да се проучуваат еколошките карактеристики на животната средина во минатото и нивните измени во текот на геолошките периоди - основни цели на научната дисциплина

палеоекологија. Ваквите истражувања стануваат уште позначајни денес во услови кога човекот се соочува со ефектите на **глобалното затоплување** и **климатските промени** и важноста да негативните хумани активности во емисиите на гасови на 'стаклена градина' и останати загадувачки материи во животната средина се издвојат од нормалните природни процеси на климатските сукцесии (на пример, глацијални и интерглацијални периоди). Перфектно сочуваните дијатомејски силициумски фрустули во седиментите на почвените или водните екосистеми мошне добро го откриваат составот на зедниците во поединечните геолошки слоеви (седиментните профили се добиваат со дупчење во дното на водните басени или почвите) кои прецизно се датираат, главно со радиометриски и геомагнетни методи. Со тоа, доминантните дијатомејски заедници во слоевите ни укажуваат каква била еколошката средина во определениот слој (геолошки период), на пример дали водата била солена или пресна, кисела или базна, олиготрофна или еутрофна, со силна или слаба примарна продукција и слично. Уште поважни сознанија се добиваат преку компарацијата на различните слоеви помеѓу себе и во однос на денешните услови, со што се открива сликата на еволуцијата на еколошките услови во тој специфичен екосистем, и дистинкцијата помеѓу хумано индуцираните и природните измени на екосистемот (Krstić et al. 2012). Мал број на организми можат да бидат искористени во ваквите истражувања, главно поради целосното исчезнување на нивните клетки во седиментите; дијатомеите оставаат јасна трага за своето постоење и за условите во кои живееле.

Уште една од многу специфичните апликативни особености на дијатомеите е нивното искористување во **судската медицина и криминалистика**, посебно при утврдување на утопувањето (давењето во вода) на хуманите жртви (Krstić et al. 2002). Основната премиса за утопувањето е дека жртвата инхалира или проголта значително количество вода, а со неа и дијатомејски клетки кои потоа се депонираат во различните ткива и органи на жртвата, и од нив можат да се изолираат во специфична лабораториска процедура. На тој начин, истражувачот може да потврди дали дошло до утопување, каде е утопена жртвата, во кој временски период и на тој начин да придонесе, заедно со другите форензички методи, за конечниот заклучок.

Филогенија и еволуција

Филогенијата на дијатомеите, покрај сите научни обиди за нејзино прецизно утврдување, и денес останува нејасна. Според една класификација (Cavalier-Smith 1986) тие се поместени во царството **Chromista**, поради доминацијата на кафеавите пигменти над хлорофилите, а според друга во царството **Heterokonta**, поради присуството на мастигонемите на едниот од камшиците и хлоропластниот ендоплазматичен ретикулум. Двете класификации базираат на премисата дека наведените основните карактеристики се појавиле само еднаш во текот на еволуцијата (таканаречен **Ур-организам**) и потоа се наследуваат од сите последователни видови заедно со денешните кои ги поседуваат. Но, поради јасен недостиг на фосилни податоци за постоењето на таквиот организам и

можната серија на симбиотски случки во еволуцијата на видовите кои јасно ги прикриваат карактеристиките на основниот предок-организам, денес (Round 1981) е прифатен ставот дека дијатомеите припаѓаат на цела група „кафеави“ организми со своја специфична еволуција. Докажаната морфолошка сродност помеѓу дијатомејскиот род *Corethron* и *Mallomonas* од златните алги - Chrysophyta јасно укажува на нивната филогенетска и еволутивна блискост. Конечно, единствено уште кај поткласата *Silicoflagellatophycidae* од златните алги се сретнува внатрешен силициумски скелет; факт доволен за силна поддршка на еволутивната сродност на овие две групи организми. Поставувањето на дијатомеите на ниво на класа во некое од наведените царства или на ниво на тип има исклучително мало влијание во проучувањето на оваа јасна диплоидна група алги.

Најстарите фосили на дијатомеите познати се од периодот на Рана Креда (пред 120 милиони години) и сите се морски таксони кои припаѓаат кон централните дијатомеи. Првите морски претставници на пенатните дијатомеи откриени се во слоевите на Доцна Креда (пред 70 милиони години), но дијатомеите во океаните не ја достигнуваат својата денешна доминација се до Миоцен (пред 24 милиони години). Најстарите познати слатководни дијатомеи пронајдени се во слоевите на Ран Терциер (пред 60 милиони години) и припаѓаат кон пенатните форми (Tarran 1980).

Класификација

Како едноклеточни микроорганизми познати уште од почетокот на микроскопијата кога Leeuwenhoek во 1703 година прв ги означува како „анимакули“, дијатомеите претрпуваат големи измени во нивната систематика и класификација. Дури и до денес, систематиката на дијатомеите е главно базирана на морфолошките карактеристики на силициумскиот панцир на клетките, посебно на валвите. Многу малку внимание е посветено на протопластот или репродуктивните односи како таксономски карактери, што денес е уште поизразено со употребата на електронските микроскопи во откривањето на се поситни морфолошки разлики помеѓу две клетки. Постојат многу малку податоци за меѓусебната хибридизација помеѓу морфотиповите, биохемиско-физиолошките адаптации на изолираните популации од еден ист вид или за генотипот на морфолошки идентичните клонови од еден ист вид. Според ова, **биолошкиот концепт на видот** во однос на дијатомеите е ставен под силен тест, главно поради историскиот тренд да морфологијата и хабитусот на клетките биде примарен карактер во определувањето и групирањето на таксоните. Тоа е и основната причина што денес бројот на видовите варира во огромни рамки, од 10^5 до 10^7 , и веројатно е доста далеку од реалната состојба во природата, а во многу зависи од личното мислење на поединечните истражувачи. Биолошки кажано, овој моментален тренд во систематиката на дијатомеите во многу потсетува на хипотетичниот заклучок дека две зебри од степите во Африка се засебни видови само поради разликите во нивните линии на кожата, без било какво дополнително биолошко толкување. Јасно е дека ваквиот концепт секако е далеку од реалноста и веројатно ќе биде надминат во иднина.

Покрај различните приоди и предлози за класификацијата на дијатомеите во литературата (еден од подобрите прегледи на таа тема претставен е од Round и соработниците од 1990 година), историскиот приод на поделба на типот *Bacillariophyta* на две класи - *Centrophyceae* (центрични дијатомеи со радијална симетрија) и *Pennatophyceae* (пенатни дијатомеи со билатерална симетрија) сè уште е задржан во науката и е доволно јасен за презентација во оваа прилика. Големiot број на поткласи, редови и фамилии претставен е со типичните форми и ограничен на достапниот волумен на книгата.

Класа *Centrophyceae*

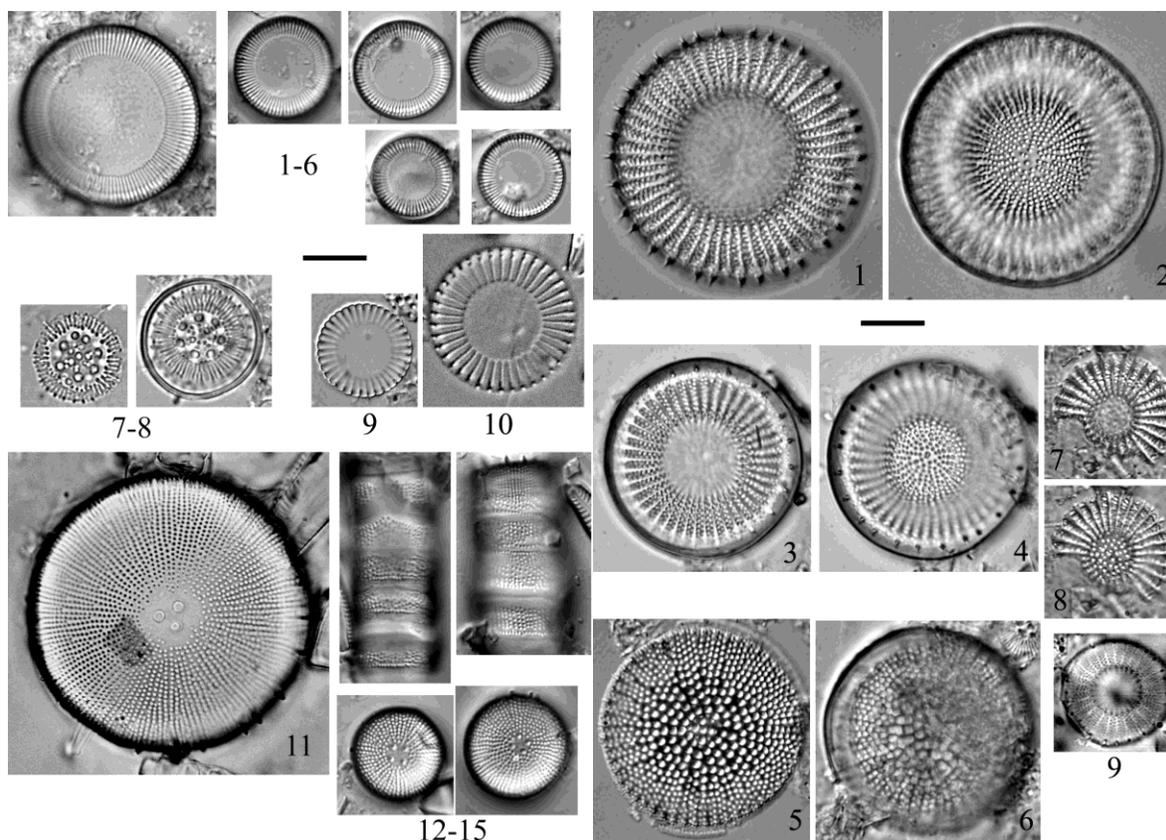
Во класата припаѓаат дијатомеи со овални, елиптични или полигонални клетки (слика 117). Валвите никогаш не поседуваат рафа, а структурите на нивната површина се организирани радијално околу центарот. Половото размножување е оогамија при која диплоидното јадро продуцира хаплоидни јајни клетки или сперматозоиди кои поседуваат единечен плеуронематски флагелум (хетероконтни форми). Зиготата по оплодувањето прераснува во ауксоспора на раст. Центричните дијатомеи се **типично морски претставители**, со далеку помал број таксони во пресните води. Тие се доминантно едноклеточни планктонски форми кои можат да создаваат и кончести колонии со поврзување на соседните клетки, најчесто преку различните силициумски израсоци. Вегетативните клетки не се движат активно, туку се одржуваат во планктонот со различни прилагодби за да го успорат пропаѓањето; видовите на *Aulacoseira* и *Melosira* поради тоа се среќаваат и во бентосот но активниот развиток секогаш го остваруваат во планктонот. Во чистите олиготрофни води најчесто се среќаваат крупни ендемични центрични форми, како на пример *Cyclotella fottii* (слика 135) во Охридското Езеро, додека еутрофните води богати со храна поддржуваат масовен развиток на ситни видови како *Cyclotella meneghiniana* (слика 117) или долги филаментни колонии на *Aulacoseira granulata* (слика 118) на пример. Во поновата литература (Round et al. 1990), оваа класа е поделена на 8 поткласи со вкупно 22 реда, но според денешниот тренд на истражувања конечната класификација е далеку од целосна.

Поткласа *Thalassiosirophycidae*

Ред *Thalassiosirales*

Помеѓу повеќе морски планктонски таксони на родовите *Thalassiosira*, *Planktoniella*, *Minidiscus*, *Skeletonema*, родовите *Cyclotella*, *Cyclostephanos* и *Stephanodiscus* се доминантни слатководни планктонери со ситни центрични клетки или куси синцирести колонии. Од околу 100-ина видови на *Thalassiosira* само 12 се утврдени во пресните води при што *T. fluviatilis* е типичен вид на големите еутрофни реки. *Planktoniella sol* и *P. muriformis* се опишани од тропските океани, додека *Minidiscus comicus* и *Skeletonema costatum* понекогаш доминираат во приобалните делови на морињата. Преку 110 таксони од родот *Cyclotella* припаѓаат кон слатководниот планктон; само два вида се опишани од

плитките морски крајбрежни води, веројатно како еволутивна адаптација од пресните кон бракичните и морските води. Почести таксони се *Cyclotella meneghiniana*, *C.comta*, *C.stelligera*, како и *Stephanodiscus dubius*, *S. rotula*, *S.astraea* и други.



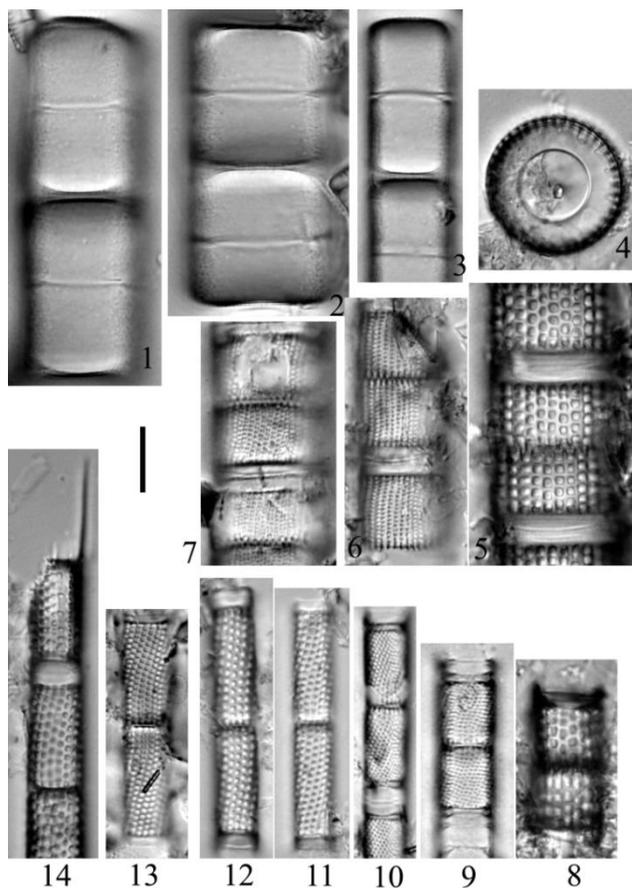
1-6. <i>Cyclotella bifacialis</i> Jurilj.	1-4. <i>Stephanodiscus neoastraea</i> Håkansson & Hickel.
7,8. <i>Discostella</i> sp.1.	5,6. <i>Coscinodiscus</i> sp.
9,10. <i>Cyclotella meneghiniana</i> Kützing.	7,8. <i>Stephanodiscus galileensis</i> Håkansson & Ehrlich.
11. <i>Orthoseira roseana</i> (Rabenhorst) O' Meara.	9. <i>Stephanodiscus medius</i> Håkansson.
12-15. <i>Orthoseira dendroteres</i> (Ehrenberg) Crawford.	

Слика 117. Претставители на Thalassiosirales.

Поткласа Coscinodiscophycidae Ред Coscinodicales

Во оваа поткласа припаѓаат 11 редови во кои главно се поместени рецентни и фосилни колонијални претставители на морскиот планктон, многу поретко слатководни таксони. Позначајни се редовите *Coscinodiscales*, *Melosirales* и *Aulacoseirales* чии претставители се прикажани подолу (слика 118). Родот *Coscinodiscus* има мали дисковидни (како паричка) клетки кои живеат слободно, често во голема маса, во

морскиот планктон. Мал број видови опишани се од езера во кои водата има висока спроводливост (висок процент на присутни јони во водата), но тие податоци не се потврдени. Поради нејасната систематска припадност, поголем број на таксони од овој род се преместени во други сродни родови. *Coscinodiscus argus* е типичен претставител на родот, а *C. perforatus* се среќава во Северното Море. Родовите *Melosira* и *Aulacoseira* опфаќаат таксони кои најчесто се поврзани во конци преку мукозни нишки (*Melosira*) или неправилни силициумски трнови (*Aulacoseira*). *Melosira varians* е чест вид во бентосот на пресните води, додека *M. nummuloides* и *M. moniliformis* се жители на морскиот бентос. *Aulacoseira italica*, *A. granulata*, *A. islandica*, *A. distans* често се забележуваат во слатководниот планктон.



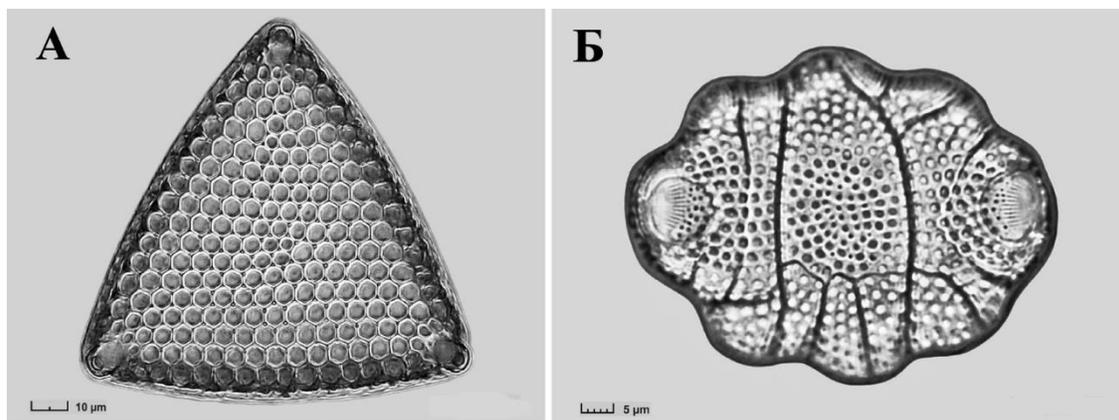
Слика 118. Претставители на Coscinodiscophycidae. 1-3. *Melosira varians*, 4,5,8. *Aulacoseira muzzanensis*, 6. *Aulacoseira islandica*, 7,9,10. *Aulacoseira ambigua*, 11-14. *Aulacoseira granulata*.

Поткласа Biddulphiophycidae

Ред Biddulphiales

Четири редици поместени во оваа поткласа *Triceratiales*, *Biddulphiales*, *Hemiaulales* и *Anaulales* опфаќаат морски рецентни и фосилни видови важни во изучувањето на еволуцијата и филогенијата на дијатомеите во целост. *Triceratium fавus* е типичен претставител на триаголните форми од валвална, и тесно елиптични од плеурална страна, со слабо издигнати делови на аглите и вдлабена централна зона. *Triceratium*

reticulatum се јавува во естуариите. *Biddulphia biddulphiana*, *B. regina* и *B. tuomeyi* имаат робусни (силно силифицирани) клетки, правоаголни од валвална страна и со јасно издолжени полови. Формира цик-цак колонии кои често се забележуваат закачени на подводните растенија или во крајбрежниот морски планктон.



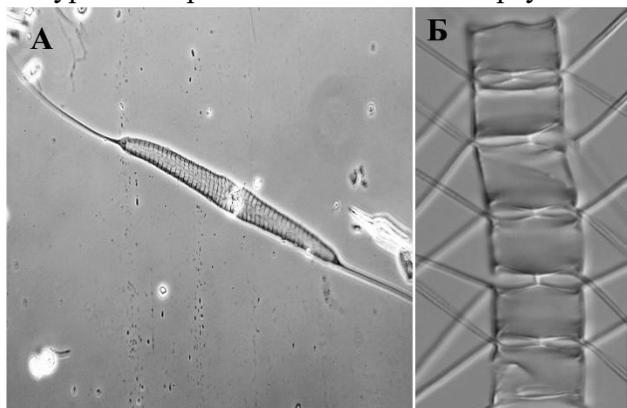
Слика 119. Претставители на Biddulphiophycidae. (A) *Triceratium favus*, (Б) *Biddulphia biddulphiana*.

Поткласа Rhizosoleniophycidae

Типично морски планктонски форми, претставителите на родот *Rhizosolenia* имаат издолжени (кратки или многу долги) клетки, прави или закривени, поединечни или формираат долги синцири (кај некои и спирални). Двата опишани слатководни видови поставени се во новиот род *Urosolenia*. Слабо силифицираните клетки на родот лесно се препознаваат по долгите единечни трнови на двата пола, и преку видливиот канал под трнот кој служи да го прифати истиот од соседната клетка за да се формира синцир-колонија. *Rhizosolenia longiseta* и *R. styliformis* се типични претставители на родот (слика 120).

Поткласа Chaetocerotophycidae

Во оваа поткласа спаѓа значајниот морски планктонски род *Chaetoceros* со многу опишани видови. Клетките се споени во прави, извиени или спирални конци, многу поретко поединечни, тесно или широко елиптични од валвална и правоаголни од плеурална страна. Клетките се поврзуваат со фузија или вклопување на израстоците од секоја клетка (сети - setae) кои се долги и ја зголемуваат вкупната површина на колонијата. *Chaetoceros tetrachaeta* е посебно застапен вид со често забележени „трајни спори“ во клетките.



Слика 120. (A) *Rhizosolenia longiseta*, (Б) *Chaetoceros muelleri*.

Класа Pennatophyceae

Во оваа класа клетките се издолжени од валвална страна, валвите линеарни, ланцентни или овални, и главно имаат билатерална симетрија. Орнаментацијата на различните структури во панцирот на валвите главно е поставена под прав агол во однос на надолжната оска на валвата. На светлосен микроскоп може да се забележи дека напречните линии (**стрии**) се изградени од редови на точки (пори); секоја точка претставува „дупка“ низ силициумскиот сид на валвата. Кај поголемиот дел на пенатните дијатомеи постои **рафа** по надолжната оска на валвата, која симетрично ги раздвојува двете клеточни половици. Кај многу таксони валвите се прави, билатерално симетрични (*Navicula*, *Pinnularia*, *Stauroneis*), но има и форми кои се извиени (С-образни или во форма на полумесечина, *Girosgyma*, *Cymbella*), или се пошироки на едниот во однос на другиот пол (*Gomphonema*). Кај посебната група на форми (*Nitzschia*, *Surirella*) рафата не е централно поставена, туку се наоѓа на работ од валвата (понекогаш ја обиколува целата валва), се издигнува во посебен канал над валвата и е поткрепена со мали силициумски мостови (**фибули**). Пенатните дијатомеи се исто така диплоидни и при половото размножување продуцираат мејотични изогамети без камшици (**изогамија**). Фузијата на гаметите продуцира зигота која прераснува во **ауксоспора**. Пенатните дијатомеи се главно бентосни форми, силно застапени во сите водни екосистеми, па дури и во ареални живеалишта. Нивната денешна еволуција допринела за максимална застапаност во пресните води со исклучително разнообразие на видови и видова специјација. Поради блискиот контакт со супстратот (подлогата) нивната реакција кон измените на вкупниот капацитет на екосистемот (различните физичко-хемиски параметри на живеалиштето) се рапидни и директни, со што пенатните бентосни дијатомеи денес се сметаат за исклучителни биоиндикатори, како на денешните еколошки состојби во екосистеми, така и на тие од минатото (палеоекологија).

Поткласа Fragilariophycidae (Araphales)

Во оваа група припаѓаат пенатни дијатомеи без рафа. Нивните клетки се најчесто издолжени како иглички и се среќаваат поединечно или во различни колонии најчесто споени со своите бочни страни или во форма на ѕвезди и лепези. Додека центричните дијатомеи се најзастапени во планктонот, пенатните со рафа, главно во милта и на камен. Видовите од оваа група главно се епифити (на површината на други алги и водни растенија), епизоични (на површината на водните животни) или епипсамични (на песок). Од 12 денес познати редови само *Fragilariales* и *Tabellariales* населуваат пресни води. На површината на валвите се распознаваат нежни прости ареоли поставени во линии (стрии) помеѓу кои надолжно најчесто се протега празен хијалински простор без структури наречен **псеудорафа** (**стернум**) кој често се проширува на едната или обете страни на валвата во центарот на клетките. Терминалните краеве на клетките можат да се истоветни или со различни задебелувања, како и централниот дел на валвата. По работ на валвата

над појасот (плеура) постои ред од трнови со различна градба кои служат за поврзување на клетките во колонии. Постои само една поединечна римопортула поместена на едниот крај на валвата и тоа бочно, неколку (најчесто 4) копули на плеуралниот појас и слабо развиени апикални полиња со пори поместени во вдлабнување на валвата; служат за секреција на мукозни материи. Пластидите се во форма на две плочи или како бројни дискоидни формации по целата клетка.

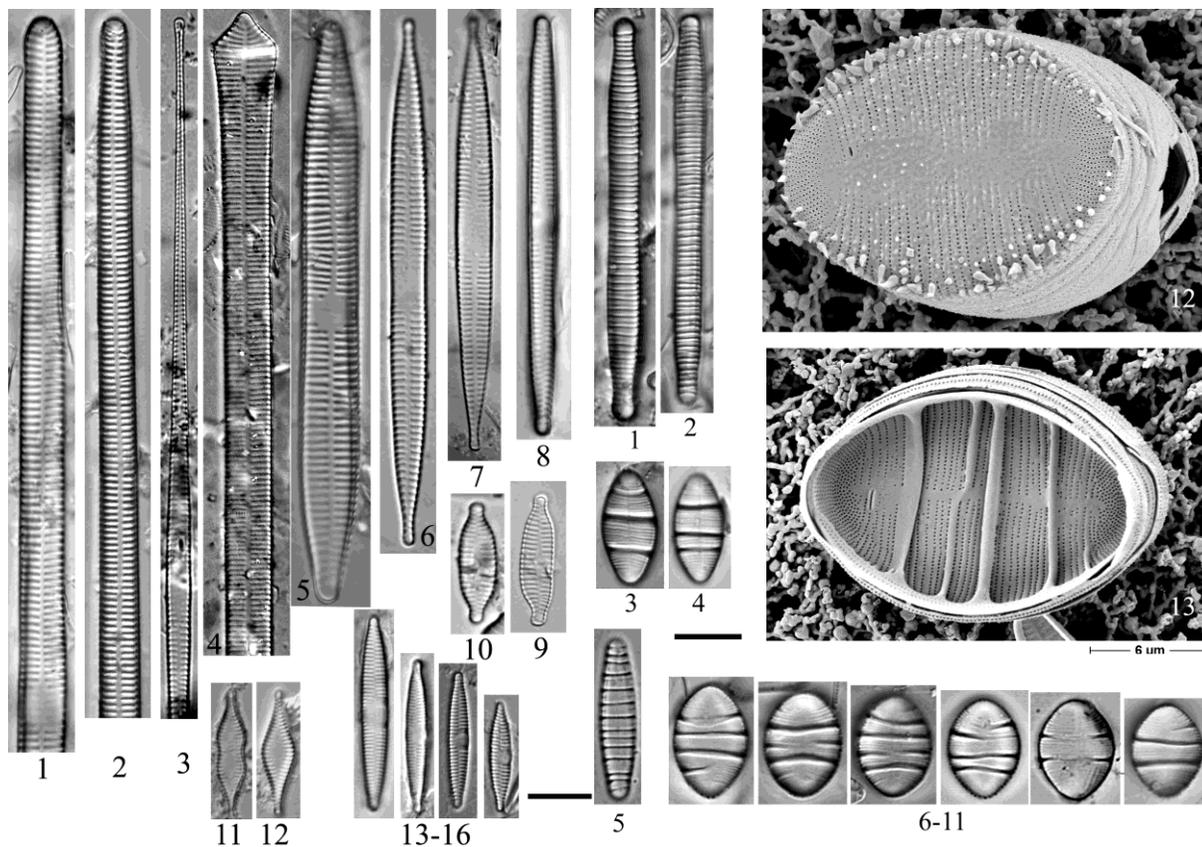
Ред *Fragilariales*

Овој ред опфаќа поголем број на типично слатководни родови чии таксони често доминираат во планктонот или бентосот на различните живеалишта. Основниот род *Fragilaria* има издолжени клетки со неправилни задебелувања во центарот на валвата и главно се набљудува во форма на долги тракасти или цик-цак колонии. *Fragilaria capucina*, *F. virescens*, *F. exigua*, *F. crotonensis*, *F. vaucheriae* се чести видови во бентосот (поретко во планктонот) на пресните води обогатени со органски материи (слика 121).

Родот *Synedra* стои во тесна врска со *Fragilaria* и многу од видовите се поместуваат помеѓу овие два рода во зависност од новите сознанија. Видовите на *Synedra*, главно се присутни во голем број како епифити и поретко планктонски форми во пресните води. Нивните иглести клетки понекогаш создаваат радијални колонии, но поради својата големина (поединечните видови достигнуваат и до 150 μm во должина) најчесто се единечни и во голем број, каде условите за нивниот развој се повољни. *Synedra ulna*, *S. capitata*, *S. spatulifera*, *S. rumpens* (слика 121) се чести видови и понекогаш доминираат во перифитонот на екосистемите со определени еколошки карактеристики, но главно во води со малку покачена концентрација на хранителни материи (посебно азотни соединенија).

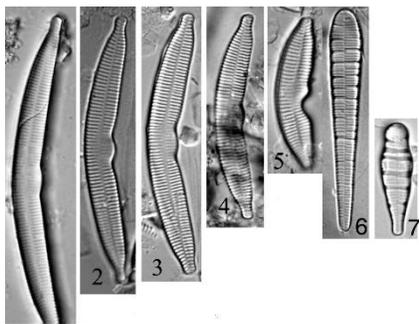
Asterionella formosa (слика 139) е чест планктонер во езерата на северната хемисфера. Нејзините ѕвездоводни колонии, кои се држат заедно преку нишки од мукозни материи излачени од поширокиот крај, биле основата за името на видот (*aster* (лат.) = ѕвезда). Забележениот масовен развој на овој вид во водите на Англија (Lund 1950) доведен е во врска со зголеменото присуство на фосфорни и силициумски соединенија.

Еден од најзастапените слатководни родови е *Diatoma* со карактеристична форма на валвите (како мали лепчиња) и колонии во форма на слабо поврзани цик-цак правоаголници (слика 121). Валвите се елиптични до издолжени, понекогаш главичести, со јасни напречни прагови од дебели силициумски слоеви. Централното хијалинско поле (стернум-псеудорафа) е тесно, а од него се протегаат стриите (ребрата) со по еден ред на алвеоли кои продолжуваат и надолу по вертикалниот дел на плеурата. *Diatoma vulgaris*, *D. moniliformis*, *D. tenuis*, *D. hyemalis* се чести видови во скоро сите слатководни екосистеми.



<p>1. <i>Syndra ulna</i> var. <i>aequalis</i> 2. <i>Syndra biceps</i> 3. <i>Syndra acus</i> 4. <i>Syndra capitata</i> 5. <i>Syndra ulna</i> 6,7. <i>Syndra ulna</i> var. 1. 8. <i>Fragilaria capucina</i> var. 1. 9,10. <i>Fragilaria capucina</i> var. <i>vaucheriae</i> 11. <i>Fragilaria parasitica</i> 12. <i>Fragilaria parasitica</i> var. <i>subconstricta</i> 13-16. <i>Fragilaria capucina</i></p>	<p>1,2. <i>Diatoma tenuis</i> 3,4. <i>Diatoma mesodon</i> 5. <i>Diatoma moniliforme</i> 6-13. <i>Diatoma vulgaris</i> var. <i>brevis</i> 12. <i>Diatoma vulgaris</i> var. <i>brevis</i> (СЕМ надворешен изглед на валвата). 13. <i>Diatoma vulgaris</i> var. <i>brevis</i> (СЕМ внатрешен изглед на валвата).</p>
---	--

Слика 121. Претставители на *Fragilariales*.

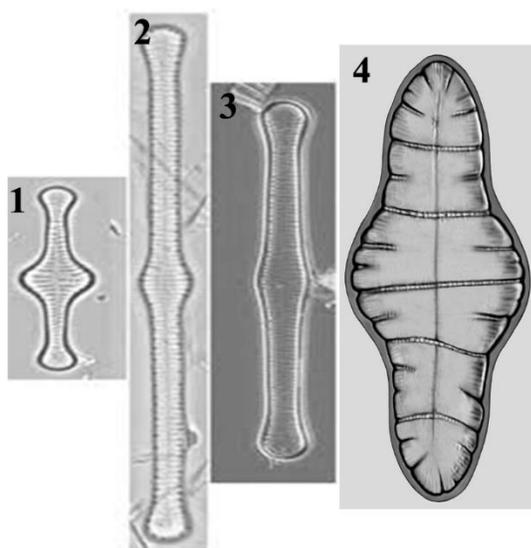


Слика 122. 1-5 *Hannea arcus*, 6-7 *Meridion circulare*

Hannea arcus и *Meridion circulare* се специфични видови за планинските брзи води и извори, прикрупени за камењата и водните растенија (слика 122). Од многубројните морски форми позабележителни се *Licmophora flabellata* која има лезезести колонии закачени на подводните растенија, но и китовите и водните ракчиња, додека *Rhaphoneis amphiceros* е широкораспространет вид на песочните живеалишта во плитките морски екосистеми.

Ред Tabelariales

Редот го сочинуваат три посебни рода: *Tabellaria*, *Tetracyclus* и *Oxuneis* кои главно живеат во високопланинските кисели води, како епифити закачни со мукозни дршки на растенијата и камењата. Често формираат цик-цак или правоаголни колонии кои се одржуваат во заедничка мукозна обвивка. *Tabellaria flocculosa*, *T. fenestrata* и *T. quadriseptata* се разликуваат помеѓу себе по бројот на копули на плеуралната страна и јасната издолжена валва во форма на осмица. *Tetracyclus lacustris* е чест епифит на мовови и камења со карактеристична градба на која доминираат длабоки прегради (септи) (слика 123). *Oxuneis binalis* е вид кој е опишан од екстремно кисели живеалишта (со рН под 2) и е одличен индикатор за таквите услови.



Слика 123. Претставители на редот Tabelariales.

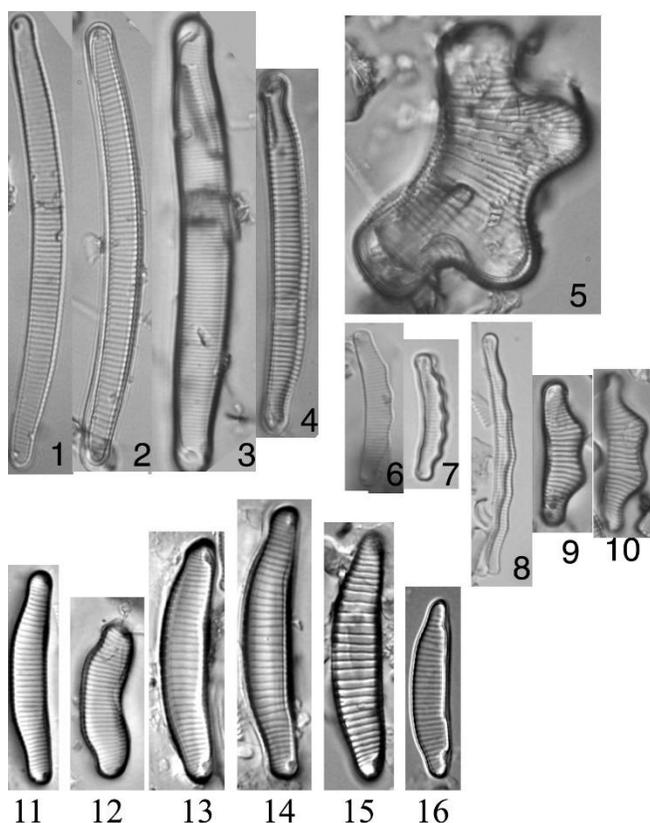
1 – *Tabellaria flocculosa*, 2-3 *Tabellaria fenestrata*,
4 - *Tetracyclus lacustris*.

Поткласа Eunotiophycidae (Monoraphales)

Ред Eunotiales

Со оваа поткласа започнува големото богатство на пенантните дијатомеи со рафа, јасна пукнатина во силицимскиот ѕид на клетките, која генерално служи за придвижување по супстратот. Групата на форми блиски до родот *Eunotia* какви се родовите *Actinella*, *Semiorbis* и *Peronia*, јасно се издвоени од останатите пенатни дијатомеи поради зачеток на рафата на половите на клетката. Рафата не лежи на површината на валвата во регионот на стернумот, што е типично за останатите рафидни дијатомеи, туку се протега бочно на венстралната страна и главно тешко се забележува на светлосен микроскоп (слика 124), а завршува со **хеликтогласа** која е појасно видлива. Клетките се различно закривени (дорзо-венстрални) и главно со доста широк плеурален појас поради што најчесто лежат и се набљудуваат од плеурална страна. Најчесто поседуваат два крупни издолжени пластиди, по еден во близина на секоја валва. Стриите се со по еден ред на ареоли кои не се прекриени со каква било силициумска прекривка - **химениум**. Најчесто по една

римопортула на валвите. Целата група припаѓа исклучиво на чистите, планински, закиселени водни живеалишта каде доминираат во епифитонот. Родот *Eunotia* има бројни видови кои и понатаму се откриваат поради недостапноста на високопланинските живеалишта во кои се наоѓаат (Krstić et al. 2013). *Eunotia arcus*, *E. pectinalis*, *E. virescens*, *E. glacialis*, *E. lapponica*, *E. bidentula* се почести видови во олиготрофните води. *Actinella punctata* е многу слична на *Eunotia*, но се разликува поради хетерополарноста на двата краја на валвата (едниот крај јасно проширен) и присутноста на бројни трнови по целиот раб на валвата. Населува екстремно кисели и хумични води, главно во тропските предели. Вистинската положба на рафата во центарот на валвата конечно се забележува кај *Peronia fibula*, мал епифитски род на игличести форми со слаба хетерополарност кој е чест во киселите, олиготрофни, пресни води.



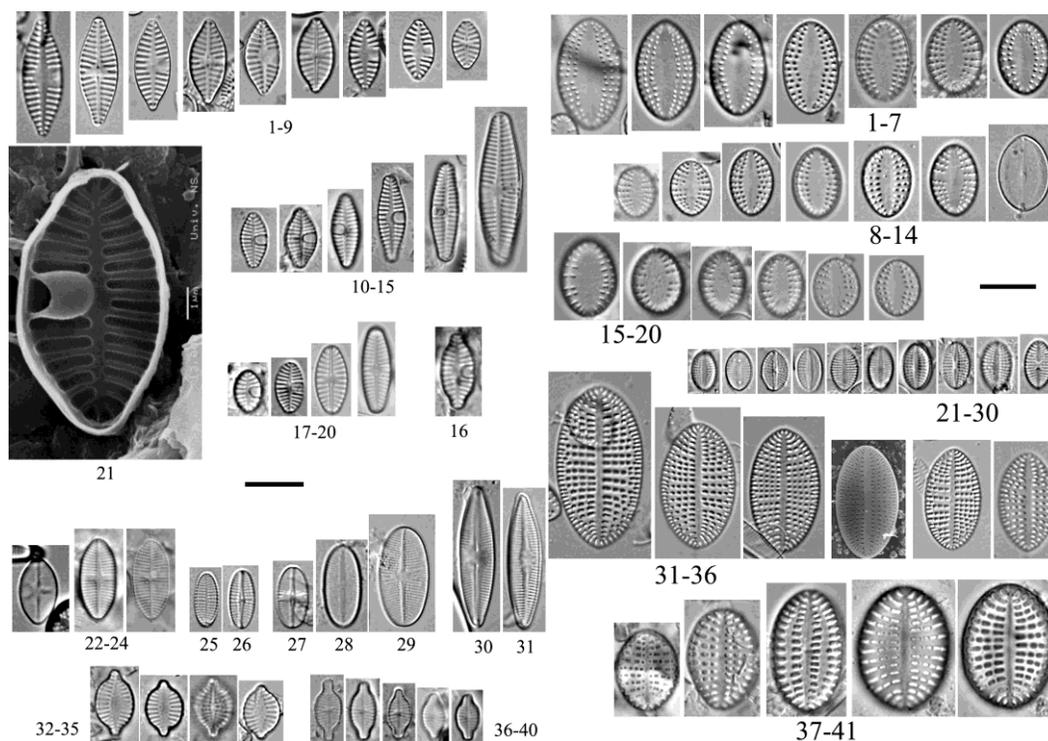
Слика 124. Претставители на родот *Eunotia*.

- 1-2. *Eunotia glacialis*
3. *Eunotia lapponica*
4. *Eunotia fallax*
5. *Eunotia* cf. *papilio* s.l.
- 6-7. *Eunotia* cf. *musciicola*
8. *Eunotia* cf. *muelleri*
- 9-10. *Eunotia* cf. *bidentula*
11. *Eunotia minor*
12. *Eunotia praeupta*
- 13-15. *Eunotia sudetica*
16. *Eunotia incisa*

Поткласа *Bacillariophycidae* Ред *Achnanthes* (*Monoraphales*)

Во овој ред припаѓаат пенатни дијатомеи кои поседуваат рафа само на едната валва (оттаму и стариот назив на редот *Monoraphales*). Рафата на хиповалвата е поставена во центарот на клетката, на стернумот, и така создава комплексна творба наречена **рафастернум**. Клетките најчесто извиткани во однос на медијалната трансапиклна рамнина со што валвата со рафа е слабо вдлабната, додека валвата без рафа слабо испакната (**дорзо-вентрална градба**). Со таквата градба се набљудуваат 3 различни

аспекти на иста клетка: *епивалвален аспект* со стернум без рафа (псеудорафа), *хиповалвален аспект* со јасно присутна рафа, и *плеурален аспект* со плеурални појаси. Тоа се главно претставители со поединечни клетки прицврстени за супстратот со хиповалвата од која се излачува богата мукозна маса, или епифити на алги, васкуларни растенија или животни (китови и водни ракчиња). Главните родови *Achnanthes* и *Cocconeis* се најчесто морски дијатомеи, но и со значителен број на слатководни претставители, додека *Achnantheidium* и *Eucocconeis* се исклучиво слатководни жители на олиготрофните живеалишта (слика 125). *Achnanthes adnata*, *A. coarctata*, *A. brevipes*, *A. inflata*, *A. minutissima* како и *Cocconeis placentula*, *C. pediculus*, *C. scutellum* се релативно чести видови во сите слатководни екосистеми.



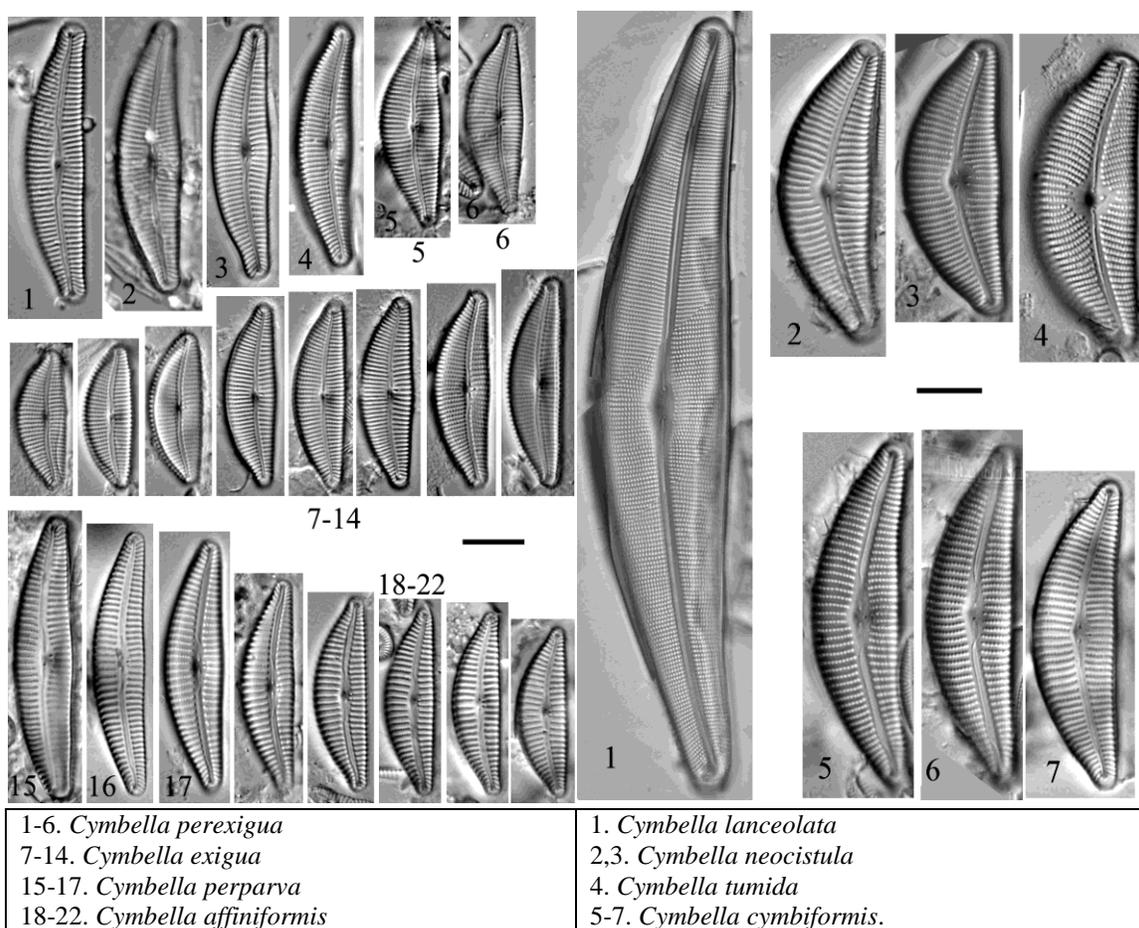
1-9. *Planothidium dubium*
 10-15. *Planothidium lanceolatum*
 16. *Planothidium rostratum*
 17-20. *Planothidium frequentissimum*
 21. *Planothidium lanceolatum*
 (СЕМ внатрешен изглед на валвата).
 22-24. *Lemnicola hungarica*
 25, 26. *Cocconeis thinemanii*
 27. *Psammonthidium daonensis*
 28, 29. *Psammonthidium bioretii*
 30, 31. *Nupela lapidosa*
 32-35. *Achnanthes lacunarum*
 36-40. *Achnantheidium minusculum*

1-20. *Cocconeis pseudothumensis*
 21-30. *Cocconeis neothumensis*
 31-36. *Cocconeis placentula* var. *pseudolineata*
 37-41. *Cocconeis disculus*

Слика 125. Претставители на Achnanthes.

Поткласа Bacillariophycidae (Diraphales)
Ред Cymbellales

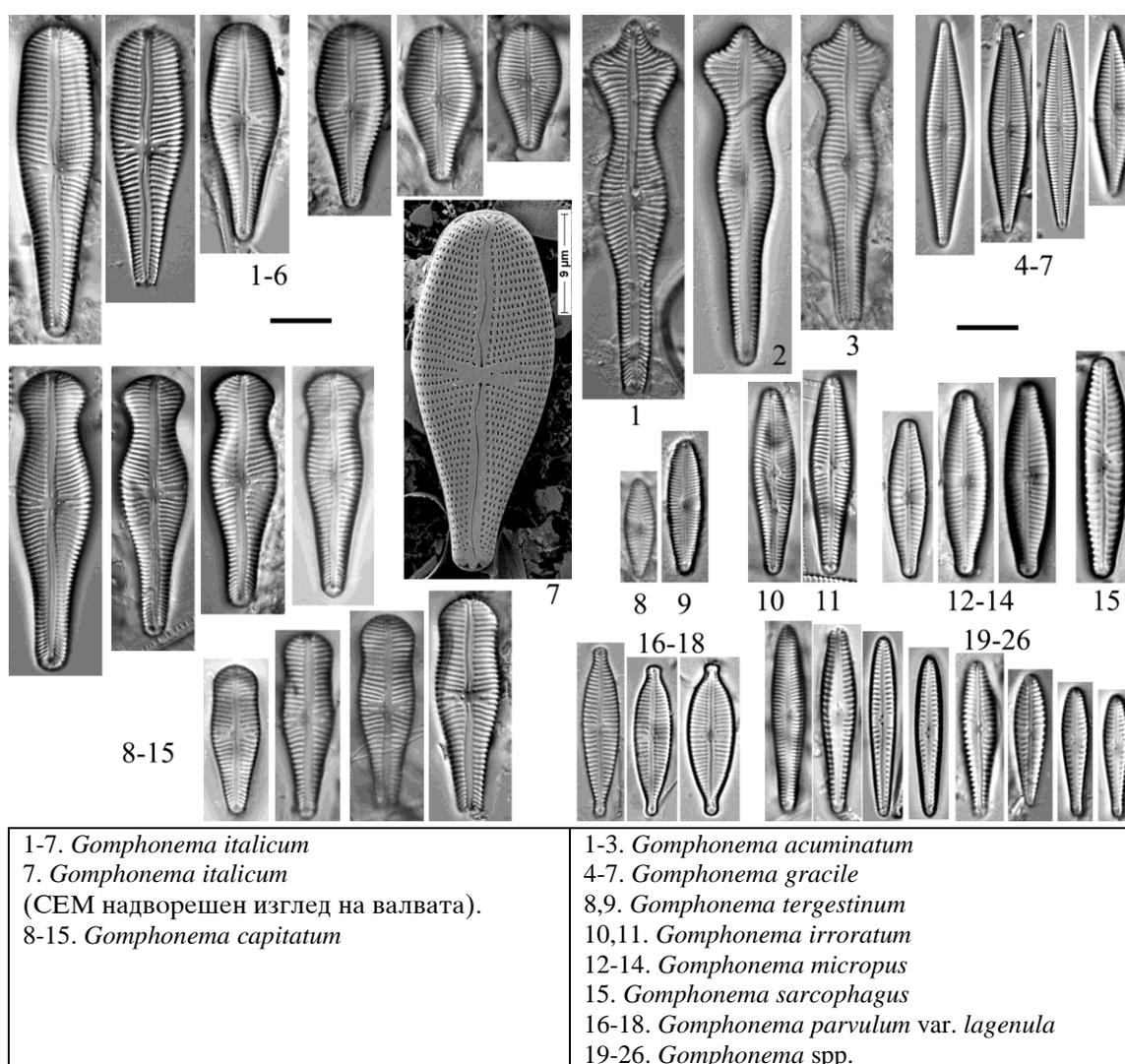
Пенатните дијатомеи со рафа на двете валви (Diraphales) се група исклучително богата со видови и форми, која денес се наоѓа на врвот на еволутивниот развој во сите водни екосистеми, доминантни во пресните води. Клетките (валвите) се со најразлична форма, но главно издолжено ланцентна (навикулоидна), полумесечесто извиена или С образна, изо или хетерополарни, и со огромни варијации на формите на стриите, ареолите, изглед и положба на рафата, како и плеуралните структури. Главно се едноклеточни, многу поретко формираат колонии, бентосни или сесилни форми, кои најчесто се слободни на супстратот или прикрупени на сталаци од мукозни материи излачени од специјалните полиња со пори (apical pore fields), лоцирани на терминалните краеве на валвите.



Слика 126. Претставители на родот *Cymbella*.

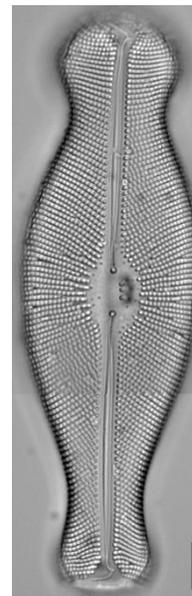
Редот *Cymbellales* е исклучително богат со видови и претставува разновидна група која е континуирано под интензивни таксономски истражувања и ревизија. Од досега утврдени 17 родови, основниот род *Cymbella* опфаќа таксони со прави до силно дорзо-

вентрално извиени валви (слика 126), кои живеат слободно на супстратот или се многу често сесилни, закачени за подлогата со разгранети мукозни дршки. Пластидите се Н-образни, со два големи лобуса поврзани преку масивен мост во кој најчесто е сместен и овалниот пиреноид. Стриите се со еден низ на ареоли, додека рафата се наоѓа во центарот (или блиску до него) на средишната линија на валвата; кај силно извиените форми јасно дорзално свиена. Централните јазли на рафата како точки или јадици извиени кон вентралната страна, додека терминалните јазли свртени кон дорзалната страна. Во центарот присутни една до повеќе стигми (изолирани покрупни ареоли). *Symbella symbiformis*, *C. lanceolata*, *C. aspera*, *C. tumida*, *C. prostrata* се крупни форми широкораспространети во пресните води со мало до средно количество на хранителни материи (олиго-мезотрофни води).



Слика 127. Претставители на родот *Gomphonema*.

Родот *Gomphonema* опфаќа едноклеточни и колонијални форми на разгранети мукозани дршки кои имаат издолжени, јасно хетерополарни, валви (во форма на кегли за куглање - слика 127); од плеурална страна имаат клиновиден изглед. Главно со еден пластид, полукружно извиен под внатрешните делови на валвата и со еден централен пиреноид. Стриите со еден низ (поретко со два) на пори. Рафата права, централно поставена на валвата; отворите на рафата нееднакво долги - горниот пократок од долниот. Понекогаш присутна стигма во централната нодула. *Gomphonema acuminatum*, *G. gracile*, *G. constrictum*, *G. truncatum*, *G. olivaceum* и многу други видови се чести жители на олиго-мезотрофните води, додека *G. parvulum* и *G. minutum* индицираат значително зголемени концентрации на хранителни материи во водата.



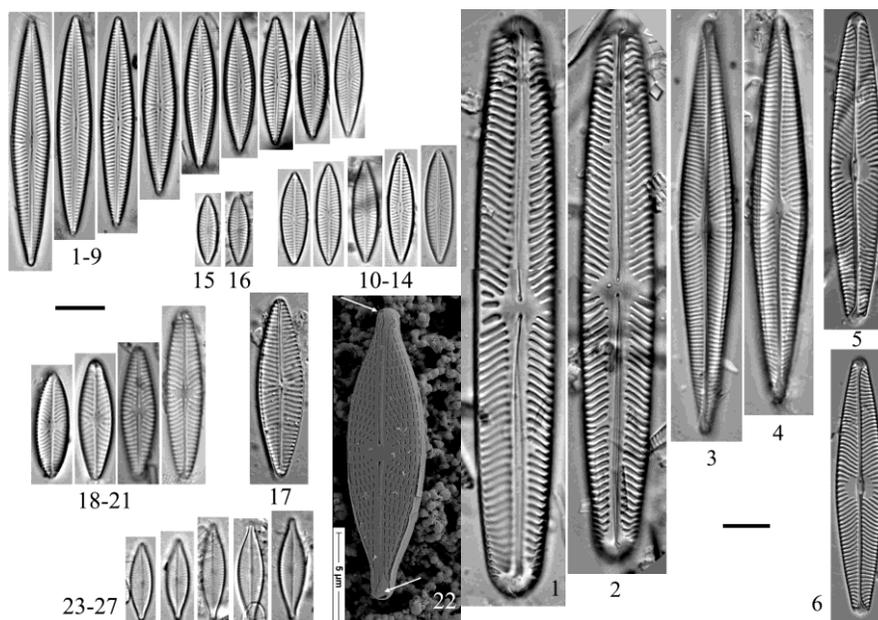
Посебно интересен и маркантен е родот *Didymosphenia* со мал број на видови од кои *D. geminata* (слика десно) е утврден како инвазивен вид кој, со своите крупни епилитски клетки и интензивно излучување на мукозни материи, силно го проширува својот ареал од северните хемисфери кон југ и често доминира во голема маса при поволни услови за развој. Родот *Didymosphenia* по својот хабитус е сличен на *Gomphonema*, сепак систематски е поблизок со родот *Symbella*.

Ред Naviculales

Најголемиот ред на пенантни дијатомеи со рафа на обете валви, опфаќа 18 фамилии и стотици таксони. Централниот род *Navicula* традиционално е група во која беа вклучувани сите **навикулоидни форми** (или билатерално симетрични пенантни дијатомеи со рафа кај кои не се забележуваат посебни одлики) со што денес овој род е исклучително хетероген и покрај издвојувањето на бројни нови родови. Клетките на *Navicula* се поединечни, типично ланцентни (навикулодини), со тапи или извлечени краеве и различен распоред на стриите, градба на ареолите и рафастернум системот. Типично два пластида притиснати кон плеуралната страна; секој поседува по еден издолжен (стапчест) пиреноид. Родот е типичен за милести седименти во морски или слатководни живеалишта; ретко да постои еден примерок на седимент во кој не е застапен овој род. *Navicula tripunctata*, *N. lanceolata*, *N. trivialis*, *N. rhyncephala*, *N. oblonga* и многу други видови се чести жители на слатководните екосистеми (слика 128). Утврдени се и голем број ендемични видови од различни живеалишта, како и за Охридското Езеро.

Подеднакво разновиден и богат е родот *Pinnularia* богат со ендемични таксони, со поединечни клетки распространети во слатководните седименти; многу мал број видови се морски и тогаш обично имаат силно дорзо-вентрален хабитус. Основна разлика во однос на *Navicula* е во градбата на стриите кои се оглавно составени од повеќе редови на ареоли и изделени во крупни силициумски комори (слика 129). *Pinnularia viridis*, *P. maior*,

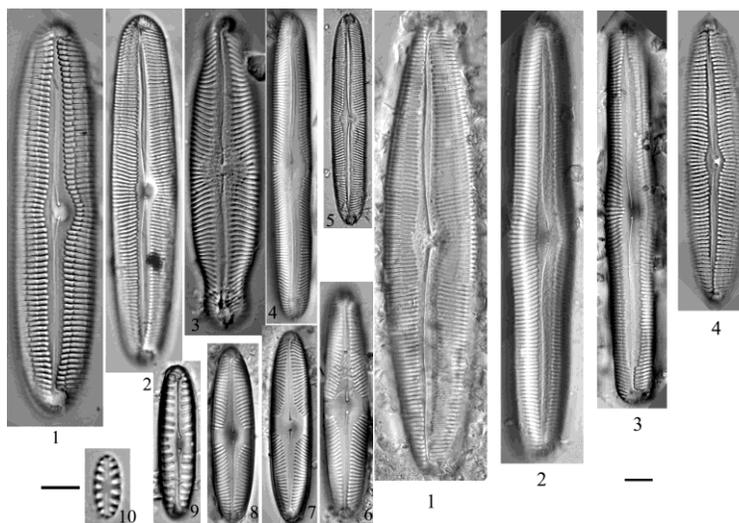
P. gibba, *P. microstauron*, *P. biceps*, *P. borealis* се крупни бентосни форми на високопланинските закиселени живеалишта.



1-9. *Navicula stankovicii*, 10-14. *Navicula cryptotenella*, 15,16. *Navicula cryptotenelloides*
17. *Navicula oppugnata*, 18-21. *Navicula cari*
22-27. *Navicula ognjanoviae*

1-2. *Navicula oblonga*, 3,4. *Navicula radiosa*
5,6. *Navicula lanceolata* (Agardh) Ehrenberg.

Слика 128. Претставители на родот *Navicula*.

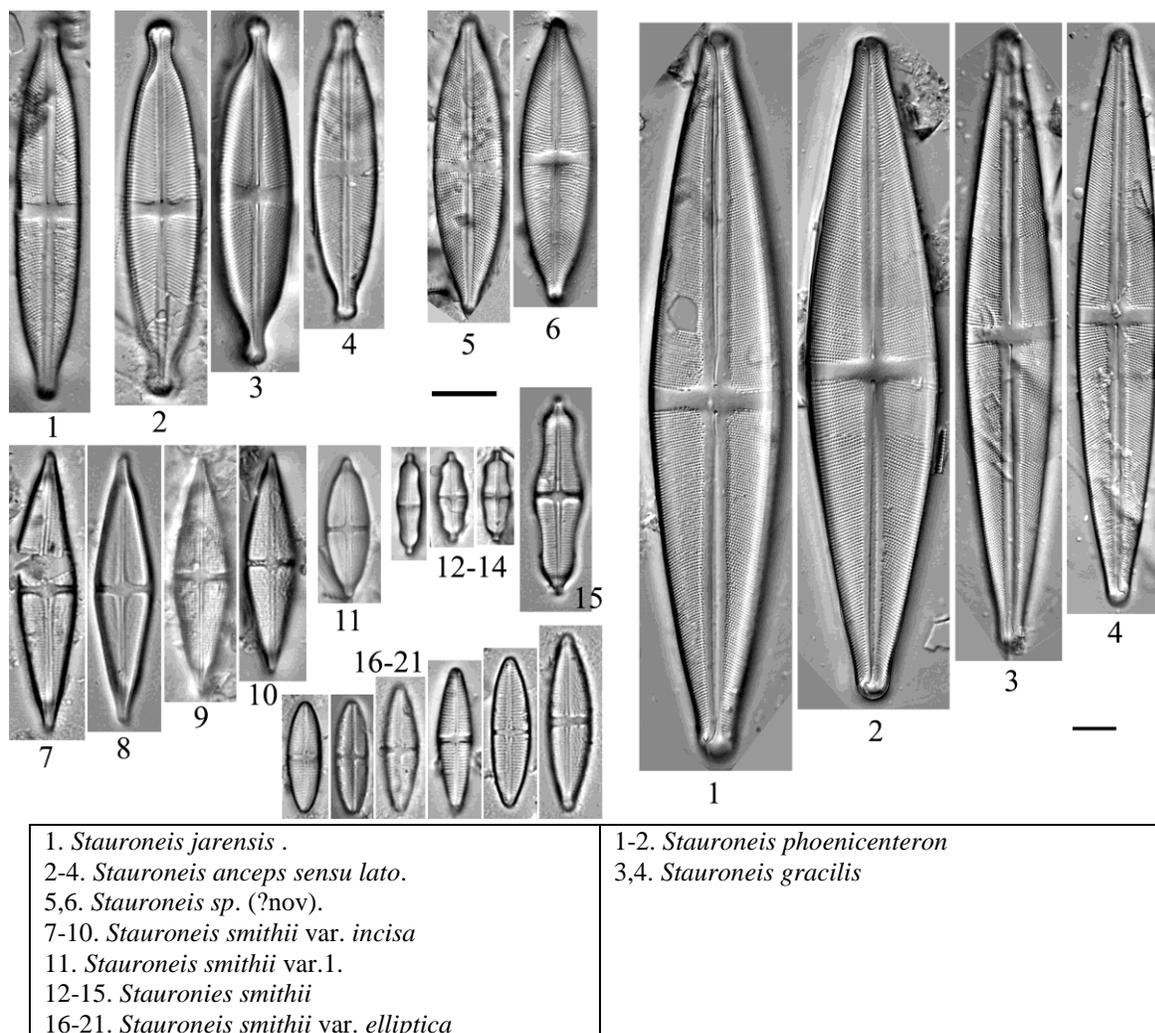


1. *Pinnularia viridis*, 2. *Pinnularia viridiformis*,
3. *Pinnularia undula*, 4. *Pinnularia stomatophora*
5. *Pinnularia rupestris*, 6. *Pinnularia microstauron*, 7,8. *Pinnularia brebissonii*
9. *Pinnularia borealis*, 10. *Hygropetra balfouriana*

1. *Pinnularia viridis*
2,3. *Pinnularia neomajor*
4. *Pinnularia viridiformis*

Слика 129. Претставители на родот *Pinnularia*.

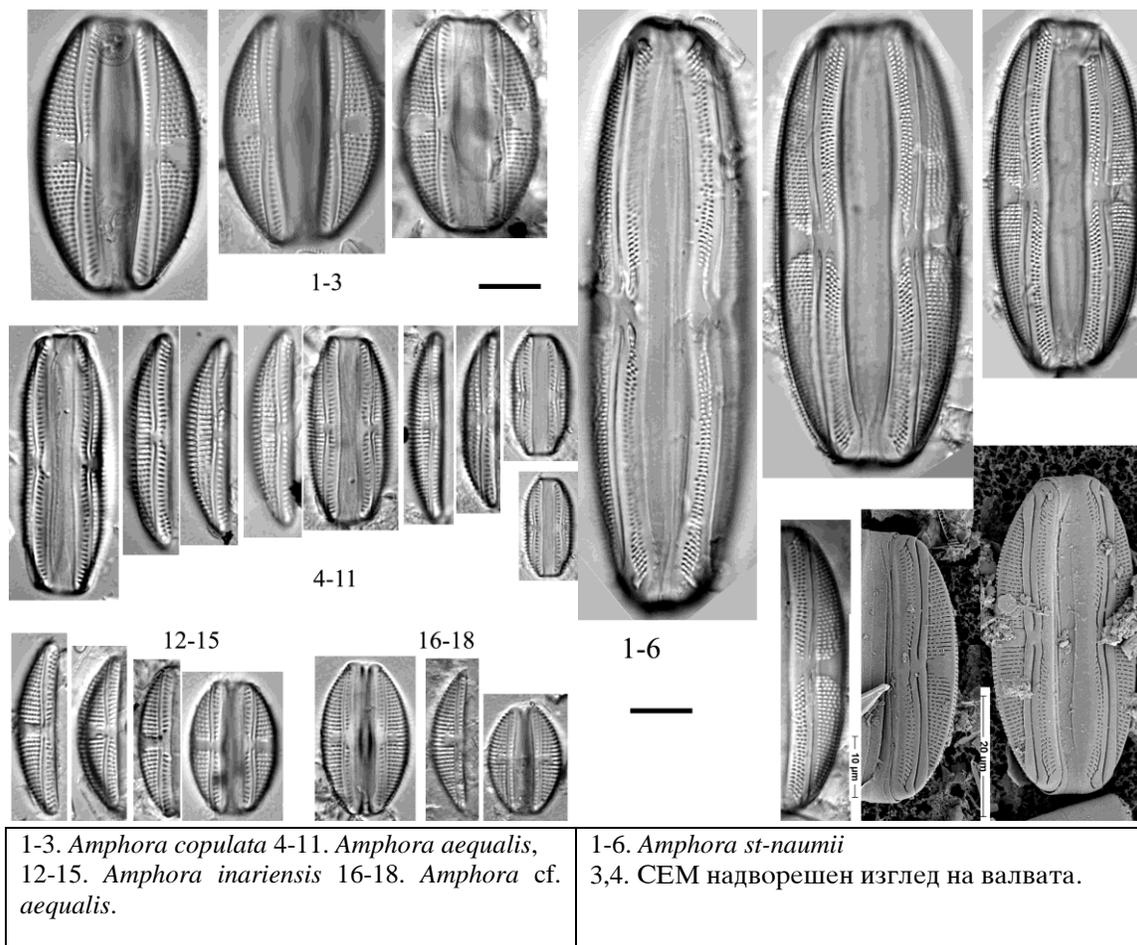
Родот *Stauroneis* го носи името според специфичното задебелување на стернумот во централната празнина кое, заедно со аксијалниот (надолжен) стернум, сочинува крст [stauros (гр.) = крст]. *Stauroneis phoenicenteron*, *S. anceps*, *S. smithii* и други видови (слика 130) чести се на седиментите во пресните води, или субареални живеалишта на почви и мовови.



Слика 130. Видови на родот *Stauroneis*.

Многу специфична градба и еволутивен преод кон следната понапредна група на дијатомеи во однос на градбата на рафастернум системот забележлива е кај родот *Amphora* (слика 131). Фрустулите (клетките) на видовите од овој род се поединечни, понекогаш сесилни, и скоро секогаш лежат на плеуралната страна, поради специфичноста во градбата да едната плеурална страна е многу поразвиена и поголема од другата; со тоа клетката има изглед на еден сегмент од портокал, а епи и хиповалвата се толку приближени што двете нивни рафи лежат на истата (вентрална) страна, блиску една до друга. Валвите имаат цимбелоиден (полумесец) хабитус, понекогаш со вдлабнување во

средината или блиску до половите. Стриите со 1, 2 или повеќе низови ареоли кои се затворени со химениуми. Рафата ексцентрична и лежи поблиску до вентралната маргина на валвата. Доминантно морски род, но *Amphora ovalis*, *A. pediculus*, *A. lybica* и други релативно често се забележуваат во бентосот на пресните води со определени еколошки карактеристики.



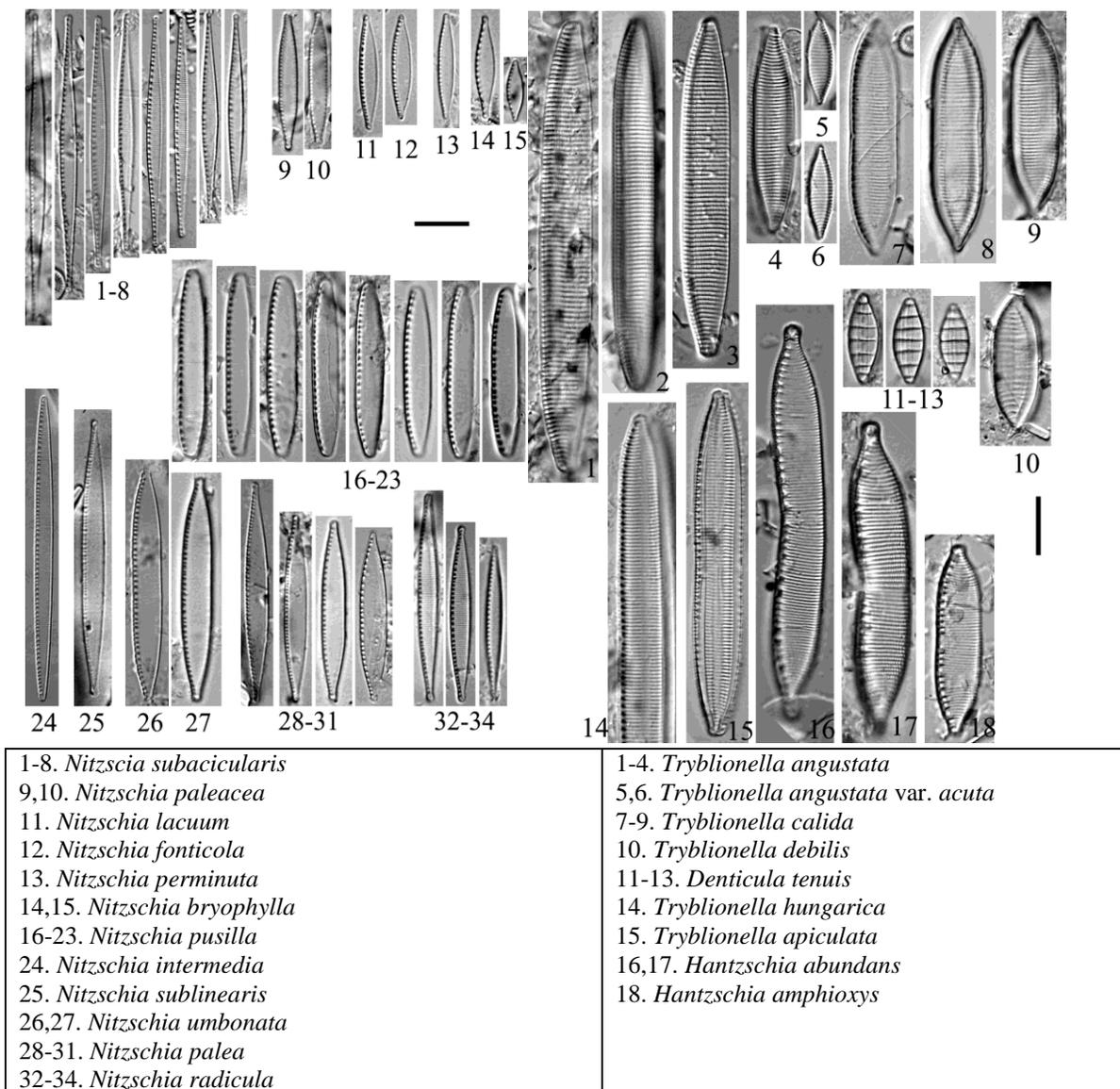
Слика 131. Претставители на родот *Amphora*.

Ред Bacillariales (Aulonoraphales)

Со овој ред започнува богатата група на пенатни дијатомеи кои поседуваат највисоко развиена рафа, поместена во посебен канал издигнат над површината на валвата и обично поткрепена со специфични силициумски ребра - **фибули**. Кај основниот род *Bacillaria* рафата сè уште е поставена централно на валвата, но кај поголемиот број преостанати видови таа е поместена по едниот од рабовите на валвата или пак делумно или целосно ја обиколува клетката. Главно морски, бракичен и ретко слатководен род (во води со висока спроводливост) *Bacillaria* формира единствен тип на подвижна колонија во која поединечните клетки се споени преку гребени и бразди создадени од рафата и кои овозможуваат заедно



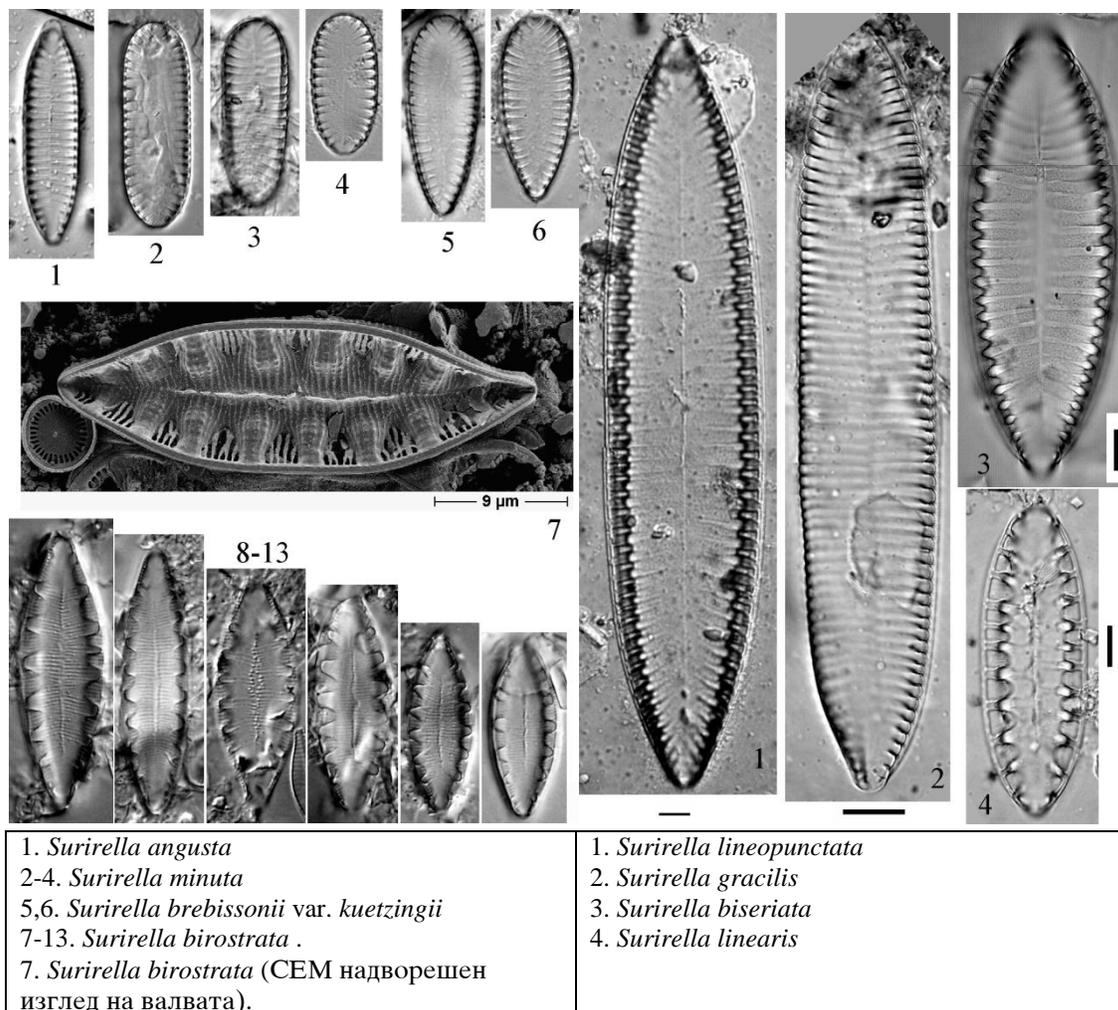
лизгање на клетките во однос една на друга. Обично поседуваат два пластида поместени кон двата краја на клетката. Валвите се игличести, стриите со еден низ на ареоли (поретко со два) прекриени со химениуми (пороиди). Фибулите имаат форма на ребра и закривуваат во внатрешноста на клетката. *Bacillaria paxillifer* и *B. paradoxa* се добро познати видови.



Слика 132. Претставители на редот Bacillariales (Aulonoraphales).

Родот *Hantzschia* веќе ја има вистинската градба на оваа група пенатни дијатомеи, со поединечни дорзо-вентрални клетки и рафа силно поместена кон работ на валвите, така што двете валви се наоѓаат блиску една до друга на вентралната страна на клетката. Структурата на валвата релативно проста, доминираат стрии со еден или два низа на кружни или бубреговидни ареоли прекриени со химениум. **Фибулите** масивни, крупни и

закривени како ребра кон внатрешноста на клетката. *Hantzschia amphioxys* (слика 132) е вид утврден во морски и слатководни милести живеалишта, но и како субареален вид на почви.

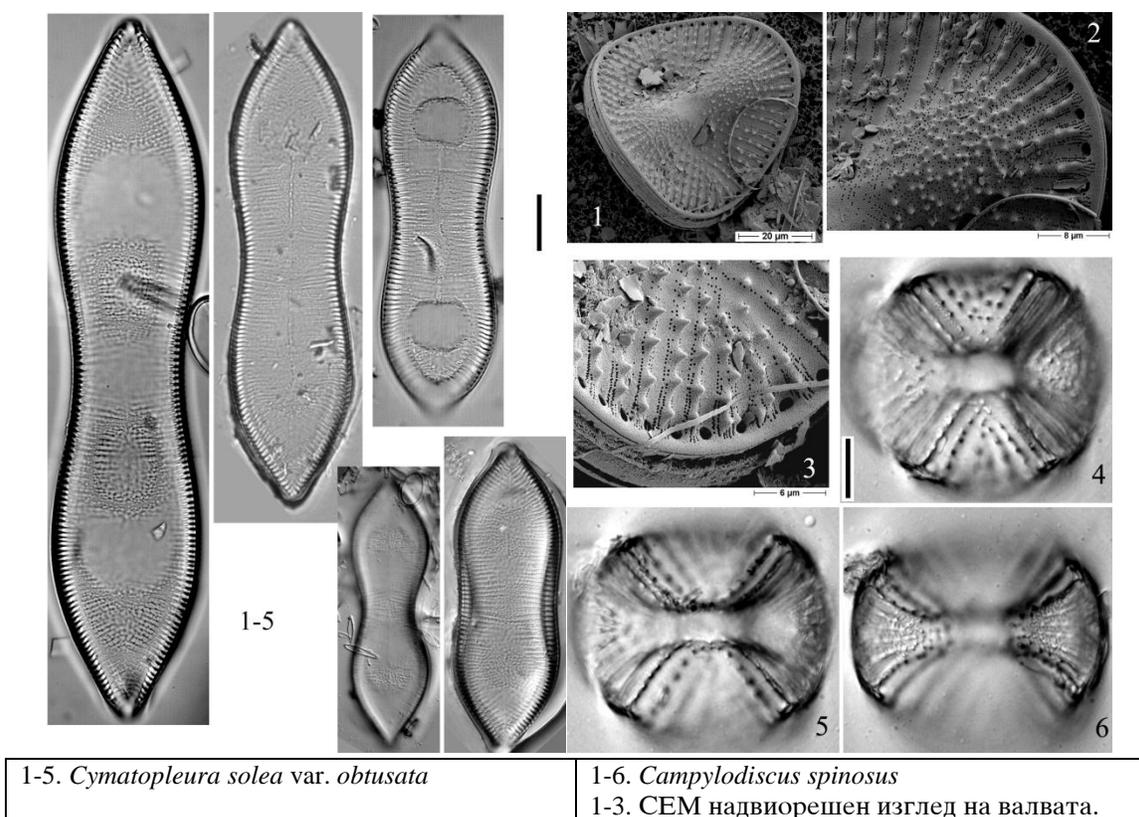


Слика 133. Претставители на родот *Surirella*.

Комплексниот и голем род *Nitzschia* (слика 132) опфаќа неколку стотици морски и слатководни видови, но е и предмет на обемни таксономски ревизии. Клетките се единечни или во синцирести и ѕвездовидни колонии, во планктонот и бентосот. Валвите прави или сигмоидни, тесни, линерални, ланцентни или елиптични, понекогаш централно задебелени. Стриите обично со еден низ пори и не се прекинати со надолжни стернуми (празни хијалински траки без отвори). Рафата од двете валви на иста страна (проксимално или *Hantzschia* симетрија) или на спротивните страни (*Nitzschia* симетрија) при што се чини дека рафата ја обвиткува целата клетка. Фибулите јасни, многу разнообразни, понекогаш се протегаат длабоко по површината на валвата. *Nitzschia amphibia*, *N. sigmoidea*, *N. frustulum*, *N. palea*, *N. perminuta* и многу други се чести во слатководните

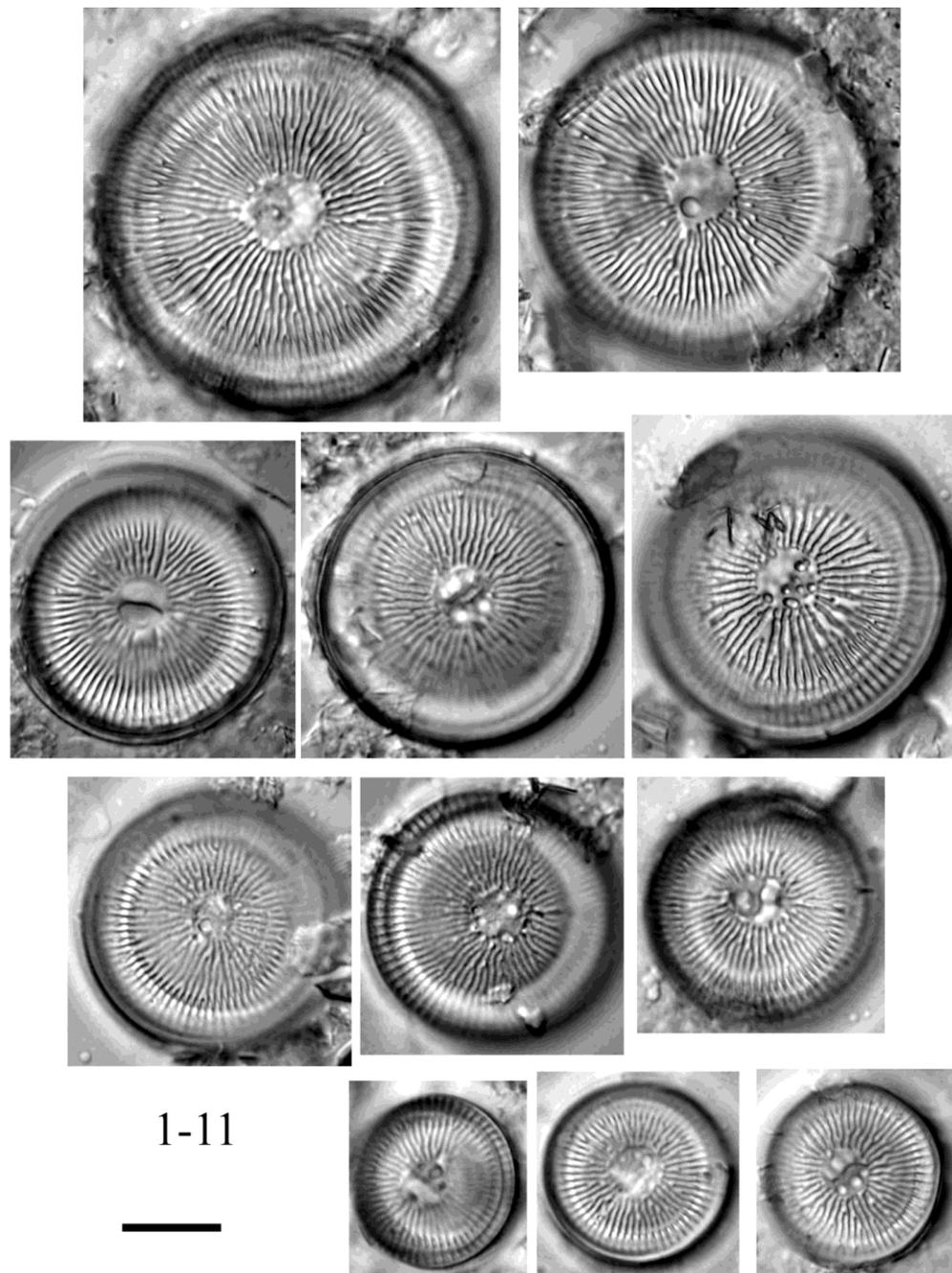
екосистеми, при што доминацијата на родот во епифитските заедници силно расте при еутрофни услови.

Родовите *Surirella* (слика 133), *Campylodiscus* и *Cumatopleura* (слика 134) ги опфаќаат крупните бентосни, силно силифицирани и со комплексна структура на панцирот видови кај кои рафата целосно ја обвиткува клетката. Клетките се овални, јајцевидни, во форма на бројот 8 или како седло, изо или хетерополарни, понекогаш изторзирани околу надолжната оска, поединечни и најчесто слободни во морските и слатководните седименти. Рафата со исклучително комплексна градба, со канали и разни израстоци кои формираат тесни цевки. Стриите најразлично формирани, со еден до многу низови пори прекирени со **химениум** или **крибра**. На површината на валвите често присатни разни израстоци, брадавици или гребени; *Surirella capronii* е типична поради големиот трн присутен под апикалниот проширен раб на валвата. *Surirella linearis*, *S. biseriata*, *S. ovalis*, *Campylodiscus noricus*, *C. hybernica*, *Cumatopleura solea*, *C. elliptica* се чести видови во седиментите на длабоките езера. Често се опишуваат и ендемични видови (слика 134, 138).



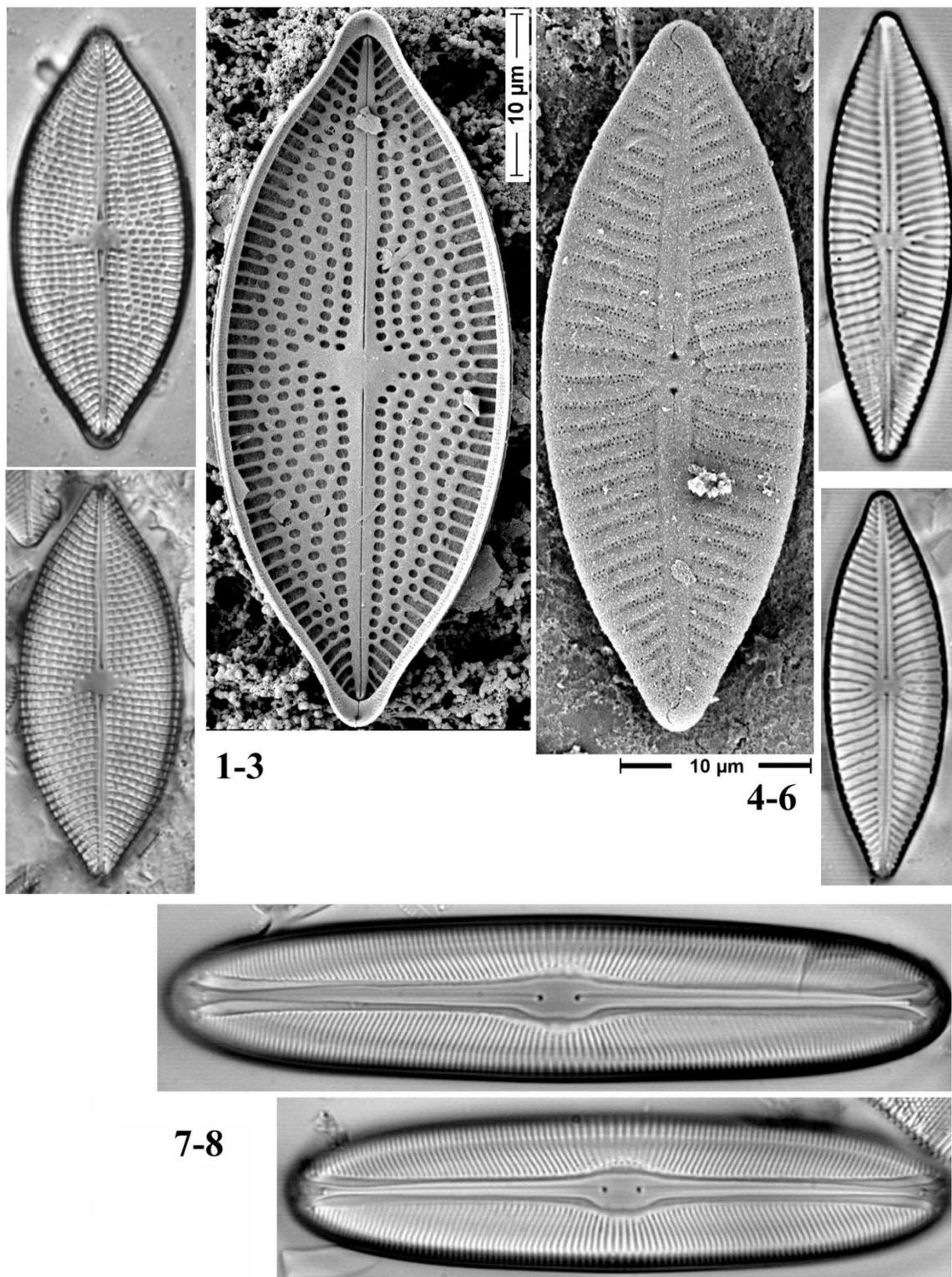
Слика 134. Претставители на родовите *Cumatopleura* и *Campylodiscus*.

Ендемични дијатомеи за Република Северна Македонија



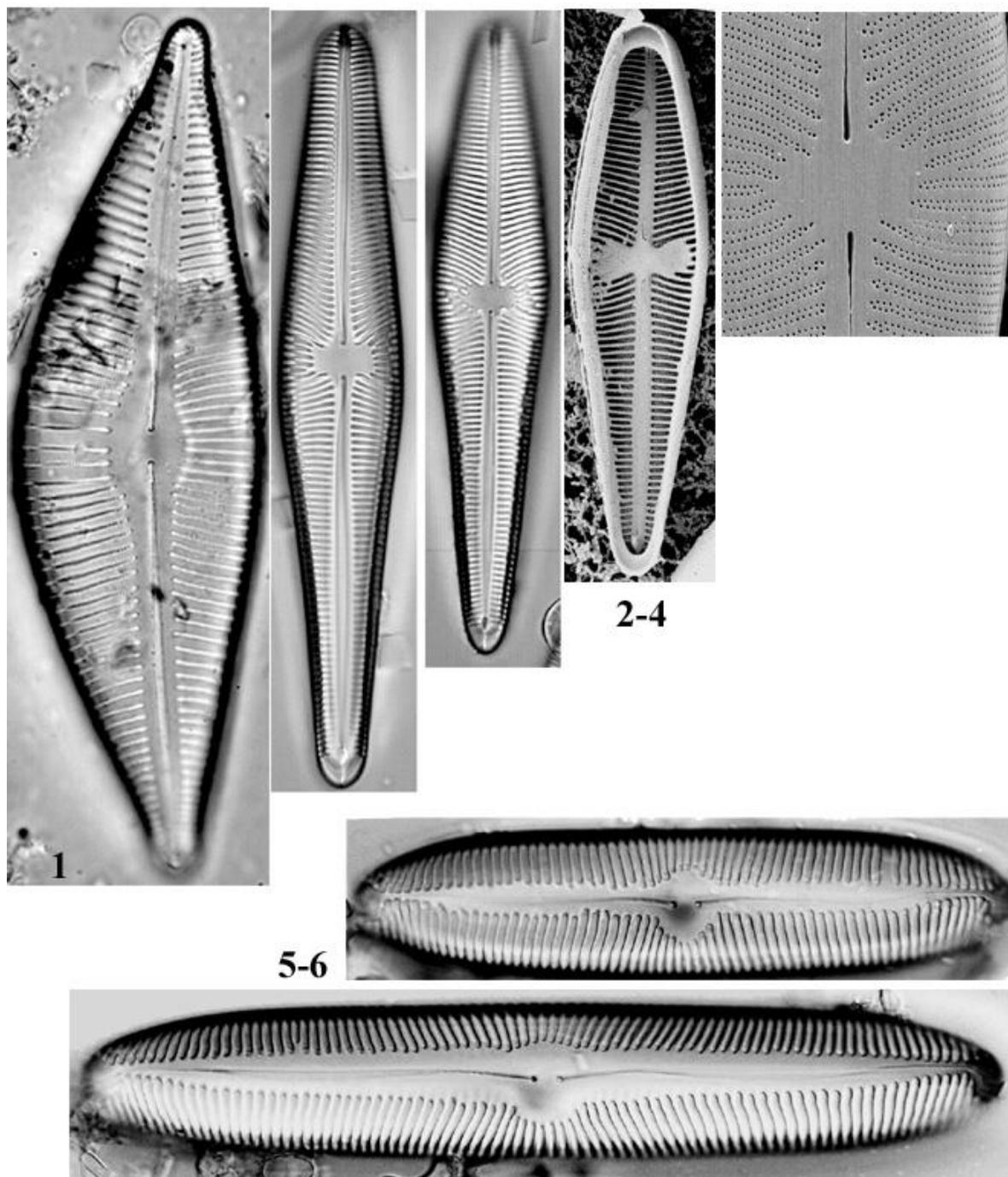
Слика 135. *Cyclotella fottii* ендемична форма за Охридското Езеро.

Ендемични дијатомеи за Република Северна Македонија



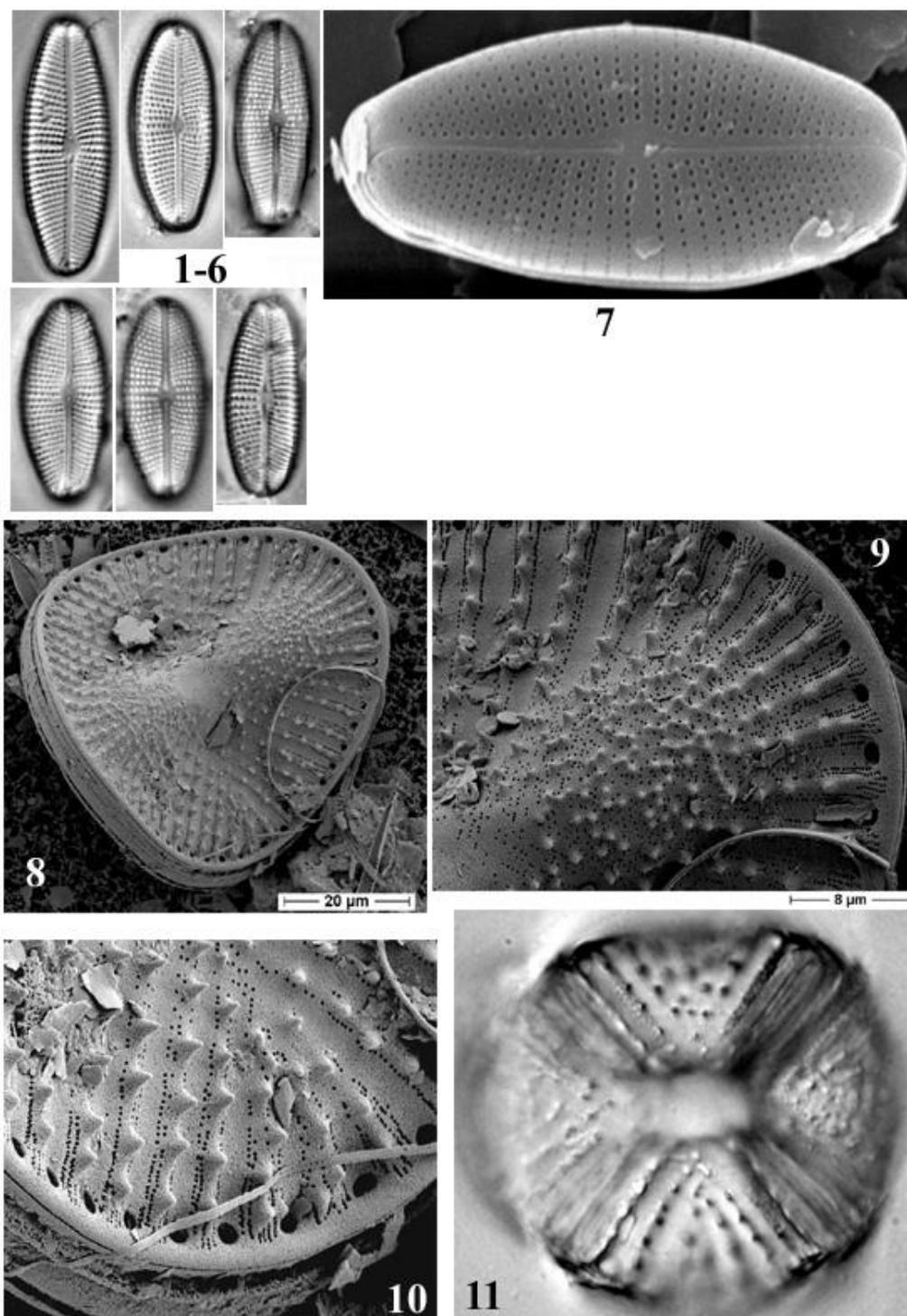
Слика 136. 1-3. *Aneumastus macedonicus*. 4-6. *Placoneis ohridana*. 7-8. *Sellaphora krsticii*.

Ендемични дијатомеи за Република Северна Македонија



Слика 137. 1. *Cymbopleura juriljii*, 2-4. *Gomphoneis prespanensis*, 5-6. *Pinnularia scardica*.

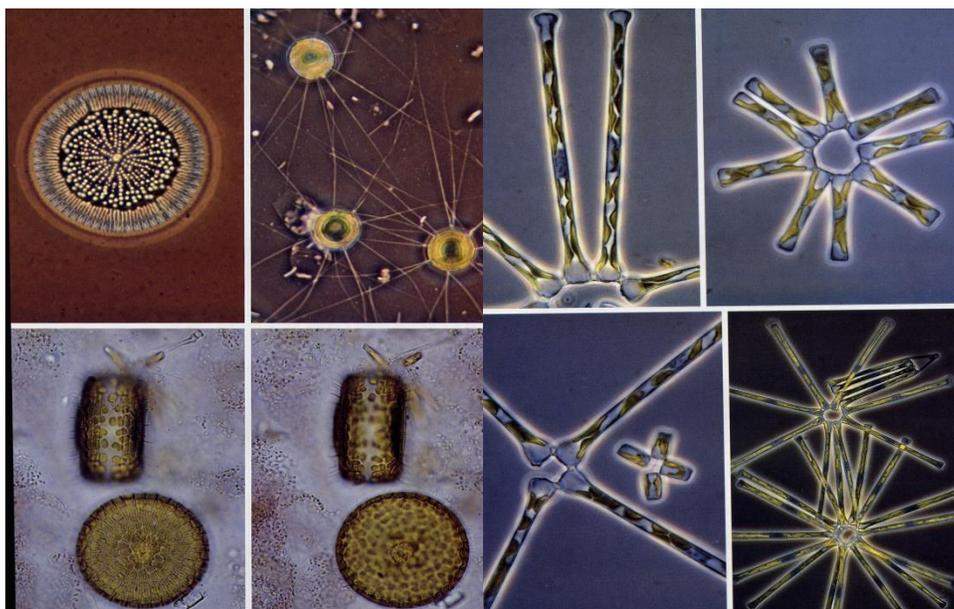
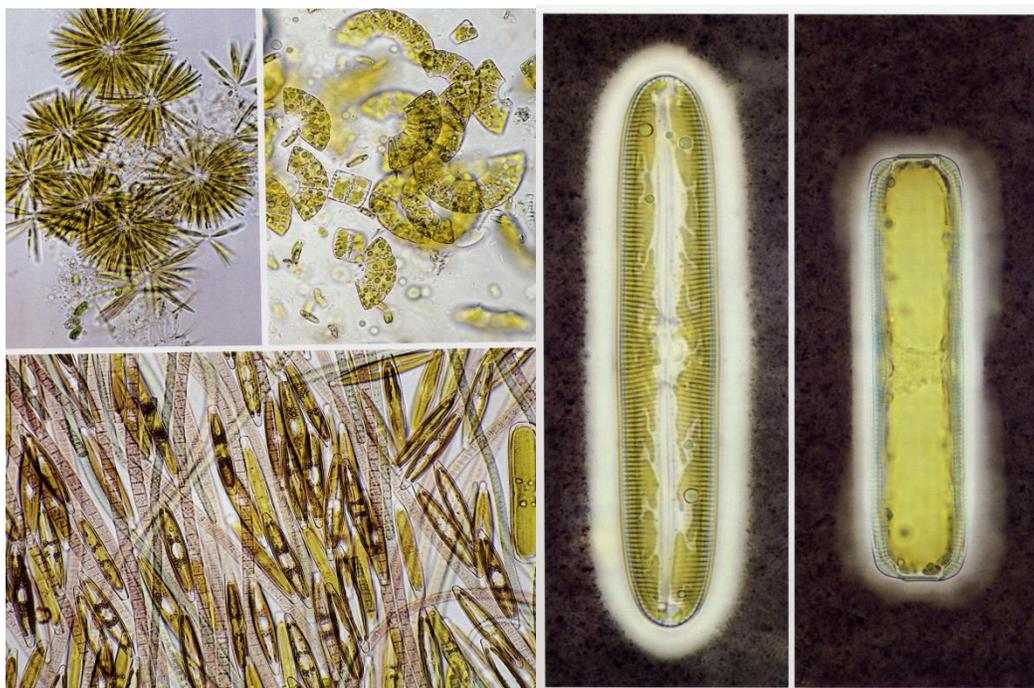
Ендемични дијатомеи за Република Северна Македонија



Слика 138. 1-7. *Krsticiella ohridana* – ендемит за Охрид и Бајкал, 8-11. *Campylodiscus echinatus*.

Резиме на основните карактеристики на дијатомеите

1. Видовите се едноклеточни или колонијални **кокоидни алги**. Секоја клетка е обвиткана со уникатен тип на клеточен ѕид кој е составен од силикат и има форма на кутија, а се означува како **фрустула**;
2. Единствени флагелатни клетки се машките гамети (сперматозоиди) кај центричните дијатомеи. Кај нив се сретнува **плеуронематски флагелум** кој е апикално поставен и кај него отсутствуют двете централни микротубули во аксионемата;
3. Хлоропластот обично е жолто-кафеав, бидејќи хлорофилот е маскиран од помошниот пигмент фукоксантин. Присуство на хлорофил *a* и *c*₂ или пак поретко *c*₁ или *c*₃;
4. Хлоропластната ДНК е организирана во прстеневиден нуклеоид;
5. Секој елемент на силикатнио клеточен ѕид се формира во цитоплазмата во силикат депозициска везикула (СДВ);
6. Митозата е отворена, јадрената мембрана се разложува пред метафазата. Делбеното вретено се формира надвор од јадрото помеѓу две поларни рамнини. Типични центрозоми не се формираат;
7. **Диплоидни организми**, мејозата се одвива при формирањето на гаметите;
8. Широко распространети (**убиквисти**) во сите водни екосистеми, освен во екстремно киселите и топлиите извори. Населуваат и субареални живеалишта. Осетливи на еколошките услови, нивното видово разнообразие и доминација во алгалните заедници зависи од толерантноста кон определени фактори на живеалиштето. Поради тоа се исклучително добри биоиндикатори на еколошките услови денес или во минатото (палеоекологија).

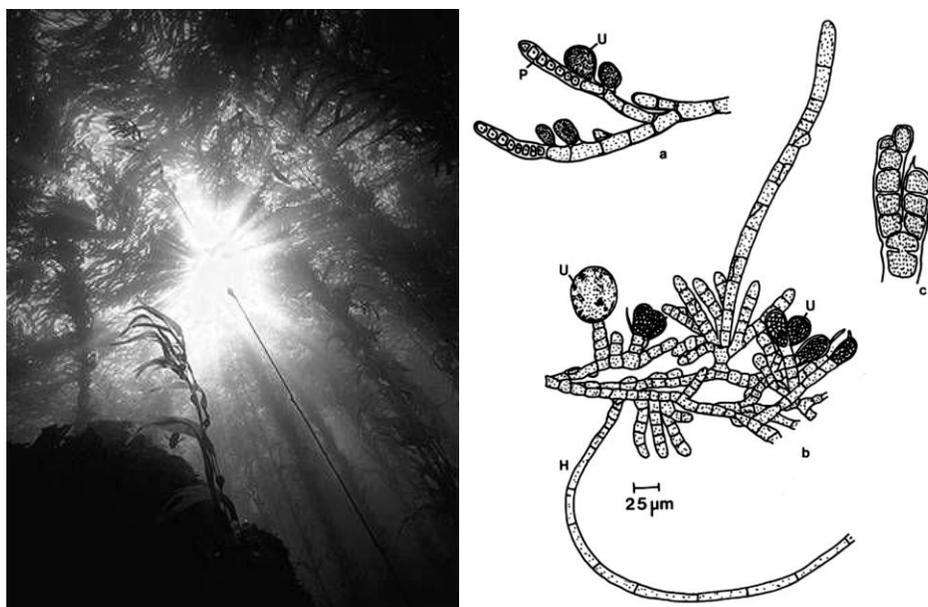
*Cyclotella**Asterionella*Колонии на *Nitzschia*, *Meridion* и *Navicula**Pinnularia*

Слика 139. Морфологија и боја на талусот кај различни претставители на дијатомеите.

Тип РНАЕОРНУТА (кафеави алги)

Општи карактеристики

Кафеавите алги своето име и боја ги должат на големите концентрации на каротеноидниот пигмент **фукоксантин** и **танини** во своите талуси. Во хлоропластите (**феопласти**) присутни се хлорофилите *a*, *c*₁ и *c*₂. Хлоропластниот ендоплазматичен ретикулум поседува по две мембрани кои најчесто продолжуваат околу јадрото. Резервна материја е полисахаридот ламинарин (β -1,3 врзани глукозни остатоци). Во оваа група на алги не постојат едноклеточни или колонијални форми; претставителите се главно кончести, псевдо-паренхиматични или со паренхиматична градба, помеѓу кои постојат и најголемите познати алги денес со талуси долги и над 100 метри (слика 140).



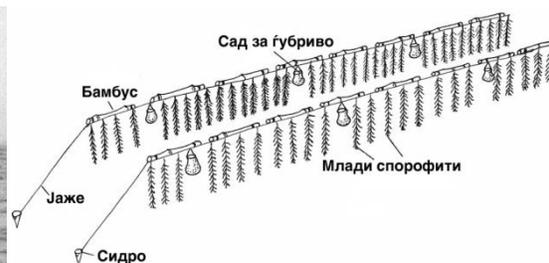
Слика 140. а) Подводни морски шуми од *Macrocystis* sp., б) Некои слатководни кафеави алги (според Schloesser and Blum 1980). (а) *Pleurocladia lacustris*, (б) *Sphacelaria lacustris*, (с) *Heribaudiella fluviatilis*. (H) влакно; (P) полилокуларни спорангиуми; (U) унилокуларни спорангиуми.

Кафеавите алги се доминантно морски жители; само 8 рода *Heribaudiella*, *Pleurocladia*, *Bodanella*, *Pseudobodanella*, *Lithoderma*, *Porterinema*, *Ectocarpus* и *Sphacelaria* содржат слатководни форми (De Reviers et al. 2007). Покрај своето широко географско распространување, кафеавите алги доминираат во студените мориња на северната хемисфера, бидејќи им одговараат пониските температури на водата и зголеменото количество на биогени материи во неа. Единствено Саргаското Море во тропскиот дел на Атлантот содржи поголема концентрација на кафеави алги.

Од денес познатите 256 родови со околу 2.000 вида, најбројните популации на кафеавите алги се забележуваат во литоралниот регион на длабочини од 6 до 15 метри;

неретко создаваат и густы подводни ливади на 100-ина метри длабочина. Сепак, на места каде просирноста на водата тоа го дозволува, на пример кај островот Јабука во Јадранското Море, поединечни видови како *Sargassum vulgare* или *Laminaria spathulatum* се извадени од неверојатни 250 метри длабочина. Главно се прикрупени за карпите, черупките на мекотелите или друга подводна вегетација; многу мал број се ендифити во другите алги.

Огромната биомаса на кафеавите алги во распаѓање и непријатната миризба која се шири од морскиот брег го наведува римскиот филозоф Сенека да изјави: „*Nihil vilior alga*“ (лат. = ништо полошо од алгите). Но, токму таа голема биомаса на кафеавите алги е нивна најбитна карактеристика; во подводните ливади свое место за живот и храна пронаоѓаат огромен број на хидробионти. Нивната силна продукција забележена е и од старите народи, кои започнуваат да ги користат кафеавите алги за исхрана, како природно ѓубриво на полињата, или денес како основа за издвојување на **алгинати**, алкохол **манит** и други материи корисни во разните индустрии.



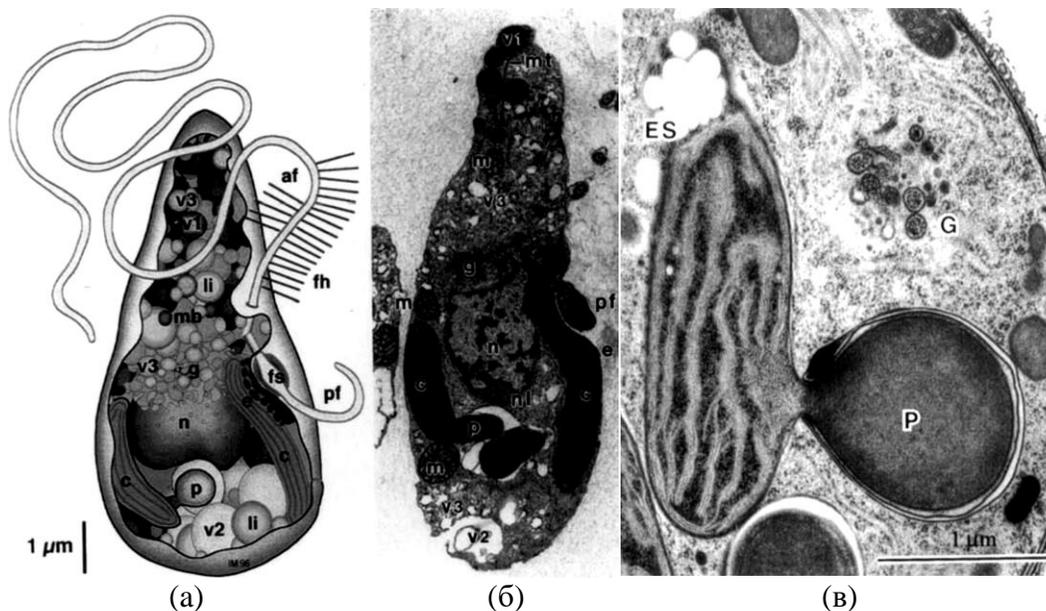
Слика 141. Природна култивација на кафеави морски алги.

Градба на клетките и морфологија на талусот

Клеточната структура на кафеавите алги е многу слична со сродните дијатомеи и златно-жолтите алги (Xanthophyta) при што главната разлика е во тоа што клетките на кафеавите алги излучуваат далеку поголемо количество на полисахариди околу протопластот. Клеточниот сид е главно составен од најмалку два слоја, при што **целулозата** е главниот конститутент на внатрешниот дел, а **пектином** на надворешниот. Аморфната маса на сидот ја сочинуваат **алгинската киселина** и **фукоидином** при што нивниот взамен однос варира помеѓу видовите, различните делови на талусот и во различни еколошки услови. Калцификацијата на клеточниот сид се јавува единствено кај видовите на *Padina*, кај кои калциум карбонатот се депонира како игличести кристали на

арагонит во концентрични траки на површината на лезезестиот талус. Клетките помеѓу себе комуницираат со **плазмодезми**.

Камшици и стигма се типични за подвижните клетки на кафеавите алги (зооспорите и гаметите), бидејќи не постојат подвижни вегетативни клетки. Камшиците се хетероконтни; подолгиот преден сложен камшик со троделни мастигонеми, и покусиот заден мазен камшик (слика 142 а, б). Од ова правило отстапуваат видовите на *Fucales*, каде задниот мазен камшик на сперматозоидите е подолг. Задниот мазен камшик најчесто поседува задебелување во основата, кое целосно се вклопува во вдлабнувањето на клетката непосредно над стигмата. Стигмата се состои од 40-80 **липидни гранули** поместени во единечен слој помеѓу надворешниот тилакоид и обвивката на хлоропластот. **Стигмата** делува како вдлабнато огледало кое ја фокусира светлината кон базалното задебелување на камшикот, кое е фоторецептор за фототаксија кај кафеавите алги (слика 142 в). Светлината помеѓу 420 и 460 nm е најефикасна за фототаксијата кај овие алги, при што неа, веројатно, ја детектира од материја слична на **флавином** во задебелувањето на задниот мазен камшик (Kawai et al. 1991).



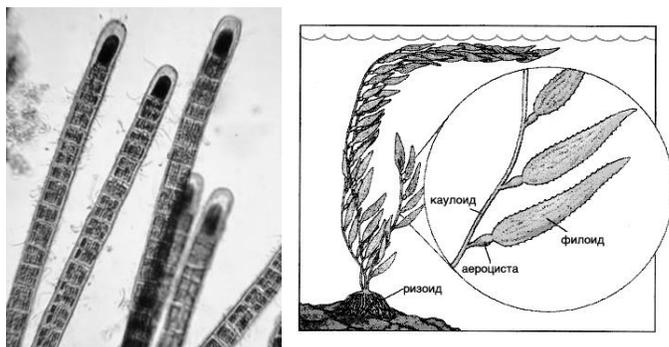
Слика 142. а) Дијаграм на машка гамета кај *Ectocarpus silicosus*; б) ТЕМ слика на тенок пресек на машка гамета кај *Ectocarpus silicosus* (според Maier 1997); в) ТЕМ слика на дел од клетката на *Scytosiphon lomentaria* (според Nagasato and Motomora 2002). (af) преден флагелум, (c) хлоропласт, (e) стигма, (fh) влакна на предниот камшик (само дел прикажан), (fs) предно задебелување кај задниот камшик, (g) Голци систем, (li) липидно тело, (m) митохондрија, (mb) микро тело, (mt) микротубули, (n) јадро, (p) пиреноид, (pf) заден камшик, (v1) физоди, (v2) резервни гранули, (v3) везикули со адхезивен материјал; (ES) стигма.

Хлоропластите кај кафеавите алги имаат по три тилакоиди и се обвивени со хлоропластната обвивка и две мембрани (слика 142 в). Во пластидите се јавуваат и микрофибрили на ДНК, кај *Sphacelaria* sp. во форма на прстен во надворешниот тилакоид.

Пластидите содржат хлорофил *a*, *c*₁ и *c*₂, со максимално присуство на каротеноидот **фукоксантин**. **Пиреноидите** се присутни кај сите претставители на кафеавите алги, но нивното формирање варира согласно со моментната фаза во која алгата се наоѓа. Тие се главно во форма на сталаци на надворешната страна на хлоропластот (слика 142 в), и содржат гранулиран матрикс без тилакоиди. Трајна резервна материја кај кафеавите алги е **ламинарин** (β -1,3 врзан глукан). **Шеќерниот алкохол *d*-манитол**, сепак е акумулациски продукт (кај некои *Laminaria* видови и до 25% од сувата тежина) на фотосинтезата и главно им служи на алгите како осморегулатор во различните концентрации на солта, или како антифриз во студените води.

Физоди се посебни органели кај кафеавите алги кои содржат **флоротанини** (феофицески танини). Танините немаат шеќери во себе, врзуваат протеини, имаат силен редуциски потенцијал и се невкусни. Лесно оксидираат на воздух, што доведува до формирање на црн пигмент **фикофеин** кој ги бои сувите талуси на алгите во црно. Содржината на танините кај кафеавите алги варира од 1-15% од сувата тежина, а имаат улога во: а) спречување на исхраната од хербоворите (невкусни се), б) ја апсорбираат ултравиолетовата светлина (заштитна улога) и в) служат како градбен материјал за клеточните ѕидови (Henry and Van Alstyne 2004).

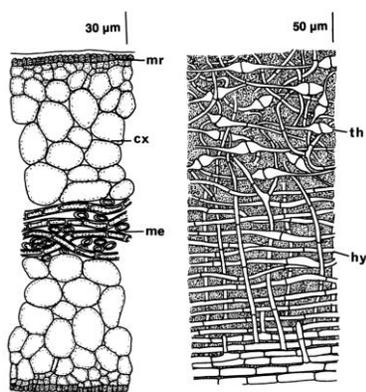
Градбата на талусите кај кафеавите алги е една од најсложените помеѓу сите алги. Тоа се главно големи, макроскопски форми, со грмушести разгранети талуси со различна комплексност и структура; често можат да бидат погрешно класифицирани како васкуларни виши водни растенија. Типовите на раст на талусите припаѓаат кон неколку групи: (1) **дифузен раст**, каде сите клетки се способни за делба во сите насоки (*Ectocarpus*, *Petalonia*); (2) **апикален или врвен раст**, со единечна клетка на врвот која создава клетки под неа (*Dictyota*, *Sphacelaria*); (3) **трихоталичен раст**, каде клетките се делат така што формираат влакно на едната и талус на другата страна (*Cutleria*, *Desmarestia*); (4) **промеристемски раст**, една крупна врвна клетка која не се дели контролира поголем број ситни промеристемски клетки под неа кои се делат (*Fucus*); (5) **интеркаларен раст**, со зона на меристемски клетки кои формираат ткива над и под меристемот (*Laminaria*); и (6) **меристодерм**, со слоеви на периферни клетки кои се делат паралелно или нормално во однос на површината на талусот и формираат ткива (најчесто кора или медула) или додаваат нови клетки на меристодермот (*Fucus*).



Слика 143. Хабитус на талусите на кафеавите алги.

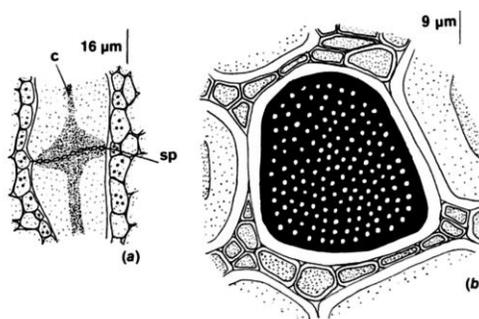
а) *Sphacelaria*, б) *Macrocystis*.

Од едноставните неразгранети кончести талуси, еволуцијата на кафеавите алги доведува до создавање на големите паренхиматични талуси изделени на **ризоид** (псеудо-корен), **каулоид** (псеудо-стебло) и **филоиди** (псеудо-листови) (слика 143). Големата маса на десетици метри големите талуси често е поткрепена со аероцисти, меури исполнети со воздух. Интеркаларниот меристем помеѓу каулоидот и филоидите создава ткиво во двата правци. Филоидите кај поголем број родови живеат 1 година, но каулоидот и основата на филоидите се најчесто повеќегодишни. Најдолгиот забележен животен век е 18 години кај *Laminaria hyperborea* или 8 години кај *Macrocystis pyrifera*. Главната причина за смртта се оштетувањата на алгите за време на бурите и кинењето на талусите од карпите. Сепак, крупните спорофити се и необично издржливи; дури и кога се исфрлени од водата тие сè уште се закачени со ризоидите за каменот за кој биле и во водата.

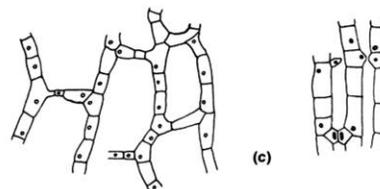


Слика 144. Пресек на **филоидот** (лево) и **каулоидот** (десно) на претставник на Laminariales. (cx) кортекс; (hy) хифи; (me) медула; (mr) меристодерм; (th) трубести хифи.

Сложената морфологија на талусите следена е и со високоразвиената диференцијација на ткивата кај овие алги (слика 144). Разликуваме **централна медула**, **кортекс** и **епидермис** кои се присутни во целиот талус; единствено ризоидите немаат медула. На површината на талусот се фотосинтетските меристематични клетки на епидермисот прекриени со мукозни материи, кои се делат и издвојуваат кон внатрешноста клетки на кортексот. Кон внатрешноста кортексот продуцира **хифи** кои се испреплетуваат и создаваат непрекината мрежа. Посебниот тип на хифи кои се проширени во форма на труба - **трубести хифи** - содржат специфични ситести клетки кои многу личат на истите кај вишите растенија. Овие специјализирани клетки, кои се зајакнати со **калоза** и кои содржат единствено митохондрии, служат за транспорт на продуктите на фотосинтезата во сите делови на талусот, најчесто алкохолот манитол (слика 145). Ваквиот транспорт на материи низ талусот е единствен најразвиен систем помеѓу нижите растенија.



Слика 145. (а), (б) Пресек на ситести клетки на медулата кај Laminariales. Ситестата плоча (sp) има пори ојакнати со калоза (с). (с) Клетки на внатрешниот кортекс и медулата со заемни поврзувања (според Lee 2008).



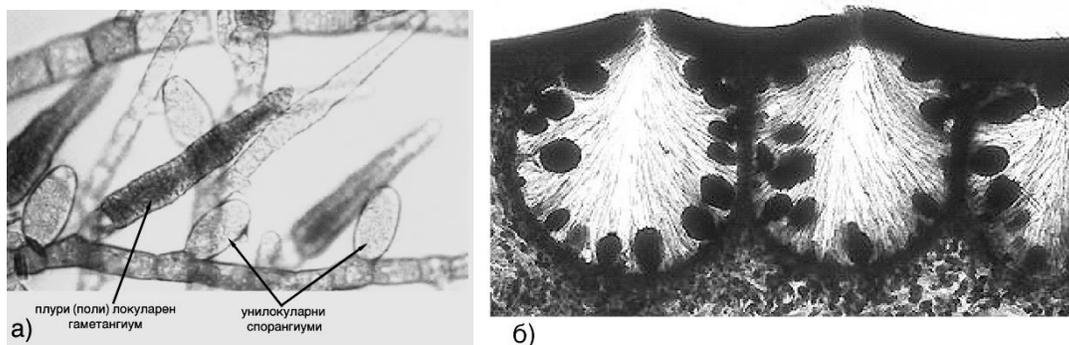
Размножување и циклус на развото

Кафеавите алги се размножуваат **вегетативно**, со фрагментација на талусите, **бесполово**, преку зооспори (единствено Dictyotales создаваат неподвижни апланоспори во тетраспорангиумите), и **полово**, по пат на изо, анизо и оогамија. Размножувањето е во тесна врска со животниот циклус и појава на смена на генерации која во основа се состои од следниот циклус: 1) **спорофитот** во унилокуларни спорангиуми (слика 146) продуцира хаплоидни мејоспори кои при ртење создаваат хаплоидни гаметофити кои можат да бидат едно или дводомни, 2) **гаметофитот** во плури (или поли) локуларни гаметангиуми продуцира хаплоидни гамети кои, по оплодувањето, создаваат диплоидна зигота, 3) **зиготата** рти во диплоиден спорофит кој повторно продуцира спори (Bell 1997). Овој базичен циклус на развото често е модифициран кај различни претставители (Lee 2008) и сè уште недоволно јасен, но во рамките на целата група кафеави алги утврдени се следните еволутивни правилности:

(i) Првата класа Ectocarpophyceae опфаќа најпримитивни претставители [покрај денешните сознанија (Draisma et al. 2001) дека редот Ectocarpales е еволутивно најмлад заедно со Laminariales] кои се размножуваат со изо или анизогамија, имаат едноставни жбуенсти или листести талуси, и гаметофитот и спорофитот се главно идентични по форма и големина - **изоморфна смена на генерации** - или малку се разликуваат меѓусебе - **слабо хетероморфна смена на генерации**;

(ii) Во класата Laminariophyceae се поместени огромните форми на *Macrocystis*, *Laminaria* и други претставители кои имаат **силно хетероморфна смена на генерации**, при што гаметофитот е сведен на микроскопски форми со единствена задача да продуцираат гамети, додека големите талуси се диплоидни спорофити кои продуцираат мејоспори;

(iii) Последната класа Fucophyceae ги опфаќа формите кај кои веќе **нема смена на генерации**; видовите се целосно диплоидни, а редукција настанува единствено при формирање на половите гамети во специфичните вглабнувања - концептакулуми - (слика 146) на самите диплоидни талуси.



Слика 146. (а) Спорангиуми и гаметангиуми кај *Ectocarpus* sp.; (б) пресек на женски рецептакулум со повеќе концептакулуми и оогонии кај *Fucus* sp.

Циклусите на размножување кај кафеавите алги се блиску поврзани со георитмовите на природата. Нивните генетски записи ги диктираат продукцијата, созревањето и ослободувањето на репродуктивните клетки во водата кои се во сооднос со плимата и осеката, и силно поврзани со температурата на водата (репродуктивните органи ретко се формираат на температури над 18-20°C); евидентно е дека таквото прилагодување е еволутивна адаптација за што поефикасно одржување на видот. Нивна специфична одлика е и продукцијата на **сексуални хормони (феромони)**. Тоа се растворливи супстанции (кај кафеавите алги се незаситени јаглеводороди и тоа C8 до C10 олефини) кои придонесуваат за: а) експлозивно исфрлување на сперматозоидите од антеридиумите, и б) привлекување на машките кон женските гамети или јајни клетки. Покрај екстремно ниската концентрација на емитирани феромони (0.6 fmol по клетка на час кај *Ectocarpus silicosus*) тие ефикасно се прифатени од рецепторите на машките гамети на блиски отстојанија од женските гамети (Muller 1982). До денес се познати следните феромони од кафеавите алги: **ектокарпин** (од *Ectocarpus*), **дезмарестен** (од *Desmarestia*), **ламоксирен** (од *Laminaria*), **мултифеден** (од *Cutleria multifida*), **диктиоптерен** (од *Dictyota dichotoma*) и **фукосератен** (од *Fucus serratus*).

Еколошки и биолошки одлики

Видовите на *Laminaria* од северните мориња се главно многу поголеми, со подолги калуоиди и пошироки филоиди, во однос на тие од појужните студени мориња. *Laminaria hyperborea* и *L. digitata* создаваат густе подводни „шуми“ во источниот дел на северен Атлантискиот океан, додека *L. solidungula* формира многу густе појаси во Бафортското Море кај Алјаска. Овие видови покажуваат сезонски раст, со период од брз раст до рано лето и стагнација на растот во лето и есен. Овој **цирк-годишен ритам** е под влијание на внатрешната фотопериодична контрола.

Друг фактор кој влијае на морфологијата на талусите на спорофитот е средината во која тој расте. Доколку видовите како *Laminaria digitata* или *Alaria esculenta* растат во делови со послаби морски струења, тогаш филоидите се нежни, лесно се одвојуваат од калуоидите дури и под дејство на сопствената тежина. Спротивно на тоа, во услови на силни морски струења тие создаваат цврсти, заоблени филоиди како резултат на далеку поголемиот број на кортикални клетки кои ја зголемуваат дебелината на талусот.

Macrocystis и *Laminaria* видовите имаат примарна продукција која е една од највисоките во светот на растенијата. Годишната нето-продукција е во рамките од 1.000 до 2.000 gm⁻¹ на јаглерод (Mann and Chapman 1975). „Шумите“ на *Macrocystis pyrifera* формираат континуиран појас до 8 km во должина и 1 km во широчина покрај брегот на Северна и Јужна Америка во Пацификот. Големината на овие појаси во многу зависи од силните ветришта (оркани), тревопасните животни и предаторите, како и појавата на силните струења предизвикани од El Nino. Ваквите силни струења на водата ги ’откорнуваат‘ алгите и ги исфруваат на брегот. Малото полжавче *Patina pellucida* често се исхранува во пределот на ризоидот, со што го ослабува и ја раскинува врската со

подлогата. Дури и морските ежови, како *Paracentrotus lividis* имаат силно влијание врз поединечни видови кафеави алги. Во услови на намалување на бројноста на морските видри, кои се исхрануваат со ежовите, тие стануваат важни уништувачи на подводните „шуми“ (Estes and Steinberg 1988).

Посебна специфичност откриена кај *Laminaria* е вид на примитивен одбранбен систем по напад на бактерии, како *Pseudoalteromonas bactriolytica* која го деградира екстрацелуларниот слој на полисахариди на алгата продуцирајќи олигогулоронати. Овие продукти на бактериската инфекција предизвикуваат засилена респирација кај алгата и интензивно производство на водород пероксид во количества доволни да ја убијат бактеријата (Potin et al. 1999).

Употребата на кафеавите алги датира уште од Кинеската медицина пред 1.500 години. Главната улога им е припишана во однос на лекување на гушавоста предизвикана од недостиг на јод во штитната жлезда; пепелта на исушени сапрофитни талуси содржи и до 1.8% јод во себе. Денес, повеќе од 4 милиони тони кафеави алги годишно се колектираат од марикултурите во Азија (Кина, Јапонија, Кореја), и главно се искористени како извор на **алгинати** (околу 10% на исушените талуси се соли на алгинската киселина), употребени во различните индустрии. Покрај директната хумана употреба („комбу“ во Кина и Јапонија), големи количества на кафеави алги се користат како храна за домашните животни или како „зелено ѓубриво“ за полињата. Секој килограм на исушени алги продуцира до 256 kcal енергија, и е извор на важни витамини и минерали (Tseng 1981).

Филогенија и еволуција

Поради недостиг на јасни фосилни остатоци, денес се претпоставува дека кафеавите алги се доста стара група на организми со потекло дури од Прекамбриум (пред 0,7-1,3 милијарди години), но дека во текот на еволуцијата се изгубени остатоците на примитивните нежни форми. Првите сигурни фосилни податоци потекнуваат дури од Миоцен (пред 7-15 милиони години). Молекуларните анализи на 5S рибозомалната РНК укажуваат на голема сличност со дијатомеите, од кои се одвоиле пред околу 200 милиони години. Подвижните зооспори и гамети јасно ги отсликуваат филогенетските врски со старите монадни автотрофни форми.

Рецентните форми на кафеавите алги покажуваат примитивни (Ectocarpales, Sphacerales) или понапредни (Laminariales, Fucales) особини, при што е можно да се следат следните еволутивни правци во рамките на групата:

- **усложнување на градбата на талусот**, од прости акумулации на конци до сложен кормоиден талус со анатомска и функционална диференцијација на ткивата;
- **развиток на половиот процес** од изогамија до оогамија, завршно со продукција на специјализирани полни хормони - **феромони**;
- **градуирана редукција на гаметофитот** кој, од изоморфна преку силно хетероморфна смена на генерации, на крај потполно исчезнува, со што Fucales се целосно диплоидни организми, истоветни со вишите растенија и животни.

Класификација

Постојат поголем број верзии на класификацијата на кафеавите алги во кои доминира нивната изделеност на различен број редови и еволутивни групи. Со цел појасно претставување на оваа комплексна група на алги, задржана е класичната поделба на 3 класи: *Ectocarpophyceae*, *Laminariophyceae* и *Fucophyceae* без претензии на авторот дека ваквиот природ ги отсликува денешните трендови и реалните еволутивни односи.

Класа *Ectocarpophyceae*

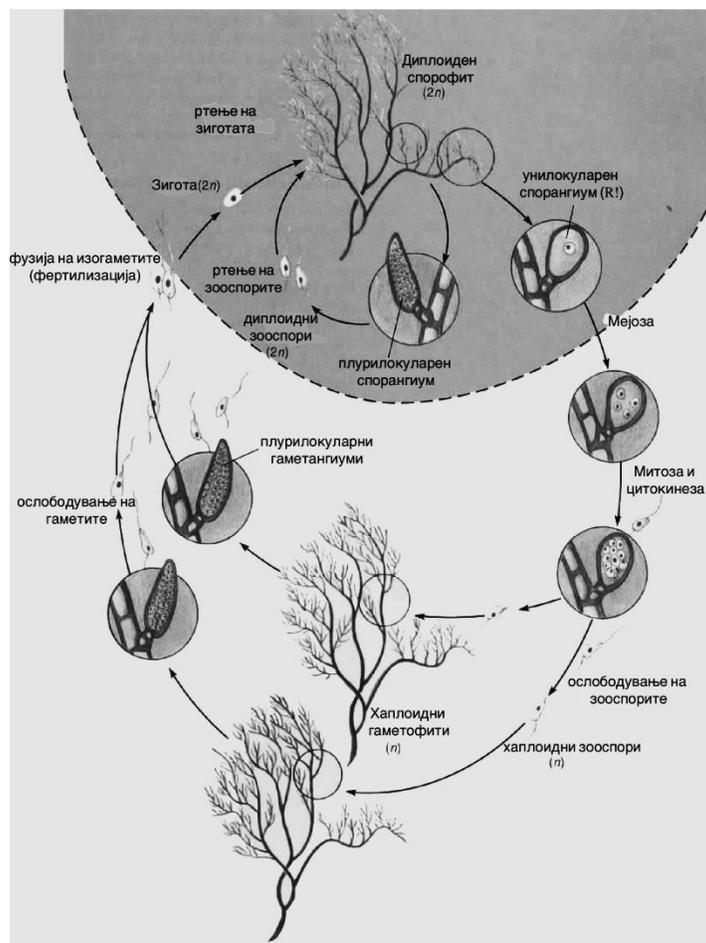
Класата ги опфаќа најпримитивните рецентни кафеави алги, со **мали грмушести кафеави талуси** од неколку 10-тини центиметри, прикрупени на камењата во литоралната и суб-литоралната зона на морињата. Нивните испреплетени кончести талуси никогаш не создаваат псеудо-паренхиматични ткива, размножувањето е со **изогамија** (поретко **хетерогамија**) и покажуваат **изоморфна смена на генерации**; кај мал број видови е утврдена слаба разлика во морфологијата на гаметофитот и спорофитот, при што спорофитот е со поедноставна градба. Редукцијата се одвива при создавањето на спорите. Класата е составена од редовите *Ectocarpales*, *Sphacelariales*, *Cutleriales* и *Dictyotales* кои ги покажуваат наведените особини со релативно мали варијации.

Ред *Ectocarpales*

Кончестите едноклеточни талуси на претставителите на овој ред се слободно поставени во грмушестиот хабитус, без меѓусебно поврзување. Конците се **хетеротрихални** со две различни форми: базален кончест талус кој често навлегува во подлогата и служи за прицврстување, и исправен кончест или листовиден апикален талус. Растот на исправените конци е најчесто дифузен, додека базалните (супстратни) конци растат преку апикална клетка или интеркаларно. Кај поединечните претставители присутни се и двата талуса (*Scytosiphon*), кај други (*Ralfsia*) апикалниот талус е силно редуциран и алгата има базален инкрустриран талус, а кај *Petalonia* доминира апикалниот талус, додека базалниот е редуциран на мал број клетки за прицврстување. Дури и кај иста алга постојат фази на различен развиток на базалниот или апикалниот талус.

Животниот циклус на типичниот претставител *Ectocarpus silicosus* (слика 147) се базира на сменување на изоморфни диплоидни и хаплоидни фази на грмушести кончести талуси. Диплоидниот спорофит создава два вида спорангиуми: **полилокуларни спорангиуми** (создадени од повеќе локуси или вдлабнувања; уште се нарекуваат повеќегнездени спорангиуми) кои континуирано (при поволни услови) создаваат диплоидни зооспори од кои се создаваат нови диплоидни единки; и **унилокуларни спорангиуми** (едногнездени) во кои се создаваат хаплоидни зооспори - мејоспори кои при ртење доведуваат до развиток на нови хаплоидни единки. Хаплоидните единки - гаметофити - создаваат на исти или различни талуси (дво и едно домни растенија) во

своите **полилокуларни гаметангиуми** машки (+) и женски (-) изогамети кои со својата фузија создаваат диплоидна зигота и од која при ртење се јавува диплоидниот спорофит.

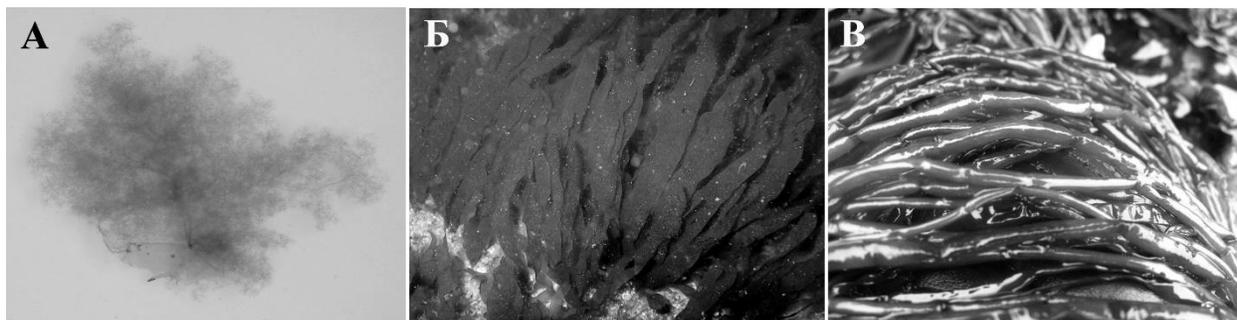


Слика 147. Циклус на развој кај *Ectocarpus silicosus*.

Унилокуларните спорангиуми на спорофитот ги испуштаат хаплоидните зооспори во периодот од 6h наутро до 12h нападне (динамика на плимата и осеката) преку мал отвор низ кој излегуваат до 32 спори во заедничка желатиозна маса. Зооспорите пливаат во потрага за соодветно место за прицврстување, најчесто хидрофобна површина прекриена со микробен филм, и ртат за 2-3 часа во хаплоидни филаменти на гаметофитот. Гаметофитот продуцира морфолошки исти, но физиолошки различни, изогамети. Женските гамети (брзо, во рок од 5 минути) по напуштањето на гаметангиумот се прицврстуваат за подлогата и започнуваат да лачат феромон **ектокарпен**. Машките гамети се движат многу брзо (270 μm во минута) праволиниски во водата кога нема женски гамети во близина, а во нивна близина спирално и кружно кон нив и поголемата концентрација на ектокарпенот; остануваат способни за движење и до 8 часа по ослободувањето од гаметангиумот (Müller 1982).

Ectocarpus silicosus и *E. confervoides* се широко распространети и доста толерантни кон варијациите на температурата и соленост на водата. Сепак, нивните физиолошки одлики зависат од надворешните еколошки фактори, посебно од температурата. Во студените мориња најчесто продуцираат само диплоидни зооспори во полилокуларните спорангиуми од кои секогаш се развиваат само диплоидни спорофити; истите видови во потоплите води продуцираат хаплоидни мејоспори од кои се создаваат гаметофити.

Другите видови од редот *Ectocarpales* поседуваат талуси кај кои се подобро развиени базалните (супстратни) делови. *Scytosiphon lomentaria* е честа алга на карпите во зоната на плимата со цилиндричен талус долг до 50-тина сантиметри, кои растат во форма на грмушки. Листестите талуси на *Petalonia fascia* се јавуваат во истата зона.



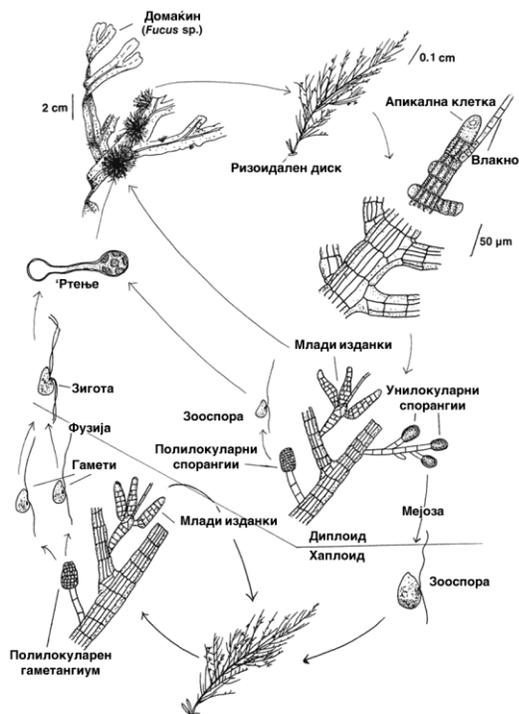
Слика 148. Хабитус на претставители на *Ectocarpales*. (A) *Ectocarpus silicosus*, (B) *Petalonia fascia*, (C) *Scytosiphon lomentaria*.

Ред Sphaceraliales

Кафеавите алги од овој ред имаат хетеротрохални грмушести талуси со апикален тип на раст. Широко распространети во морињата, малите до 30 cm високи грмушки ги населуваат камењата и површината на другите покрупни алги, а понекогаш се и ендифити. Вегетативното размножување е преку столони или посебно диференцирани вегетативни гранки кои активно се отфрлаат од талусот. Бесполовото размножување е со зооспори, а половото преку изогамија. Циклусот на развој е потполно ист како кај *Ectocarpus*. Широко распространети и чести видови во бентосните заедници се *Sphacelaria cirrhosa*, *S. bipinnata*, *Cladostephus verticillatus* и видовите на родот *Stypocaulon* (слика 149).

Ред Cutleriales

Двата единствени рода *Cutleria* и *Zanardinia* од овој ред веќе припаѓаат кон доброразвиени, паренхиматични кафеави алги со многу разгранети грмушести талуси, кои доминираат со својата големина во литоралот на скоро сите мориња. Притоа, *Cutleria* покажува хетероморфна смена на генерации, а *Zanardinia* изоморфна. Талусите се сплескани, дискоидни, често ситно разгранети и со влакнести израсстоци по површината (слика 150).

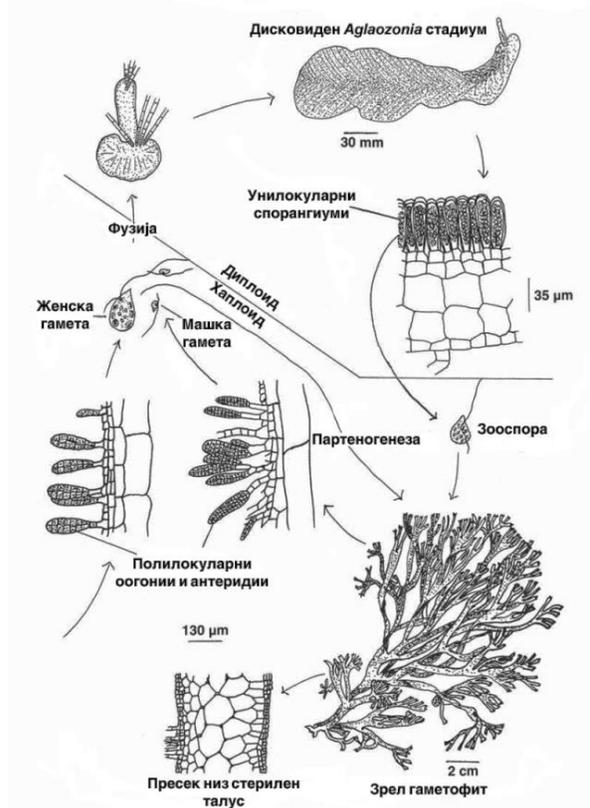


Слика 149. Животен циклус на *Sphacelaria* (*S. cirrhosa* и *S. bipinnata*) како епифити на *Fucus* sp.

Спорофитите создаваат само унилокуларни спорангиуми, додека гаметофитите се хетеротрихални и видливо анизогамни. Развитокот на гаметите во полилокуларните гаметангиуми е истоветен само што во женските органи се развиваат многу помал број на далеку покрупните женски гамети. Машките гамети се привлечени со **мултифидент**, високо растворлив феромон кој ги привлекува. При копулацијата на гаметите, женските престануваат со движење, фузијата на јадрата настанува во тек на неколку часови, а зиготата 'рти во спорофит во

текот на 24 часа. Неоплодените женски гамети се развиваат партеногенетски во гаметофити. Спорофитот на *Cutleria* е толку различен по хабитусот што бил сметан за посебен род наречен *Aglozonia*, со што во кафеавите алги постепено настанува хетероморфноста помеѓу диплоидната и хаплоидната фаза и која ќе достигне свој максимум во следната класа Laminariophyceae.

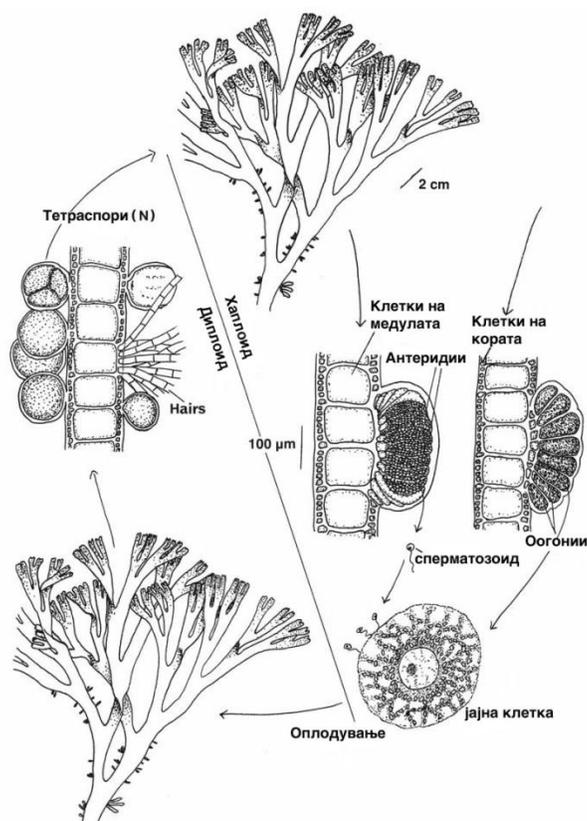
Слика 150. Животен циклус на *Cutleria mutlifida*.



Ред Dictyotales

Овој ред содржи кафеави алги кои растат преку апикална клетка или преку маргинален ред на апикални клетки. Показуваат изоморфна смена на исправени, сплескани, паренхиматични талуси. Типична карактеристика на редот е модификација на унилокуларните спорангиуми да продуцираат најчесто четири (поретко осум) големи апланоспори - тетраспори. Полово се размножуваат со оогамија, а почесто ги населуваат потоплите мориња низ целиот свет.

Типичниот претставител *Dictyota dichotoma* расте со единечна апикална клетка која формира сплескан, дихотомно разгранет, едногодишен талус (слика 151). Зрелиот талус се состои од три слоја: среден слој од големи клетки во кои скоро да нема хлоропласти, кој од двете страни е опкружен со низови на поситни клетки полни со хлоропласти. Гаметофитот продуцира репродуктивни органи во соруси издигнати над површината на талусот. Во темнокафеавите женски соруси, главно има 25-50 оогонии кои продуцираат по една јајна клетка. Белите машки соруси содржат многубројни антеридии изделени на 650-1.500 поединечни делови во кои се формира по еден сперматозоид, на кој има само еден латерален камшик со мастигонеми и антериорна стигма (Phillips and Clayton 1993).



Слика 151. *Dictyota dichotoma* - хабитус, репродуктивни органи и изоморфна смена на генерации.

Јајните клетки продуцираат феромон - *диктиотен* - со кој се привлекуваат сперматозоидите. По оплодувањето зиготата 'рти во спорофит; неоплодените јајни клетки се развиваат партеногенетски, но ретко се развиваат нормално во нова единка. Спорофитот продуцира *хеплоидни апланоспори* (тетраспори) во поединечни или во мали групи тетраспорангиуми на површината на талусот. Голите тетраспори се ослободуваат од апексот на спорангиумот, пасивно се движат и веднаш продуцираат целулоза, се прицврстуваат на дното и создаваат гаметофит.

Кај ова група на алги одамна е забележена ритмичната правилност на созревањето и испуштањето на гаметите. Тие процеси се директно поврзани со ритмиката на смените на плимата и осеката. Имено, гаметангиумите започнуваат со развиток при најниска плима (квадратура), додека нивното испуштање во водата и оплодувањето настанува при највисоката плима (сизигија). Овој ритам се задржува и во лабораторија под вештачки услови на осветлување ноќе, кога ноќната светлина ја симулира месечевата радијација. Ова е типичен пример за генетско прилагодување за што посигурно размножување и одржување на видот. *Dictyota* видовите продуцираат и *терпеноиди* (Pereira et al. 2000), како *пахидиктиол* на пример, кои се со непријатни вкус и ја спречуваат исхраната со алги на рибите, ракчињата и морските ежови.

Вториот чест и типичен претставител на овој ред е *Padina pavonia* (слика 152), која е воедно и единствениот калцифициран род кај кафеавите алги. Нејзините лепезести талуси високи до 20 cm чести се во плитките зони на литоралот на топлите мориња, каде ги прекриваат камењата во густе перничиња.



Слика 152. *Padina pavonia*. Густе перничиња од калцифицирани лепезести талуси прекриваат каменесто дно во плитките литорални морски води.

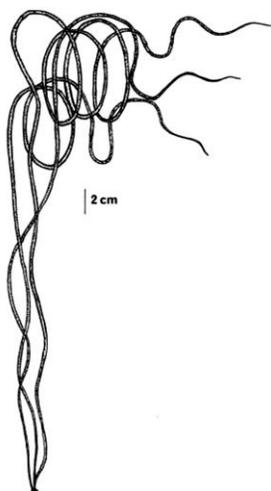
Класа Laminariophyceae

Оваа класа опфаќа кафеави алги со **силно хетероморфна смена на генерации**; големиот кормоиден псевдо-паренхиматичен или паренхиматичен спорофит се заменува со ситен, микроскопски гаметофит. Спорофитот расте преку интеркаларен меристем

поместен помеѓу каулоидот и филоидите. Размножувањето е вегетивно со фрагментација на талусите, бесполово со зооспори и полово со оогамија. Со исклучок на *Chorda* и *Saccorhiza* сите останати претставители **не поседуваат стигма** и базално задебелување на камшиците кај подвижните клетки (Henry 1987). Тоа се многу големи растенија кои најчесто ги населуваат студените океани. Многу од родовите поседуваат спорофити кои се способни за вегетативен раст во потоплите води, но нивните микроскопски гаметофити не се способни за продукција на гамети на температури над 10-15°C, со што е спречена дистрибуцијата на овие алги во води потопли од таа температура (Sjotun and Schoschina 2002). Првите фосили пронајдени се во слоевите пред 16 милиони години (Saunders and Dreuhl 1992), со што нивната почетна еволуција се доведува во врска со силниот поларен тренд на заладување во Северниот Пацифик во тој период. Класата ги опфаќа редовите *Chordariales*, *Sporochnales*, *Desmarestiales*, *Dictyosiphonales* и *Laminariales*.

Ред *Chordariales*

Во овој ред припаѓа единствениот вид *Chorda filum* (слика 153) кој поседува најпримитивни карактеристики од класата Laminariophyceae. Спорофитот е голем до 2.5 метри, но само 1 cm широк, цилиндричен, и во форма на камшик, го населува сублиторалот на морињата од северната хемисфера. Покрај упростениот хабитус, *Chorda filum* се разликува од другите претставители на класата по две особини: спорофитот има меристемска зона на раст под врвниот дел на талусот (**апикален или врвен меристем** - раст), и младиот спорофит има една или повеќе апикални влакна. Двете карактеристики се повеќе типични за редот Ectocarpales и претставуваат примитивни особини. Од друга страна, родот *Chorda* има сличен животен циклус како и *Laminaria* (слика 156) освен што гаметофитот е еднодомен (оогонии и антеридии на иста единка). Пресно ослободените јајни клетки излучуваат феромон кој предизвикува експлозивно испуштање на сперматозоидите од антеридиумите и хемотаксично привлекување (Maier et al. 1984).

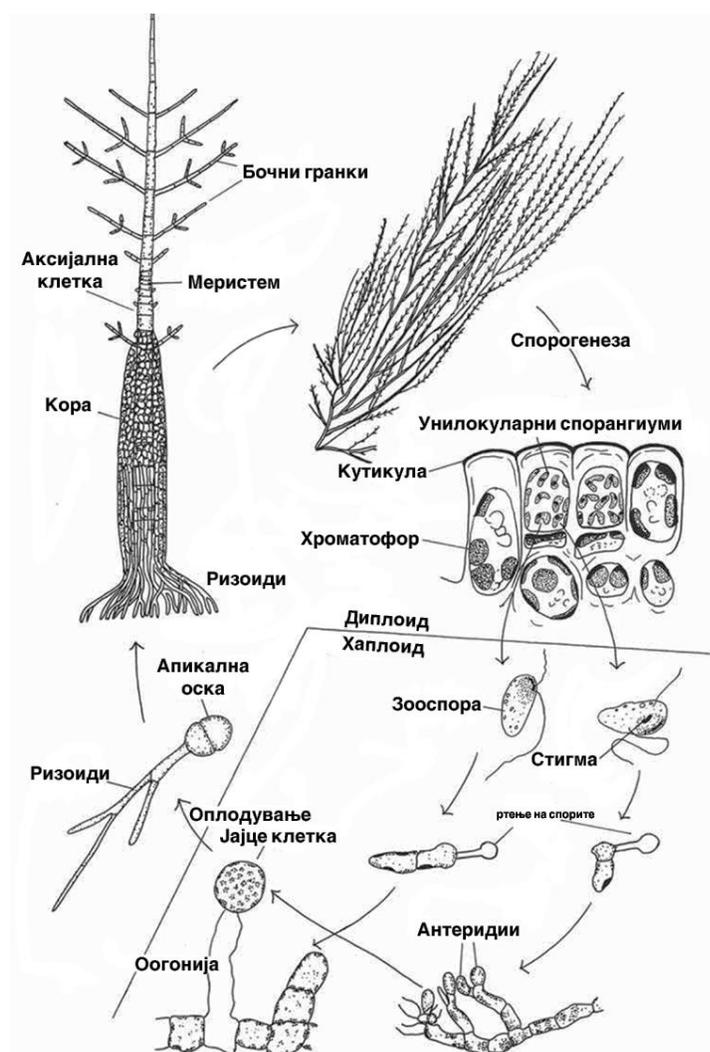


Слика 153. *Chorda filum* – хабитус.

Ред *Desmarestiales*

Редот покажува типична смена на голем макроскопски спорофит со мал кончест гаметофит, кој продуцира оогонии и антеридиуми за оогамно размножување. Растот на спорофитот е трихоталичен при што главната оска на талусот е обвиткана со кортикални клетки кои растат надолу. Вакви карактеристики покажува и редот *Sporochnales*. Спорофитот на *Desmarestia*

достигнуваат до 3 метри во должина и главно се среќава во литоралот на студените мориња на двете хемисфери. *Desmarestia aculeata* продуцира унилокуларни спорангиуми на спорофитите во зима, со тангенционална делба на површинските клетки на кортексот. Мејотичните бифлагелатни зооспори имаат очно петно и единечен хлоропласт. Спорите продуцираат женски и машки гаметофити, при што машките имаат помали клетки и послаба пигментација. По околу 3 недели, се формираат оогонии и антеридии; оогониите продуцираат јајни клетки кои интензивно излучуваат растворливи феромони *дезмарестен*, *ектокарпен* и *вириден* кои предизвикуваат ослободување на единечните сперматозоиди. Видовите на овој ред ја сочинуваат главната биомаса на бентосните алги во Антарктичните води. Нивните повеќегодишни спорофити покриваат големи површини до длабочина од 40 метри, главно од видовите *Desmarestia anceps* и *D. menziesii*. Некои од видовите натрупуваат големи количества на *малична киселина* која ја спушта рН реакцијата на вакуолите дури до 2.

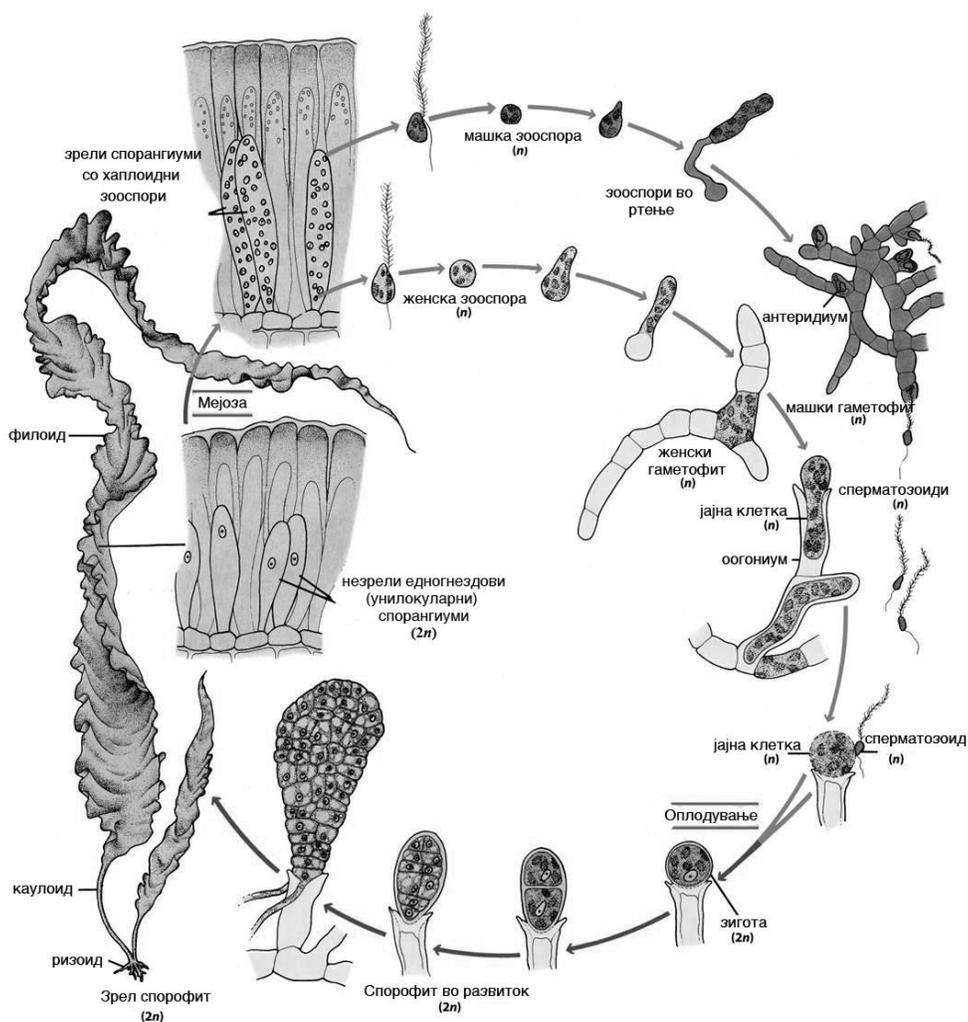


кутикула.

Слика 154. *Desmarestia anceps* – животен циклус.

Ред Laminariales

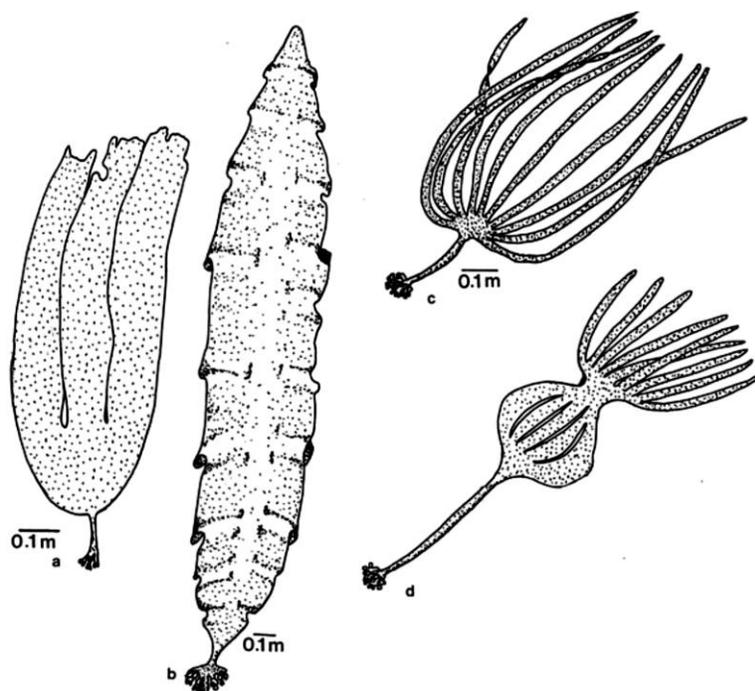
Овој ред опфаќа едни од најголемите растенија на нашата планета, кои често достигнуваат раст од преку 80 метри. Тие создаваат подводни „шуми“ во плитките океани, а проценето е дека за прв пат се појавиле во текот на Миоцен (пред 5-23 милиони години). Овие алги имаат потреба од води богати со хранителни материи и температури помеѓу 6 и 14°C. Познати се по својата висока стапка на раст; родовите *Macrocystis* и *Nereocystis* можат да израснат до 50 сантиметри дневно. Растот се одвива блиску до местото на спојување на филоидите и каулоидот, во интеркаларен меристем. Паренхиматичните талуси се главно прекриени со мукозен слој, а не со



Слика 155. Животен циклус кај *Laminaria* sp.

Животен циклус - за време на брзиот раст на големиот сапрофитски талус на ламинариите (пролет), интеркаларниот меристем помеѓу каулоидот и филоидот лачи хемиски блокатори кои спречуваат развивање на сорусите со спори (Lüning et al. 2000). За време на есента количеството на инхибитори опаѓа доволно за иницијација на создавање на репродуктивни спорангиуми во сорусите. Сорусите содржат едногнездови (унилокуларни) спорангиуми помеѓу стерилни парафизи, во кои се создаваат од 32 (*Laminaria*) до 128 (*Sacchorhiza*) хаплоидни зооспори и кои се ослободуваат од горниот задебелен дел на спорангиумот. Зооспорите имаат единечен хлоропласт со или без стигма, покажуваат позитивна хемотаксија кон хранителни материи и можат да бидат транспортирани повеќе километри во текот на 48 часа слободно пливање. По зацврстувањето на подлогата преку излучување на посебни гликопротеини, зооспорите продуцираат гаметофити; тие се главно дводомни поради што се создаваат машки и женски гаметофити. Само во оваа фаза можно е разликување на машките од женските

единки; машките гаметофити се со помали клетки и поразгранети од женските (слика 155). Машкиот гаметофит продуцира мали безбојни антеридии, додека женскиот издолжени оогонии со по една јајна клетка. Јајните клетки се ослободуваат од оогониумите (со повлекување на цврстата обвивка на оогониумот кон назад и изложување на јајната клетка како на платформа) и излучуваат секс хормон ламоксирен (овој процес се одвива во првите минути на ноќта и под влијание на циркадијалниот ритам на плима и осека). Сперматозоидите се излучуваат од антеридиумите по првите секунди на изложеноста на *ламоксиренот* и хемотактично се привлечени кон јајните клетки за оплодување. Кај *Laminaria* и *Macrocystis* утврдени се и хормоните *ектокарпин* и *дезмарестин*, но тие евидентно немаат значајна хормонска активност. Кај ламинариите, зиготата се развива во сплеснат пре-ембрион кој со делбите создава зрел спорофит.

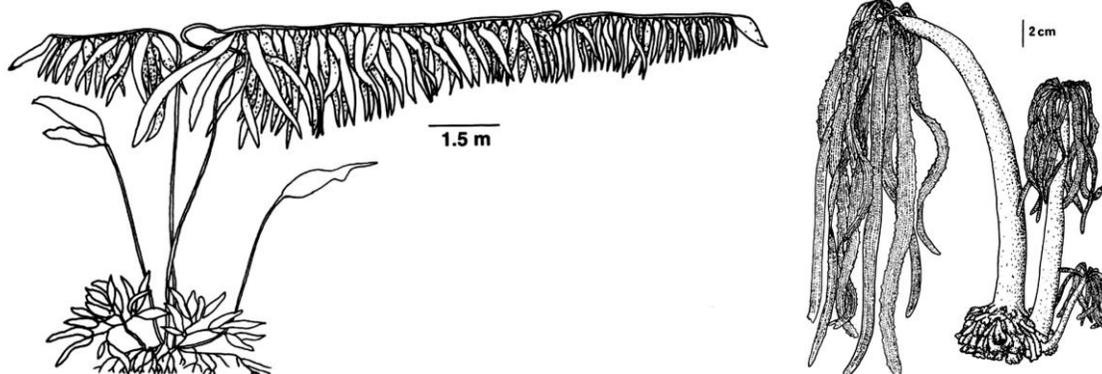


Слика 156. Хабитус на некои видови ламинариите.

- (a) *L. groenlandica*
 (b) *L. saccharina* (c) *L. digitata*
 (d) *L. hyperborea*

Метаболизам и состав на резервните материи - концентрациите на ламинарин и манитол како сува материја во талусите на ламинариите остро се зголемуваат за време на активниот период на фотосинтеза (април до септември); во овој период видливо опаѓа составот на алгинската киселина и целулозата во вкупната биомаса на алгите (спротивно се случува во периодот октомври - април, кога алгите ги користат резервните материи за преживување). Овие варијации се многу поголеми во филоидите отколку во каулоидите каде растот е далеку поспор. Според Percival & McDowell (1967), овие варијации се должат на следните метаболитички принципи:

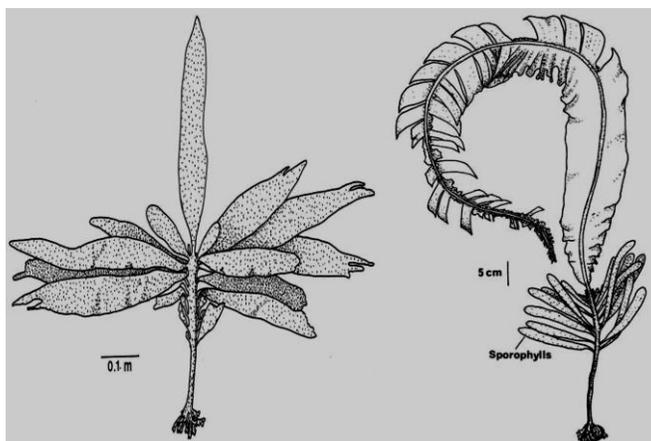
а) Манитолот е првиот продукт на фотосинтезата кај ламинариите кој се складира во значителна концентрација; тој е исто така главниот јаглехидрат во ткивата кои рапидно растат со интензивни клеточни делби;



Слика 157. *Macrocyctis pyrifera* и *Postelsia palmaeformis* – хабитус и разлика во големина на талусот.

б) За време на фотосинтезата во ткивата кои брзо растат се забележува зголемување на составот на сувите материи изградени од манитол и соли на алгинската киселина, и ламинарин; протеини и целулоза, исто така, интензивно се синтетизираат во овој период (Pueschel & Karb 2001). Создавањето на манитол и ламинарин продолжува и кога сите други резервни материи достигнуваат свој максимум во определените ткива, поради што кон крајот на летниот период тие достигнуваат најголем процент во составот на сувата материја;

в) Ламинаринот може да се создаде од манитол. За време на сезоната на брзиот раст на алгите манитолот се создава побрзо од стапката на неговото претворање во ламинарин, поради што составот на двете материи се зголемува во талусот. Кога растот се успорува или прекинува поради недостиг на хранителни материи, светлина или ниски температури, манитолот се троши, а ламинаринот не, поради што неговата концентрација во талусите останува висока;



Слика 158. *Alaria esculenta* и *Pterygophora californica* – хабитус.

г) За време на формирањето на спорите и периодите кога дишењето на алгите е поголемо од фотосинтезата, и ламинариот и манитолот рапидно се трошат. Поради слабата промена во концентрацијата на другите конститутивни материи (алгинати, целулоза, протеини) нивната застапеност во вкупната сува материја, сепак расте.

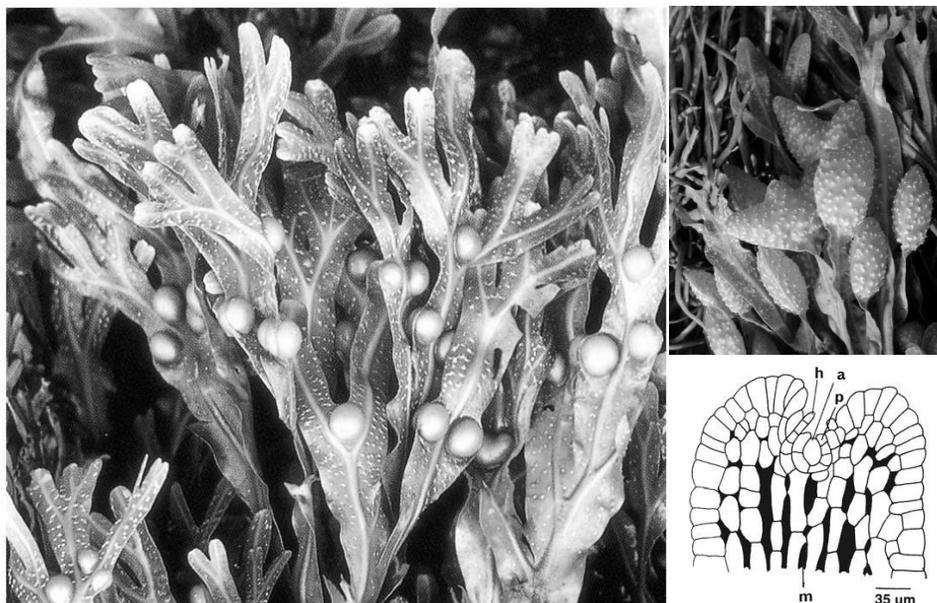
Класа *Fucophyceae*

Ред *Fucales*

Алгите од оваа класа се паренхиматични по градба со раст преку врвна клетка. Главната нивна одлика е во поглед на **максималната редуција на хаплоидната фаза**, која се сведува на продукција на репродуктивните органи (јајни клетки и сперматозоиди), без присуство на издвоена животна форма - хаплоид (гаметофит). Со тоа, кај овие алги не постои смена на генерации, туку само смена на јадрови фази; карактеристика типична за најразвиените организми денес. Гаметите се продуцираат во посебни вдлабнувања - **концептакули**, а размножувањето е секогаш **оогамија**. Концептакулите можат да бидат расфрлени по целиот талус, но најчесто се јасно видливи како групи на врвните делови од посебните гранки, наречени **рецептакули**. Фуковидните алги се распространети по целиот светски океан, но видовите од северната хемисфера во многу се разликуваат од истите на јужната; *Fucus* е најчест род на северот, додека *Sargassum* доминира во тропските и суптропските води. Во водите на Австралија најчесто се среќаваат *Cystophora* видовите, додека големите талуси на *Durvillea* се најчести во суб-Антарктикот. Генетските анализи потврдуваат дека фуковидните алги рано се издвојуваат од останатите кафеави алги (Draisma et al. 2001).

Морфологија и анатомија - родот *Fucus* (Слика 159) најчесто се користи за типичен претставител на оваа група алги. Талусот е доста разгранет и прицврстен за подлогата со дисковиден ризоид преку кус каулоид. Разгранувањето е дихотомно, при што секој од листовидните сегменти има јасно „централно ребро“ опкружено со тесни „крилца“. Овие крилца најчесто поседуваат расфрлени **криптобласти**, кои се всушност **стерилни концептакули** со многубројни влакненца и кои го подобруваат снабдувањето со хранителни материи од околната вода (Hurd et al. 1993). Во определен дел од годината, врвовите на бочните гранки набабруваат во рецептакули кои содржат фертилни концептакули; набабрувањето настанува со продукција на големо количество мукозни материи.

Секоја од бочните гранки поседува апикална клетка на врвот која се дели неколку пати годишно и формира дихотомно (или во форма на виљушка) разгранување. Кај зрелите форми на фам. *Fucaceae* апикалната клетка е четиристрана пирамида со рамна основа; кај младите единки и кај другите фамилии таа е тристрана пирамида. Според Moss (1967), самата апикална клетка не се дели (освен при формирањето на „виљушки“), туку ги стимулира околните клетки на делба. Со тоа, околу апикалната клетка се формира меризматична зона наречена **промеристем**, со многу ситни клетки (Слика 159).



Слика 159. *Fucus vesiculosus* - хабитус, аероцити, рецептакулуми и пресек на горен дел од млад талус со апикално вдлабнување. (а) апикална клетка, (h) остатоци од терминални влканенца, (p) промеристем, (m) медула (според Oltmanns 1889).

Анатомијата на Fucales е многу слична со Laminariales со мукозна кутикула која го препокрива епидермалниот слој на клетки (Слика 160). Во внатрешноста е кортексот со медула во центарот. Хифите се продуцираат од внатрешните кортикални клетки, но нема трубичести клетки. Се забележува и специфична поставеност на органелите во епидермалните клетки; тие имаат надворешен слој на везикули од алгинската киселина, базални јадра и хлоропласти (Rawlence 1973). Оваа прекривка од везикули на алгинската киселина ги заштитуваат јадрото и хлоропластите од интензивната сончева светлина, посебно во услови на ниска плима кога талусите се директно изложени на неа. Органелите на кортикалните клетки имаат целосно обратна ориентација, со хлоропласти во надворешниот слој. Хлоропластите во клетките на медулата и хифите се силно редуцирани.

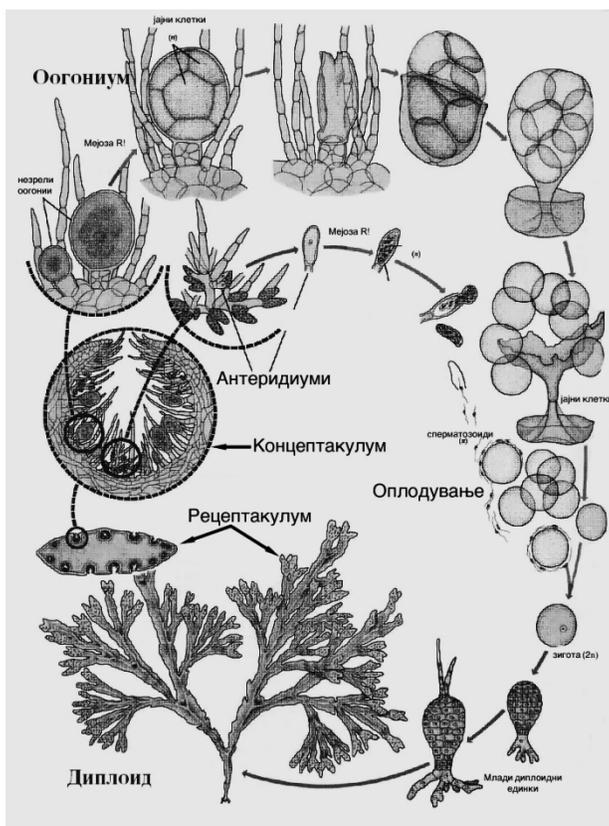


Слика 160. *Fucus virsoides* - надолжен пресек на зрел талус; мукозна кутикула го прекрива надворешниот епидермален слој на кортексот, а медулата е во средина (според Mariani et al. 1985).

Како и ламинариите, фукалните алги се способни за пренесување на органските материи (Floc'h and Penot 1972), при што манитолот е примарен продукт на

пренос. Ситестите клетки се протегаат од апикалниот меристем до основата на алгата, низ 1 μm дебилите ситести плочи во медулата, и овозможуваат напречен и надолжен транспорт на органски материи низ талусот.

Гасните везикули (воздушните меури) се формираат недалеку од врвот на гранките како резултат на растот на површинскиот слој на клетки во комбинација со зголемување на дебелината на кортексот. Ова доведува до раскинување на медулата и исполнување на просторот со атмосферски гас. Тие можат да бидат поставени и во основата на бочните гранки, основата на филоидите или во центарот на главните оски како кај *Fucus vesiculosus* (Слика 159).



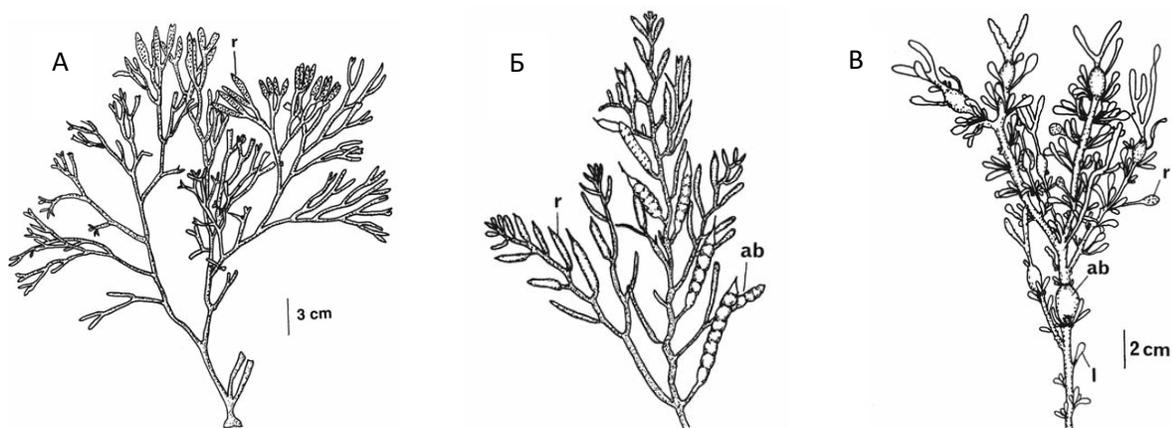
Слика 161. Животен циклус кај *Fucus*.

Животен циклус - гаметите на фукалните алги се создаваат во концептакули (Слика 161), кои се слични на криптобластите, освен тоа што безбојните влакненца се ограничени на зоната во близина на отворот на концептакулумот. Сидот на концептакулите е прекриен со рамни клетки кои продуцираат разгранети парафизии со малубројни хлоропласти. Алгите се или еднородни или двородни; кај еднородните оогониите и антеридиите можат да се во исти или различни концептакули. Антеридиите најчесто се формираат на парафизите. По мејозата, која настанува за време на првите две делби на примарното јадро на антеридиумот, следуваат четири митозни делби; тоа резултира со продукција на 64 јадра кои ќе навлезат во сперматозоидите. Оогониите се

главно поткрепени со носечки клетки од сидот на концептакулумот. Тие подлегнуваат на 3 јадрови делби и продуцираат по 8 јајни клетки. Сидот на оогониумот е составен од три слоја: тенок надворешен слој **егзоцит**, дебел средишен слој **мезоцит** и тенок внатрешен слој **ендоцит**. При созревање на оогониумот, егзоцитот пука и ги ослободува пакетите со јајни клетки, сè уште обвиткани со двата внатрешни слоја. Во водата, мезоцитот пука апикално, се свлекува наназад и ги изложува ендоцитот и јајните клетки на водата, при што ендоцитот рапидно се разложува и ги ослободува јајните клетки.

Секрецијата на калиумови и хлорни јони во концептакулумот доведува до набабрување на мукозните материи и ослободување на гаметите во водата. Гаметите се ослободуваат за време на денот во услови на мирно време и мали водени движења, што доведува до концентрација на гаметите и висока стапка на оплодување (најчесто околу 95%, Ladah et al. 2003). Сперматозоидите се привлечени кон јајните клетки со видово неспецифичен феромон **фукосератен** (Müller and Jaenicke 1973). Зиготата се дели и формира минијатурни цилиндрични диплоидни алги кои најпрво продуцираат издолжени влакненца на горниот и ризоиди на долниот дел; по формирањето на пирамидалната апикална клетка започнува вистинскиот развој на зрелите диплоидни единки.

Екологија и распространување - географското распространување и локацијата во литоралот на фукалните алги зависи од можноста оплодените јајни клетки да се прицврстат и изртат во определените услови (Cgharman 1995). Ембрионите на *Pelvetia fastigata* (Слика 162) скоро во целост преживуваат доколку се прицврстат во близина на возрасните единки; тие што ќе паднат на голите карпи скоро целосно умираат. Седиментацијата врз зиготите, исто така, го намалува нивното преживување, додека младите изртени единки стануваат жртви на исхраната од мекотелите (полжави од родот *Pattela* или *Littorina*).



Слика 162. Претставители на Fucales: (A) *Pelvetia fastigata*, (Б) *Ascophyllum nodosum*, (В) *Halidrys siliquosa*. (r) рецептакулум, (ab) воздушен меур.

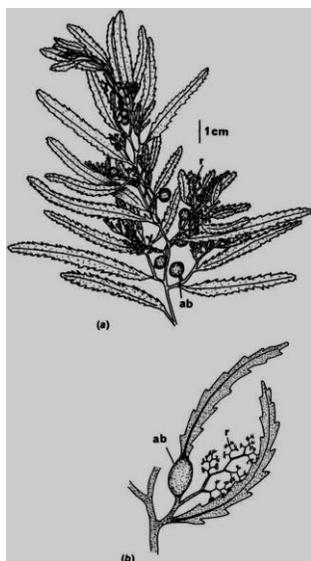
Фукалните алги од морскиот литорал се високоадаптирани на тешките услови во кои живеат, способни да издржат температури на мрзнење како и летни максимуми од 34 до 36°C (Malm and Kautsky 2003). Зонацијата на различните видови се должи делумно на нивната способност за поинтензивна фотосинтеза кога се изложени на воздух (Madsen and

Maberly 1990), а делумно на издржливоста кон исушување во фазите на ртење и раст. Алгите кои живеат во поплитките делови на литоралот имаат подебели сидови, повеќе фукоидин и вода во клетките, и при евапорација далеку побавно ја достигнуваат својата максимална сува тежина. *Fucus spiralis* и *Pelvetia canaliculata* на пример содржат највисока концентрација на **фукоидин** од 18 до 24% на својата сува тежина, додека *Fucus serratus* кој ја населува долната граница на литоралот содржи само 13% фукоидин во своите клетки (Black 1954).

Генерално, животниот век на литоралните фукални алги е околу 2-3 години (Boney 1966), единствено само видовите на родот *Ascophyllum* (Слика 162 –Б) живеат во просек 12-15 години. Просечниот животен век на овие алги исто така зависи од нивната позиција во литоралната зона; на бреговите на Велс алгите од горниот дел на литоралот, главно се со старост 4-5 години, додека тие од долната граница 5-15 години (David 1943). И покрај својата долговечност, видовите на *Ascophyllum* продуцираат многу мал број на спори поради што им требаат неколку децении за населување на достапните делови од литоралот. Ова доведува до силно намалени популации на овие алги во зоните каде тие комерцијално се искористуваат (Bacon and Vadas 1991).

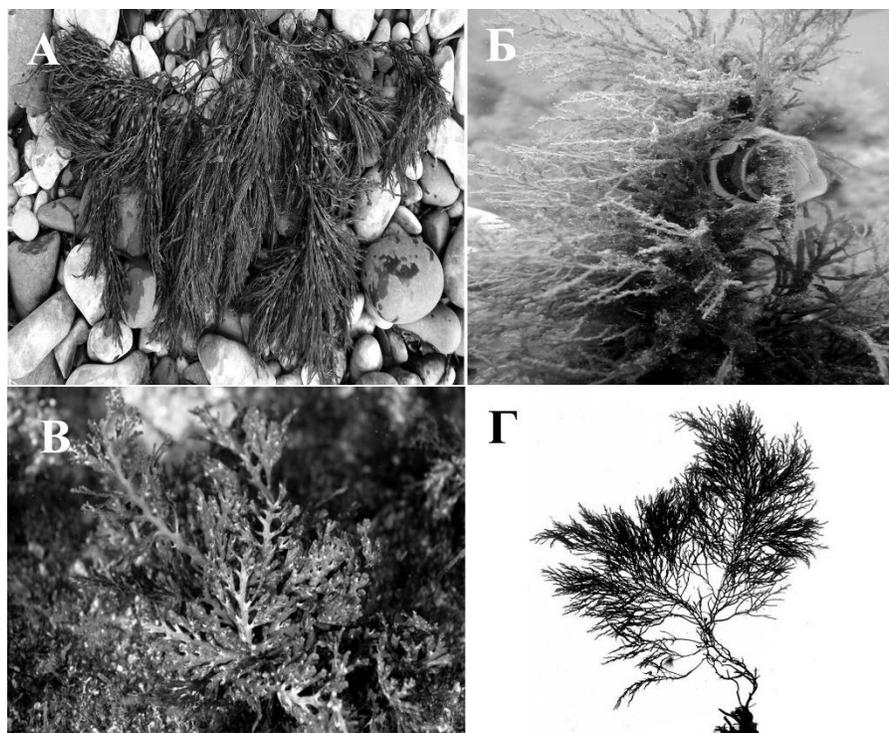
Покрај широкото распространување на алгите од овој ред како **литофити** (прицврстени за каменеста подлога со плочести ризоиди), голем број на видови често се среќаваат како слободнопливачки неприцврстени форми кои се размножуваат вегетативно. Овие форми потекнуваат со вегетативен раст на откинати ограноци од прицврстените алги кои се пренесени со водните струи кон подлабоките и помирни делови на морињата, или со развиток на зиготите во неприцврстени алги исто така во помирните живеалишта. Овие неприцврстени форми се нарекуваат **екади**, термин кој се користи за алги кои имаат изменета морфологија поради развиток во невообичаена средина. Еден од најпознатите локалитети за ваков вид флотантни маси на кафеави алги е Саргаското Море, поместено во морскиот вртеж во Атлантскиот Океан помеѓу 20 и 35 степени северна широчина. Познат по опасниот **Бермудски Триаголник** и силните морски струи, овој дел на Атлантикот го населуваат огромни маси на *Sargassum* видовите како *Sargassum fluitans*, *S. natans*, *S. filipendula* или *S. longifolium* (слика 163) кои постојано вегетативно се умножуваат. Овие алги никогаш немаат базални плочи за прицврстување, а доколку и создадат концептакулуми тие се секогаш стерилни.

Фукалните алги се во основа морски форми. Нивните обиди за колонизација на живеалишта со пониска соленост главно пропаѓаат, веројатно поради тоа што мембраната на јајната клетка има потреба од деполаризација со натриум (NaCl, на пример) од морската вода за воспоставување на блокада по фертилизација со еден сперматозоид. Ниската соленост доведува до губење на блокадата на мембраната поради што повеќе од еден сперматозоид ја оплодува јајната клетка; таквата **полиспермија** секогаш доведува до уништување на ембрионот (Serrao et al. 1999).



Слика 163. (a) *Sargassum filipendula* – дел од главната гранка. (b) *S. longifolium* - хабитус. (ab) Воздушен меур; (r) Рецептакулум. ((a) според Taylor 1960.)

Родот *Cystoseira* е еден од поддоминантните родови во литоралот на умерените мориња на северната хемисфера. Нивните грмушести талуси високи до 1 метар се доста разгранети, со или без филоиди. Прицврстени се за каменестите подлоги со базален диск или ризоиди, а групите на концептакулуми се јавуваат на врвот од гранките. Во оогониите создаваат само по една јајна клетка. Во Јадранското Море утврдени се повеќе ендемични видови како *Cystoseira spicata*, *C. pelagosae*, *C. adriatica*, *C. jabukae*, *C. platyramosa* (Блаженчиќ 1988). Некои од овие видови се пронајдени на исклучително големи длабочини од 250 метри во деловите со голема просирност на водата.



Слика 164. Морфологија и хабитус на различни видови *Cystoseira*. (A) *C. baccata*, (B) *C. spicata*, (C) *C. compressa*, (D) *C. nodicaulis*.

Сепак, како е наведено и на почетокот, мал број видови кафеава алги успеваат да се населат во пресните води, меѓу кои се видови и од фукалните алги како *Porterinema fluviatile*. Покрај релативно оскудните податоци за еколошките услови кои влијаат врз

распространувањето на овие алги во пресните води и нивната точна дистрибуција, сепак е можно да се наведат определени карактеристики. Сите слатководни видови на кафеавите алги се бентосни форми и тоа главно епилитски; типична таква форма е *Heribaudiella fluviatilis* која исклучиво населува камења во реките и езерата. Другите видови, како *Pleurocladia* sp. или *Porterinema fluviatile* не се толку избирливи за супстратот кој ќе го населат, па се среќаваат како епифити на другите покрупни алги (како *Cladophora*, *Rhizoclonium*) и макрофити (*Phragmites*, *Typha*) или населуваат вештачки подлоги (Dop 1979). Видовите *Heribaudiella fluviatilis*, *Pleurocladia lacustris* и *Sphacelaria fluviatilis* (слика 140) најдобро се развиваат во проточни води (Kusel-Fetzmann 1996). Во однос на еколошките услови, поголемиот број на слатководни видови кафеави алги населува каменести, чисти речни текови и главно исчезнуваат од матните води со мил како подлога. Но, *Porterinema fluviatile* колонизира потопени делови на трската во еутрофни езера, при што нејзината еколошка валенца е доста широка. Генерално, кафеавите алги тешко се пробиваат (еволуираат) во пресните води, најверојатно поради тешкото и бавно прилагодување на силно променливите услови во нив и постојаното зголемување на антропогениот притисок во форма на забрзана еутрофикација.

Економско искористување на кафеавите алги - проценката за 2001 година (Asensi et al. 2001) укажуваат дека над 4 милиони тони кафеави алги се собираат од марикултурите во Азија (Кина, Јапонија, Кореја) или од природните заедници во морињата на Европа и Америка. Свкупно, ламинариите се најголемиот морски растителен продукт кој човекот го користи за своите потреби.

Првата употреба на овие алги е забележена во 17 век како алгална пепел; алгите беа собирани, сушени и спалувани во посебни садови (Kupper et al. 1998). Ваквата пепел беше користена од француските селани за мазнење на глинести предмети и за изготвување на стакло со слаб квалитет. Во 1811 година е откриено дека оваа пепел содржи голема концентрација на јод; со користење на најдобрите видови кафеави алги и правилно согорување содржината на јод се движи од 1.4-1.8% или околу 15 kg јод/тон алга. Во тој период, јодот беше многу ценет како лек против гушавоста (зголемување на тироидната жлезда поради недостиг на јод). Со откривањето на минералните депозити на јод и јодирањето на солта, оваа индустрија полека замира.

Индустриското искористување на кафеавите алги денес главно се однесува на алгинатите кои тие ги содржат, а кои имаат голем број примени. Алгинот е за првпат откриен од страна на Станфорд во 1880-те, а прочистен од страна на Крефтинг во 1896 година; алгинатите се главно застапени околу 10% од сувата тежина на алгите и се различни соли на алгинската киселина. Една од денешните употреби на алгинатите е во млечната индустријата; алгинатите се додаваат пред смрзнување на сладоледот поради спречување на формирање на крупни кристали мраз. Поради нивните хидрофилни особини, алгинатите се користат и во пекарската индустрија како и во различните замрзнати прехранбени производи. Нивната колоидна природа, исто така, ги прави корисни како растворувачи и емулгатори. Се додаваат при производството на природни и

синтетички гумени продукти како омекнувачи и стабилизирачки материи. Ако се додадат на боите тие ги одржуваат пигментите во растворена состојба и овозможуваат полесно нанесување на бојата без да се забележат трагите од четката. Многу се користат и во фармацијата како носители на основните продукти.

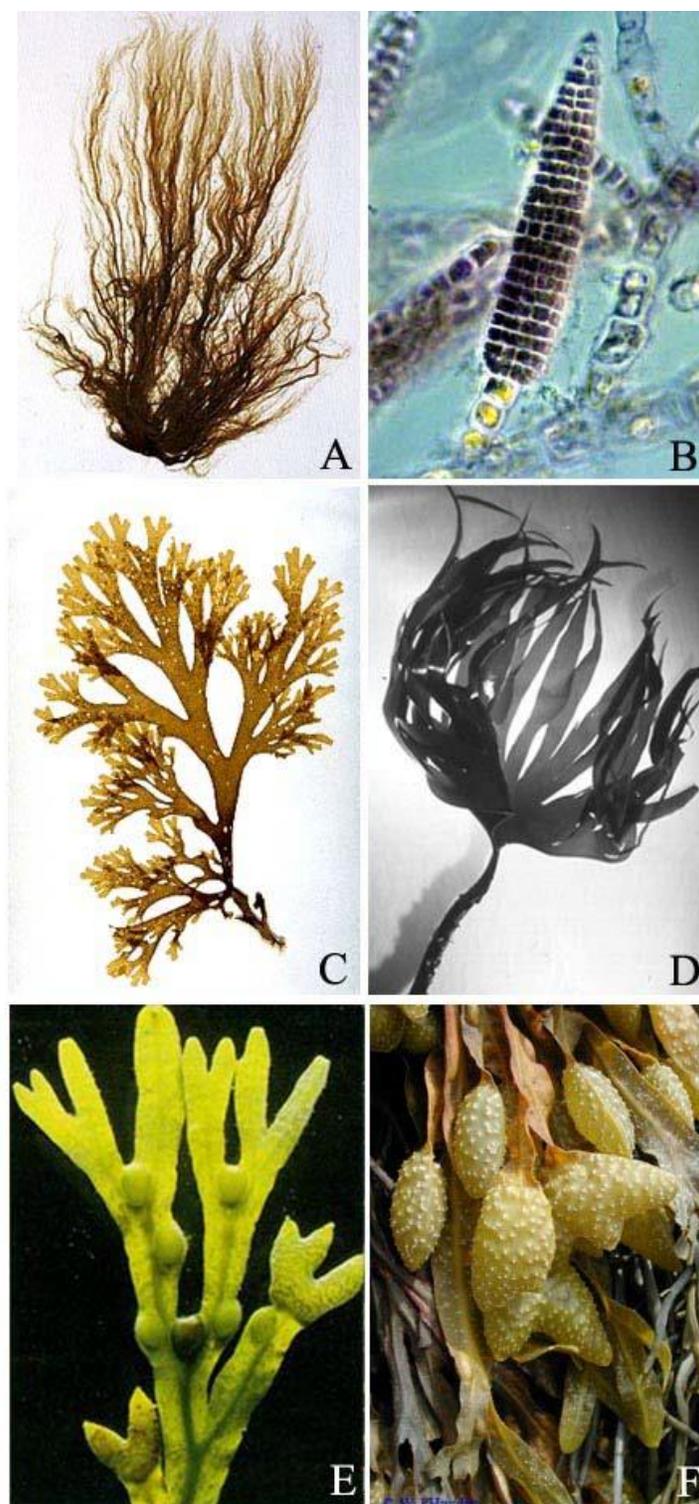
Кафеавите морски алги често се користат како „зелено ѓубриво“ за почвите и како храна за животните и луѓето. Големите талуси на овие алги често се даваат како зимска храна за кравите, коњите или овците во северните морски земји, било како целосна храна или почесто како дополнување на друга храна. Кина и Јапонија се земјите каде овие алги традиционално се користат во исхраната на човекот. „Комбу“ е назив за храна припремена од видови на *Laminariales* во Јапонија. Алгите се собираат од јули до октомври, се сушат на бреговите, и каулоидот и хаптерите се отсекуваат. Филоидите се сушат додека не се појави глазура на површината, и тогаш се испраќаат до фабриките за преработка. Постојат повеќе видови на комбу, најчест е зелениот (ао) комбу, кој најчесто се користи како дополнување во супите, месото, рибата или директно се користи како зеленчук. Во Кина веќе 1.500 години се користи ламинарија позната како „хаидаи“ во исхраната или традиционалната медицина. Припремена со свинско и соја сос, многу се користи во секојдневните јадења, посебно во зимскиот период кога нема доволно зеленчук. Секој килограм на сушена алга може да обезбеди околу 260 kcal енергија и бројни важни витамини и минерали (Tseng 1981).

Првите пишани докази за користење на кафеавите алги во хуманата медицина се пронајдени во делото на Li Shis-Chen „Pen Tс’ао Kang Mu“ (или „Посебни поглавја од Кинеската *Materia Medica*“) датирано во 16 век, каде се наведува нивното корисно дејство против гушавоста поради јодот кој го содржат. Во Европа гушавоста беше третирана со давање на алгални таблети или пепел (под медицинско име *Aethiops vegetabilis*), додека кратки делови од каулоидите беа користени за природно отворање на фистулите поради својата особина да набабруваат во водата или телото на пациентот.

Резиме на основните карактеристики на кафеавите алги

1. Кафеавите алги се **доминантно морски жители**; само мал број видови успеваат да колонизираат пресни води;
2. Сите рецентни видови се повеќеклеточни, при што морфологијата и структурата на талусите многу варира, од микроскопски разгранети трихоми до псеудо-кормоиден талус со повеќе десетици метри должина и сложена анатомија;
3. Според некои денешни класификации, оваа група е поместена во типот **Heterokontophyta** поради разликите во градбата на двата камшика кај подвижните репродуктивни клетки. Камшиците се поставени латерално на клетката, а не апикално или супапикално како кај другите претставители на таа група;

4. Флагелатните клетки обично содржат типичен фоторецепторен апарат, составен од проширување на мазниот флагелум и очно петно (стигма). Кај некои претставници од кафеавите алги, како на пример кај *Laminariales* не се сретнува очно петно (стигма);
5. Хлоропластите се главно дисковидни со кафеава боја, бидејќи хлорофилот е маскиран со помошен пигмент - **фукоксантин**. Пиреноид е присутен и е дел од хлоропластот;
6. Хлоропластната ДНК е организирана во **прстеновиден нуклеоид**;
7. Клеточниот ѕид е изграден од мрежа од целулозни микрофибрили кои се зацврстени со **калциум алгинат**. Оваа мрежа го претставува структуралниот дел на клеточниот ѕид. Покрај тоа во клеточниот ѕид се сретнува аморфна фракција изградена од фукоидан и слузести алгинати;
8. Кај видовите кои се размножуваат полово, животниот циклус е дипло-хаплонтски и може да биде изоморфен и хетероморфен. Гаметите се формираат во **плурилокуларни** (повеќегнездови) **гаметангиуми**, додека мејоспорите се формираат во унилокуларни (едногнездови) **спорангиуми**. Кај некои видови бесполови диплоидни зооспори можат да се формираат и во плурилокуларни (повеќегнездови) спорангиуми;
9. Поради големата еволутивна старост на кафеавите алги јасно се забележува **постепената редукција на гаметофитот** од *Ectocarpales* кон *Fucales* до негово потполно исчезнување како самостоен организам.

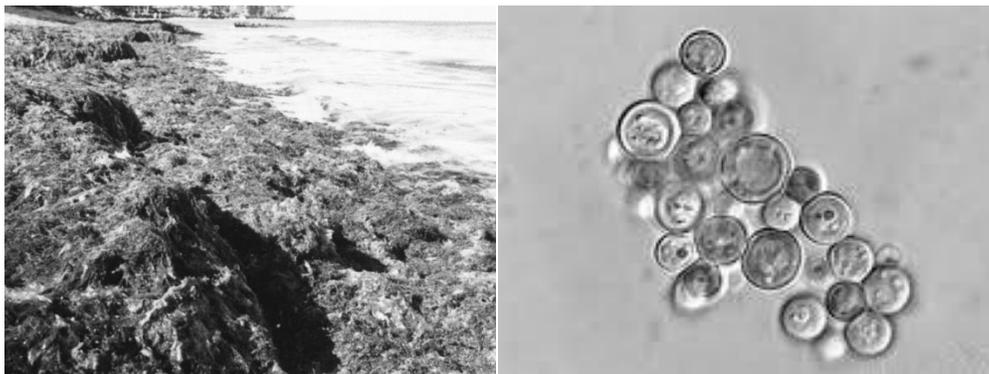


Слика 165. Морфологија и боја на талусот кај различни претставители на кафеавите алги. (A) *Ectocarpus siliculosus*, (B) плурилокуларен гаметангиум кај *Ectocarpus siliculosus*, (C) *Dictyota dichotoma*, (D) *Laminaria hyperborea*, (E) *Fucus vesiculosus*, (F) рецептакулуми кај *Fucus vesiculosus*.

Тип RHODOPHYTA (црвени алги)

Општи карактеристики

Црвените алги се најверојатно најстарата група на еукариотски алги на планетата, директни потомци на цианомите утврдени кај глаукофитните алги. Се претпоставува дека еволуцијата на црвените алги започнала паралелно со сино-зелените алги (првите фотосинтетски алги кои продуцираат кислород и денес), но во рамките на еколошки ниши кои не биле зафатени од цијанобактериите. Такви можни ниши во Прекамбриумот (околу 3,6 милијарди години п.н.е.) се водите со киселост помала од 5 во кои цијанобактериите не можат да опстанат (Brock 1973). Модерните филогенетски истражувања преку секвенционирање на ДНК укажуваат дека *Cyanidium*, црвена кокоидна алга која населува кисели води, најверојатно денес е најстарата жива форма од групата на црвените алги (Oliveira and Bhattacharya 2000).



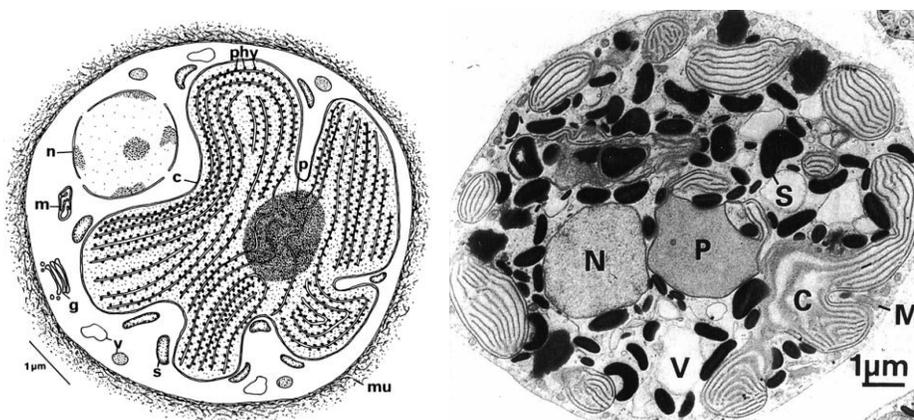
Слика 166. Прикрепени црвени алги на карпи во морскиот литорал; *Cyanidium caldarium*.

Најголемиот број на морските макро алги припаѓаат кон црвените алги (околу 6.300 видови распоредени во околу 600 рода), така што утврден е поголем број на видови црвени алги од сите други групи на макро алги заедно. Морските црвени алги се среќаваат на сите географски широчини, но бројот на видови и нивната застапеност силно опаѓаат од екваторот кон половите. Спротивно на бројот на видови, просечната големина на нивните талуси опаѓа кон тропските води; крупните желатинозни месести видови ги населуваат студените до умерени мориња, додека во тропските води тоа се мали филаментозни форми (освен крупните калцифицирани видови кои ги прекриваат карпите). Тие се главно сесилни форми кои живеат прикрупено на карпите и други цврсти подлоги во водата, како и черупките на мекотелите или површината на другите алги и васкуларни растенија. Црвените алги се способни да населуваат најголеми длабочини во бистрите морски води, подлабоко од кој било друг фотосинтетски организам. Во водите околу Бахамските Острови, црвени превлаки од корести алги пронајдени се на длабочина од дури 268 метри, каде само околу 0.001% од светлината се достапни за фотосинтеза (Littler et al. 1985).

Познати се околу 200 видови на слатководни црвени алги кои главно живеат во истечни води (потоци и реки) со средна големина и поголема брзина на водата (Sheath and Hambrook 1988). Брзиот проток на водата и недостигот на високи концентрации на хранителни материи најверојатно ги фаворизира црвените алги поради нивниот поцврст систем за прицврстување (ризоид) и постојаното циркулирање на хранителните материи и растворените гасови.

Градба на клетките и морфологија на талусот

Типична одлика на клетките на црвените алги е дека во ниту еден стадиум од развојот не поседуваат органели за движење (камшици, цилии, трепки), имаат хлоропласт со по еден тилакоид, немаат ендоплазматичен ретикулум на хлоропластот, од хлорофилите е присутен само **хлорофил а**, **фикобилипротеини** (р-фикоцијанин и р-фикоеритрин) како помошни пигменти, **флоридеофицејски скроб** како резервна материја, канални сврзни пори кои ги поврзуваат соседните клетки кај кончестите форми и еукариотски тип на јадро (Scott et al. 1980).



Слика 167. Шематски приказ на клетка на *Porphyridium cruentum* (преземено од Gantt and Conti 1965) и ТЕМ микрофотографија на клетка од *Rhodella violacea* (според Marquardt et al. 1999). (c) хлоропласт, (g) Голџи систем, (m) митохондрија, (mu) мукозни материи, (n) јадро, (p) пиреноид, (phs) фикобилизоми, (s) скроб, (v) везикула; (C) хлоропласт, (M) митохондрија, (N) јадро, (P) пиреноид, (S) скроб, (V) вакуола.

Клеточниот сид кај повеќето црвени алги е изграден од микрофибрили на целулозата; хаплоидните фази на *Bangia* и *Porphyra* поседуваат 1,3 врзан ксилан во сидовите, додека едноклеточните црвени алги имаат аморфен матрикс од сулфатирани полисахариди (мукоза) без целулоза околу своите клетки. **Агарите** и **карагините** се најприсутни групи од мукозните материи кои достигнуваат и до 70% од вкупната сува материја на клеточните сидови. На надворешниот дел на клеточниот сид често е присутна кутикула од **пектини** (хетерополисахариди) кои во допир со водата создаваат мека слузеста маса која понекогаш достигнува цврстина на рскавица.

Цитоплазмата во клетките поместена е кон внатрешниот дел на клеточниот ѕид. Таа е вискозна и лесно подложна на плазмолиза поради што црвените алги се силно чувствителни на промените во салинитетот на водата. Централниот дел на клетката го зафаќа крупна вакуола.

Најголемиот број на видови поседуваат по едно јадро во клетките; повеќејадрени се главно постарите клетки. Јадрата се мали со јасна мембрана и јадренце (слика 167).

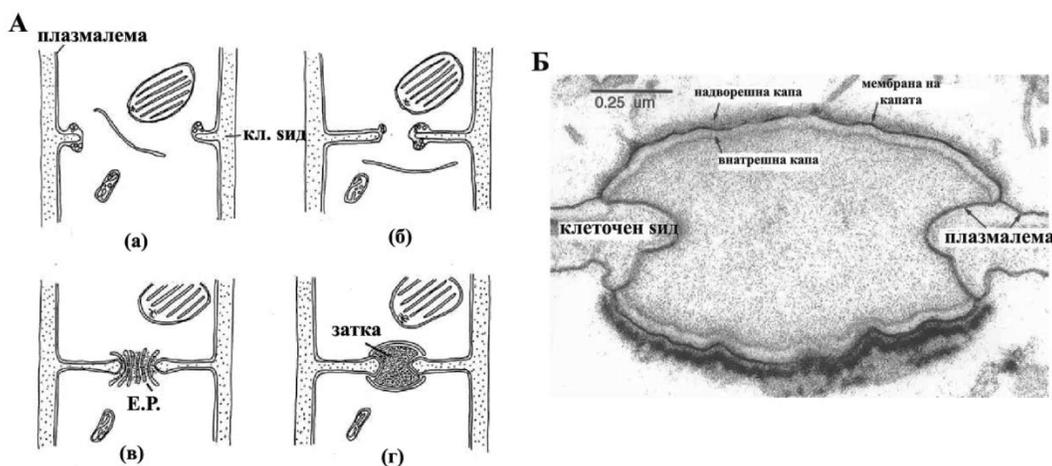
Хлоропластите (родопласти) се најчесто свездовидни со централен пиреноид кај примитивните претставители (слика 167), а кај другите црвени алги се главно дискоидни. Хлоропластите се опкружени со двојна мембрана на која нема ендоплазматичен ретикулум. Тилакоидите се поединечни во хлоропластот. Фикобилините се наоѓаат во фикобилизомите на површината на тилакоидите, состојба слична како кај сино-зелените алги. Хлорофилот *a* се наоѓа во хлоропластите. Досегашните мислења дека црвените алги содржат и хлорофил *d* негирани се со истражувањата на Murakami et al. (2004) со кои е потврдено потеклото на овој тип хлорофил од епифитската цијанобактерија *Acaryochloris marina*. **Фикобилипротеините** на црвените алги вклучуваат **г-фикоцијанин, алофикоцијанин** и три форми на **фикоеритрин** кои се доминантни во присуството и им ја даваат карактеристичната црвена боја на овие алги. b-фикоеритрин е присутен кај попримитивните форми како *Porphyridium*, *Rhodosorus*, *Rhodochorton* и *Smithora*. г-фикоцијанинот се сретнува кај повеќето посложени форми на црвените алги, додека с-фикоеритринот е пронајден кај *Porphyridium*, *Porphyra* и *Polysiphonia*. Доколку се присутни фикоцијанините и фикоеритрините, фикобилизомите се овални по изглед; доколку се само фикоцијанините присутни, тогаш фикобилизомите се дискоидни.

Кај црвените алги е утврдена **комплементарна хроматска адаптација**; портокаловиот и црвениот дел од спектарот стимулираат продукција на фикоцијанинот кој апсорбира зраци со долга бранова должина, додека зелената светлина стимулира продукција на фикоеритринот кој апсорбира зраци со куса бранова должина. Според ова, се менува и бојата на талусот на црвените алги - од темнозелена до темноцрвена.

Флоридозидот е главниот продукт на фотосинтезата кај црвените алги, иако се утврдени и **манитолот, сорбитолот** и **дулцидолот** (Karsten et al. 2003). Концентрацијата на флоридозидот се зголемува во клетките на црвените алги со пораст на соленоста на средината како механизам на осморегулација кој спречува водата да ја напушта клетките. Нивото на флоридозидот достигнува и 10% од сувата маса на алгата. Првиот видлив продукт на фотосинтезата е фосфоглицеринската киселина, исто како и кај васкуларните растенија. По 30 секунди на осветлување се создава флоридозидот кој по 2 часа станува главен продукт на фотосинтезата; тој има слична функција на сукрозата кај зелените алги и васкуларните растенија. **Флоридеофицескиот скроб** е долготрајна резервна материја кај црвените алги, во форма на зрнца во цитоплазмата надвор од хлоропластот; тој е сличен на амилопектинот кај васкуларните растенија и со јод се обојува црвено-виолетово.

Каналните сврзни пори се јавуваат помеѓу клетките на сите црвени алги, освен редот *Porphyridales* и хаплоидната фаза на видовите од *Bangiales*. Овој термин е во

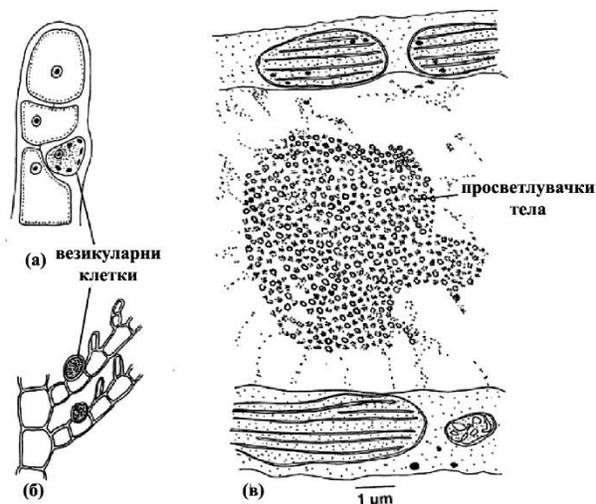
употреба и денес иако овие структури воопшто не се ниту пори ниту сврзни канали помеѓу клетките. Тие се составени од протеинска „затка“ помеѓу две клетки која има континуирана мембрана и може да содржи протеини и полисахариди. Овие пори настануваат поради тоа што цитокинезата по митозата кај црвените алги не е целосна поради што останува „дупка“ помеѓу ќеркините клетки (слика 168). Постојат два типа на канални сврзни пори: *примарни* и *секундарни пори*. Примарните пори настануваат во случај кога се работи за примарни ќеркини клетки по делбата, додека секундарните пори се создаваат во случај на фузија на две соседни клетки во талусот. Двата типа на пори имаат иста градба и структура. Се претпоставува дека овие пори, како единствена карактеристика на црвените алги, имаат функција во механичкото зацврстување на талусот и како начин на комуникација и транспорт на материите помеѓу соседните клетки.



Слика 168. Шематски приказ на канална пора и пресек низ канална пора на *Palmaria mollis*. А - (а) Напречниот ѕид помеѓу клетките започнува да се формира по завршената делба на јадрото, (б) напречниот ѕид е скоро целосен но со отвор во средината, (в) ендоплазматичниот ретикулум се поместува во отворот и натрупува густ материјал, (г) се формира каналната пора со континуирана плазмалема од клетка до клетка. Б – пресек низ протеинскиот затворач на пората - тапа (Lee 1971).

Сите претставители на редот Corallinales, како и некои видови од Nemalionales (*Liagora*, *Galaxaura*), депонираат калциум карбонат (CaCO_3) екстрацелуларно на клетките од клеточниот ѕид. Анхидридниот калциум карбонат се јавува во две кристални форми, калцит (ромбична) и аргонит (орто-ромбична). Двете форми значително се разликуваат по својата специфична тежина, цврстина и растворливост. Механизмот на калцифицирање на талусите се базира на активно менување (испуштање на јони на калциум од клетките) на рН реакцијата во близина на клетките на кората кон базна средина при што се предизвикува хемиско исталожување на карбонатите на површината на талусите. Се претпоставува дека калцификацијата кај црвените алги настанала поради еволутивната заштита од исхраната на животните (мекотелите пред сè), но и поради оцврстување на талусот во услови на плитки води (корални гребени).

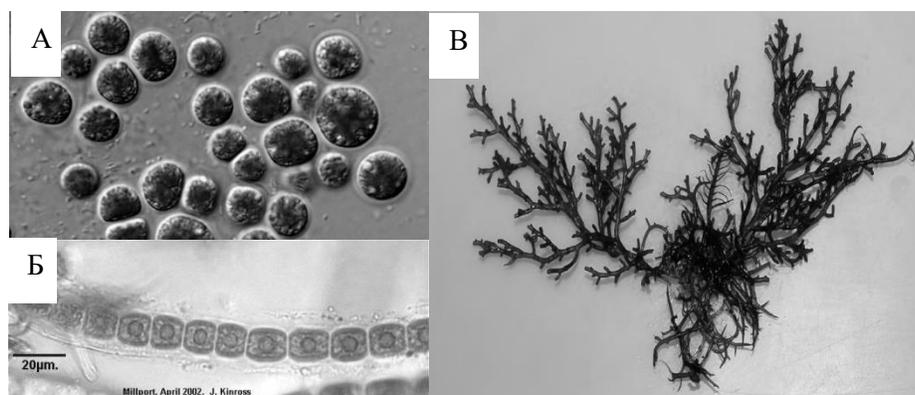
Секреторни клетки (везикуларни клетки) утврдени се кај некои црвени алги (слика 169). Тие се безбојни во зрела состојба и имаат голема централна вакуола. Секреторните клетки кај *Bonnemaisonia* се крупни и содржат висока концентрација на јод во себе.



Слика 169. (а) Везикуларни клетки кај *Bonnemaisonia*, (б) кај *Antithamnion plumula*, (в) просветлувачки телца во вакуолите на клетките кај *Chondria caerulescens*.

Секреторните клетки се вестигијални творби, настанати како резултат на губење на оригиналната функција на клетките. Утврден е и други типови на секреторни клетки во кои не се натрупуваат халогени материи. Кај *Antithamnion* овие клетки имаат централна вакуола која содржи сулфатирани кисели полисахариди, а кај *Opuntiella californica* е утврдена хомогена протеинска материја. Овие секреторни или жлездени клетки можат да поседуваат материи кои имаат улога на одбивни материи за животните или можат да акумулираат посебни биоактивни материи.

Градбата на талусите кај црвените алги покажува голема разновидност - од едноклеточни и колонијални форми кај Cyanidales и Porphyridales до сложени **хетеротрихални** или **псевдопаренхиматични** талуси кај Ceramiales прицврстени за подлогата со ризоиди (слика 170). Кај најголемиот број претставители талусите настануваат со преплетување на страничните гранки кои неограничено растат по пат на врвна клетка; многу се поретки формите со вистинска паренхиматична градба која се создава со делби на клетките во самиот талус.

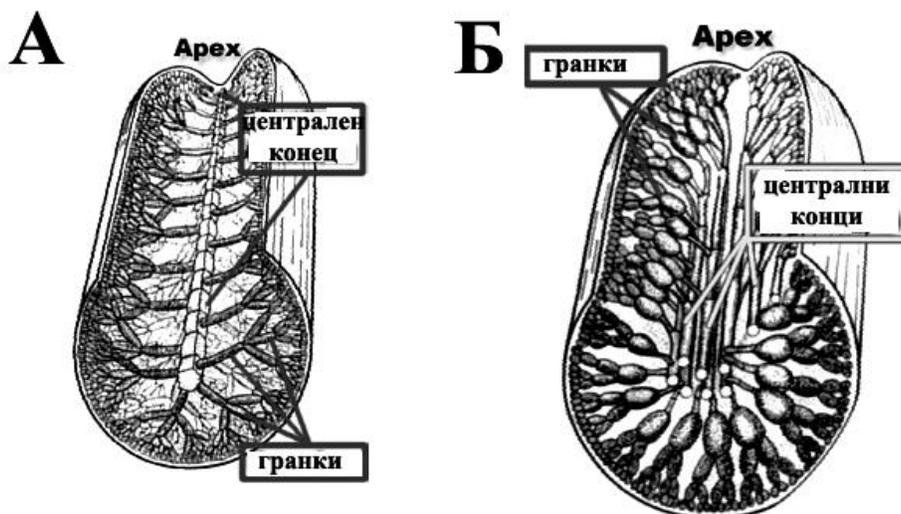


Слика 170. Градба на талус кај црвените алги. А) *Porphyridium* sp. (*Porphyridales*), Б) *Asterocytis smaragdina* (*Porphyridales*), В) *Chondria floridana* (*Ceramiales*).

Кончестите талуси кај црвените алги се многу нежни, изградени од една низа клетки како кај *Nemalionales* или *Ceramiales*, или се многу груби, инкрустрирани и од поголем број на низови од клетки. **Листестите талуси** имаат многу посложена форма, главно како цела (*Porphyra*) или различно засечена плоча (*Delesseria*) со дополнителни израстоци, додека **корестите талуси** цврсто се прикрепуваат за подлогата (*Lithothamnion*). **Грмушестите талуси** на *Corallina* се изградени од разгранети и многу цврсти интернодуси и нодуси. Калцификацијата на талусите ги опфаќа само членчињата, со што алгите имаат можност за ограничена подвижност прилагодлива кон брановите во плиткиот литорал, на пример како кај коралните спрудови.

Кај поголемиот број на црвените алги повеќеслојниот талус настанува од кончестите форми преку продукција на бројни бочни ограноци со ограничен раст. Таквите алги често продуцираат богати слузести материи кои овозможуваат преплетување и бочно фузионирање на разгранетите конци. Со ваквиот процес се постигнува таква сложена градба на талусот која, на напречен пресек, делува како вистинско ткиво - периферните клетки се богати со родопласти и спроведуваат фотосинтеза, додека внатрешните се покрупни, безбојни и имаат функција на складирање на резервни материи и механичка потпора на талусот.

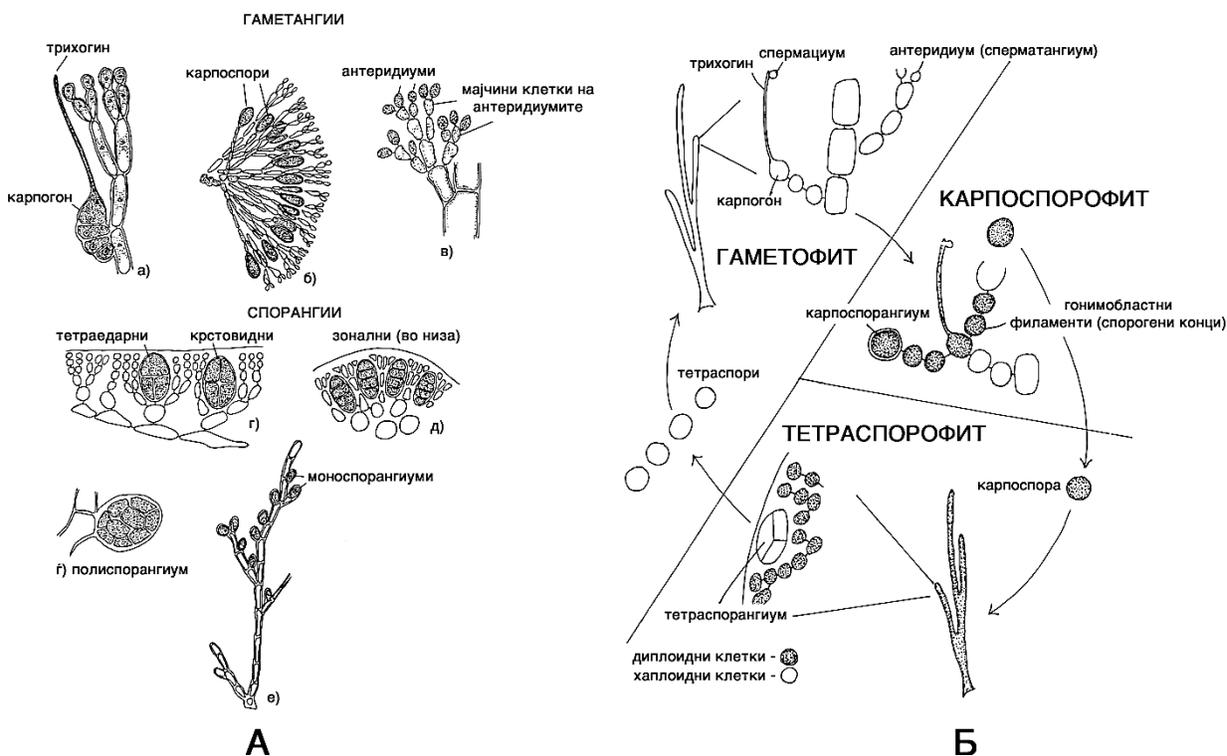
Според својата внатрешна градба видовите на класата Florideophyceae можат да поседуваат два типа на талуси - **едноосовински** и **повеќеосовински**. Кај едноосовинскиот талус (или уште се нарекува централнотрихални) се среќава едноставен, разгранет, централно поставен конец во талусот (слика 171). Повеќе осовинскиот талус во центарот поседува поголем број на паралелни конци кои се меѓусебно поврзани во снопови. Конците растат со делба на апикални клетки и бочно создаваат ограноци со ограничен раст.



Слика 171. Едноосовински (А) и повеќеосовински тип на градба кај флоридеофицеските црвени алги.

Размножување и циклус на развиток

Црвените алги не поседуваат никакви органели за движење во своите клетки, како ни базални телца како основа за нив. Поради тоа, при формирањето на репродуктивните органи тие формираат **спермациуми** без флагелуми кои се пренесуваат пасивно со водните струи кон женскиот полов орган - **карпогон** (слика 172 А). Оплодената јајна клетка во карпогонот продуцира **гонимобластни** филаменти (или спорогени конци) со диплоидни карпоспори. Од диплоидните карпоспори се развива **диплоиден тетраспорофит**, посебна самостојна алга на која се развиваат **хаплоидни тетраспори**. Еволутивно понапредните црвени алги главно формираат **тетраедарни тетраспорангиуми**, додека попримитивните групи поседуваат **крстовидни или зонални тетраспорангиуми** со помали спори (слика 172 г, д). Тетраспорите се главно поголеми од карпоспорите и тие го завршуваат животниот циклус формирајќи гаметофит (слика 172 Б). Овој генерален животен циклус со определени модификации се среќава кај сите црвени алги.

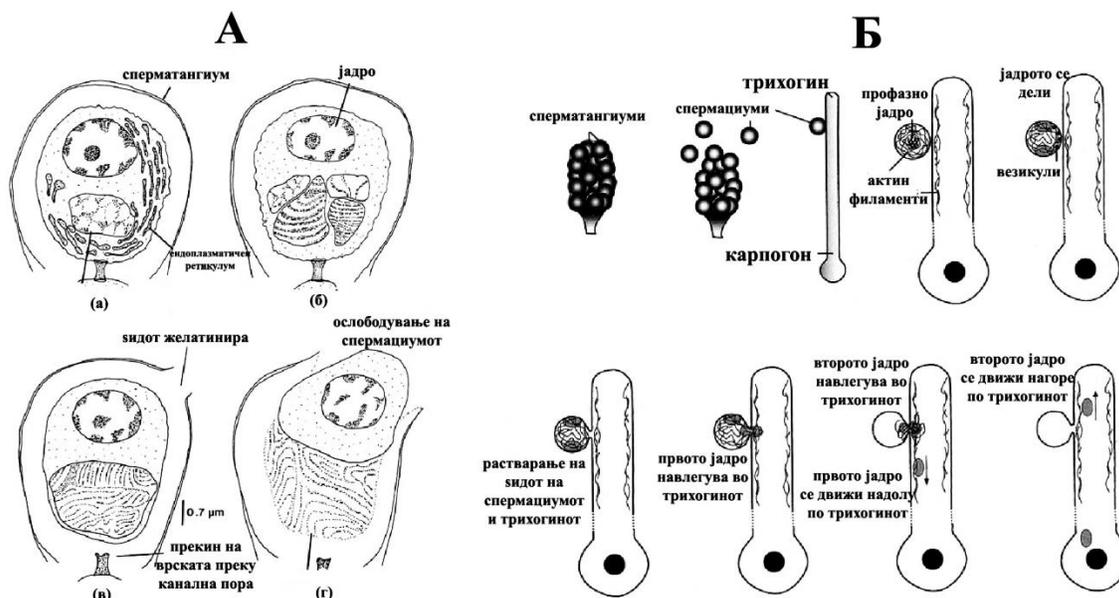


Слика 172. (А) а) филament на *Liagora viscida* со карпогонска гранка, б) гонимобластни филаменти на *Liagora viscida* со карпоспори, в) спермациумска гранка на *Acrochaetium corymbiferum* со антеридиуми и мајчини клетки на антеридиумите, г) тетраедарни и крстовидни тетраспорангиуми на *Nemastoma laingii*, д) зонални тетраспорангиуми кај *Hypnea musciformis*, ф) полиспорангиум кај *Pleonosporium vancouverianum*, е) моноспорангиуми кај *Kylinia rhipidandra*; (Б) Упростен животен циклус кај типична црвена алга. (а, б, в, д според Kylin 1930; ф според Kylin 1924; е според Kylin 1928).

Развојот на оплодената јаце клетка по фертилизацијата е различен помеѓу црвените алги. Кај поразвиените форми се среќаваат ауксиларни клетки со кои се фузионира оплодениот карпогон создавајќи повеќејадрена фузиона клетка. Papenfuss (1966) препознава два типа на ауксиларни клетки: **нутритивни** и **генеративни**. Нутритивните ауксиларни клетки обезбедуваат хранителни материи за развиток на карпоспорофитот, додека генеративните ауксиларни клетки помагаат во создавањето на гонимобластни филаменти (слика 172 Б).

Диплоидното ткиво на оплодениот карпогон ги формира (со последователни делби) гонимобластните филаменти (или спорогените конци). Овие конци продуцираат терминални карпоспорангиуми, од кои се продуцираат карпоспорите. **Карпоспорангиумите** значително се зголемуваат за време на созревањето поради растот на хлоропластите и везикулите кои создаваат делови на сидот на спорите. Каналните пори помеѓу карпоспорангиумот и гонимобластите се раскинуваат пред испуштањето на карпоспорите.

Карпогонот е изграден од проширен базален дел и најчесто еден издолжен желатинозен врв наречен **трихогин** преку кој се прифаќа спермациумот. Во карпогонот се најчесто присутни две јадра, едно во трихогинот кое дегенерира набрзо по созревањето на карпогонот, и едно во базалниот дел на карпогонот кое функционира како јадро на женската гамета. Кај повеќето црвени алги, карпогонот се разгранува во куси, разгранети, 3-4 клеточни латерални гранки наречени **карпогонска гранка** (или **цистокарп со карпоспори**) кои се главно безбојни (освен кај *Nemalionales*).



Слика 173. (А) Шематски приказ на формирање на спермациумот кај црвените алги и (Б) однесувањето на спермациумот при оплодувањето. (а) млад спермациум, (б) формирање на вакуоли со фибринозен материјал, (в) фузија на вакуолите, прекин на каналната пора, и желатинирање на клеточниот сид, (г) излив на мукозната материја и ослободување на спермациумот (адаптирано од Kurgens 1974 и Wilson et al. 2003).

Спермациумите кај црвените алги се сферични или издолжени клетки продуцирани во антеридиумите; единечен спермациум се создава во антеридиумот кој останува празен по испуштањето на спермациумот (слика 173). Спермациумот се ослободува преку желатинирање на сидот на антеридиумот во близина на апексот и истовремено ослободување на фибринозен материјал од базната вакуола. Овој фибринозен материјал е леплив и се задржува делумно на површината на спермациумот со што се помага неговото закачување за трихогинот (слика 173).

Оплодувањето кај црвените алги главно се одвива со пасивно пренесување на спермациумот до карпогонот, иако некои спермациуми имаат способност за лизгачки движења по подлогата или поседуваат нишки за закачување. По закачувањето на спермациумот за трихогинот, актин филаментите и кај спермациумот и кај карпогонот имаат важна улога (Picket-Heaps et al. 2001). Нивните сидови се раствораат (слика 173), јадрото на спермациумот се дели и неговите јадра навлегуваат во карпогонот. Кариогамията на јадрата од спермациумот и карпогонот се одвива во базалниот дел на карпогонот. Оплодувањето стимулира продукција на полиаминот спермин кој ги форсира карпогонските гранки да создадат карпоспори (Sacramento et al. 2004). По оплодувањето, трихогинот се отргнува од базата на карпогонот. Поради ниската веројатност да дојде до оплодување со пасивно пренесување на спермациумот, кога еднаш ќе дојде до формирање на зигота интензивно се стимулира создавањето на бројни карпоспори од кои ќе се формираат бројни диплоидни единки од истиот вид.

Мејоспорангиуми и мејоспори се формираат на диплоидните растенија (спорофити) во тетра, поли, би или моно спорангиуми за кои се смета дека се места каде се одвива мејозата. Тетраспорангиумите создаваат по четири тетраспори поместени во една низа - *зонални*, како крст - *крстовидни*, или како тетради - *тетраедрални*. Во ваквиот распоред учествува клеточниот сид во внатрешноста на спорангиумите формиран од протопластот со развиени диктиозоми поврзани со митохондриите. Тетраспорите не се поврзани со канални пори. Бидејќи ова се мејоспори, од нив се развиваат нови хаплоидни единки - гаметофити, со што се заокружува целосниот животен циклус (смена на генерации) кај црвените алги.

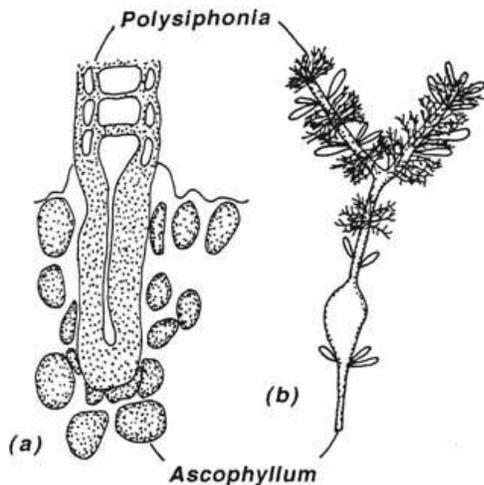
Еколошки и биолошки карактеристики

Иако црвените алги имаат широко географско распространување, температурата и соленоста на водата имаат клучно влијание врз нивната успешност за прилагодување на средината. Имено, тие се скоро ***стенотермни организми*** кои поднесуваат многу мали варијации на температурата на водата, само до 5°C во текот на годината. Поради тоа тие и достигнуваат максимална разновидност во топлите тропски мориња, додека кон половите нивниот диверзитет рапидно опаѓа. Соленоста на водата се јавува како втор клучен фактор во биологијата на црвените алги; како типични морски форми нивната бројност драстично опаѓа со намалувањето на соленоста. На пример, во Средоземното Море (со 38‰ соленост) утврдени се над 290 вида црвени алги, во Црното Море (18‰) околу 100 видови,

додека во Азовското Море (11%) само 11 видови. Во врска со соленоста е и релативно малиот број утврдени слатководни претставители на црвените алги, само околу 200 видови. Видовите на родовите *Bangia*, *Lemanea*, *Thorea*, *Batrachospermum* и други ги населуваат брзите добро аерирани чисти води во светот. Тие се главно далеку поедноставни во градбата од своите морски сродници и ретко се со црвена боја - главно се зелени, темносини или темноцрвени, дури и црни.

Најголемиот број црвени алги живеат прикрупено за карпите, черупките на мекотелите или други предмети во водата, и покажуваат јасна зонална распределба во бентосот на морињата. Така на пример во водите на Јадранското Море во плиткиот литорал (0-6 m) се среќаваат *Corallina granifera*, *Porphyra tenera*, *Jania rubens*, *Gelidium pectinatum* и други, на поголемите длабочини околу 60 метри доминираат крупните талуси на *Lithophyllum solutum*, *L. racemus*, *Halymenia dichotoma* и многу други, додека на најголемите длабочини над 250 метри утврдени се широки појаси населени со *Halarachnion spathulatum*.

Црвените алги се главно автотрофни независни организми, но утврдени се и бројни **хетеротрофни паразити**. Спектарот на паразитирање вклучува необлигатни епифити (како во случајот на комплексот *Acrochaetium-Rhodochorton*), облигатни епифити (како *Polysiphonia lanosa* врз *Ascophyllum* - слика 174), полупаразити кои сè уште поседуваат фотосинтетски пигменти (како *Choreocolax* или *Gonimophyllum*), како и целосно безбојни паразити (*Harveyella*, *Holmsella*).



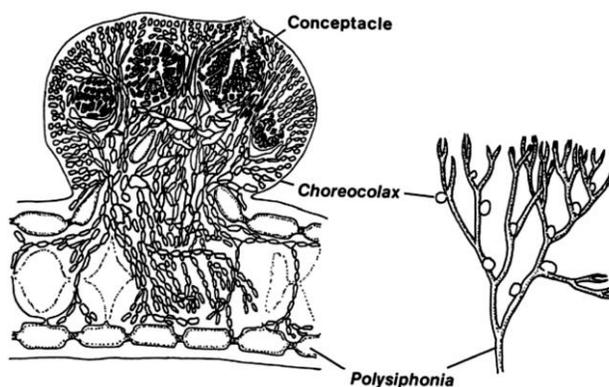
Слика 174. а) Ризоид на *Polysiphonia lanosa* која навлегува во ткивото на *Ascophyllum nodosum*. (b) *Polysiphonia* епифит на *Ascophyllum*. ((a) според Rawlence, 1972).

Заедницата помеѓу облигатниот епифит *Polysiphonia lanosa* и нејзиниот домаќин кафеавата алга *Ascophyllum nodosum* е денес добро проучена. Откако спората на *P. lanosa* ќе изрти во својот домаќин, паразитот испраќа ризоид кој го 'дигестира' (разградува со ензими) својот пат во ткивото на домаќинот преку излучување на ензими од везикулита на врвот на ризоидот. И покрај тоа што *P. lanosa* е облигатен епифит, не е утврден трансфер на материи помеѓу домаќинот и паразитот, односно епифитот целосно се снабдува со хранителни материи преку својот процес на фотосинтеза.

Паразитските црвени алги поделени се на **аделфопаразити** (adelpho-братски) и **алопапаразити** (allo-други). Аделфопаразитите се блиски сродници или припаѓаат на иста фамилија со својот домаќин; кон оваа група припаѓаат 90% од црвените алги паразити.

Алопаразитите не се во сродничка врска со своите домаќини. Ваквата состојба потекнува од фактот што е полесно за паразитот да воспостави секундарни канални пори со сроден домаќин. Типичен пример за целосен алопаразит помеѓу црвените алги е *Choreocolax polysiphoniae* (Gigartinales), паразит на *Polysiphonia fastigata* (Ceramiales) која од своја страна е епифит на *Ascophyllum* (слика 175). *Choreocolax* се состои од полукружни надворешни топчиња составени од разгранети филаменти затворени во желатинозна обвивка. Хаустории (паразитски цевчиња) навлегуваат во домаќинот и од него го исцрпуваат главниот продукт на фотосинтезата, *флоридозидот*, кој го складираат во своите клетки како флоридозид, манитол и скроб.

Слика 175. Цртеж на пресек од *Choreocolax polysiphoniae* на *Polysiphonia*. Паразитот *Choreocolax* има карпоспорофити во различен стадиум на развиток (според Sturch 1926).



Бентосните морски алги се посебно осетливи во однос на прекумерниот раст на епифитите поради тоа што се сесилни и ограничени на фотичната зона; прекумерниот раст на епифити им ја спречува пенетрацијата на светлината и последователно фотосинтезата. Во тој поглед, некои од црвените морски алги поседуваат и механизми за одбрана од епифитскиот раст (а со тоа и паразитскиот) на другите алги. *Delisea*, на пример, излучува халогенирани фурони кои ги убиваат епифитите и го одржуваат талусот на алгата чист (de Nys et al., 1995). *Gracilaria conferta*, од друга страна, има одбранбен механизам за борба против бактериските инфекции. Инванзивните бактерии лачат агарози, ензими кои го разградуваат агарот во клеточните сидови на алгата во помали олигосахариди. Клетките на *Gracilaria* реагираат со микро концентрации на олигосахаридите со зголемена респирација и продукција на активни кислородни форми како водород пероксид и хидроксилни радикали (Potin et al., 1999). Водородниот пероксид потоа се разградува до вода и слободен кислород кој е токсичен и ги убива бактериите на површината на алгата. Оваа алга како одбрана исто така синтетизира и испраливи халогенирани јаглеводороди, кои се електрофилни и делуваат како природни биоциди.

Употреба на црвените алги - Двата најважни полисахариди кои се екстрахираат и употребуваат од црвените алги се **агарот** и **карагининот**. Агарот е фикоколоид нерастворлив во студена вода, но лесно растворлив во топла вода; 1.5% раствор е просирен и формира цврст и еластичен гел кога ќе се олади на 32-39°C, и не се раствора повторно под температура од 85°C. Агарот е составен од два полисахарида, агароза и агаропектин (Lahaue, 2001). Во индустриски рамки, агарот се добива од повеќе видови

Gelidium и *Pterocladia* како и од други алги припадници на кафеавите алги како *Acanthopeltis*, *Ahnfeltia* и *Gracilaria* (овие алги често се нарекуваат и агарофити). Комерцијалната продукција на агарот беше монопол на Јапонија долго време; дури по II-та светска војна оваа индустрија се разви и во другите земји. Најголемата употреба на агарот е во индустријата на храна и фармацијата. Се користи како гел и зацврстувач на рибата и месото во конзерви. Се користи и во производството на мајонез, сирење, пудинзи, кремове и желеа. Во фармацијата служи како лаксатив, но најчесто се користи како носач на активната супстанца на лекот за поспоро ослободување во организмот, како и емулгатор во козметиката. Сепак, најпозната улога агарот има во одгледувањето на бактериските и други култури на цврсти подлоги. Карагининот е фикоколоид сличен на агараот, но со поголема содржина на пепел и има потреба од поголема концентрација за да формира гел. Составен е од различни количества на основните компоненти, κ -карагинин и λ -карагинини, негативно набиени полимери со голема молекулска маса (Chiovitti et al. 1995). κ -карагинин се наоѓа низ целиот клеточен ѕид, додека λ -карагинини се лоцирани во кутикулата на алгата. Тие создаваат гелови кога ќе се загреат и оладат во присуство на калиумови јони, па поради тоа се и желатинозни компоненти. Тие главно се екстрахираат од кафеавите алги *Chondrus crispus* и *Gigartina stellata*, но од групата на црвените алги со нив се посебно богати *Kappaphycus alvarezii* и *Eucheuma denticulata*, поради што и се култивираат на далечниот Исток (слика 176).

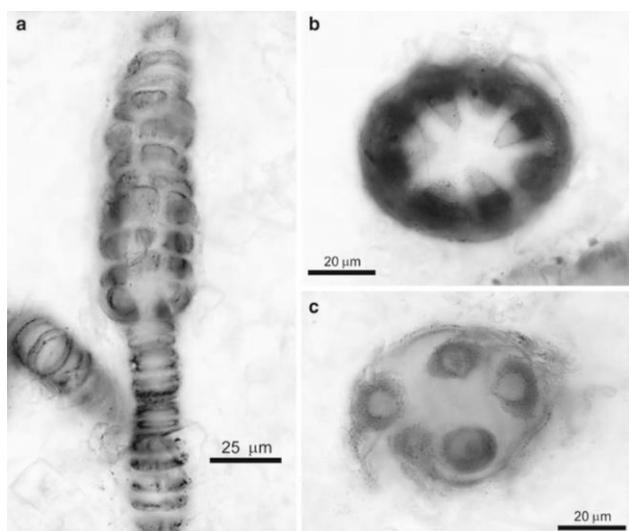
Слика 176. *Eucheuma* sp. култивирана на јажиња во Виетнам.



Карагининот се употребува за исти цели како и агарот, но поради својата послаба моќ за желатинирање посебно се цени во млечната индустрија за производство на сладолед, инстант пудинзи, супи и млеко. Една посебна можност за примена воочена е во спречувањето на ХИВ-инфекцијата во присуство на карагининот поради неговата особина да прави леплива обвивка околу клетките. Во таквите услови вирусот не може да се закачи за рецепторите на целните клетки и со тоа се спречува инфекцијата. Истражувањата во овој поглед започнати се во 2004 година (Smit 2004).

Филогенија и еволуција

Денес е општо прифатено мислењето дека црвените алги се најстара група на еукариотските организми. Ова потекнува од претпоставката дека црвените алги се издвоиле од останатите стари групи на еукариотските организми пред еволутивниот развиток на типичниот '9+2' флагелум на еукариотите. Единствено кај црвените алги, помеѓу сите групи на еукариоти, заедно со трите типа на габи (*Zygomycota*, *Ascomycota* и *Basidiomycota*) и неколку групи на амеби, флагелумот целосно отсуствува. Од друга страна, поради големата сличност во составот на пигментите со сино-зелените прокариотски алги, основната претпоставка е дека црвените алги се развиле од примитивен хетеротрофен организам кој „проголтат“ симбиотска сино-зелена алга од која подоцна се развива родопластот на црвените алги (слика 177).



Слика 177. *Bangiomorpha pubescens* фосил од пред 1.2 милијарди години, остров Сомерсет, Арктичка Канада. (а) зрел талус со едно и повеќеклеточен дел на филламентот, (б) напречен пресек на повеќеклеточен филламент со 8 радијални издолжени клетки слични на денешниот род *Bangia*, (в) напречен пресек на повеќеклеточен филламент со сферични спори. (според Butterfield 2000).

Модерните молекуларни техники проценуваат дека црвените алги се издвоиле од другите еукариотски еволутивни линии пред околу 1,4 милијарди години (Yoon et al., 2004). Најпримитивните форми на црвените алги од редот *Cyanidales* се издвоиле набргу потоа, пред 1,3 милијарди години, додека *Bangiales* пред околу 1 милијарда години. Првата со сигурност утврдена фосилна форма на црвените алги, *Eosphaera* слична на денешната *Bangia*, е датирана од пред 1,2 милијарди години (Butterfield 2000). Фосилните корални црвени алги откриени се во слоевите на Доцна Јура (пред 160 милиони години, Wray, 1977). Односот на слатководните и морските црвени алги, како и нивната еволуција, сеопфатно ја дискутира Skuja (1938). Тој укажува дека црвените алги се доста стара група на организми која потекнува од плитките крајбрежни води на древните мориња сиромашни со соли. Живеејќи во плитките води, овие алги немаа потреба од големи количества на фикоеритрин за апсорпција на сината светлина која допира до поголемите длабочини во водите. Поради тоа, тие примитивни алги не биле розово-црвени по боја туку сино-зелени. Овие алги денес се задржале како слатководни црвени алги од попримитивните редови како *Porphyridales*, *Bangiales*, *Nemaliales*. Дури подоцна, црвените

алги развиваат поголеми количества фикоеритрини и црвена боја, така што се населуваат во подлабоките слоеви на водата каде до денес и се развиваат.

Класификација

Rhodophyta е еден од трите типа на царството Растенија (Plantae). Црвените алги традиционално беа поделени на две класи, Bangiophyceae и Florideophyceae (Gabrielson et al. 1985) или две подкласи Bangiophycidae и Florideophycidae на класата Rhodophyceae (Dixon 1973). Ваквата таксономска поделба базирана на морфологијата на претставителите беше постојано под ревизија на молекуларната систематика и кладистиката. Таквите нови сознанија сугерираат парафилија на Bangiophyceae *sensu lato* (*sensu lato* лат.=во најширока смисла) (Gabrielson et al. 1990) како и на Porphyridiales во кој се издвоени најмалку три независни еволутивни линии. Последните мултигенски филогенетски анализи (Yoon et al. 2004) укажуваат дека Cyanidiophyceae се најрано издвоените (најпримитивни) црвени алги.

Yoon и соработниците (2006) со опсежни молекуларни мултигенски истражувања докажуваат 7 јасни еволутивни линии во рамките на црвените алги и препорачуваат нова класификација со два поттипа: **Cyanidiophytina** со единечна класа - Cyanidiophyceae, и **Rhodophytina** со 6 класи - Bangiophyceae, Compsopogonophyceae, Florideophyceae, Porphyridiophyceae, Rhodellophyceae и Stylonematophyceae. Покрај определени недостатоци на ваквите податоци кои не успеваат во целост да ги објаснат меѓусебните сродствени односи помеѓу разните еволутивни линии на црвените алги, сепак поделбата на седум класи за сега се чини најоправдана и поради тоа денес општо прифатена.

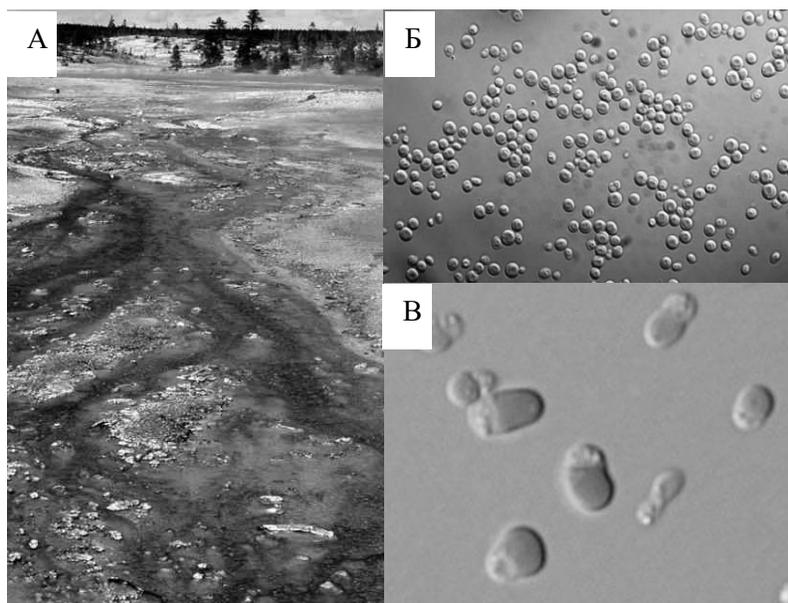
Поттип Cyanidiophytina Класа Cyanidiophyceae

Класата Cyanidiophyceae опфаќа едноклеточни црвени алги без полово размножување кои населуваат кисели термални извори со висока температура или вулкански сулфурни гејзири (Pinto et al., 2003). До денес, овие црвени алги беа класифицирани во еден ред Cyanidiales, со две фамилии Cyanidiaceae и Galdieriaceae, и поради нивната еколошка потреба од екстремни живеалишта се опишани само 7 видови од три рода Cyanidium (1 вид), Cyanidioschyzon (1), и Galdieria (5) (Pinto et al., 2007). Потребни се повеќе истражувања на оваа класа на едноклеточни екстремофилни црвени алги која најверојатно поседува далеку повисока биолошка разновидност.

Ред Cyanidiales

Редот содржи три типични претставители на црвени едноклеточни алги: *Cyanidium caldarium*, *Cyanidioschyzon merolae* и *Galdieria sulphuraria*. Овие алги живеат во вулканските зони (слика 178) со вредности на рН реакцијата од 0.5-3 и температури околу 60°C (Gross et al. 2001). *Cyanidium caldarium* и *Cyanidioschyzon merolae* се слични по градба (слика 178), содржат единечно јадро, митохондрија и пластид, а се разликуваат по

формата, *Cyanidium* е тркалезен со клеточен сид и формира ендоспори, додека *Cyanidioschyzon* е повеќе издолжен, без клеточен сид и се размножува со проста делба на клетките (Ohta et al. 1997). *Cyanidioschyzon merolae* до денес е утврден како еукариотска форма со најмал геном (само 5331 ген) кој е веќе секвенциониран (генската мапа на видот е позната) (Matsuzaki et al. 2004). *Galderia sulphuraria* е морфолошки многу слична со *Cyanidium caldarum*, од кој се разликува по тоа што може да се исхранува хетеротрофно. Овие алги се еволутивно најпримитивни рецентни форми кои се развиваат во екстремни услови слични на периодот кога се појавиле на планетата. Единствените други фотосинтетски алги кои постоеле во тој период биле сино-зелените алги кои исто така можеле да живеат во такви екстремни услови.



Слика 178. (А) Roaring Mountain, Yellowstone Национален парк, вулкански извор. (Б) *Cyanidium caldarum*, (В) *Cyanidioschyzon merolae*

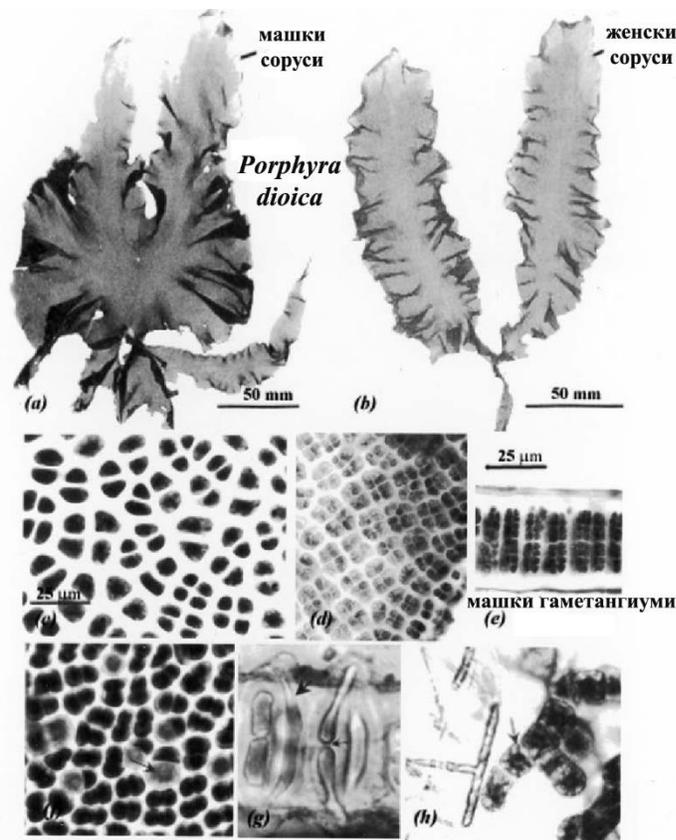
Поттип Rhodophytina Класа Bangiophyceae

Bangiophyceae е група на црвени алги која има прости неразгранети филаменти или талуси во форма на лист; монофилноста на оваа класа е докажана со бројни филогенетски студии (Yoon et al. 2006). Овие алги се развиваат и во морска и во пресна вода, и покажуваат типична двофазна хетероморфна смена на генерации - **макроскопски гаметофит** без канални пори и **микроскопски спорофит** со канални пори. Оваа класа вклучува еден ред Bangiales, една фамилија Bangiaceae и 6 рода *Bangia*, *Bangiadulcis*, *Dione*, *Minerva*, *Porphyra* и *Pseudobangia* со околу 130 опишани видови.

Ред Bangiales

Porphyra (слика 179) е литорална морска алга која се населува во зоната на плимата во постудените мориња. Талусот е составен од еден или два слоја на клетки во форма на лист, издигнат од ризоид прикрепен за карпите или како епифити на другите алги.

Porphyra gardneri е листеста нежна, еднослојна алга која расте како епифит на кафеавите алги од редот Laminariales, на пример *Laminaria setchellii* во морињата околу Британска Колумбија, Канада.



Слика 179. *Porphyra dioica*. (а) Машки гаметофит со гаметангиуми во соруси, (б) Женски гаметофит со соруси, (в) Површински вегетативни клетки во парови, (г) Машки гаметангии, (д) Напречен пресек на машки гаметангии, (е) Мајка клетка на машки гаметангии (стрелка), (е) Карпогон (голема стрелка) и прва делба на оплоден карпогон (мала стрелка) на напречен пресек на талусот, (ж) *Конхоцелис* стадиум со конхоспорангиуми (стрелка). (според Holmes and Brodie 2004.)

Првите талуси на *Porphyra gardneri* се населуваат на домаќинот во февруари и веднаш почнуваат со бесполово размножување, ослободувајќи едноклеточни моноспори од маргините на листестиот талус. Спорите создаваат бројни млади талуси за време на пролетта, а подоцна алгата започнува со полово размножување преку ослободување на спермациуми

од своите антеридиуми. Карпогоните се создаваат од вегетативните клетки со издолжување на трихогинот директно над карпогонот. Кон крајот на мај во карпогонот се создаваат 2-4 карпоспори кои достигнуваат зрел развиток во август. Карпоспорите ртат во тек на 2-3 дена и продуцираат диплоиден *конхоцелис стадиум*, или спорофит. Спорофитот се далеку помал од гаметофитот и типично се населува на черупките од мекотелите. Во зависност од достапната светлина и температура (фото-периодичен циклус), спорофитот продуцира или моноспори (при услови на долг ден - лето) од кои повторно се создаваат спорофити, или *конхоспори* (при кус ден и ниски температури - зима) кои се хаплоидни и од кои повторно се создава крупниот гаметофит и се завршува животниот циклус (слика 180).

Porphyra perforata живее во зоната на плимата каде, во услови на осека, најчесто останува на суво надвор од водата. Како резултат на испарувањето на водата, концентрацијата на солта во екстрацелуларниот простор на алгата може да достигне и 10 пати над нормалното ниво. За време на вака сув период, алгата може да загуби и до 90% од својата влажна маса и да дојде до прекин на фотосинтезата. Но, со повторното надоаѓање на водата, алгата целосно се повраќа во својата активна биолошка состојба.

Слика 180. Животен циклус на *Porphyra gardneri*. (според Hawkes 1978).

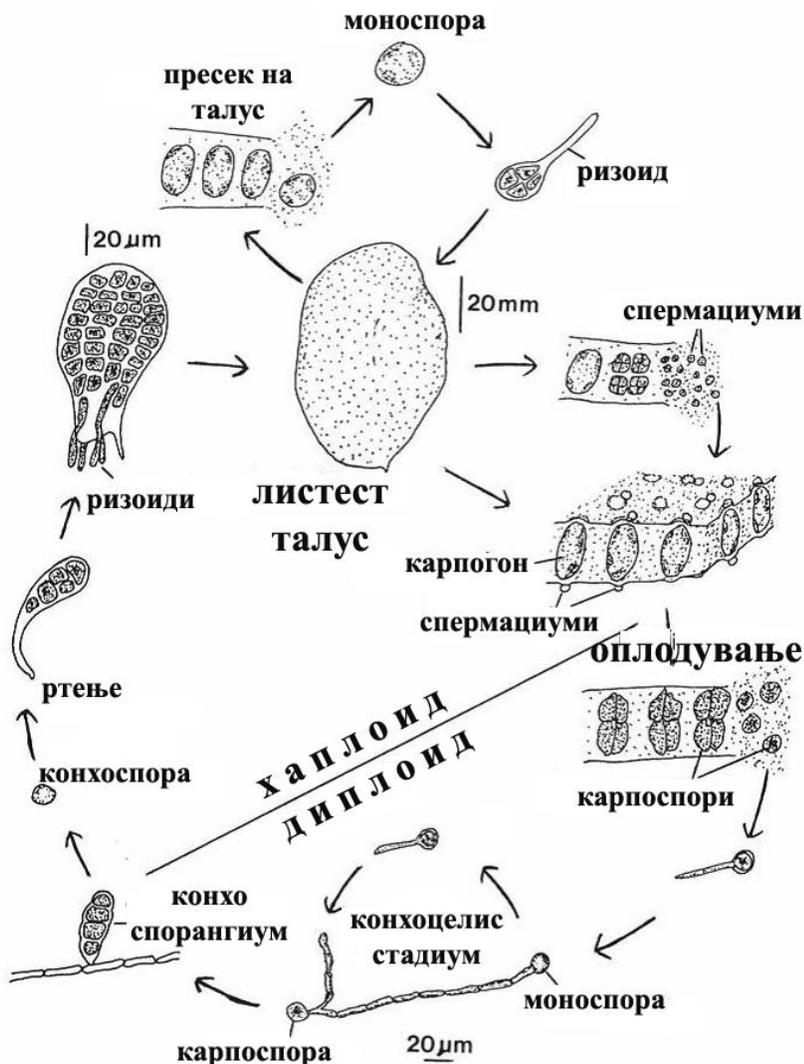
Bangia формира прави конци кои на почетокот се со еден низ на клетки, но со надолжна делба на клетките се создаваат повеќеклеточни филаменти (слика 181). *Bangia* успешно се развива и во морска и во пресна вода.

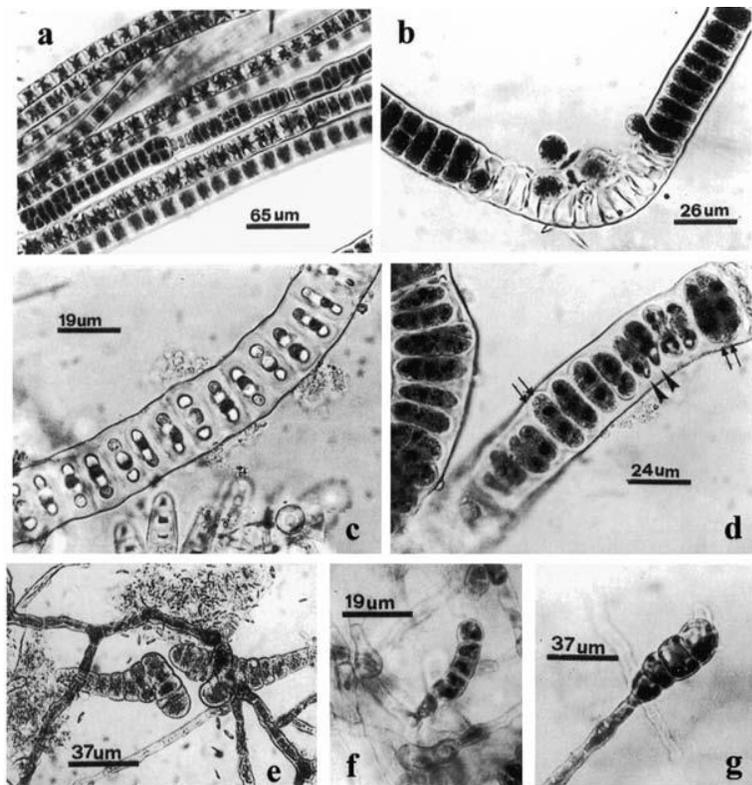
Во експериментите со *Bangia fuscovirpurea* беше докажано дека е возможна адаптација од пресна во морска вода со постепено зголемување на соленоста за 10% при спорулација на алгата. Кога талусот на алгата

директно ќе се пренесе во морска вода, алгата умира, со што се докажува полесното адаптирање на спорите кон покачување на соленоста. Овој експеримент исто докажува дека е возможно префрлање на помалку развиените алгални форми од една средина во друга, како типичен еволутивен принцип на адаптација. *Bangia* има сличен животен циклус како и *Porphyra*.

Диплоидната конхоцелис фаза кај *Bangia* и *Porphyra* се разликува хемиски од хаплоидната гаметофитна фаза на алгите. Диплоидната фаза има **целулоза** во клеточните ѕидови додека во гаметофитот таа е заменета со **ксилан**. Овие хемиски разлики се надоврзуваат на структурните разлики помеѓу двете фази на истите алги посебно во однос на присуство или отсуство на каналните пори.

Листестовидните талуси на *Porphyra tenera* се користат во исхраната како зеленчук на далечниот Исток и во Нова Шкотска, Канада. Во Јапонија оваа алга е позната под називот **nori**, а во Канада како **laver**. Култивацијата на *Porphyra* во Јапонија потекнува од 18 век.

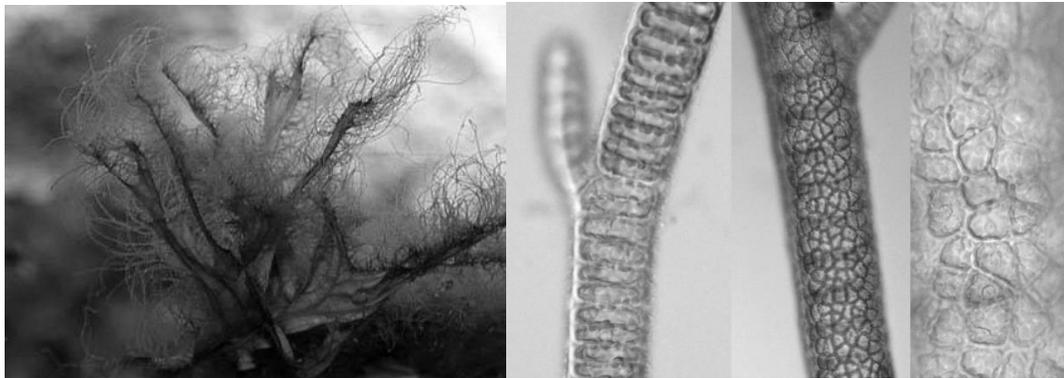




Слика 181. *Bangia atropurpurea*.
 (а) Едноклеточни филаменти кои прераснуваат во повеќеклеточни со постепени делби на клетките, (б) Филамент кој ослободува моноспори, (с) Машки гаметофит со спермациуми, (д) Женски гаметофити - стрелката покажува карпогон со единечен трихогин, (е) Конхоспорангиуми, (ф,г) моноспорангиуми на спорофити. (според Gargiulo et al. 2001).

Класа Compsopogonophyceae Ред Compsopogonales

Класата Compsopogonophyceae се состои од еден слатководен ред Compsopogonales (со две фамилии Boldiaceae и Compsopogonaceae), и два морски реда Erythropeltiales и Rhodochaetales. Во оваа класа се утврдени 14 рода (*Compsopogon*, *Boldia*, *Chlidophyllon*, *Erythrocladia*, *Erythropeltis*, *Erythrotrichia*, *Membranella*, *Porphyropsis*, *Porphyrostromium*, *Pulvinaster*, *Pyrophyllon*, *Rhodochaete*, *Sahlingia*, *Smithora*) кои се сите повеќеклеточни форми. *Erythrotrichia* е кончеста алга, *Smithora* и *Chlidophyllon* се паренхиматични плочи, додека *Boldia* е цвечеста алга со видови составени од единечен ред на клетки 20-75 cm во должина. Монофилноста на оваа група алги се поткрепува со мултигенските анализи на рДНК и пластидите, како и со поврзаноста на Голци системот со ендоплазматичниот ретикулум и флоридозиди како резервни јаглехидрати со ниска молекулска маса (Yoon et al. 2006). Оваа класа е исто така единствена, покрај Bangiophyceae и Florideophyceae кај која се разјаснети половите процеси на размножување и половите структури (Magne 1990). *Compsopogon coeruleus* (слика 182) е епифитска алга на површина на субмерзни макрофити во пресните води, или населува епилитон во бавнопроточни, чисти и добро аерирани потоци и реки.



Слика 182. *Compsopogon coeruleus* - макроскопски приказ на епифитски раст и микроскопски препарат на градба на филаменти.

Smithora naiadum (слика 183), главно е епифит на морски макрофити (*Phyllospadix* spp.) на кои создава листовидни еднослојни тенки талуси со бледоцрвена боја.



Слика 183. *Smithora naiadum* - епифит на морски макрофити.

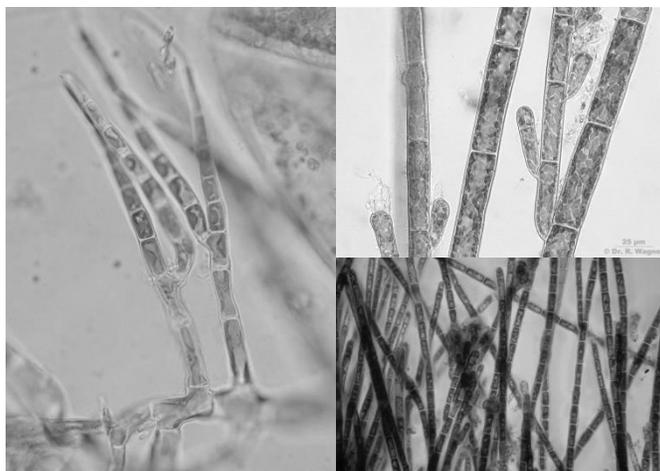
Класа Florideophyceae

Класата Floridiophyceae најверојатно се издвојува од заедничкиот претходник на бангиофицеските и флоридеофицеските форми пред околу 800 милиони години, а денес е најразнообразната и со видови најбогата група на црвените алги со преку 5.800 таксони. Тоа се најуспешните морски алги со високо специјализиран животен циклус составен од три фази: гаметофит, карпоспорофит и тетраспорофит. Поседуваат посебни и впечатливи женски репродуктивни органи кои најчесто се користат како таксономски маркери кога се во фазата на постзиготски развој. Поради големото разнообразие на форми, а врз база на морфолошки и молекуларни филогенетски податоци, оваа класа е изделена на четири подкласи: Ahnfeltiophycidae, Hildenbrandiophycidae, Nemaliophycidae и Rhodumeniophycidae (Gury 2018), кои опфаќаат околу 28 редови и бројни фамилии. За потребите на овој ракопис ќе бидат прикажани само најкарактеристичните редови со своите типични претставители.

Поткласа Ahnfeltiophycidae
Ред Acrochaetiales

Кон овој ред припаѓаат филаментозни алги со една низа на клетки во крајот. Редот опфаќа четири главни рода: а) *Rhodochorton*, во чии клетки се наоѓаат повеќе мали дисковидни родопласти; б) *Acrochaetium*, со единечен ламинантен родопласт во клетките и род најбогат со морски видови; в) *Audouinella*, која има по еден или повеќе спирални родопласти и се среќава во пресни води; и г) *Kylinia*, со еден или повеќе ѕвездоводни родопласти. Поголемиот број на овие алги се мали епифити или ендофити, за кои сè уште не постојат доволно сознанија и кои можеби се само алтернативни фази на поразвиените форми црвени алги.

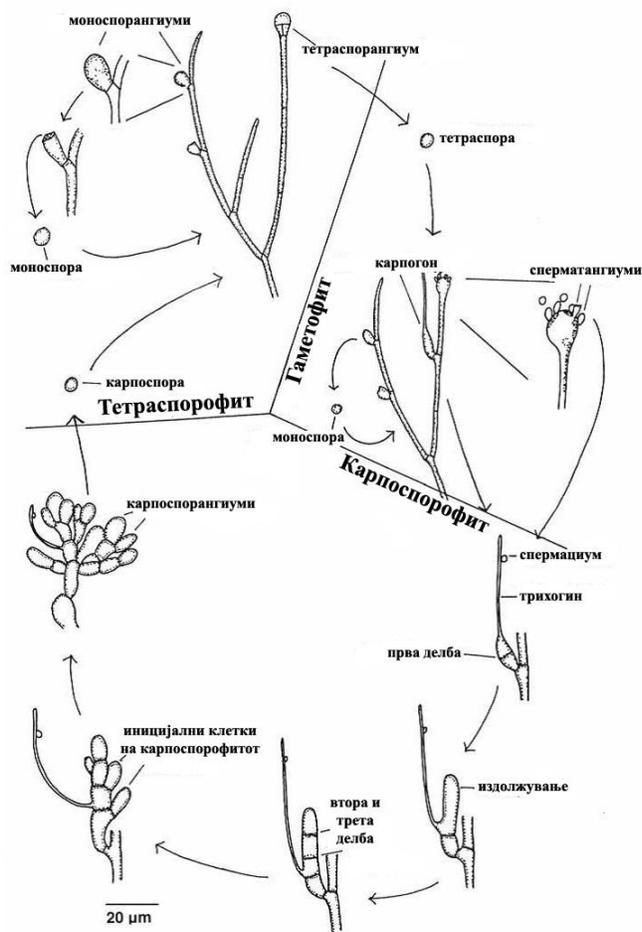
Типични претставители на оваа група се *Rhodochorton purpureum*, честа алга во литоралот на постудените мориња помеѓу кафеавите алги на бреговите или како епифит на ламинарији, *Acrochaetium naumanii*, морска епифитска алга, *Audouinella* sp., типичен слатководен епифит на други алги или водни макрофити кој често се наведува како спорофитна фаза од други црвени алги (слика 184).



Слика 184. *Acrochaetium naumanii*, *Audouinella* sp., и *Rhodochorton purpureum* - хабитус.

Животниот циклус на *Rhodochorton investiens* најчесто се употребува како типичен пример за трифазна смена на генерации (слика 185). Гаметофитот и тетраспорофитот продуцираат слични мали овални моноспори во моноспорангиуми кои се наоѓаат веднаш под напречниот ѕид на филаментот. Спората се ослободува преку апексот на спорангиумот кој останува закачен на филаментот. Моноспорите 'ртат, без фаза на мирување, во гаметофит. Гаметофитот е еднодомен, со сперматангии на врвот на филаментите и карпогон кој го создава подржната клетка на сперматангиумот. Сперматангиумите се јавуваат во групи од 4-6 кои се издвојуваат од зголемените и сплескани дистални завршетоци на терминалните клетки. На дисталниот крај на карпогонот видлив е тенок трихогин. По оплодувањето, карпогонот се изделува со три преградни ѕида во четири клетки од кои се создаваат двоклеточни гонимобластни филаменти во кои се создаваат карпоспорите. Карпоспорите 'ртат во тетраспорофити, кои

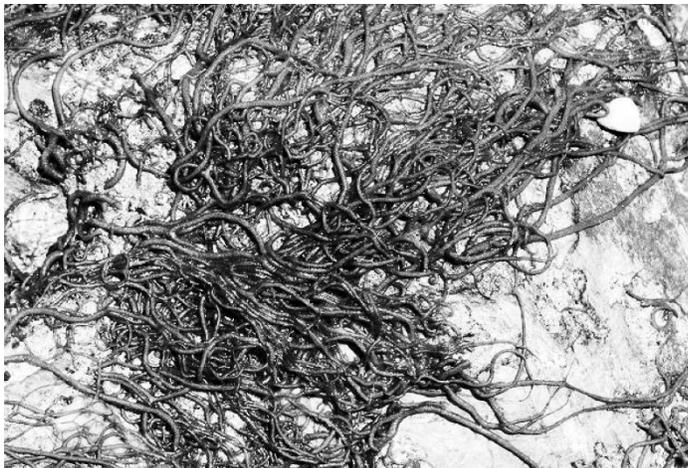
имаат сесилни или терминални тетраспорангиуми (во кои се одвива мејозата). Тетраспорите 'рпат во гаметофити и со тоа се завршува животниот циклус.



Слика 184. Животен циклус на *Rhodochorton investiens*. (според Swale and Belcher 1963).

Поткласа Nemaliophycidae Ред Nemaliales

Во овој ред се класифицирани црвени алги со повеќе осовински талуси (со повеќе од една апикална клетка на раст) кај кои гонимобластите (карпоспорите) се развиваат од карпогониумот; доколку има ауксиларни клетки тие се секогаш само хранителни клетки кои не учествуваат во градбата на карпоспорите. *Nemalion* е честа алга во зоната на плимата во умереното климатско подрачје (слика 186). Нејзиниот мек желатинозен талус е во форма на цевка околу 25 cm со ограничен број на дихотомни гранки кои се составени од бројни аксијални нишки или филаменти во центарот и богато разгранетите латерални конци на периферијата. Централните клетки во филаментите се безбојни, додека периферните латерални клетки најчесто содржат ѕвездовидни хлоропласти со централен пиреноид. Талусите се хомоталични (нема разлика во градбата на различните филаменти).



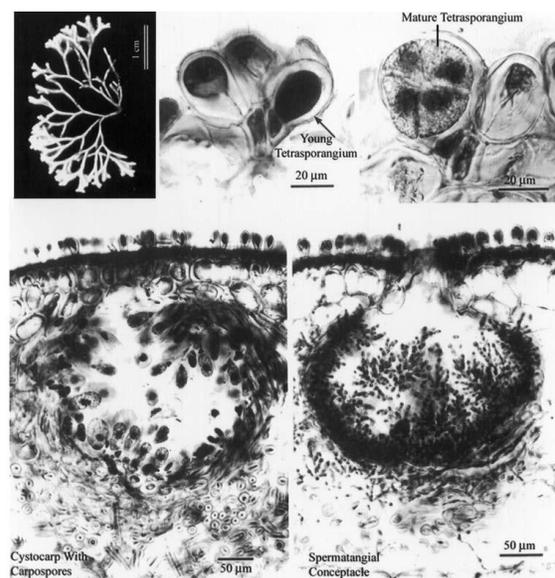
Слика 186. *Nemalion helminthoides* - хабитус.

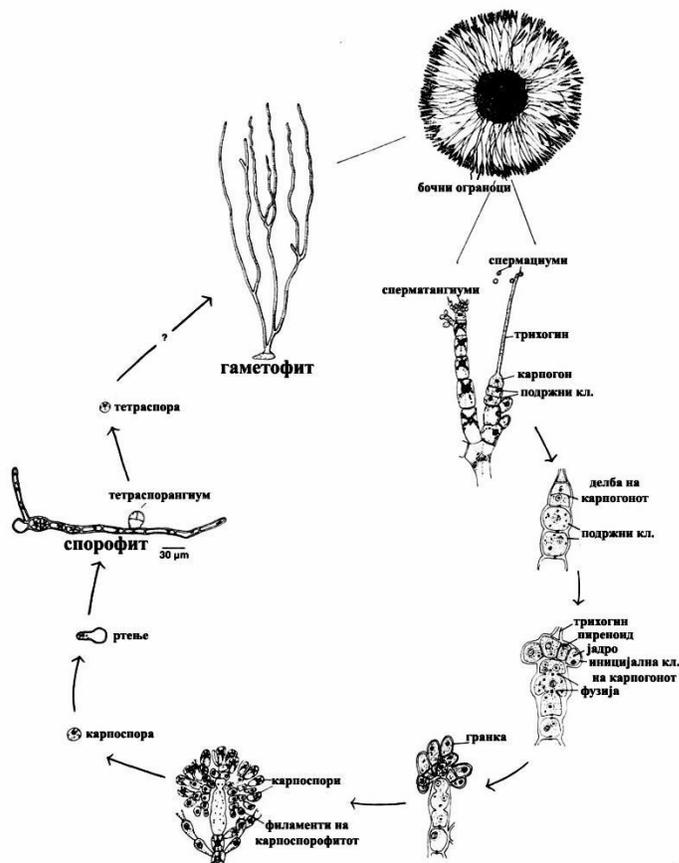
Карпогонските гранки се состојат од обични латерални 3-7 клетки (слика 188). Издолжениот трихогин се протега само малку над површината на талусот. Сперматогените гранки се продуцираат од терминалните клетки на латералните конци на чии врвови се формираат 3-4 сперматангиуми. По испуштањето на спермациумите доаѓа

до оплодување преку трихогинот на карпогонот. По фузијата на двете јадра, големото јадро зигот се дели на два дела заедно со хлоропластот. Карпогониумот се дели напречно во две клетки - од горната се формира гонимобластот, а долната клетка се фузионира со базалните клетки за да учествуваат во исхраната на карпогонот при продукцијата на карпоспорите. Карпоспорите продуцираат кончеста фаза во циклусот која создава тетраспори (спорофит) во зимскиот период. Тетраспорите продуцираат кончести гаметофити кои создаваат издигнати талуси во летниот период.

Galaxaura (слика 187) е калцифицирана алга широко распространета во тропските предели. Калцификацијата се јавува како арагонит во интрацелуларните простори на кората на алгата. Оваа алга има гаметофит и спорофит кои се слични по хабитусот (изоморфна смена на генерации). Машките и женските репродуктивни структури се создаваат во концептакулуми длабоко вгнездени во медулата на гаметофитите, додека тетраспорангиумите се расфрлени околу апикалните краеве на гранките на спорофитите.

Слика 187. Хабитус и микро-фотографии на репродуктивните структури на *Galaxaura apiculata*. (според Kurihara et al. 2005).



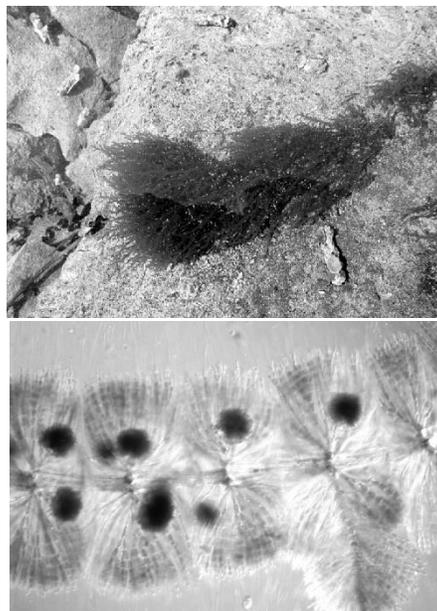
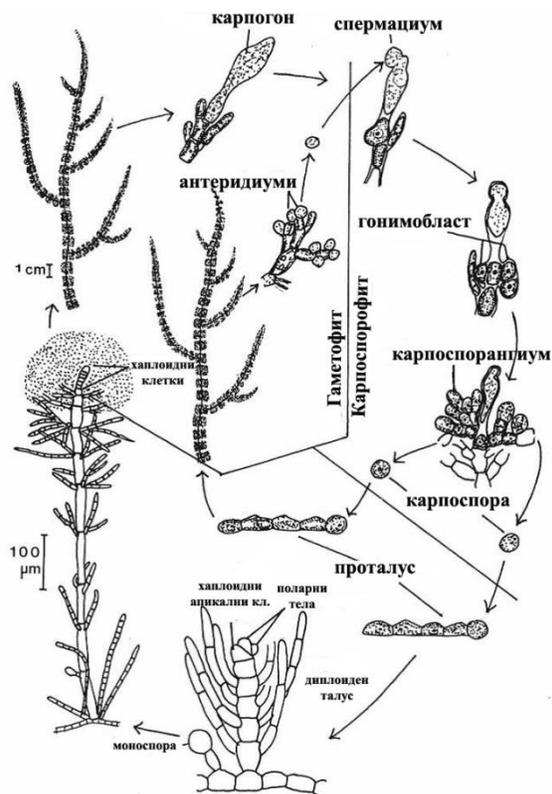


Слика 188. Животен циклус на *Nematium* sp. (според Fries 1967).

Ред *Batrachospermales*

Овој ред вклучува едноосовински (секој филамент со единствена апикална клетка) слатководни црвени алги. Гонимобластите најчесто се создаваат од оплодените карпогони. Не се создаваат тетраспори, а мејозата веројатно се одвива кога диплоидните филаменти формираат иницијални талуси. *Batrachospermum* е слатководна алга која се развива во добро аерирани, слабо проточни потоци и реки чиј гаметофит се јавува како нежни топчести сплетови со црвена, зелена или црна боја (слика 189).

Гаметофитот продуцира **терминални карпогониуми** на кратки гранки кои се издвојуваат од сплет од бочни разгранувања. Сферични спермациуми се формираат од мали групи антеридии на врвовите на гранките. Спермациумите се пренесуваат со водните струи до карпогоните. По оплодувањето, зиготата ги „пресекува“ зачетоците на гонимобластите кои се развиваат во спорогени конци со терминални карпоспорангиуми. Карпоспорангиумите ослободуваат диплоидни карпоспори кои изртуваат во кончести проталуси, кои исто така продуцираат исправени филаменти кои растат со апикална клетка. Со различни делби, проталусот создава диплоиден базален талус и хаплоиден усправен талус (**хетеротрихална градба на талус**), при што диплоидниот дел на алгата има поголеми клетки од хаплоидниот (Necchi 2002).



Слика 188. *Batrachospermum moniliforme*. Животен циклус и хабитус. (според Balakrishnan and Chaugule 1980).

Lemanea fluviatilis (слика десно) расте во форма на темномаслинести или црни перничииња закачени за карпите во брзите истечни води. Има желатинозни издолжени нишки кои покажуваат „членковидна градба“ поради регуларните задебелувања по должината на филаментот настанати со спојување на бочните ограноци кон централната осовина, при што се создава псевдопаренхиматична градба. Кај *Lemanea* карпоспорите продуцираат диплоидна фаза која во многу се разликува по форма и големина од гаметофитот. Тоа се мали грмушести разгранети филаменти кои во многу сличат на *Audouinella*, кои се означуваат како **микроталусна фаза**. И наместо да тетраспорофитот нормално продуцира тетраспори (мејоспори) со кои повторно ќе се создаде гаметофитна фаза, тоа не се случува. Всушност, младите гаметофити израснуваат директно од микроталусот на тетраспорофитот како странични гранки. Мејозата се одвива во апикалната клетка на младата гранка, со продукција на 4 јадра од кои 3 пропаѓаат, а остатокот на апикалната клетка, сега хаплоидна, расте во нов гаметофит. Во овој случај се работи за вегетативна мејоза, екстремно ретка појава во природата поради тоа што

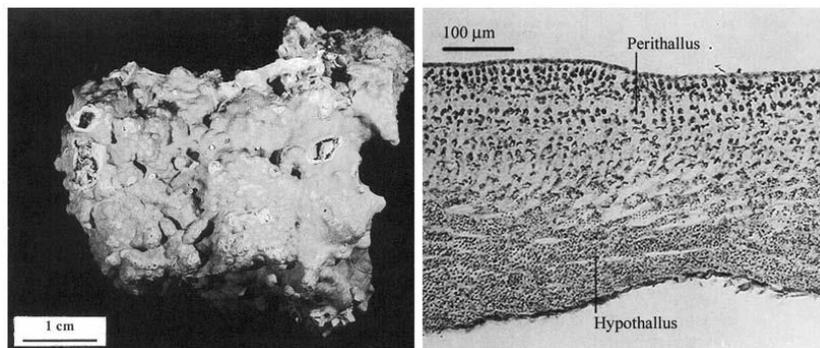


мејозата обично се одвива во специјализирани клетки гаметаангиуми и нејзиниот продукт се најчесто гамети или мејоспори, а не нов организам.

Ред Corallinales

Овој ред опфаќа широко распространети алги во литоралниот дел на морињата, посебно во тропските региони, каде се вклучени во изградба на коралите и спрудовите. Нивните исправени или базални талуси силно се инкрустрирани со калциум карбонат поради што се крти и лесно кршливи, или се толку цврсти што по завршувањето на животниот циклус стануваат главна компонента на карбонатните морски карпи. Талусите имаат форма на цбунови, листови или се корести, со едноосовински или фонтански тип на градба. Талусите растат преку една или повеќе апикални клетки, или со интеркаларни меристеми, додека во клетките се присутни повеќе родопласти без пиреноиди.

Талусите на овие алги се главно поделени на две зони: **хипоталус** и **периталус**. Хипоталусот содржи релативно големи клетки и ја формира основата на алгата (слика 189) и неговите централни делови. Периталусот има помали клетки поставени над хипоталусот кај корестите видови или надвор од медулата кај грмушестите видови.



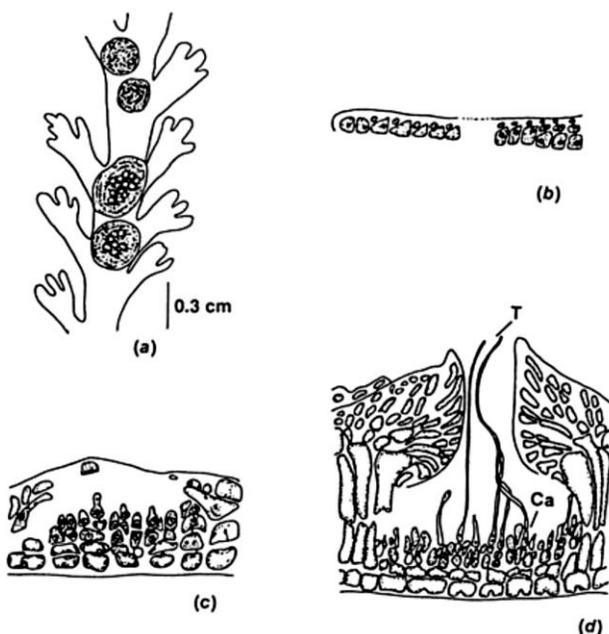
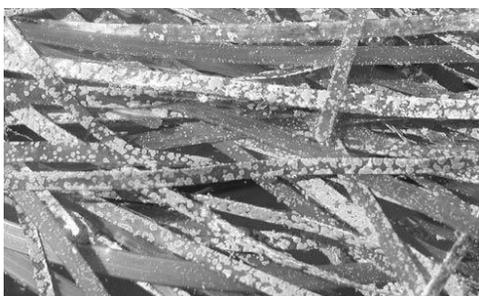
Слика 189. Корална црвена алга *Mesophyllum alternans* (лево); пресек низ вегетативниот талус со периталус и хипоталус (десно). (според Cabioch and Mendoza, 1998).

Репродуктивните органи се наоѓаат во концептакулуми кои се отвораат во надворешноста со една или повеќе пори; кај некои видови тетраспорните концептакулуми се разликуваат од гаметните по поголем број поситни отвори. Гаметофитите се главно дводомни со јасни разлики помеѓу машките и женските концептакулуми. Машките и женските гаметаангиуми се создаваат во нематециуми - брадавичести израсоци на дното од концептакулумот. Женскиот прокарп се состои од двоклеточни карпогонски филаменти кои потекнуваат од базалната клетка со функција на ауксиларна клетка. Долги трихогини се протегаат низ остиолумите на бројните концептакулуми. По оплодувањето сите ауксиларни клетки на концептакулумот се фузионираат во голема плацентуална клетка од која ќе се формираат гонимобластните филаменти со карпоспорнагиуми.

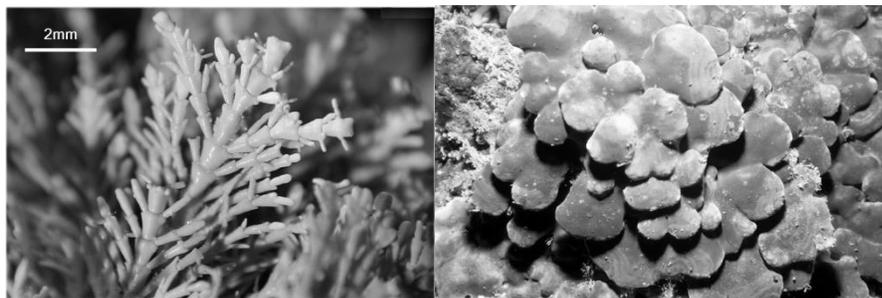
Фамилијата Corallinaceae има две подфамилии: корестите и бубреговидни форми припаѓаат кон Melobesoideae (слика 190) додека разгранетите форми со членковидна градба се поместени во Corallinoideae (слика 191). Наједноставен талус помеѓу

Melobesoideae има родот *Melobesia* (слика 190), која е во вид на тенки розеви или црвени корички широко распространети како епифити врз другите морски алги и макрофити.

Слика 190. (a) *Melobesia marginata* епифит на *Laurencia spectabilis*. (b–d) *Melobesia lejolisii*: (b) пресек на стерилан талус со приказ на корини клетки и (c) пресек на незрел фертилен талус. (d) *Melobesia limitata*: концептакулум со карпогонии (Ca) и трихогини (T). ((a) според Smith, 1969; (b) според Suneson, 1937). *Melobesia mediocris* - хабитус, епифит на морска трева *Phyllospadix scouleri*.



Талусот им се состои од една до пет збиени нишки во форма на диск на кој се јасни и карактеристични покровни клетки кои го формираат надворешниот слој на клетки на талусот (слика 190 б). Corallinoideae опфаќа повеќеосовински талуси кај кои се препознава медула со издолжени и кортекс со покуси клетки (слика 191). Алгите се составени од поголем број калцифицирани сегменти споени со некалцифицирани сврзни „зглобови“. Сегментите имаат калцифициран кортекс и некалцифицирани медуларни делови поради што и поседуваат определена флексибилност.



Слика 191. *Corallina elongata* и *Lithothamnion proliferum* - хабитус.

Corallina, *Lithothamnion* (слика 191) и *Lithophyllum* (слика 192) се најпознати родови на фамилијата Corallinaceae. Нивните видови имаат значително богатство во тропските мориња каде, заедно со зелените алги на редот Siphonales учествуваат во градбата на коралните спрудови и атолите. Во нивното распространување клучна улога

имаат плимата и брановите; суплиторалната зона под длабочина од 30 метри е најпогодна за корестите форми кои се едни од алгите кои ги населуваат најдлабоките слоеви дури до 125 метри во бистрите води. Тие, исто така, и имаат долг животен век од над 50 години, веројатно поради бавната стапка на раст од само 3 mm годишно. Разгранетите форми се најбогато застапени блиску до површината на водата.



Слика 192.
*Lithophyllum
incrustans* и
*Lithophyllum
expansum* – хабитус.

Родот *Corallina* опфаќа околу 50 богато разгранети и интензивно црвено обоени таксони. Талусот се состои од силно калцифициран ризоид (базална плоча) на кој се издигнуваат неколку бубреговидно разгранети и заострени гранчиња, помалку калцифицирани на нодијалните споеви. Клетките на срцевината на гранките се обвиткани со фотосинтетски клетки на кортексот и еднослоен низ на епителијални клетки. Клетките во граничињата често фузионирани со јасна миграција на јадрата; секундарните канални пори отсутуваат. Репродуктивните клетки се формираат во концептакулуми кои се создаваат од медуларниот меристем на краевите на бочните гранки (аксијални концептакулуми). При созревање се создава еден набабрен концептакулум со централна пора и главно над 30 зрели тетраспорангии; биспорангиумите ретки. Претставителите на *Corallina* се широко распространети во морињата со карпеста подлога во умерената и бореалната зона; не се забележени во тропските и некои суптропски зони. Најдобро се прилагодени на делови со умерени бранови каде покажуваат и сезонски раст - изумирање на апиќалните ограноци во есен и зима. *Corallina elongata* (слика 191) е честа алга во Средоземното Море, каде создава густе грмушки, додека *Corallina mediterranea*, опишана исто така од Медитеранот, има многу пошироко распространување, од Јапонија до Фокландските Острови и Нов Зеланд.

Корестите талуси на родот *Lithothamnion* се наведуваат за многу локалитети на Земјата; сепак неговото космополитско распространување има потреба од таксономска ревизија. Талусот е целосно калцифициран, псевдопаренхиматичен, формиран во мешковидни, бубреговидни или грмушести превлаки кои се делумно или целосно прицврстени за различни супстрати (алги, мекотели, карпи), или се слободнорастечки форми (родолити - кораловидни) без хаустории. Талусот, главно дорзо-вентрален на базалниот дел, а радијален на ограноците. Клетките на соседните филаменти поврзани со фузија; секундарните клеточни пори отсутуваат. Претставителите, главно дводомни, со смена на генерации; гаметаангиумите и тетра(би)спорангиумите комуницираат со

надворешната средина со еденичен отвор, и се формираат во концептакулуми затворени со посебна структура пред созревање. Родот опфаќа околу 85 научно прифатени таксони; многу од назначените видови имаат потреба од таксономска ревизија. *Lithothamnion proliferum* (слика 191) има широко распространување, додека *Lithothamnion valens* е карактеристичен вид за Медитеранот.

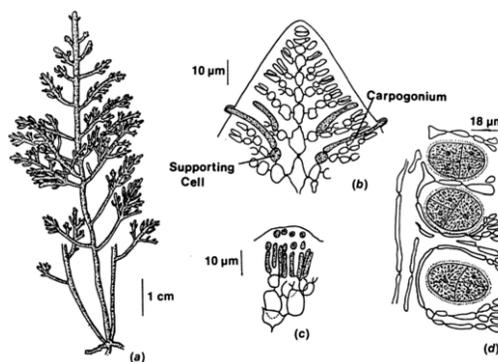
Талусите на претставителите од родот *Lithophyllum* се дорзо-вентрални, прицврстени, калцифицирани корести превлаки со меурести или бубреговидни израстоци. Клетките кај трајните филаменти поседуваат секундарни канални пори, без клеточна фузија. Трихоцистите ретки. Концептакулумите со еденичен отвор, понекогаш содржат колумела, и се без посебен затворац. Доминираат на карпестите подлоги под 25 метри. Номиналниот вид (вид по кој е определен родот - типичен вид или лектотип) *Lithophyllum incrustans* (слика 192) доминира во Медитеранот (посебно Шпанија), а забележен е и во Атлантикот како и по брегот на Јапонија, додека *Lithophyllum expansum* (слика 192) е наведен само за Медитеранот.

Ред Gelidiales

Овој ред опфаќа едноосовински морски црвени алги со желатиозна градба (слика 193) кај кои карпогонската гранка е составена од единечна клетка - карпогоиум. По оплодувањето карпогоиумот може да се фузионира со подржните клетки или хранителните филаменти. Тетраспорофитот и гаметофитот се макроскопски алги, не секогаш морфолошки слични, кои најверојатно припаѓаат кон трофазен циклус - гаметофит, тетраспорофит и карпоспорофит. Талусот е желатинозен, донекаде лушпест, 2 до 40 см висок, составен од една или неколку издигнати оски, дихотомно, пердувесто или неправилно разгранети, црвен до темно пурпурен по боја до црн кај некои претставители. Прицврстени со бројни единечни хаптери (ризоиди) или масивна плоча за прицврстување, алгите најчесто растат како големи перничести колонии со екстензивни базални делови. Тетраспорангиумите во соруси се протегаат по целата површина на врвовите на бочните ограноци или главната оска на алгата. Претставителите на овој ред најчесто се населуваат во зоната на плима или литоралот, од студените до тропските води. *Gelidium* sp. е најраспространет род кој не е регистриран само во Арктичките и Субантарктичките води.



Слика 193. *Gelidium corneum* - хабитус.



Слика 194. *Gelidium cartilagineum* var. *robustum*. (a) Хабитус, (б) Пресек на фертилен апекс на гранка со апикална клетка, карпогоиуми, и подржни клетки. (в) Пресек на зоната на антеридиумите. (г) Пресек на зоната на тетраспорангиумите. ((a) според Smith, 1969; (б),(в) според Fan, 1961; (г) според Smith, 1938).

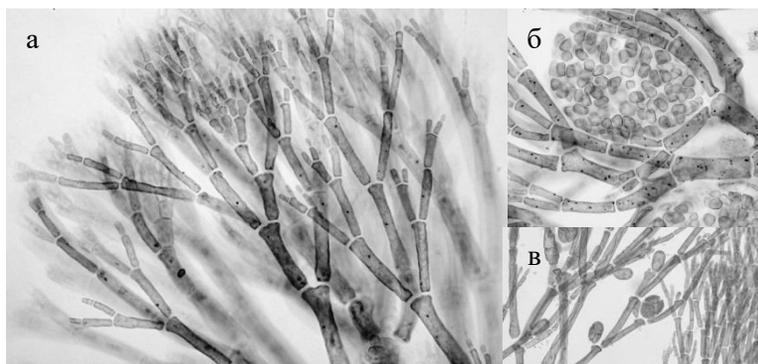
Гаметофитот и тетраспорофитот на *Gelidium* sp. (слика 193 и 194) имаат триаголна апикална клетка која ги „отсекува“ клетките ќерки при основата (слика 194-б). Клетките ќерки со делби го формираат талусот кој набрзо ја губи својата едноосовинска природа во зрелите делови. Карпогониумите најчесто се формираат во специјални рамули (бочни гранки), се издвојуваат од површинските клетки на талусот и создаваат долг трихогин кој се излегува надвор од талусот во надворешната средина. Машките единки се слични по хабитус со женските, со зони на антеридиуми кои создаваат неправилни флекули по површината на талусот. Тетраспорангиумите кај тетраспорофитите се развиваат од клетки на кората и со последователни делби создаваат крстовидно или тетраедарно распоредени тетраспори (слика 194-г).

Претставителите на овој ред се познати продуценти на агар и се искористувани и култивирани со цел екстракција на овој важен полисахарид; скоро половина од светското производство на агар отпаѓа на овие алги. *Gelidium amansii* посебно се култивира и користи во Азија.

Ред Ceramiales

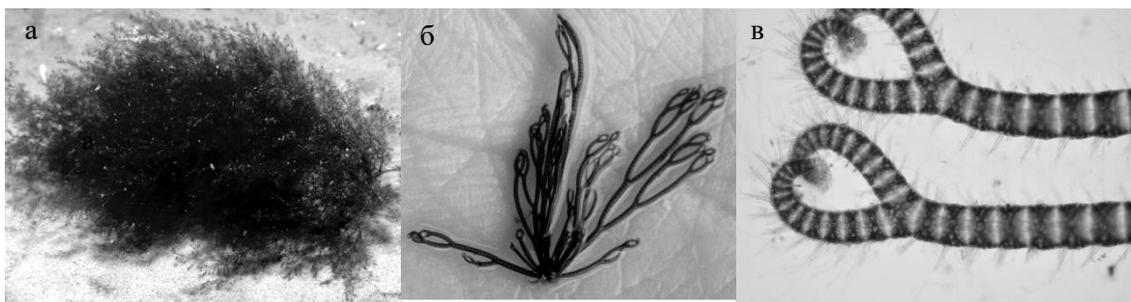
Редот Ceramiales опфаќа најголем број претставители во рамките на црвените алги; преку 2400 видови се опишани до денес исклучиво од морски живеалишта. Тоа се главно нежни кончести или мембрански алги со прокарпија како главна заедничка карактеристика. Прокарпијата настанува со спојување на ауксиларните клетки и карпогонската гранка. Во нивниот циклус јасни се трите фази на развој - гаметофит, карпоспорофит и тетраспорофит, со „изоморфна смена на генерации“. Од вкупно десет регистрирани фамилии со преку 250 родови, поважни членови на морските биоценози припаѓаат кон Callithamniaceae, Ceramiaceae, Delesseriaceae и Rhodomelaceae.

Фамилијата Callithamniaceae опфаќа мали (до 10 cm) грмушести форми со неправилно разгранување, составени од крупни многујадрени клетки. На виолетовиот талус јасно се видливи (слика 195-б) крупни цистокарпи со карпоспори. Тетраспорнагиумите се развиваат на врвот од кусите странични гранки (слика 195-в). Чести алги во плиткиот литорал на сите мориња. *Callithamnion corymbosum* (слика 195) има космополитско распространување.



Слика 195. *Callithamnion corymbosum* - а) хабитус, б) цистокарп а со карпоспори, в) тетра-спорофит со тетраедрани спорангиуми на бочните гранки.

Ceramiales е фамилија со над 400 таксони распоредени во 70-тина родови. Тоа се силно разгранети, нежни и едноосовински алги со темноцрвена боја и по едно јадро во крупните клетки. Врвните делови на гранките се дихотомно разгранети и свиени (слика 196) во форма на клешти. Градбата на конците личи на нодијална градба, со ситни клетки на кората натрупани во „нодусот“, или по целата должина на филаментот. Често се присутни жлездени клетки. Гаметофити еднодомни; антеридиумите на терминалните делови од бочните гранки, карпогонските гранки странични на базалните клетки. Типичниот род *Ceramium* опфаќа повеќе од 180 таксони на широкораспространети литорални или длабински алги во сите мориња. Типичниот вид *Ceramium virgatum*, како и *C. rubrum* и *C. ciliatum* се чести епифити на другите алги или черупки на мекотели.



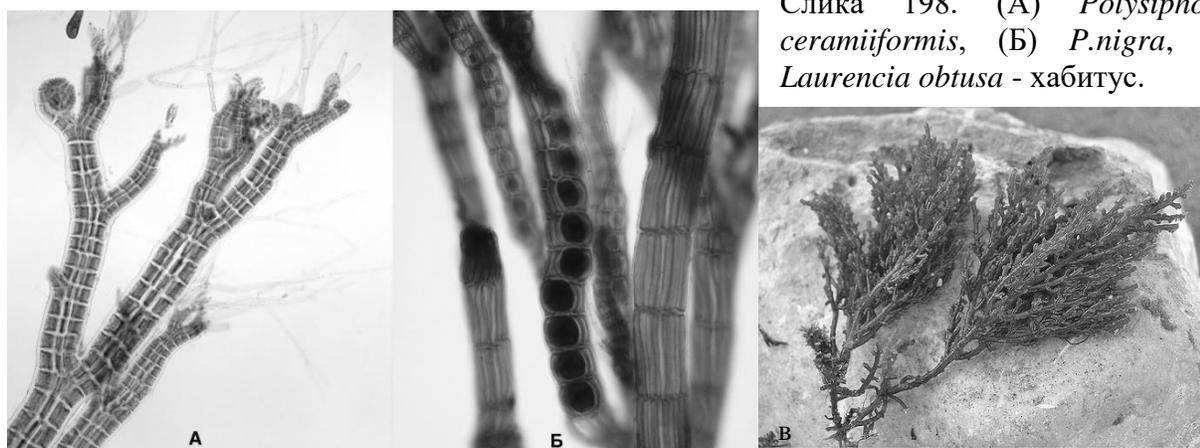
Слика 196. *Ceramium rubrum* - (а) и (б) - хабитус, (в) *Ceramium echionotum* - врвни ограноци.

Типичен претставител на фамилијата Delesseriaceae е широкораспространетата *Delesseria sanguinea* (слика 197), светло црвена грмушеста алга со псеудо-паренхиматична градба висока до 30 cm. На желатинозните куси каулоиди израснуваат крупни филоиди слични на листовите на васкуларните растенија со јасно изразена „нерватура“. Филоидите се еднослојни и се создаваат со бочно сраснување на филаментите. Репродуктивните органи се формираат вдоль централната оска на филоидот кај младите алги и формираат прокарпиуми. Главно се населуваат на карпи и камења во длабинската засенчена зона под влијанието на плимата во сите мориња.



Слика 197. *Delesseria sanguinea* – хабитус.

Кон фамилијата Rhodomelaceae придружени се над 960 таксони на високоразвиени, псеудо-паренхиматични, морски црвени алги. Видовите на карактеристичниот род *Polysiphonia* се широкораспространети во скоро сите мориња, како епифити на поголемите растенија или како епизоични форми на мекотелите или морските желки; голем број видови се населува на карпи. Чести се во естуариите, мангровите шуми, понекогаш скоро во слатководни услови. *Polysiphonia violacea* има талуси до 1 метар во должина и е честа алга во скоро сите мориња. Од околу 60-ина видови на родот *Laurencia*, *L. obtusa* (слика 198, в) има најшироко распространување во литоралниот дел на Атлантскиот Океан.

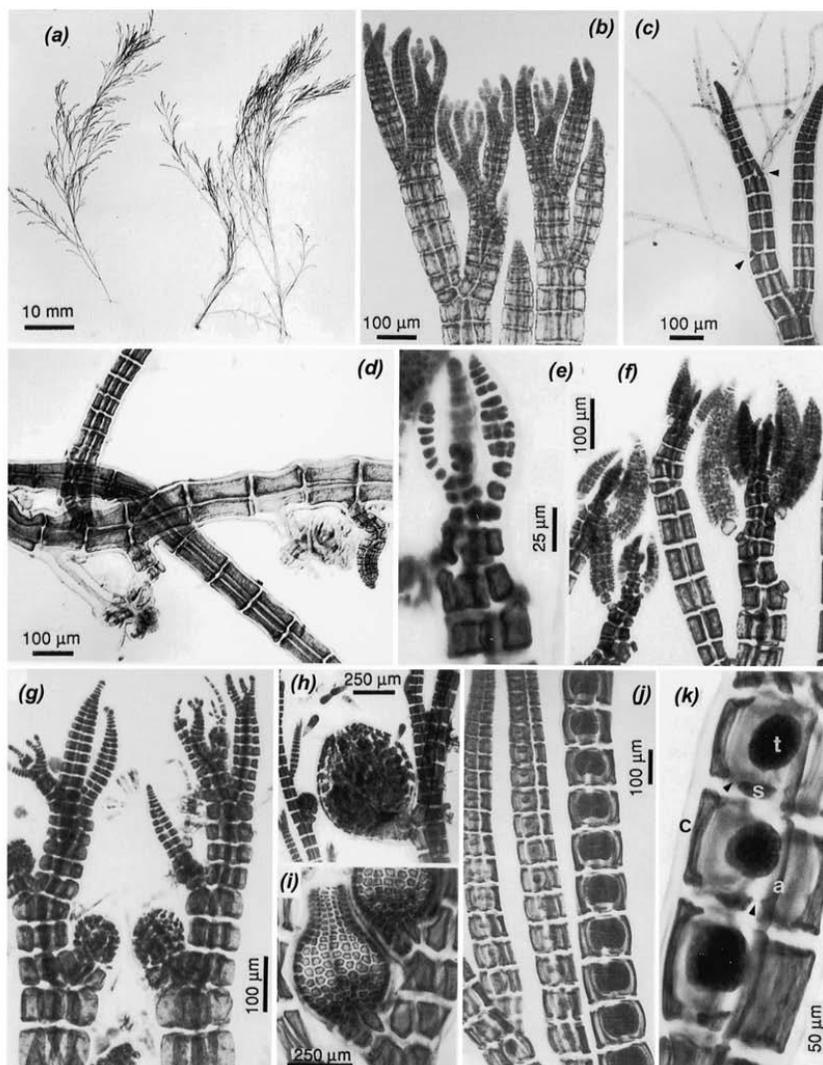


Слика 198. (А) *Polysiphonia ceramiiformis*, (Б) *P.nigra*, (В) *Laurencia obtusa* - хабитус.

Видовите на родот *Polysiphonia*, главно се литофити или епифити на другите алги. Кога алгата расте на цврст супстрат некои од полисифонските оски растат ползејќи по супстратот за кој се цврсто прикрупени со дебелосидни ризоиди (слика 199, d). Кога растат како епифити на другите алги ризоидите навлегуваат во клетките на домаќинот.

Машките единки на *Polysiphonia* носат сперматангиумски соруси на трихобласт кој е создаден од двоклеточни дршки обвиткани од фертилни региони (слика 199, e,f). Овие фертилни региони стануваат полисифонални и со последователни делби создаваат мајчини клетки одкој секоја создава 2-3 сперматангиуми. Откако спермациумот ќе стигне до трихогинот, ауксиларните клетки се издвојуваат од подржните клетки и се фузионираат со карпогонот. Јадрото од спермациумот фузионира со јадрото од карпогонот и диплоидната зигота се дели еднаш. Едно од диплоидните јадра преминува во ауксиларната клетка која потоа се фузионира со подржната клетка. Од овие клетки се протегаат долги филаменти кои на краевите развиваат крушковидни цистокарпи (слика 199, h,i).

Тетраспорофитот на *Polysiphonia* е морфолошки сличен на гаметофитот (слика 199, j,к), со што таа има изоморфен, дипло-хаплонтски животен циклус. Тетраспорангиумите (тетраедарни) се продуцирани од нормалните вегетативни гранки на спорофитот и се распоредуваат во низи вдоль слободните гранки.



Слика 199. *Polysiphonia stricta* – вегетативни и репродуктивни структури. (а) Хабитус, (б) Врвови на вегетативните гранки со крупни радијално разгранети апикални клетки, (с) Трихобласт составен од еднојадрени клетки поврзани со мали дегенерирали клетки (стрелки), (д) Ползечки гранки со едноклеточни ризоиди, (е, ф) Зрели и во развојок сперматогејни гранки со стерилни врвови, (г) Врвови на женски талус со прокарпи и цистокарпи во рана пост-фертилизациска фаза, (х) Зрел крушковиден цистокарп со издолжени карпоспорангиуми, (и) Зрел цистокарп, (ј) Во развојок и зрели тетраспорангиуми во долги прави низи, (к) Тетраспорангиуми. (според Kim et al., 2000).

Резиме на основните карактеристики на црвените алги

1. Кај црвените алги **не постојат подвижни клетки**; нивните репродуктивни клетки се голи сферични протопласти без флагелуми. Тие се ослободуваат од репродуктивните органи преку обилна продукција на мукозни материи;
2. Хлоропластите се обвиеени само со нивната сопствена двојна мембрана, и немаат дополнителни слоеви кои потекнуваат од ендоплазматичниот ретикулум. Оваа одлика е присутна уште кај Glaucophyta, Chlorophyta, Bryophyta и Tracheophyta;

3. Тилакоидите во хлоропластите не се поставени едни над други („напластени“ како кај сите други еукариотски фотосинтетски растенија освен Glaucophyta), туку се распоредени на еднакви растојанија и поединечно во хлоропластите;
4. Присутен е единствено хлорофил *a* во пластидите; хлорофил *b* и *c* се отсутни;
5. Зелената боја на хлорофилот е маскирана (кај видовите со црвена боја) од дополнителниот пигмент фикоеритрин, кој заедно со фикоцијанинот (**фикобилипротеини**) се лоцирани во фикобилизомите – сферични или дискоидни телца на површината на тилакоидите;
6. ДНК во хлоропластите е организирана во бројни мали (1-2 μm) меури – нуклеоиди; прстенест нуклеоид не постои;
7. Најважната резервна материја е полисахарид **флоридеофицски скроб**, кој се создава во цитоплазмата како зрнца во близина на хлоропластната обвивка; кај зелените алги скробот се создава во хлоропластот;
8. Митозата е од затворен тип со постојани телофазни делбени нишки, видливи поларни прстени и без центриоли. Цитокинезата се одвива преку разделна бразда;
9. Кај поголемиот дел на црвените алги раздвојувањето на ќеркините клетки е нецелосно. Тоа доведува до формирање на отворен протоплазматичен канал (канална пора) помеѓу ќеркините клетки, која наскоро се затвора преку протеински затворач – тапа;
10. Видовите со полово размножување, главно имаат изоморфна или хетероморфна диплохеплонстка смена на генерации; само во поединечни случаи се забележува хаплонтски животен циклус. Половиот процес е секогаш оогамија;
11. Црвените алги се **доминантно морски форми**. Видовите на родовите *Bangia*, *Batrachosperetum*, *Lemanea*, *Thorea*, се малобројни жители на пресните добро аерирани води и често не се црвени по боја.



Слика 200. Морфологија и боја на талусот кај различни претставители на црвените алги. А - *Bangia arthropurpurea*, Б - *Porphyra tenera*, В - *Batrachospermum moniliforme*, Г - *Corallina mediterranea*, Д - *Lemanea fluviatilis*, Ѓ - *Lithophyllum incrustans*, Е - *Chondrus crispus*, Ж - *Delesseria sanguinea*, З - *Zellera tawallina*.

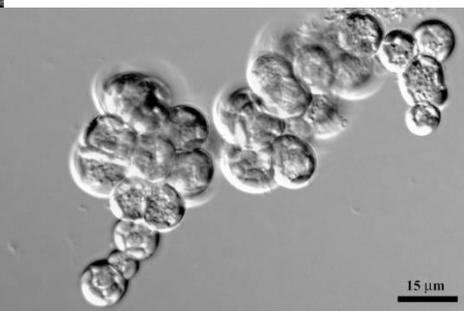
Тип ХАНТНОРНУТА (жолто-зелени алги)

Општи карактеристики

Жолто-зелените алги се група на главно слатководни и почвени алги кои имаат монофилетско потекло и многу разнообразна морфологија. Тие главно се сретнуваат во планктонот на слатководните езера, на влажни почви или високопланински чисти и студени тресетни живеалишта, а многу помалку во морските екосистеми. Најголемиот број на видови тешко се забележува бидејќи многу ретко растат во голема маса; исклучок се двата филаментозни рода *Tribonema* и *Vaucheria*. Кончестите видови на родот *Tribonema* формираат светло-зелени наслаги под мразот на еутрофните езера, додека сифоналните нишки на бројните видови *Vaucheria* често создаваат богати превлаки по почвите или бентосот на пресните води, па дури и на солени почви; нивните мукозни заедници имаат важна улога во стабилизацијата на седиментите. На силно влажни почви, најчесто во близина на акумулации, внимателен набљудувач може да забележи малечки светлозелени групи на меури кои припаѓаат на сифоналната форма *Botrydium granulatum*, додека *Heterococcus endolithicus* е изолиран од почвите на Антарктик (Darling et al. 1987) (слика 201).



Слика 201. (А) *Botrydium granulatum* – светлозелени меурести талуси на влажна почва. (Б) *Heterococcus* sp. – хабитус.



Различните морфолошки форми на жолто-зелените алги, главно заземаат и соодветни живеалишта. *Монадните* форми најчесто се пронаоѓаат помеѓу подводните васкуларни растенија во литоралот на езерата – *метафитон* (Prescott 1978). Многу претставители на *ризоподијалните* форми се исто така метафитски, но тие се често и *епифитски* или *ендофитски* најчесто во внатрешноста на *Sphagnum*. *Палмелоидните* родови можат да се најдат во *еупланктонот*, *метафитонот*, или *епифитонот* во асоцијација со васкуларните растенија, водните мовови или кончести алги (Stein 1975). *Коккоидните* форми се *убиквисти* пронајдени во скоро сите достапни живеалишта, со нешто помал број на претставители во *епилитонот*, *епипелонот* и *епизоонот*. *Кончестите* форми се исто така *убиквисти*, кои сепак многу ретко се наоѓаат како

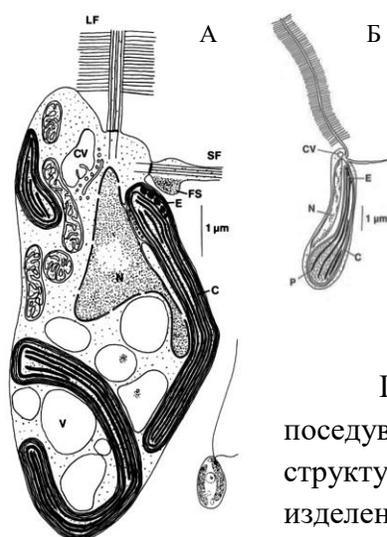
ендофити во другите растенија. Сифоналните видови на родот *Botrydium* се исклучиво епипелонски, додека бројните видови на *Vaucheria* се главно епипелични или епититски, водни или терестични, а само понекогаш се наоѓаат во тихопланктонот (Colt 1985).

Иако жолто-зелените алги беа пронајдени на голем број од наведените живеалишта, малку до денес е познато за физичките и хемиските фактори кои влијаат за појавата на поголемиот број членови на оваа група. Главно, тие се типични за **дистрофни еколошки услови** (Round 1981), со максимална застапеност до ниво на **мезотрофија**. Според поголем број автори, најголемото видово разнообразие може да се очекува на температури од 0 до 20°C, во води со кисела до неутрална рН реакција (4,5-7,2) обогатени со растворени органски материи и ниска концентрација на хранителни материи. Светлоста за нив не е фактор на лимит бидејќи често се наоѓаат под снег и мраз, или во отворените води со целодневна светлина во поларните региони.

Од друга страна, постојат и бројни видови кои населуваат водни средини со далеку повисоки температури, како *Stipitococcus* (21,5–23,5°C), *Ophiocytium* (27°C) и *Tribonema* (до 30°C), доста повисока рН реакција (*Stipitococcus*, *Arachnorchloris*, *Chlorallantus*, *Gloeobotrys*, *Mischococcus*, *Characiopsis*, *Lutherella*, *Ophiocytium*, *Tribonema*) како и повисоки концентрации на хранителни материи на ниво на **еутрофија** (*Goniochloris*, *Mischococcus*, *Tetraplektron*, *Polyedriella*, *Polygoniochloris*).

Градба на клетките и морфологија на талусот

Типична одлика на жолто-зелените алги се **бифлагелатните хетероконтни камшици** присутни кај мобилните клетки (слика 202). Имено, подвижните вегетативни клетки како и репродуктивните клетки, спори и гамети, на овие алги имаат главно по два нееднакви камшика – еден поголем камшик прекриен со перести израстоци **мастигонеме** кој најчесто е насочен кон напред, и еден мазен едноставен камшик насочен кон назад од клетката. Во случај кога не е присутен сложениот камшик со мастигонеме, камшиците се повторно нееднакви или едниот целосно отсуствува.



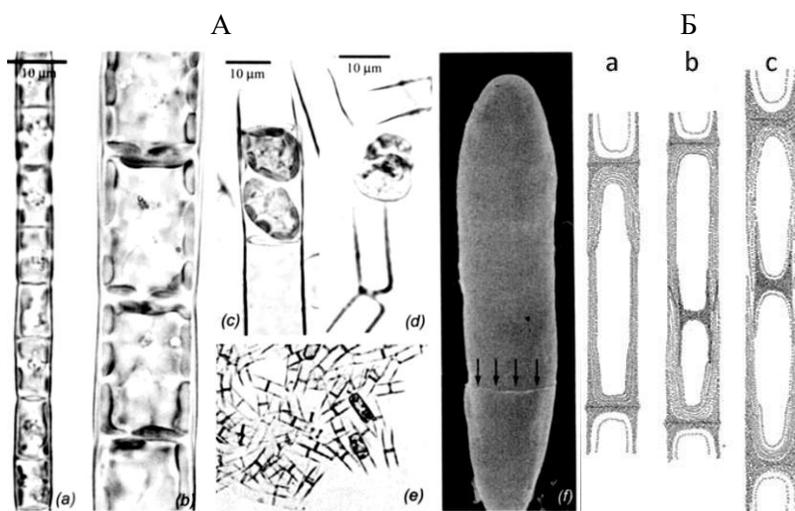
Слика 202. Микроскопски цртежи на зооспори од типични претставители на жолто-зелените алги. (А) *Mischococcus sphaerocephalus*, (Б) *Pseudobumilleriopsis pyrenoidosa*. (С) хлоропласт, (CV) контрактилна вакуола, (Е) очна стигма, (FS) флагеларно задебелување, (LF) долг камшик со мастигонеме, (N) јадро, (SF) краток камшик, (V) вакуола. (преземено од Lee 2008).

Поголемиот број претставители на површината на клетките поседуваат **клеточен сид** кој може да биде едноставен или различно структуриран (*Chlorallantus*, *Polygoniochloris*). Честа појава е изделен клеточен сид на два еднакви или различни делови кои

меѓусебно се преклопуваат во средината на клетката (*Chloromeson*, *Diachros*, *Goniochloris*, *Pseudotetraedron*). Клеточните сидови на поединечните трихални претставители сочинуваат Н-образни делови (*Tribonema*, слика 204) кои меѓусебно се спојуваат и се видливи на крајот на конецот. Клеточниот сид на *Vaucheria* е составен, главно од целулоза (90%), додека останатиот дел отпаѓа на аморфни полисахариди составени од *глукоза* и *уронска киселина*.

Хлоропластите се дисковидни и главно, зелени или жолто-зелени. Содржат хлорофил *a* и мали количества хлорофили *c*₁ и *c*₂. Главните дополнителни пигменти се *β*-каротен, *ваушерияксантин*, *диатоксантин*, *диадиноксантин* и *хетероксантин*. Не поседуваат *фукоксантин*. Хлоропластите се обвиткани со две мембрани од *ендоплазматичниот ретикулум*, при што надворешната мембрана се надоврзува на јадрената мембрана (слика 202 А). Тилакоидите се групирани во траки од по 3 ламели, а кај многу родови се забележува присуство на *пиреноиди* во хлоропластите. *Стигмата* е составена од глобули под мембраната на хлоропластот на неговиот преден крај. На делот каде кусиот камшик поминува над стигмата обвивката на камшикот е набабрена и е во допир со плазмалемата на стигмата.

Примарна резервна материја е *хризоламинарин*, иако во пластидите за време на фотосинтезата се натрупуваат *манитол* и *глукоза*; неретко и масти се утврдени како резервна материја кај поголем број видови.



Слика 203. А - Микрофотографии (СМ) на филантите од *Tribonema regulare* (a) и *Tribonema utriculosum* (b); (c) *Tribonema viride*, зоопсорангиум со две зооспори; (d) ослободени зооспори на *Tribonema regulare*; (e) Н-образни клеточни сидови на *Tribonema regulare* останати по испуштањето на зооспорите; (f) Микрофотографија (СЕМ) на двоклеточен филанмент од *Tribonema viride* со прикажани маргини на преклопувачките Н-образни делови (стрелки) (преземено од Lokhorst and Star, 2003). Б – Структура на клеточниот сид кај *Tribonema bombycinum*, по третман со КОН; а – два Н-образни дела кои сочинуваат единечна клетка; б и с – неодамна поделена клетка на која се гледа интеркалација (натрупување на целулоза) на нов Н-образен фрагмент (според Smith 1938).

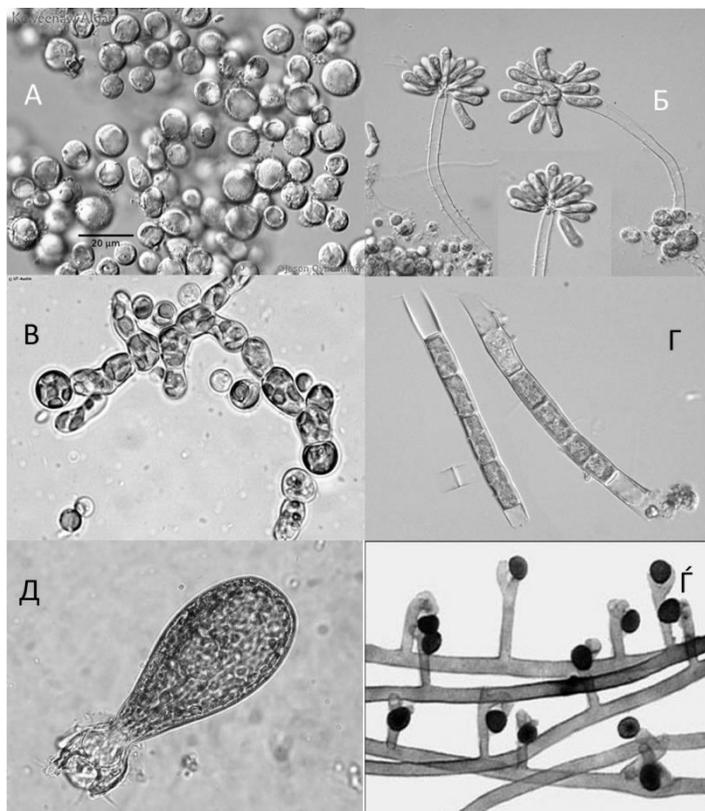
Жолто-зелените алги имаат разнообразна морфологија на клетките и талусите. Најпримитивните форми се одликуваат со *монадна градба* и претставуваат камшичести едноклеточни форми кои можат да испуштаат псеудоподии и да ја менуваат формата на клетката. Само околу седум монотипски родови се утврдени до денес, со ретки видови застапени во бракични води или ретки дистрофни живеалишта. Достапни се бројни докази дека од овие форми на жолто-зелени алги потекнуваат сите останати морфолошки талусни форми на оваа група алги.

Поголем број на видови имаат *амебовидни особини* на клетките со можност за испуштање на псеудоподии што претставува *ризоподијална градба*. Со испуштање на цитоплазматични продолжетоци овие форми имаат особина на *миксотрофна или анимална исхрана* со внесување на цврсти честички, бактерии или помали форми на алги (диајтомеи) во своите клетки. Една специфична адаптација на амебовидниот животен стил се јавува кај родот *Muxochloris* кај кого талусот е составен од многубројни големи амебовидни клетки со бројни хлоропласти, здружени во заеднички *плазмодиум* (творба карактеристична за нижите форми на габи - Мухомусота) кој се населува во празните клетки на водните мовови (најчесто видови на родот *Sphagnum*).

Следниот еволутивен стадиум во морфолошката градба на жолто-зелените алги претставува *палмеловидната состојба* во која голите клетки без камшици се вметнати во заедничка слузеста обвивка создавајќи колонија; во фикологијата ваквата градба се означува како *капсална*. Малобројните познати форми со ваква градба најчесто се пронајдени во планктонот или бентосот на студените води со клетки неправилно расфрлени во слузестите обвивки или правилно распоредени по сферата на обвивката.

Најголемиот број видови на жолто-зелените алги припаѓаат кон *кокоидната градба на талусот*, во која неподвижни клетки со јасни клеточни ѕидови живеат поединечно или во растресити колонии кои никогаш не се обвиткани со заедничка обвивка. Ваква градба имаат околу 50-ина родови на слатководни едноклеточни алги типични за студените води или морските екосистеми (слика 204).

Највисок степен на морфолошка организација покажуваат видовите со *трихална* (кончеста) и *сифонална* (цевчеста) градба на талусите. Кончестите форми создаваат разгранети или неразгранети филаменти кои се прицврстени за подлогата или се слободни во водата. Родовите *Bumellaria*, *Heterothrix*, *Neonema* и *Tribonema* (слика 204) создаваат прави, неразгранети конци со Н-образни делови на клеточните ѕидови. *Heterococcus*, *Heterodendron* и *Heteropedia* поседуваат различно разгранети талуси, додека *Aeronema* и *Heteropedia* имаат псеудопаренхиматични талуси со плочест изглед. Сифоналните жолто-зелени алги поделени се на два типа морфолошка градба – *Botrydium* (слика 201 А и 204 Д) има меурест талус со безбојни ризоиди вкопани во подлогата, додека *Vaucheria* изградува цевчести неправилно разгранети талуси, исто преку ризоиди прикрупени за подлогата.



Слика 204. Примери на морфолошка организација на талусот кај жолто-зелените алги. А - *Chloridella* sp. и Б - *Ophiocytium arbuscula*, кокоидна градба; В - *Heterococcus viridis* - кончеста псеудопарехниматична градба, Г - *Tribonema viride* - конци со Н-образни клеточни сидови; Д - *Botrydium granulatum* - спора во формирање на сферичен сифонален талус, Ѓ - *Vaucheria* sp. - неправилно разгранети сифонални конци во интензивно формирање на репродуктивни органи.

Размножување и циклус на развото

Во однос на размножувањето, жолто-зелените алги се на доста примитивно ниво. Најголемиот број на видови се размножува **вегетативно** со делба на клетките и фрагментација на талусите, или бесполово по пат на **зооспори** и **апланоспори**. Една од основните карактеристики е можноста за формирање на специјализирани **трајни** или **спори за преживување** со кои е овозможено преживувањето на неповолните услови на средината. **Половото размножување** утврдено е единствено кај родовите *Tribonema* (изогамија), *Botrydium* (изо и анизогамија) и *Vaucheria* (оогамија).

Зооспорите се формираат кај поголемиот дел на родовите. Тие се до два камшика со расперениот камшик насочен напред за 2-4 пати подолг од мазниот камшик ориентиран кон назад. Зооспорите се голи (монадни) и најчесто крушковидни по форма (слика 202). По релативно сложени процеси во вегетативната клетка, при кои се одвива кариокинеза и спарување на јадрата со хлоропластите, се продуцираат 1-16 зооспори кои се ослободуваат со растворање/раздвојување на клеточниот сид. Зооспорите имаат масивен хлоропласт со пиреноид, издолжено јадро и повеќе контрактилни вакуоли. Поради својата сифонална градба, видовите на родот *Vaucheria* создаваат специфични здружени зооспори наречени **синзооспори** (слика 217) со многубројни јадра и бројни парови на мазни, скоро еднакви камшици по периферијата на спората.

Во потребен момент или кај определени видови, наместо продукција на зооспори целиот протопласт може да прерасне во **апланоспора**, или да се издели на поголем број

делови од кои секој прераснува во апланоспора. Кај поединечните видови надворешните фактори детерминираат дали алгата ќе се размножува со *зоо* или *аплено* спори. На пример, потопените талуси на *Botrydium* продуцираат зооспори, додека тие кои се надвор од водна средина апланоспори. Ослободената апланоспора може директно да продуцира нова единка или да прерасне во *зооспорангум* од кој ќе се создадат поголем број зооспори и нови единки.

Некои флагелатни или ризоподијални клетки продуцираат внатрешни *цисти* (*статоспори*) слични на тие кај златните алги. При нивното формирање се одвојува внатрешно протопластот од клеточниот сид преку мембрана. Подоцна следува секреција на клеточен сид со преклопувачки половици. Кај кончестите претставители вегетативните клетки можат да преминат директно во трајни клетки слични на спорите (*акинети*) со многу подебели клеточни сидови и натрупани резервни материи.

Половото размножување се одвива преку создавање на *антеридии* и *оогонии* директно од клетките на филаментите, или преку посебни творби *гаметангиуми* со специфичен облик. Поголемиот број видови е *еднодомен*, но некои видови од бракичните води се *дводомни*. Сперматозоидите на *Vaucheria* се разликуваат од типичните подвижни клетки на оваа група алги според структурите во основата на камшиците, недостиг на хеликс и пластиди (Moestrup 1982).

Еколошки и биолошки одлики

Жолто-зелените алги се главно слатководни форми, жители на влажни почви и кора на дрвја; познати се само неколку морски претставители и жители на бракични води. Поголемиот број на видови се поединечни или најчесто помеѓу другите алги во планктонот, поради што тешко се забележуваат. Најголем број видови пронајден е во води со ниска рН реакција богата со железо, додека во услови на висока застапеност на алуминиум ја губат мобилноста на цитоплазмата и организацијата на филаментите.

Температурата на водата, главно има пресудно влијание за нивното распространување; генерално можат да се наречат *криофили* бидејќи, главно, не се многу застапени во топлиите води. *Tribonema* и *Vaucheria* видовите најчесто се развиваат под мразот во пролет или зима, додека летните топли периоди ги преживуваат во студените извори. Овие два рода се сметаат и за *космополитски* во однос на географското распространување како и специфичните видови на родовите *Botrydium*, *Bumellaria*, *Characiopsis*, *Mischococcus* и *Ophiocytium*. За разлика од нив *Akanthochloris*, *Arachnochloris*, *Chlamydomyxa*, *Chlorobotrys*, *Gloeobotrys* и *Stipitococcus* се среќаваат исклучително во северните географски широчини, додека *Centritractus* ги населува исклучиво јужните топли предели.

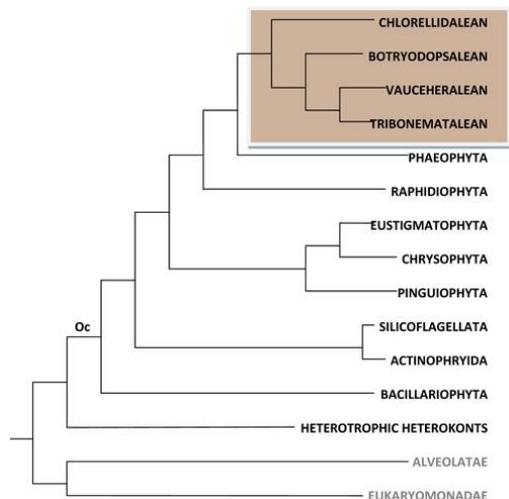
Поединечните видови на родот *Vaucheria* се сретнуваат на специфични живеалишта како *Vaucheria fontinalis* и *V. geminata* во плитките води на езерата и локвите, *V. dillwynii* и *V. aversa* се најчесто жители на милеста подлога во канали и мочуришта, додека *V. bursata* може да се најде на сите наведени локалитети.

Употреба на жолто-зелените алги – употребата на жолто-зелените алги до денес е ограничена на научни истражувања, биоиндикаторски карактеристики на видовите типични за различна еколошка состојба на екосистемите, како и за еволутивно-филогенетски истражувања. Друг вид на употреба или какво било комерцијално искористување не е познато.

Филогенија и еволуција

Жолто-зелените алги покажуваат најголема сличност со златните алги од кои се разликуваат според структурата на клеточниот ѕид, морфологијата на ендогените цисти, и типот како и вкупниот состав на пигментите; кафеаво-жолтите пластиди на златните алги, главно, добро се разликуваат од жолто-зелените клетки на Xanthophyta, при набљудување на светлостен микроскоп. Сепак, често не е возможно да се утврди припадноста на определена форма на едната или другата група алги без дополнителни анализи.

Од друга страна, Maistro et al. (2009) преку анализа на повеќе генски сегменти утврдуваат четири главни монофилетски групи во рамките на жолто-зелените алги, кои исто така не беа поврзани со морфолошката градба на претставителите, иако оваа студија не ги вклучи флагелатните и амебоидните видови (слика 205). Овие студии ги поставуваат жолто-зелените алги во круната на фотосинтетските хетероконти како сестринска група на кафеавите алги.

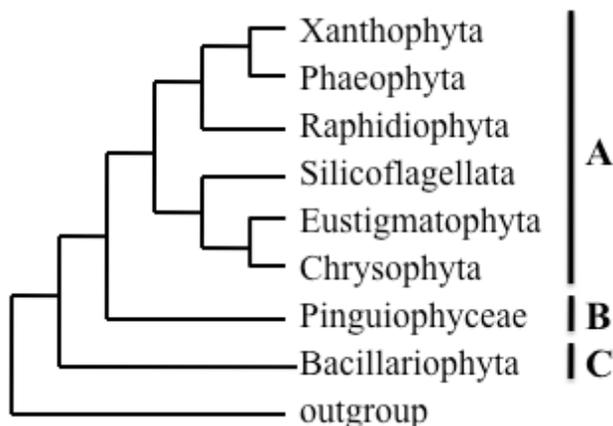


Слика 205. Кладограм кој ги претставува меѓусебните филогенетски врски на основните еволутивни линии на жолто-зелените алги (засенчен квадрат) во рамките на хетероконтните живи форми. Ос – претставува филогенетска линија на фотосинтетските Ochrophyta. (Maistro et al. 2009).

Филогенетските односи на жолто-зелените алги во рамките на хетероконтната група на Chromoalveolata (една од главните еволутивни линии на доменот еукариоти – види табела 9) сè уште не се доволно разјаснети. Истото се однесува и на нивното еволутивно потекло во рамките на еукариотските форми. Многу од основните рецентни форми имаат парафилетско или полифилетско потекло, но нивното основно потекло се врзува со случката на секундарна симбиоза или „задржување“ на црвена алга од страна на хетеротрофен домаќин во текот на Еоцен (пред 56-34 милиони години). Поновите истражувања (Ronning et al. 2013) укажуваат на можната филогенетска врска помеѓу

Ochrophyta при што се укажува дека дијатомеите, иако покажуваат парафилетски особини, се најстарата група во рамките на автотрофните хетероконти, додека жолто-зелените алги, како сестринска група на кафеавите алги, се еволутивно најмлади (слика 206).

Слика 206. Филогенетски односи помеѓу Ochrophyta според Ronning et al. (2013). Главните еволутивни гранки се издвоени во филогенетски групи (А, В и С) кои не се монофилетски.



Табела 9. Дрво на животот со основните филогенетски групи на еукариотите.

Живот	Домен Bacteria	Бактерии	
	Домен Archaea	Археобактерии	
	Домен Eukaryota	Excavata	— Различни флагелатни протозои
		Amoebozoa	— повеќето амебовидни организми и лигави габи
Opisthokonta		— животни, габи, хоанофлагелати и др.	
Rhizaria		— Foraminifera, Radiolaria, и разни други амебовидни протозои	
Chromalveolata		— Stramenopiles – автотрофни хетероконти (кафеави алги, дијатомеи, и други алги), Haptophyta, Cryptophyta и Alveolata	
	Archaeplastida (или Primoplantae)	— Васкуларни растенија, зелени алги, црвени алги, и глаукофити	

Класификација

Традиционално Xanthophyta беа изделени на соодветни таксономски единици врз база на нивната основна морфологија или животен циклус (на пример, амебовидните форми во Chlozoamoebales, кокоидните во Mischococcales и т.н.). Сепак, молекуларните анализи покажуваат дека традиционалните таксономски редови не создаваат монофилетски групи. Постојат индиции дека формите со H образни клеточни сидови можат да бидат една еволутивна линија во Tribonematales, додека тие со целосни сидови потполно друга линија. Редот Mischococcales е најверојатно парафилетски, додека

Tribonematales и Botrydiales се полифилетски. Дури и сифоналните редови Botrydiales и Vaucheriales не претставуваат монофилетска еволутивна линија.

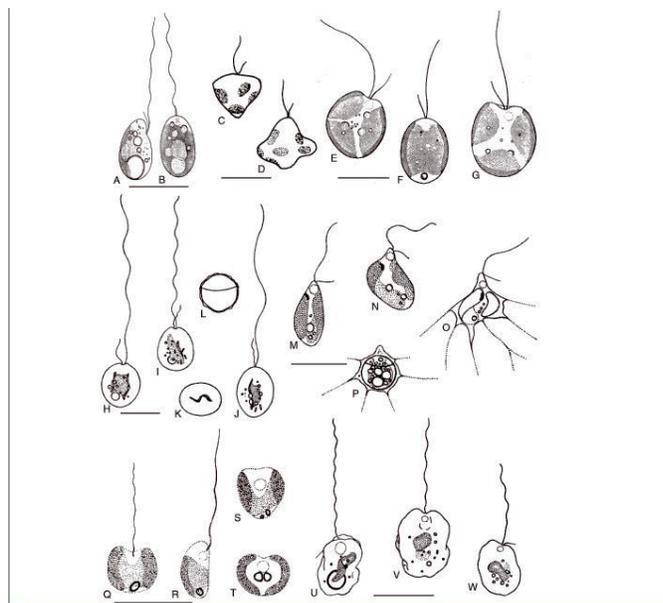
Според тоа, се чини таксономски исправно во овој момент класификацијата на жолто-зелените алги да биде претставена во својата базична форма предложена од Pascher (1939) кој препознава 6 класи на типот Xanthophyta - Xanthomonadophyceae, Xanthopodophyceae, Xanthocapsophyceae, Xanthococcophyceae, Xanthotrichophyceae и Xanthosiphonophyceae, според основниот тип на морфолошка организација на клетките (монадна, ризоподијална, капсална, кокална, трихална и сифонална градба).

Класа Xanthomonadophyceae

Класата опфаќа форми на едноклеточни жолто-зелени алги со монадна градба. Нивните клетки немаат цврсти клеточни ѕидови, изградени се дорзо-вентрално со два нееднакви камшика од кои едниот е многу редуциран и понекогаш тешко се забележува или целосно отсуствува. Најчесто се делат вегетативно, но при неповолни услови главно формираат цисти. Жители на дистрофни и мезотрофни води, помеѓу васкуларните растенија.

Ред Chloroamoebales

Редот опфаќа мали едноклеточни форми со димензии до 20 μm , клетки со променлива форма и хетероконтни камшици. Поседуваат повеќе помали дисковидни хлоропласти распоредени по периферијата на клетката, некои имаат и централна вакуола, пиреноиди и стигма. Типични претставители се *Chloroamoeba heteromorpha* и *Heterochloris viridis* (слика 207).



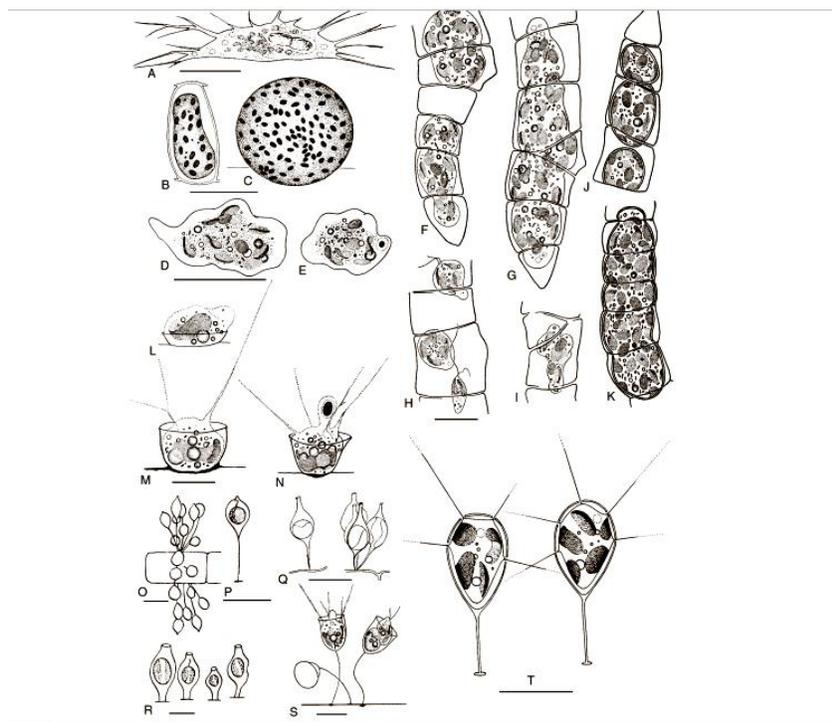
Слика 207. Слатководни претставители на редот Chloroamoebales. (A, B) *Ankylonoton pyreniger*: (A) латерална страна со видлива субапикална позиција на камшиците. (B) дорзална страна. (C, D) *Chloroamoeba heteromorpha*, клетки во метаболитички движења. (E–G) *Chlorokardion pleurochloron*, дорзална, латерална и вентрална страна. (H–L) *Chloromeson agile*: (K) средишен поглед, (L) Циста; за разлика од цистите кај Chrysophyceae, цистите на жолто-зелените алги се составени од две приближно еднакви полови. (M–P) *Heterochloris viridis*: (O) Амобовидна фаза, (P) Формирање на циста. (Q–T) *Nephrochloris incerta*; единечниот камшик не секогаш е видлив. (U–W) *Polykyrtos vitreus*, неправилна форма на клетките. (преземено од Ettl 1978).

Класа Xanthopodophyceae

Тоа се доминантно слатководни жители во олиготрофните води, слободни во водата или прицврстени за субмерзната вегетација. Автотрофни организми со повеќе хлоропласти, но се исхрануваат и анимално преку активно „фаќање“ на бактерии и други организми во водата преку ризоподиите, или се дури и паразити. Размножувањето е главно вегетативно и по пат на цисти; половиот процес не е познат. Типичен претставител е *Rhizochloris stigmatica* (слика 208).

Ред Rhizochloridales

Претставителите на овој ред имаат релативно сложен животен циклус. Се разликуваат повеќејадрен амебовиден стадиум кој најчесто се наоѓа во клетките на васкуларните водни растенија (*Sphagnum*) понекогаш со паразитски карактеристики, и разни форми на цисти во или надвор од клетките. Од цистите се развиваат зооспори со кои алгата се размножува. Некои претставители имаат и сесилна градба на талусот, прицврстени како епифити на другите растенија со карактеристични „куќички“ од кои испуштаат ризоподии. Типичните претставители *Rhizochloris stigmatica*, *Muxochloris sphagnicola* и видовите на родот *Stipitococcus* се широко распространети жители на тресетните живеалишта.



Слика 208. Слатководни претставители на Rhizochloridales. (A–C) *Chlamydomyxa labyrinthuloides*: (A) Амебовидна фаза. (B) Паразитски плазмодиум. (C) Возрасна циста. (D, E) *Rhizochloris mirabilis*; слободна амебовидна форма со бројни пластиди. (F–K) *Muxochloris sphagnicola*: (F, G) Плазмодиуми во водните клетки на *Sphagnum*. (H) Зооспори. (I) Млад плазмодиум. (J, K) Формирање на акинети во клетките на *Sphagnum*. (L–N) *Rhizolekane sessilis*: (L) Млада клетка. (M) Клетка со испуштени ризоподии. (N) Клетка со голема псеудоподија која содржи врзика со храна. (O.–S) *Stipitococcus*. Клетки во куќички епифити на други алги: (O, P) *S. apiculata*. (Q) *S. vasiformis*. (R) *S. crassistipitatus*. (S) *S. vas*; клетката

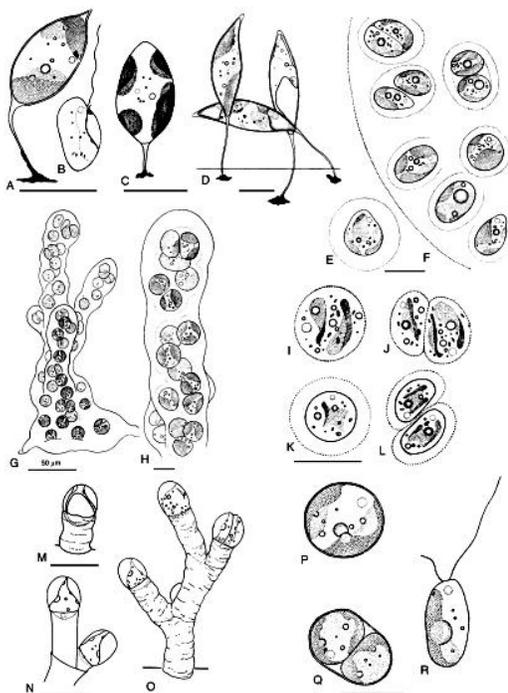
десно продуцира зооспори. (T) *Stipitoporos polychloris*, со долги ризоподијални продолжетоци кои излегуваат низ отворите од куќичката. (преземено од Ettl 1978).

Класа Xanthocapsophyceae

Основната градба на претставителите на оваа класа се неподвижни колонии од клетки вметнати во заедничка слузеста материја која е закачена на подводните предмети или слободно лебдат во водата. Некои од претставителите создаваат куќички кои се прицврстени со мукозни нишки за подлогата (*Characidiopsis*) и тие лесно можат да бидат погрешно определени како припадници на другите типови алги. Клетките имаат постојана форма, повеќе хлоропласти и јасно воочлива стигма. Се размножуваат вегетативно, со цисти и зооспори.

Ред Heterogloaeales

Видовите на родовите *Characidiopsis* и *Gloeochloris* (слика 209) се типични претставители на овој ред, иако доста различни по својот хабитус. *Characidiopsis acuta* и сличните видови имаат до 16 мм долги клетки поставени на сталаци од мукозни материи, 2-4 пластиди, јасен клеточен сид, и дисковидна мукозна плоча со која се прицврстуваат за супстратот. Се размножуваат со зооспори. Епифити во дистрофни езера на студени живеалишта. Од друга страна, *Gloeochloris planctonica* има колонијална форма со клетки во мали сферични или елипсоидни мукозни талуси. Секоја клетка содржи 2-4 парietално поставени пластиди, зооспорите се со еден или два камшика, а цистите се нередовни. Тоа се еупланктонски или метафитски алги во дистрофни до мезотрофни водни живеалишта во асоцијација со водните растенија и мовови. *Gloeochloris smithiana* често се утврдува во мочуришта со *Typha* на Аљаска.



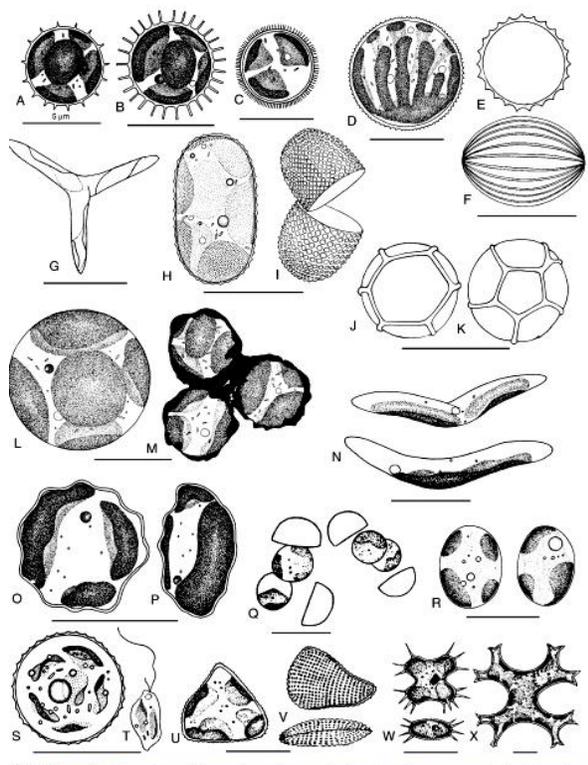
Слика 209. Слатководни претставители на Heterogloaeales. (A–D) *Characidiopsis*; клетки на сталаци: (A, B) *C. acuta*: (B) Зооспора. (C) *C. ellipsoidea*. (D) *C. elongata*. (E, F) *Gloeochloris planctonica*: (E) Клетка. (F) Колонија со клетки регуларно поредени по периферијата на мукозниот талус. (G, H) *Helminthogloea ramosa*; колонијални клетки вметнати во високи мукозни талуси: (I–L) *Heterogloea*; поединечни и групи на клетки нерегуларно распоредени во тенок мукозен талус. (I, J) *H. endochloris*. (K, L) *H. minor*. (M–O) *Malleodendron gloeopus*; желатинозни дрвовидни колонии со една до две клетки на крајот на секоја дршка. (P–R) *Pleurochloridella vacuolata*; неприцврстени клетки без заштитна мукоза: (P) Вегетативна клетка. (Q) Зооспора. (R) Аутоспора. (преземено од Ettl 1978).

Класа Xanthococcophyceae

Класата на кокални жолто-зелени алги е најбогата со видови во рамките на типот. Во модерната класификација бројните фамилии се опфатени во единствениот ред Mischococcales кој се карактеризира со најразлични форми на единечни или колонијални кокални клетки кои никогаш не се поместени во слузести материи. Клетките се со различна големина, како и со најразлични структури и израсстоци на клеточниот сид. Во оваа книга ќе бидат прикажани само најкарактеристичните фамилии и нивните претставители.

Ред Mischococcales Фамилија Pleurochloridaceae

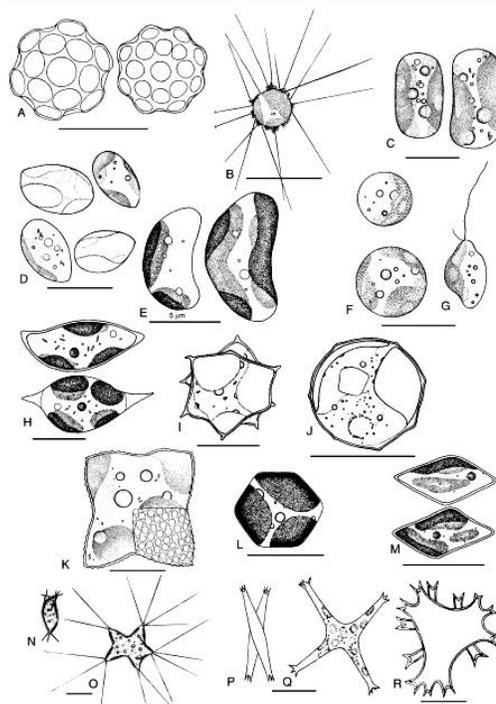
Клетките се најчесто единечни, сферични до 18 μm големи, со дебели клеточни сидови и понекогаш со различни трновидни израсстоци кои се правилно организирани и со приближно иста должина. Поседуваат еден до седум париедално распоредени пластиди, а се размножуваат со автоспори и зооспори. Видовите на родовите *Akanthochloris*, *Arachnochloris* и *Aulakochloris* (слика 210) како и другите претставители (слика 211) се пронајдени како метафити во барите, тресетиштата и влажните живеалишта на Арктичкиот поларен регион.



Слика 210. Слатководни претставители на Mischococcales фамилија Pleurochloridaceae. (A–C) *Akanthochloris*; трновите се правилно поставени и со иста дожина. (A) *A. brevispinosa*. (B) *A. bacillifera*. (C) *A. scherffelii*. (D) *Arachnochloris major*. (E, F) *Aulakochloris striata*: (E) Заден поглед. (F) Латерален поглед, со правилни стрии. (G) *Bracchiogonium ophiaster*, трирадијална вегетативна клетка. (H, I) *Chlorallantus oblongus*: (I) Скулптуриран сид. (J, K) *Chlorarkys reticulata* со скулптуриран сид кој формира полигонална мрежа. (L, M) *Chloridella*: (L) *C. neglecta*, единечна клетка. (M) *C. ferruginea*, група на клетки инкрустрирани со минерални депозити. (N) *Chlorocloster angulus* вегетативна клетка. (O, P) *Chlorogibba trochisciaeformis*, со неправилни контури на клетката: (O) Дорзално, (P) Латерално. (Q) *Diachros simplex*; по формирање на автоспори, мала група на клетки и клеточниот сид на мајчината клетка се видливи. (R) *Ellipsoidion stellatum* вегетативна клетка. (S, T) *Endochloridion polychloron*: (S) Вегетативна клетка. (T) Зооспора. (U, V). *Goniochloris sculpta*: (U) Триаголна клетка. (V) Скулптурирани депресији во

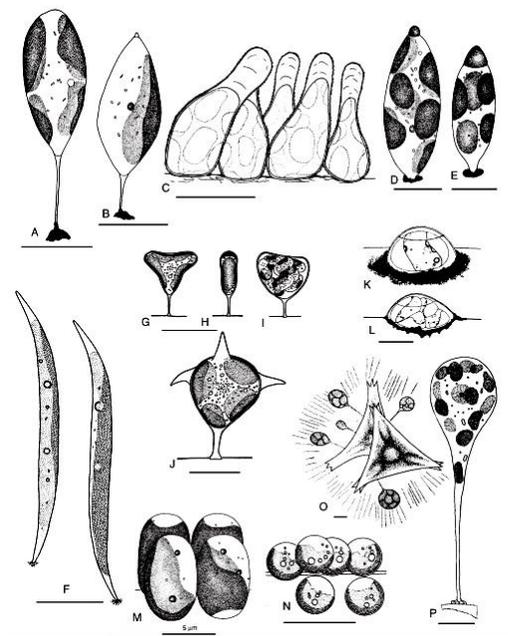
клеточниот сид од дорзална и латерална страна. *Goniochloris* се јавува како биконкавно сочиво од латерална страна. (W, X) *Isthmochloron*; длабоко засечени вегетативни клетки со сите продолжетоци во иста рамнина: (W) *I. trispinatum*. (X) *I. lobulatum*. (преземено од Ettl, 1978).

Слика 211. Слатководни претставители на Mischococcales, фамилија Pleurochloridaceae. (A) *Keriosphaera gemma* со скулптуриран клеточен сид. (B) *Meringosphaera tenerrima* со трнови во различна должина. (C) *Monallantus pyreniger* вегетативна клетка. (D) *Monodus chodatii* асиметрични вегетативни клетки. (E) *Nephrodiella phaseolus* бубреговидни вегетативни клетки. (F, G) *Pleurochloris pyrenoidosa*: (F) Вегетативна клетка, (G) Зоосора. (H) *Pleurogaster lunaris*; клетки стеснети на половите и со трнови на половите. (I, J) *Polyedriella*: (I) *P. aculeata* вегетативна клетка со трнови. (J) *P. helvetica* вегетативна клетка без трнови. (K, L) *Polygoniochloris*: (K) *P. tetragona* на пресек покажува скулптуриран клеточен сид. (L) *P. regularis* вегетативна клетка. (M) *Prismatella hexagona* вегетативна четириаголна клетка. (N, O) *Pseudopolyedriopsis skujae* полигонални клетки со трнови на половите. (P–R) *Pseudostaurastrum* вегетативни клетки: (P, Q) *P. hastatum*. (R) *P. enorme*. (преземено од Ettl 1978).



Ред Mischococcales Фамилија Characiopsidaceae

Оваа фамилија опфаќа видови со едноклеточна градба или клетките се групирани, често на сталаци прицврстени со базален диск. По својот хабитус, понекогаш различните форми личат на родот *Characium* од зелените алги. Тоа се жители на еупланктонот или тихопланктонот, епифити на другите алги или васкуларните растенија во водните живеалишта на Арктикот.



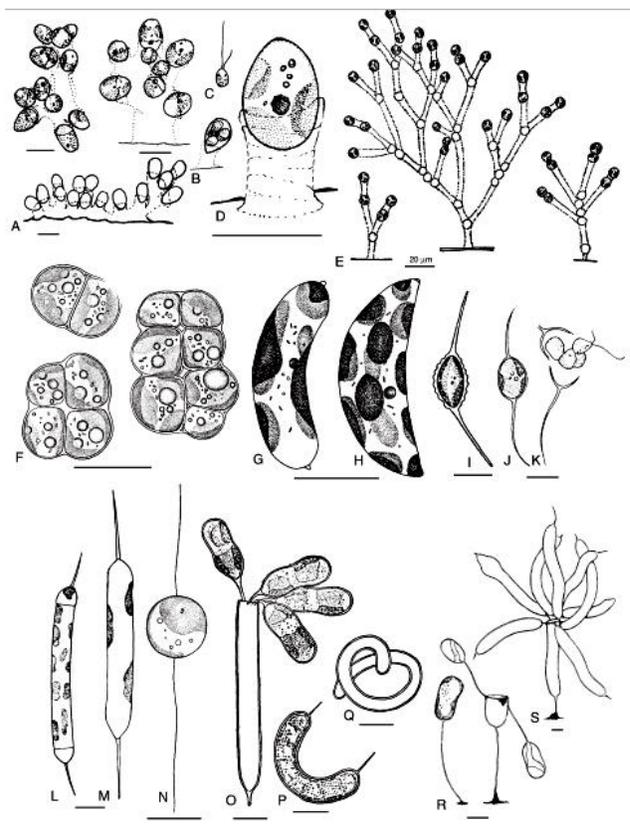
Слика 212. Слатководни претставители на Mischococcales, фамилија Family Characiopsidaceae. (A, B) *Characiopsis*: (A) *C. pyriformis* вегетативни клетки на сталаци. (B) *C. acuta*. (C) *Chlorokoryne petrovae* епифитски клетки. (D, E) *Chlorothecium*: (D) *C. capitatum* вегетативна клетка на куси сталаци. (E) *C. crassiapex* вегетативна клетка. (F) *Chytridiochloris acus*. (G–J) *Dioxys*: (G–I) *D. inermis*: (H) Латерално. (I) Формирање апланоспора. (J) *D. tricornuta*. (K, L) *Hemisphaerella operculata*, со минерални депозити во основата. (M, N) *Lutherella*: (M) *L. adhaerens*, група на овални клетки. (N) *L. globulosa*, група сферични клетки. (O, P) *Peroniella hyalothecae*: (O) вегетативни клетки епифити на *Staurastrum*. (преземено од Ettl 1978).

Ред *Mischococcales*

Фамилии *Gloeopodiaceae*, *Mischococcaceae*, *Chloropodiaceae*, *Centrtractaceae*,
Ophiocytaceae

Оваа група на фамилии на редот *Mischococcales* (слика 213) опфаќа видови кои се епифитски на површината на другите алги или васкуларни растенија и најчесто се прикрупени со едноставни или разгранети сталаци. Понекогаш клетките се доста големи и до 120 μm , а колониите можат да достигнат и поголеми димензии. Населуваат дистрофни и мезотрофни води во студените зони на северната хемисфера.

Слика 213. Слатководни претставители на повеќе фамилии од редот *Mischococcales*. (A–D) Фамилија *Gloeopodiaceae*: *Gloeopodium rivulare*: (A) Различен изглед на мали епилитски колонии. (B) Формирање на автоспора. (C) Зооспора. (D) Единечна клетка на крајот од мукозен сталак. (E) Фамилија *Mischococcaceae*: *Mischococcus confervicola*, дрводни колонии со вегетативни клетки на крајот на сталаците. (F) Фамилија *Chloropodiaceae*: *Chloropedia plana*, рамни епифитски колонии. (G–N) Фамилија *Centrtractaceae*: (G, H) *Bumilleriopsis*: (G) *B. biverruca* вегетативна клетка. (H) *B. closterioides* вегетативна клетка. (I–N) *Centrtractus*: (I) *C. brunneus*. (J, K) *C. ellipsoideus*: (K) Испуштање на зооспора. (L, M) *C. belenophorus*. (N) *C. globulosus*. Варијација на клетките во зависност од видот. (O–S) Фамилија *Ophiocytaceae*: *Ophiocytium* вегетативни клетки: (O) *O. arbusculum*. (P) *O. capitatum* (Q) *O. parvulum*. (R) *O. longipes*. (S) *O. mucronatum*. (преземено од Wehr and Sheath 2003).



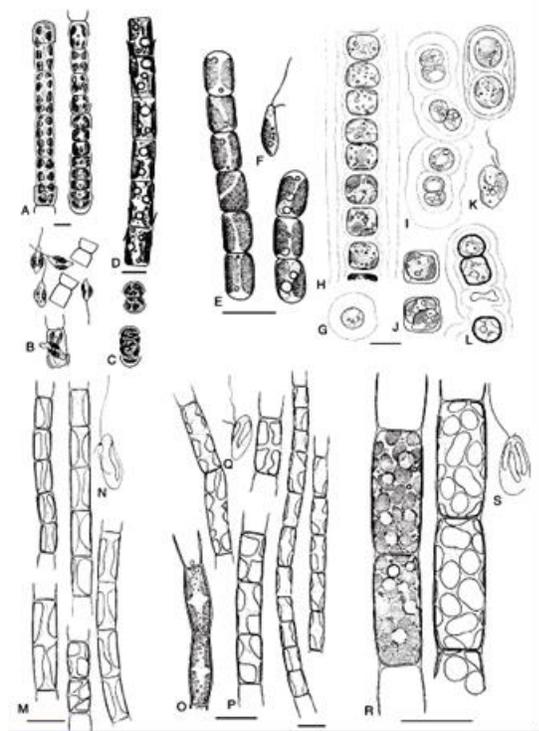
Класа *Xanthotrichophyceae*

Во оваа класа се поместени кончести жолто-зелени алги кои се најчесто неразгранети, но постојат и видови со разгранети и псевдопаренхиматични талуси. Клетките се подолги отколку широки, понекогаш задебелени, а кај повеќето претставители се среќава *палмеловидна состојба* на групација на клетки кои интензивно се делат. Карактеристична појава е *H* образна структура на клеточните сидови создадена со преклопување двете половини од сидот во средината на клетката кои се прицврстуваат со прстенесто задебелување на клеточниот сид од внатрешната страна на клетката. При делба на клетките или под дејство на силни киселини, клеточниот сид се раствора и ги ослободува типичните *H* образни клетки (слика 214). Протопластот содржи едно јадро и

бројни дисковидни хлоропласти. Бесполово се размножуваат со фрагментација на конците, по пат на зооспори или апланоспори. Апланоспорите се почести и се формираат од која било клетка со нараснување на клетките и растворањето на клеточните сидови. При неповолни услови најчесто се создаваат цисти (*акинети*) кои служат за преживување. Половиот процес, главно, е *изогамија* при што една од гаметите ги губи своите камшици пред самото оплодување. Камшиците се нееднакви по форма (*хетероконтни форми*). Во единствениот ред Tribonematales поместени се вкупно пет фамилии, од кои почесто се среќаваат Heteropodiaceae и Tribonemataceae кои воедно имаат и најголем број видови.

Ред Tribonematales Фамилии Tribonemataceae, Heteropodiaceae

Двете доминантни фамилии на овој ред се поделени според нивната хабитусна градба - во Tribonemataceae (слика 214) спаѓаат кончестите претставители со неразгранети филаменти и со главно Н образни клеточни сидови, додека во Heteropodiaceae (слика 215) се опфатени видовите со разгранети филаменти и често формираат псевдопаренхиматични талуси кои ползат по супстратот, понекогаш и на влажни почви. *Bumilleria* има неразгранети филаменти од цилиндрични или правоаголни клетки, понекогаш набабрени, со еден или повеќе париеални пластиди. Н образните делови на клеточниот сид се видливи само на краевите на филаментите.



Слика 214. Слатководни претставители на Tribonematales – Tribonemataceae.

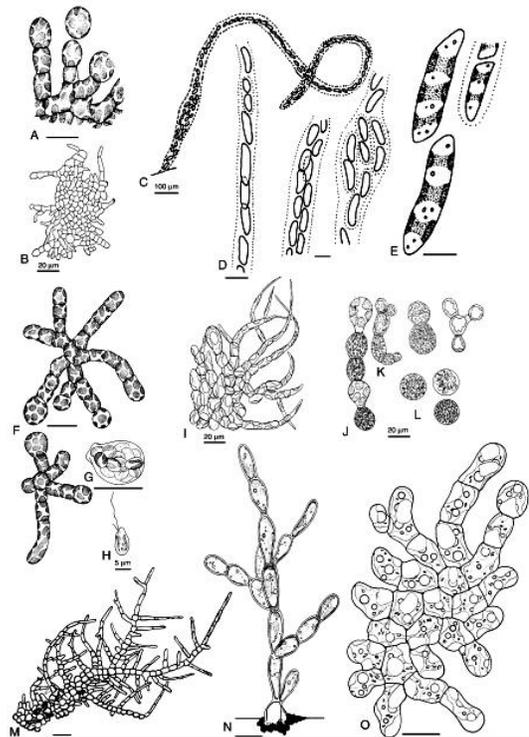
(A–D) *Bumilleria*: (A–C) *B. sicula*: (B) Ослободување на зооспори. (C) Формирање на зооспори. (D) *B. klebsiana*, филамент. (E, F) *Heterothrix exilis*: (E) Филамент. (F) Зооспора. (G–L) *Neonema quadratum*: (G) Клетка. (H) Филамент, со повеќе издвоени клетки. (I) Фрагментација на филамент. (K) Зооспора. (L) Формирање на акинета. (M–S) *Tribonema*: (M, N) *T. aequale*: (N) Зооспора. (O–Q) *T. regulare*: (O) Зголемен фрагмент на филаментот. (P) Филаменти. (Q) Зооспора. (R, S) *T. viride*: (S) Зооспора. (преземено од Ettl, 1978).

Bumilleria sicula и *B. klebsiana* се главно тихопланктонски или метафитски помеѓу другите кончести алги во потоци, реки или езерца на северната хемисфера. Клеточните сидови претставителите на родот *Tribonema* се изградени од целулоза, понекогаш и од силициум. Во цитоплазмата содржат бројни капки на масла, но нема скроб. Хлоропластите им се зелени или жолто-зелени (слика 219), па често можат да бидат заменети со претставителите на зелените алги (најсличен е родот *Microspora*). Тие имаат неразгранети конци составени од

единечен ред на цилиндрични издолжени клетки со H образна форма. Многу чести форми се *Tribonema affine* и *T. viride* кои се широкораспространети тихопланктонски форми помеѓу другите водни растенија во бари, езерца, реки и езера со зголемени концентрации на хранителни материи и повисока рН реакција околу 9.

Слика 215. Слатководни претставители на Tribonematales - Heteropodiaceae.

(A, B) *Aeronetum polymorphum*, псеудо-паренхиматичен талус: (A) Клетките на врвот на конците скоро сферични. (C–E) *Chadefaudiothrix gallica*: (C, D) Псеудо-филаменти опкружени со мукозни материи. (E) Клетки. (F–H) *Capitulariella radians*: (G) Зооспорангиум. (H) Зооспора. (I) *Chaetopedia stigeoclonioides*, со зашилени клетки на крајот од филаментите. (J–L) *Fremya sphagni*: (J, K) Куси, некогаш разгранети, филаменти. (L) Изолирани сферични клетки, една создава зооспора. (M) *Heterococcus ramosissimum*, разгранети филаменти. (N) *Heterodendron pascheri*, со дрвовидни гранки и базален диск. (O) *Heteropedia polychloris*, разгранети филаменти. (преземено од Ettl 1978).



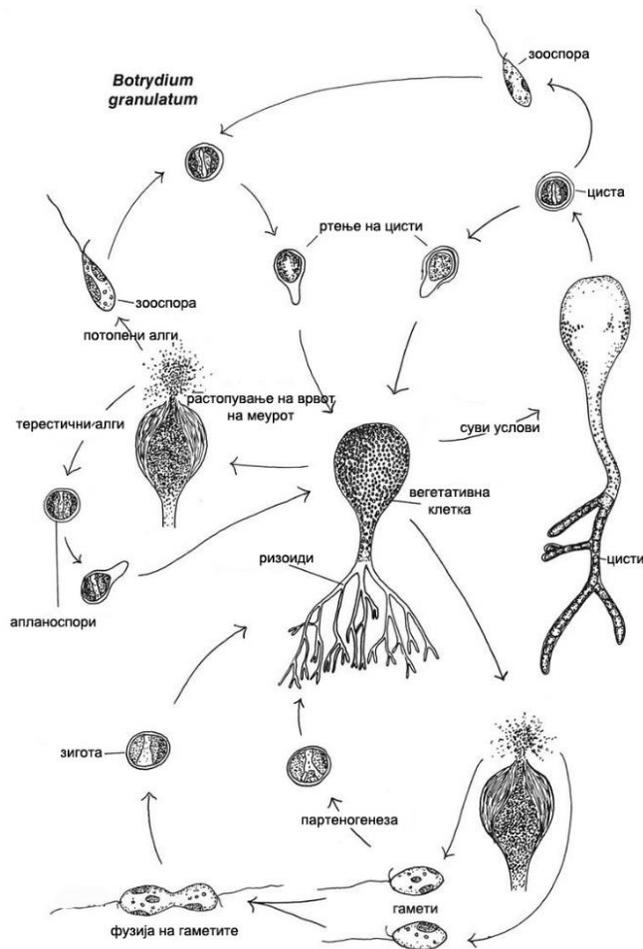
Класа Xanthosiphonophyceae

Последната карактеристична морфолошка организација на жолто-зелените алги, *сифонална градба*, ги карактеризира претставителите на оваа класа. Тоа се главно макроскопски алги чиј талус е составен од единечна структура без прегради, со многубројни јадра. Талусот е обично изделен на надземен обоен дел кој е фотосинтетски активен, во форма на меур или издолжени конци, и безбоен ризоидален дел кој се наоѓа во подлогата и служи за прицврстување. Типични претставители се таксоните поместени во двата главни редови Botrydiales и Vaucheriales.

Ред Botrydiales

Botrydium е едноклеточна повеќејадрена алга која има меурест воздушен талус со хлоропласти и безбоен ризоидален талус кој навлегува во почвата (слика 216). Формата на воздушниот талус е условена од условите на средината – издолжена во засенчени услови или меуреста на силна светлина. Воздушниот дел има релативно цврст сид под кој се наоѓа деликатен слој на цитоплазма со многубројни јадра и хлоропласти. Разгранетиот ризоидален дел не содржи хлоропласти, но, исто така, има многу јадра. Алгата е

неспособна за вегетативна делба, поради што единствениот начин на бесполово размножување претставува создавање на зооспори и апланоспори. Создавањето на спорите започнува ноќе и потребни се 8-9 часа на дневна светлина за почеток на создавање на флагелуми; доколку отсуствува светлина се развиваат апланоспори. При формирањето на спорите, 3-5 хлоропласти се поврзуваат со едно од јадрата на мајката клетка, по што спорите се ослободуваат. Кај апланоспорите се создава цврст клеточен сид, додека зооспорите се монадни. Сличен е и процесот на формирање на гаметите, при што се среќава изо и оогамија како процес. Гаметите се поставуваат во парови со своите задни делови и фузионираат во зигота која може да создаде веднаш нов талус. Гаметите кои не фузионирале можат да создадат нов талус партеногенетски. Типичниот претставител *Botrydium granulatum*, исто така продуцира цисти (или спори за мирување/преживување) во сушните периоди. Протопластот мигрира во ризоидите и таму се дели на голем број цисти со задебелен клеточен сид. Овие цисти можат директно да изртат во нов талус на алгата или да создадат зооспори.



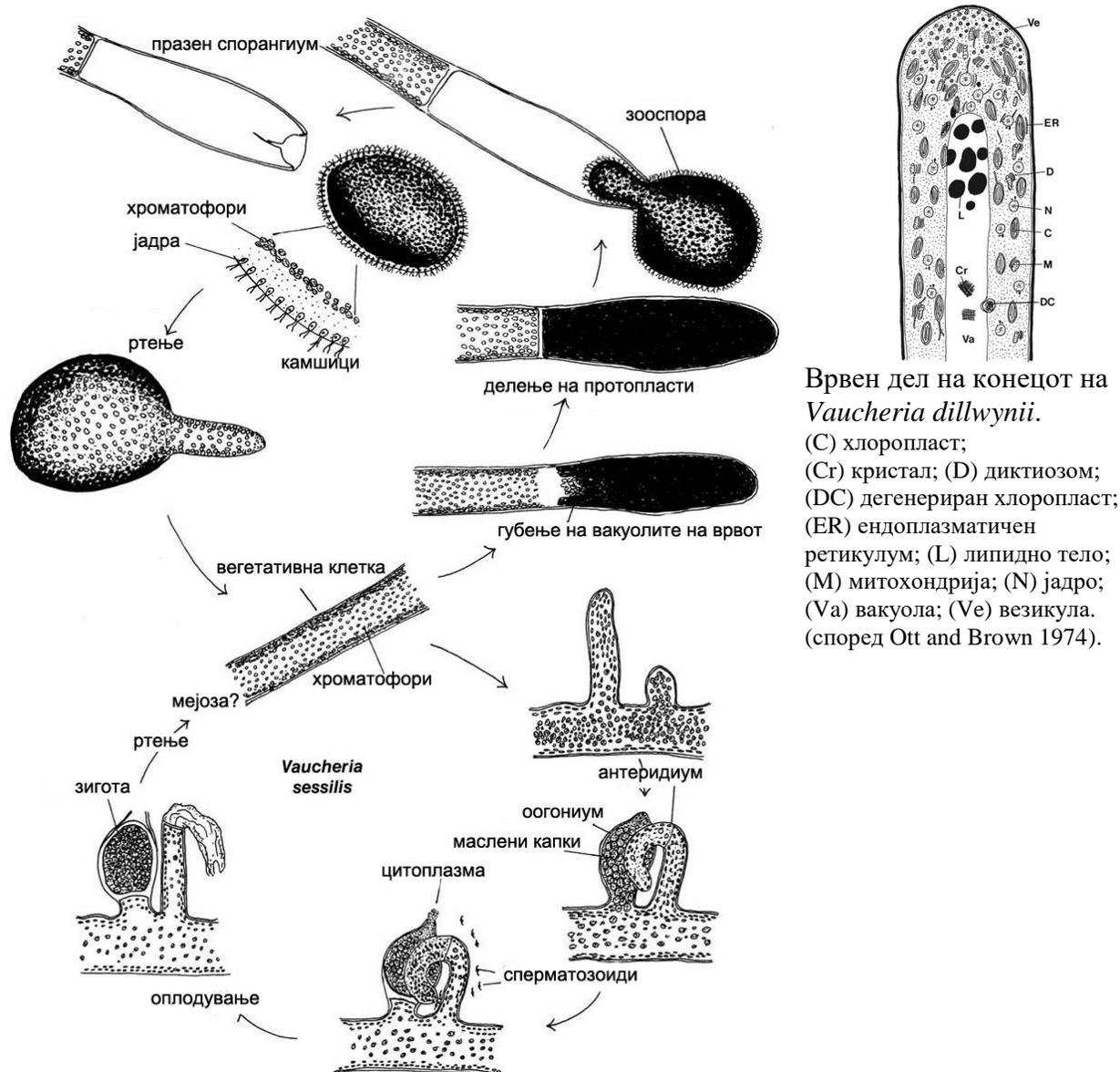
Слика 216. Животен циклус на *Botrydium granulatum*.

Ред Vaucheriales

Овој ред опфаќа само еден род - *Vaucheria* со повеќе од 270 видови на сифонални кончести алги. Клеточниот сид е тенок а цитоплазмата е поместена кон периферијата на цевчестиот конец со централно поставена крупна вакуола (слика 217). Во цитоплазмата се поставени бројни елиптични хлоропласти со пиреноиди кон периферијата, додека јадрата се поставени кон центарот. Растот на конечот се одвива на врвот на конците каде се поместени бројни везикули, митохондрии и диктиозоми, додека хлоропласти, јадра и вакуоли

отсуствуваат. Големата централна вакуола се протега долж целиот конец до пред врвниот дел и содржи липиди, дегенерирани хлоропласти и кристали. Во конечот постојано се одвива движење на цитоплазмата преку два поврзани механизма – јадрата се движат со

помош на *микротубули*, додека митохондриите и диктиозомите се движат со помош на *микрофиламенти*.

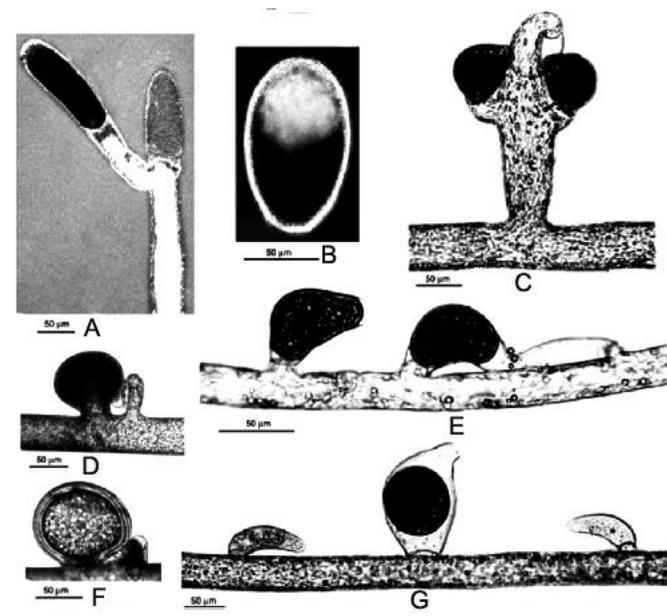


Слика 217. Животен циклус на *Vaucheria* sp. и шематски приказ на врвот на крајот на *Vaucheria dillwynii*.

Преградите кај *Vaucheria* sp. настануваат само после некаква повреда или прекин во крајот. Размножувањето по пат на вегетативно раскинување на крајците е многу ретко. Најефикасно ваушериите се размножуваат по пат на сложено формирани зооспори – *синзооспори*, кои содржат бројни камшици и јадра. Тие се создаваат во набабрените делови на врвот од талусот – *спорангиуми* каде се натрупуваат голем број на хлоропласти и јадра, а централната вакуола се повлекува. Прстен на безбојна протоплазма се јавува во основата на спорангиумот кој го изделува протопластот на два дела и создава преграда. Во

спорангиумот се создаваат везикули околу кои јадрата се ориентираат во правец со пар на базални телца (основа на камшиците) кои мигрираат кон плазмалемата. Со тоа јадрата со по два камшика стасуваат до периферијата на клетката. Сидот на врвот на спорангиумот желатинира создавајќи тесен процеп. Зооспората се пробива низ процепот и излегува надвор. Зооспората не поседува стигма и пиреноиди. Зооспорите се движат споро и по 15-тина минути престануваат со движење и започнува ртење преку два цевчести израстока, од кои еден се прицврстува за подлогата со безбоен ризоид.

Половиот процес е *оогамија*, а видовите се најчесто еднородни (машките и женските полови органи на иста единка). Мејозата се одвива пред формирањето на гаметите, со што главната животна фаза кај овие алги е диплоидна. Репродуктивните органи се чести кај алгите кои живеат на влажни почви или во мирна вода, а ретки кај видовите кои населуваат брзи истечни води. Антеридиумите и оогониите се развиваат блиску едни до други на иста примарна или латерална гранка на алгата, и издвоени се со преграда од главниот конец. Во оогониумот е поставена единечна јајна клетка која е исполнета со масла и хлоропласти. Зрелиот оогониум продуцира „клун“, чиј врв желатинира и низ кој се пробиваат сперматозоидите. Оплодената јајна клетка – зигота, останува во оогониумот, сè додека не е ослободена со распаѓање на неговиот сид. Зиготата, по неколку месеци мирување, рти во нов конец, најверојатно по мејоза.

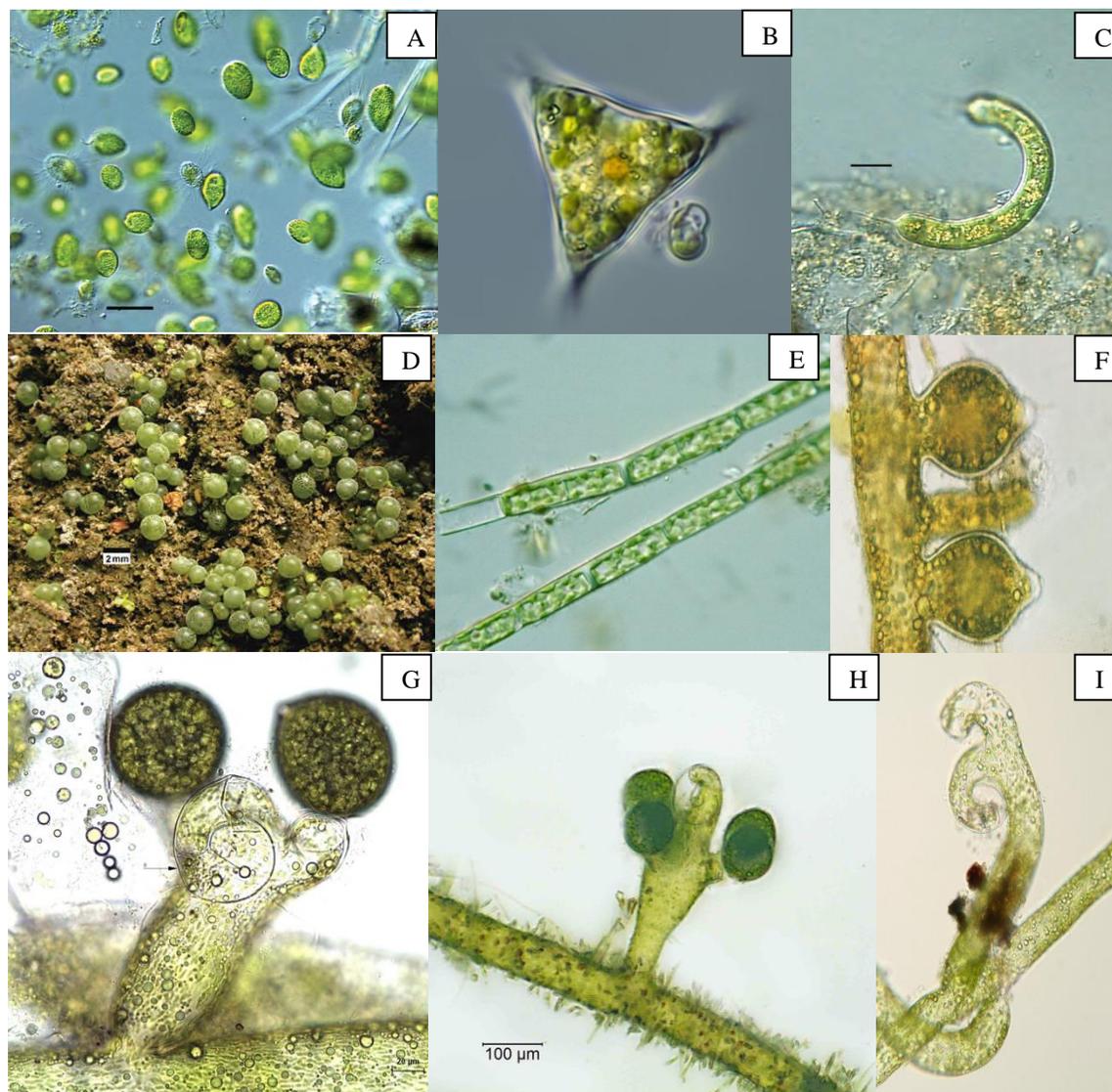


Слика 218. Видови на родот *Vaucheria*. (A-B) *V. bursata*: (A) DIC фотографија на зрел зооспорангиум со еден празен на десна страна. (B) DIC фотографија на зооспора. (C) *V. geminata*; микрофотографија на две зиготи помеѓу кои се гледа празен антеридиум. (D-F) *V. dillwynii*: (D) Микрофотографија на зрел оогониум. (F) Микрофотографија на зигота со многу слоеви на сидот. (E) *V. fontinalis*; микрофотографија на две оогонии со зиготи до празен антеридиум. (G) *V. aversa*; микрофотографија на единечен оогониум со зигота помеѓу два празни антеридиуми. (преземено од Wehr and Sheath 2003).

Видовите на *Vaucheria* се главно слатководни. Неколку видови како *V.bursata* и *V.cruciata* живеат на влажни почви и создаваат густ сплет со мововите, додека *V.piloboloides*, *V.longicaulis* и *V.marina* се морски претставители. Нивната детерминација е често тешка поради тоа што недостасуваат репродуктивните органи по кои се препознаваат видовите.

Резиме на основните карактеристики на жолто-зелените алги

1. Поголемиот број видови се еноклеточни или колонијални, **кокоидни алги**. Има и значителен број видови со повеќеклеточни **кончести талуси или сифонални трихоми**. Многу е мал бројот на флагелатни еноклеточни (монадни) или амебовидни организми.
2. Кај подвижните клетки флагелумите се поставени блиску до **апексот** (горниот дел) на клетката, а не латерално како кај кафеавите алги.
3. Подвижните клетки содржат типичен фоторецептор на хетероконтните видови, сочинет од набабрување на кусиот мазен флагелум и очна стигма која лежи во хлоропластот.
4. Преодната зона на секој флагелум содржи преоден хеликс, исто како кај златните алги.
5. Хлоропластите се дисковидни, зелени или жолто-зелени. Како дополна на хлорофил, а присутни се мали количества на хлорофил c_1 и c_2 . Главните подржни пигменти се β -каротен, ваушеријаксантин, диатоксантин и хетероксантин. Не поседуваат *фукоксантин* типичен пигмент за кафеавите, златните и силикатните алги.
6. Хлоропластната ДНК, главно, има изглед на прстенест нуклеоид.
7. Повеќето видови создаваат сферични или елипсоидни ендогени цисти, чиј ѕид е составен од две нееднакви половици импрегнирани со силициум.
8. **Н образниот клеточниот ѕид** на поединечни кончести претставители (*Tribonema* sp.) е составен од две половици, кои донекаде се преклопуваат во средината на клетката. И тука клеточниот ѕид често е импрегниран со силициум, иако основната структура е составена од целулозни микрофибрили.
9. Жолто-зелените алги се широко распространети во пресните води и почвените живеалишта; само неколку видови се морски. Видовите како *Tribonema ambiguum*, *T. australis*, *T. utriculosum* и *T. viride* се типични за студените олиготрофни води, додека *Tribonema bombycinum* и други видови се типични еутрофни видови.

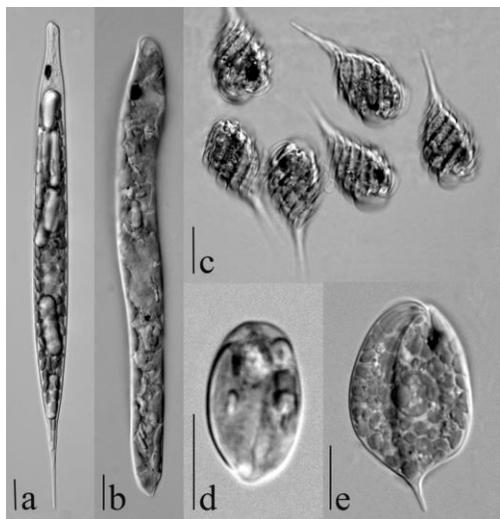


Слика 219. Морфологија и боја на талусот кај различните претставители на жолто-зелените алги. (A) *Gonyostomum semen* – ‘воден цвет’. (B) *Tetraedriella limbata* – триаголни клетки со изрastoци на врвовите од аглиите. (C) *Ophiocytium* cf. *capitatum*. (D) *Botrydium granulatum* – меурести изрastoци по површината на влажни почви. (E) *Tribonema viride* – H образните делови на сидот видливи на крајот од конецот. (F) *Vaucheria sessilis* – два oogoniума опкружуваат единечен антеридиум. (G) *Vaucheria geminata* – два оплодени oogoniума и испразнет антеридиум. (H) *Vaucheria taylorii* – четири зрели oogonii кои го опкружуваат антеридиумот. (I) *Vaucheria frigida* – испразнети антеридиуми.

Тип EUGLENOPHYTA (еуглени)

Општи карактеристики

Еугленоидните флагелати се јавуваат во скоро сите слатководни живеалишта – реки, езера, потоци, бари, канали и мали влажни екосистеми, но посебно во води контаминирани со животински екскременти или мртва органска материја. Поголемите водни екосистеми најчесто имаат ретки популации на помалку честите еуглени во планктонот. Морските еуглени најверојатно се многу почести отколку што до денес е познато: *Eutreptia*, *Eutreptiella* и *Klebsiella* населуваат исклучиво морски или бракични води, а и кај останатите родови на еуглените се среќаваат еден или неколку морски видови. Тие главно населуваат отворени морски води, во зоната на плима помеѓу големите алги или песокот на брегот. Бракичните видови на *Euglena* често ја бојат милта во естуариите зелено при намалена светлина, додека при силна светлина се повлекуваат од површината. Познати се неколку паразитски претставители на еуглените, главно видовите на *Khawkinea*, *Euglenamorph* и *Hegneria*.



Слика 220. Клеточна градба на различни претставители на еуглените. (a) вретеновидна (*Lepocinclis acus*), (b) цилиндрична (*Euglena deses*), (c) овална (*Monomorphina pyrum*), (d) елипсоидна (*Cryptoglena skujae*), (e) дорзо-вентрална (*Phacus caudatus*).

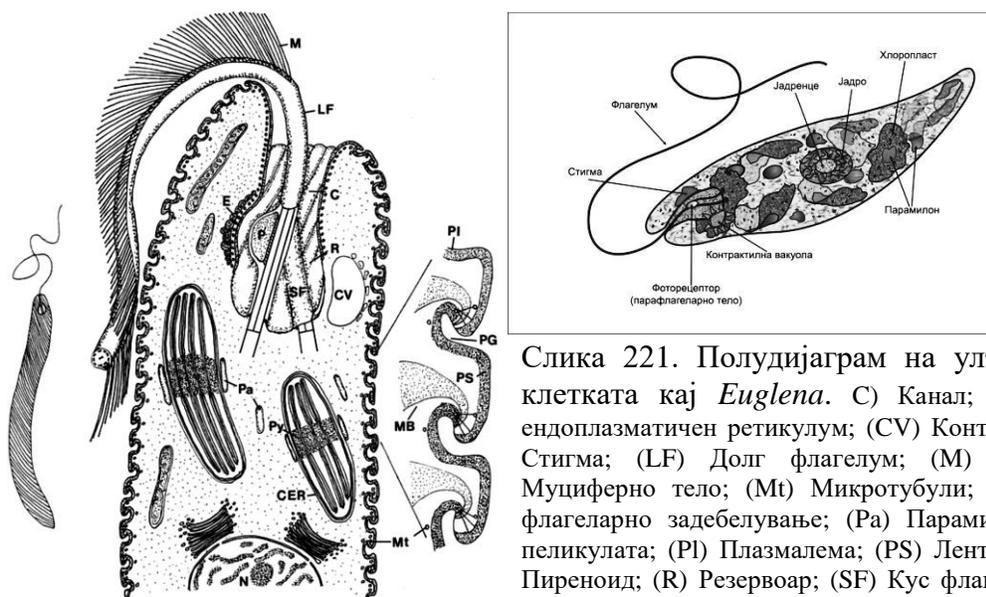
Слатководните еуглени често населуваат загадени води каде што можат да создадат густе популации и „воден цвет“. Нивните палмелоидни фази, состојба кога ги отфрлаат камшиците и се заокружуваат со дебел слој на мукозни материи (состојба на мирување), понекогаш ја прекриваат површината на водата како „кожна превлака“. Иако поголемиот број на видови се фотосинтетски активни и поседуваат зелени хлоропласти, се забележува силна тенденција кон хетеротрофност. Дури и автотрофните претставители, на пример од родот *Euglena*, можат да примаат органски материи однадвор, додека безбојните еуглени, како на пример *Astasia*, се целосно зависни од хетеротрофната, главно сапрофитска исхрана. Другите хетеротрофни претставители се *фаготрофи*, како *Peranema* и *Entosiphon*, кои поседуваат специјализирани апарати за „фаќање“ на пленот (како бактерии, алги, зоопланктон и слично), но и специјализирана „клеточна уста“ за ингестија. Планктонските копеподи често се прекриени со голем број паразитски еуглени.

Еуглените се одликуваат со присуство на **хлорофил a и b**, поради што и се разгледуваат на ова место во еволутивниот развој на алгите покрај својата релативно проста градба и животен циклус. Тие имаат **една мембрана** на хлоропластниот

ендоплазматичен ретикулум, **мезокарионтско јадро**, камшици со влакнести израстоци во еден ред, немаат полов процес на размножување, а резервната материја е **парамилон** или **хризоламинарин** кои се складираат во цитоплазмата. Денес се познати околу 40 рода на еуглените со преку 800 видови.

Градба на клетките и морфологија на талусот

Клетките на еуглените имаат по две **базални тела** и еден до два флагелуми кои излегуваат надвор од клетката (слика 221). Флагелумите се слични на тие кај **трипанозомите** по тоа што поседуваат **пара аксијално стапче**, кое се протега по целата должина на флагелумиот. Ова стапче е составено од два главни протеина кои формираат издолжен алфа хеликс кој се протега паралелно на аксионемата. Единствениот камшик кој излегува надвор од клетката на *Euglena* има спирално поставени фибрилни влакна (без микротубули во нив) поставени вдолж мембраната на камшикот.

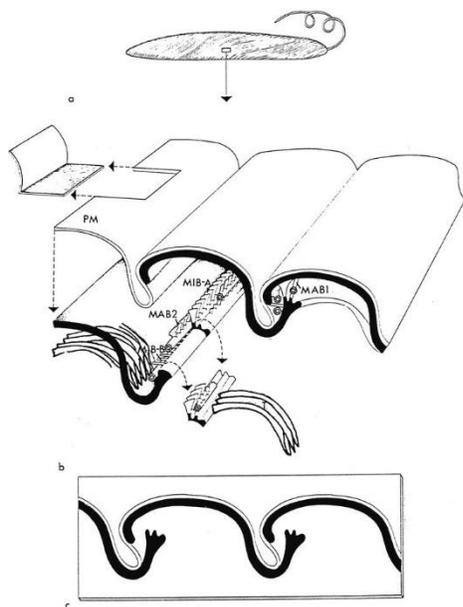


Слика 221. Полуудијаграм на ултраструктурата на клетката кај *Euglena*. С) Канал; (CER) Хлоропластен ендоплазматичен ретикулум; (CV) Контрактилна вакуола; (E) Стигма; (LF) Долг флагелум; (M) Мастигонеми; (Mb) Муциферно тело; (Mt) Микротубули; (N) Јадро; (P) Парафлагеларно задебелување; (Pa) Парамилон; (PG) Бразда на пеликулата; (Pl) Плазмалема; (PS) Лента на пеликулата; (Py) Пиреноид; (R) Резервоар; (SF) Кус флагелум. (адаптирано од Mignot 1966).

Постојат два основни типа на флагеларни движења кај еуглените. Во првата група припаѓаат Eutreptiales и Euglenales кај кои флагелумот континуирано се движи од основата до врвот, при што клетката се движи со постериорниот дел напред во циклични движења. Брзината на движење на *Euglena gracilis* зависи од температурата; на 10°C изнесува 15 m/s, додека на 30°C дури 84 m/s. Другата група (како видовите на *Peranema*, *Entosiphon* и *Sphenomonas*) поседува издолжен флагелум кон напред кој се придвижува само со врвот, што доведува до мазно пливање или лизгање при контакт со супстратот со брзина од 30 m/s (Saito et al. 2003).

Клетките на еуглените се опколени со пеликула која е составена од 4 главни компоненти: мембрана (плазмалема), повторувачки протеински ленти, подржни

микротубули и тубуларни канали на ендоплазматичниот ретикулум (Leander and Farmer 2001) (слика 222). Лентите се паралелни ориентирани и се карактеристичен маркер за видовите. Изградени се примарно од протеински молекули наречени *артикулини*. Под секоја лента се наоѓа сплет на паралелни микротубули, при што секоја микротубула е специфично поставена во однос на лентата. Каналите на ендоплазматичниот ретикулум се исто така тесно поврзани со лентите и веројатно служат како резервоар на калциум. Секоја лента на пеликулата има подебела и потенка страна, кои се преклопуваат и на пеликулата создаваат наизменични брегови и канали. Кај *Euglena gracilis* постојат околу 40 S образни ленти под мембраната. Под лентите поставени се *мукозни телца* кои содржат *мукополисахариди*, и поседуваат отвори кон надвор помеѓу лентите на пеликулата. Овие телца учествуваат во создавањето на дршките кај *Colacium*, формирање на теката кај *Trachelomonas*, формирање на цистите и подмачкување за време на движењата.

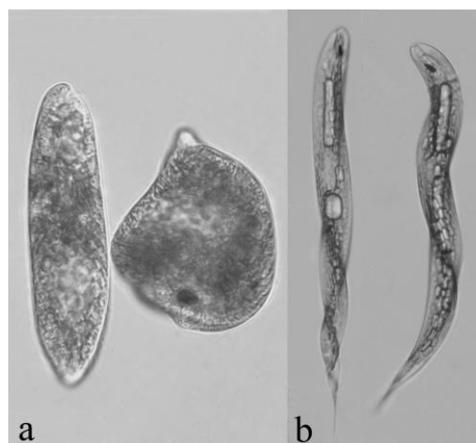


Слика 222. *Euglena gracilis* - Дијаграм на клетка во движење (a) и напречен пресек на површината на клетката (b) и (c), со приказ на деталите на S-образните ленти на скелетот на мембраната и нивната инфраструктура. Положбата на скелетот на соседните ленти овозможува лизгање на соседните ленти за кое се претпоставува дека се случува за време на промена на клеточната форма. (MAB1, MAB2) означуваат мостови од микротубули помеѓу лентите; (MIB-A, MIB-B) независни мостови од микротубулите помеѓу лентите; (PM) плазмалема; (T) напречни фибрили. (преземено од Dubreuil and Vouck 1985).

Некои еуглени имаат флексибилни пеликули кои дозволуваат клетките да изведуваат метаболични движења познати за оваа група на организми (слика 223). Овој вид на движење се јавува кога клетките не

пливаат и се резултат на бочни придвижувања на лентите во пеликулата. Ова движење може да е индуцирано со врзување на калциумот од ендоплазматичниот ретикулум директно под лентите на пеликулата. *Euglena gracilis* ја менува формата на клетката два пати во текот на 24-часовен циклус на култивација. Овие измени настануваат и при намалена светлина, што укажува дека се работи за *биолошки часовник* и претставуваат *циркадијален ритам* на клеточната форма.

Слика 223. Метаболија кај (a) *Euglena splendens*, и делумна метаболија или ригидна форма кај (b) *Lepocinclis tripteris*.

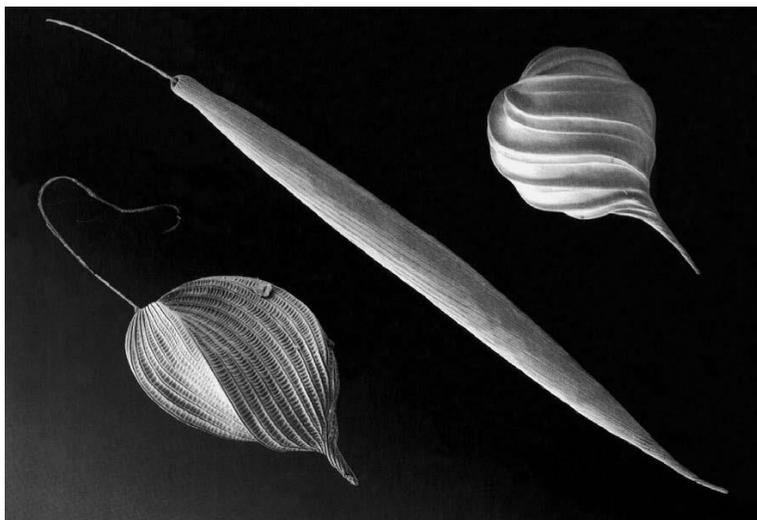


Локомоторните флагелуми излегуваат од предната инвагинација на клетката (слика 221) која се состои од тесен цевчест дел, или канал, и сферична или крушковидна комора, или резервоар. Каналот е ригидна структура додека резервоарот лесно ја менува формата и е под влијание на активноста на контрактилната вакуола. Резервоарот е сличен на цитозомот кој се среќава кај протозоите и има функција на собирање на храна со фаготрофија.

Контрактилната вакуола (слика 221) која е поставена во близина на резервоарот, има осморегулаторна функција, бидејќи ја исфрла вишокот на вода од клетката. Таа се полни и празни во правилни интервали од 15 до 60 секунди во резервоарот од каде водата се исфрла преку каналот.

Мукозните телца (мукоцисти) кои содржат растворливи во вода полисахариди, се јавуваат во *спирални* редови под пеликулата кај сите видови на еуглените (слика 222). Мукоцистите имаат отвори кон надворешноста преку пори помеѓу лентите на пеликулата. Еуглените се постојано обвиткани со слузеста материја која потекнува од мукоцистите. Мукозната материја понекогаш се акумулира на задниот крај на клетката како трага од слуз, додека другите видови имаат можност за прицврстување за подлогата со задниот дел на клетките. Видовите со големи мукоцисти силно исфрлаат слузести материи на допир и ја обвиткуваат клетката целосно.

Слика 224. СЕМ микрофотографија на еуглени кои имаат спирална пеликула. *Phacus triqueter* (доле лево), *Euglena acus* (средина), и *Lepocincilis ovata* (горе десно). (преземено од Leander and Farmer 2001)

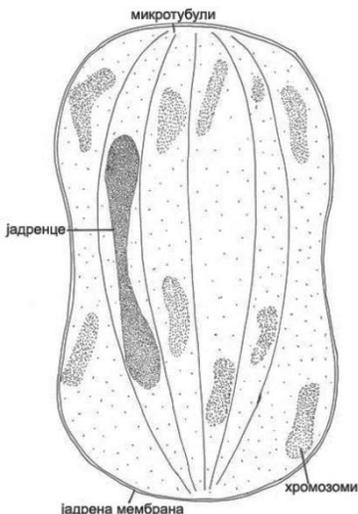


Митохондриите кај еуглените се од типичен алгален тип. Безбојните еуглени секогаш имаат поголем број митохондрии од зелените форми

со слична големина. Кога зелените еуглени се обезбоени со топлина или стрептомицин, тие покажуваат седумкратно зголемување на волуменот на митохондриите, што ја отсликува промената од автотрофна кон хетеротрофна исхрана. Формирањето на двата митохондриски ензими, *фумараза* и *сукцинат дехидрогеназа*, кои се потребни за респирација на супстратот во темно, е блокирано со светлина.

Јадрото кај еуглените е од *мезокарионски тип*, со постојано кондензирани хромозоми за време на митотскиот циклус, јадренце кое не се дисперзира за време на делбата на јадрото, хромозомите не се поврзани со микротубули, и јадрената мембрана е целосна за време на делбата (слика 225). Бројот на хромозомите е најчесто висок, а полиплоидијата се јавува кај некои претставители (Gravila 1996).

Митозата кај еуглените започнува во *рана профаза* со јадрото кое мигрира од центарот на клетката кон задниот дел на клетката. Во јадрото се појавуваат микротубули, но тие не се закачуваат за хромозомите. Во метафаза, снопови на микротубулите се помеѓу хромозомите, а јадренцето започнува со издолжувања по оската на делба. Во анафаза, недопрената јадрена мембрана се издолжува, јадрото се дели, а хромозомите се поместуваат во двете јадра-керки.



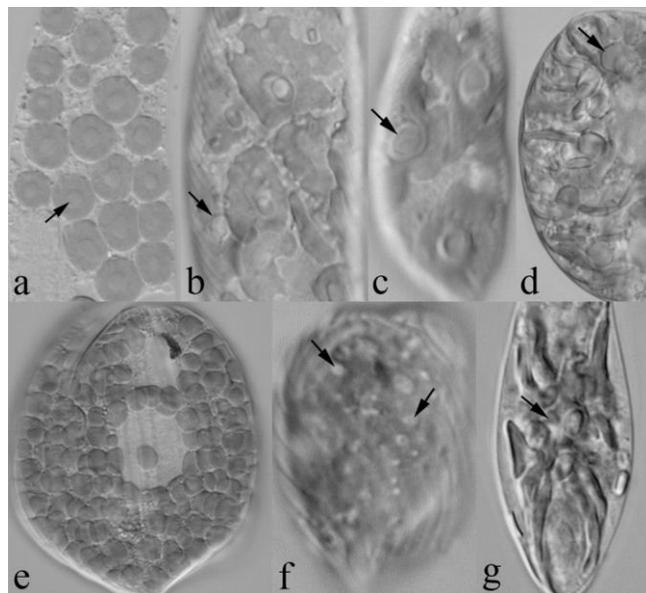
Слика 225. Дијаграм на анафазата на јадрото од *Euglena*, со целосна јадрена обвивка, јадренцето во издолжена делба на две, и хромозоми кои не се закачени за микротубулите на делбеното вретено.

Очната дамка (стигма) е збир на портокалово-црвени масни капки, независни од хлоропластот (слика 223). Стигмата е на предниот крај на клетката, го обвива вратот на резервоарот од дорзална страна. Кај повеќето еуглени, стигмата е составена од компактна група од 20-50 масни капки, иако кај *Eutreptia* и *Khawkinea* може да е составен од 1-2 големи капки. Стигмата содржи α -каротен и неколку ксантофили. Независноста на стигмата е нагласена со постоењето на безбојни видови со стигма, но без пластиди. Еден од флагелумите на сите зелени еуглени има бочно задебелување во близината на резервоарот; кај *Euglena* задебелувањето е на подолгиот камшик. Задебелувањето е создадено од *кристалинско тело* во близина на аксионемата и во мембраната на камшикот. Сите еуглени со стигма и задебелување на камшикот покажуваат способност за *фототаксија*, најчесто од изворот на силна светлина (негативна), како и од темнината кон придушена светлина (позитивна) за да се концентрираат во регионот со низок интензитет на светлина. При ненајдени измени во средината, клетките одговараат со бочни поместувања преку придвижување на единствениот флагелум. Според сознанијата, парафлагеларното задебелување е всушност *фоторецепторот* кој управува со движењата на клетката, а не стигмата.

Хлоропластите кај еуглените потекнуваат од *секундарна ендосимбиоза*; нивните хлоропласти се остатоци од флагелатите на зелените алги од групата Prasinophyceae (Marin 2004). Хлоропластите се обвиткани со две мембрани од обвивката на самиот хлоропласт, плус една од ендоплазматичниот ретикулум; последната не е во континуитет со јадрената мембрана. Хлоропластите се најчесто дисковидни или плочести со централно поставен *пиреноид*. Тилакоидите се групирани во траки од три, две од кои го обиколуваат пиреноидот (слика 226).

На светло, штит од парамилонски гранули го опкружува пиреноидот, додека во темно парамилонот е распореден по целата цитоплазма. Парамилонот е *изомер* на скробот

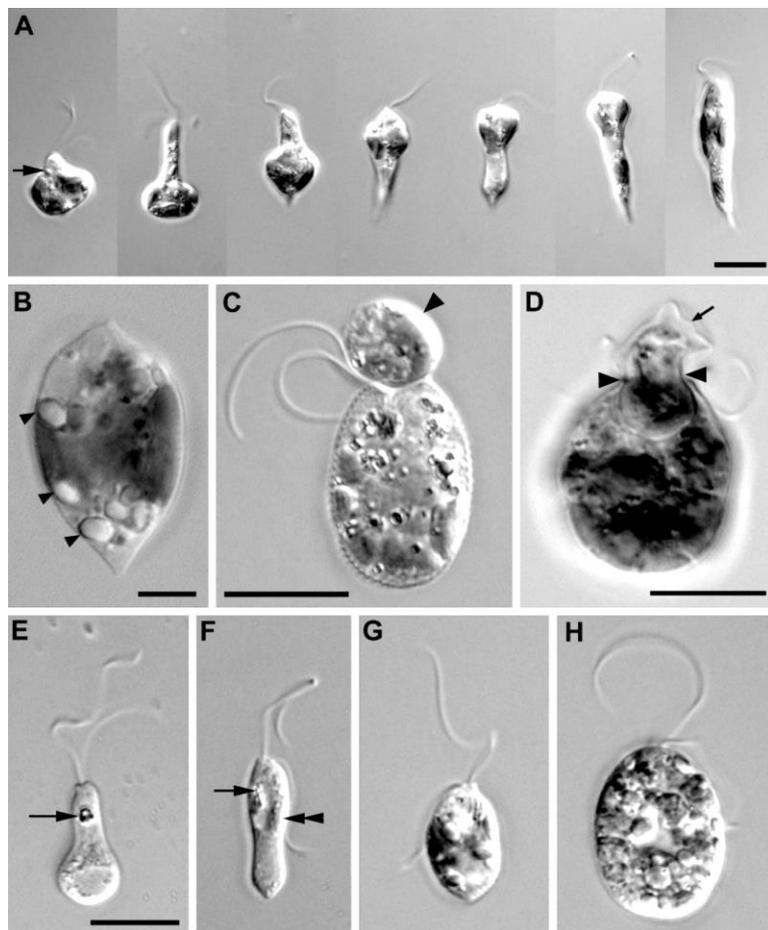
но не се бои со јод; тоа е β -1,3 поврзан глукан. Парамилонот е кристал поврзан со мембраните, додека како секундарна резервна материја *хризоламинарином* се јавува во течна состојба во вакуолите.



Слика 226. Морфологија на хлоропластите кај еуглените. (a) кружни со пиреноиди (стрелка) (*Euglena deses*); (b-d) кружни со пиреноиди и „парамилонски капи“ (стрелка) (b: *Euglenaria clavata*, c: *Euglenaria anabaena*, d: *Euglena sanguinea*) (e) дисковидни (*Phacus orbicularis*), (f) сферични (*Monomorpha aenigmatica*); со видливи неправилни мали дупки - стрелка), (g) ѕвездовидни со парамилон во центарот (стрелка) (*Euglena stellata*).

Еуглените никогаш не се целосно автотрофни организми. Тие се **фотоауксотрофни организми** кои се способни да растат во услови без органски материи, со CO_2 , амониум соли и светлина како извор на енергија, но секогаш имаат потреба од надворешни хранителни материи, најчесто витамини од групата B; на пример *Euglena gracilis* има апсолутна потреба од витамин B_{12} . Тие, исто така, се означени како **осмотрофни ацетатни флагелати**, кои можат да растат фотосинтетски на светлина или хетеротрофно во темно. Супстратите кои се користат за раст во темно варираат од вид до вид, но, главно, најчесто користените се *ацетатите* и *етанолот*.

Анималниот начин на исхрана е присутен кај повеќето претставители на еуглените. Кај морскиот вид *Rapaza viridis* (слика 227) утврдена е специфична исхрана со посебен сој на зелени алги денес издвоени во класата Prasinophyceae (Yamaguchi et al. 2012). *Rapaza viridis* интензивно се исхранува со клетките на еден сој на *Tetraselmis* sp. кога тие се присутни во културата, и покажува далеку поголеми и светлозелени клетки при таква исхрана (слика 227, B-D). Клетките на *Tetraselmis* беа целосно дигестирани во тек на 12 часа. Во услови на гладување, клетките на *R. viridis* стануваат помали и безбојни, освен што задржуваат најмалку еден целосен хлоропласт во клетката (слика 227, F). Со додавање на *Tetraselmis* sp. во културата на изгладнети *Rapaza viridis* клетки започнува забрзано исхранување. Клетките на *Tetraselmis* се „фаќаат“ со предниот дел на клетката која почнува брзо да ротира или да плива наназад, вовлекувајќи ја и влечејќи ја фатената клетка со себе. Постојаните еугленоидни движења помагаат да клетката биде целосно ингестирана, процес кој трае до 40 минути. При обилна застапеност на пленот, секоја клетка на *Rapaza viridis* може да содржи по неколку *Tetraselmis* клетки во исто време.



Слика 227. Морфологија на клетките на *Rapaza viridis* при различни техники на светлосна микроскопија. А. Секвенца од еугленоидни движења (стрелка – стигма). В. Парамилонски гранули во цитоплазмата (стрелки). С. *Rapaza viridis* како „фаќа“ *Tetraselmis* клетка со предниот дел на клетката. Д. „Голтање“ на клетката; стрелката ја означува теката на *Tetraselmis*, додека малите стрелки означуваат проширување на цитозомот на *Rapaza viridis*. Е-Ф. Светлосни микрофотографии на клетки од *Rapaza viridis* кои гладувале една недела (стрелка – стигма; дупла стрелка – еугленоиден хлоропласт). Г-Н. Клетки на *Rapaza viridis* кои биле нахранети пред 24 часа. (преземено од Yamaguchi et al. 2012).

Размножување и циклус на развој

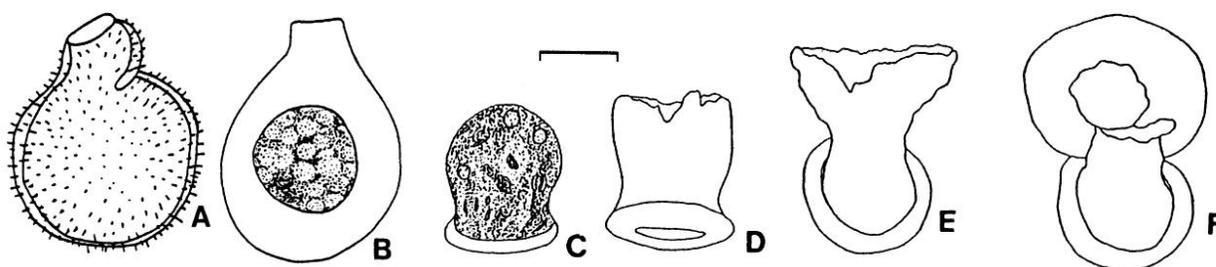
Еуглените се размножуваат бесполово преку **бинарна фисија** (слика 228), една форма на клеточна делба. Размножувањето започнува со митоза на јадрото, по која следува поделба на клетката. Поделбата се одвива надолжно започнувајќи од предниот дел на клетката, при што настанува дуплирање на флагеларните процеси, „ждрелото“ и стигмата. Во тој момент настанува поделба на предниот дел од клетката при што бифуркацијата во форма на чатал (V форма) постепено се поместува кон задниот дел на клетката сè додека двете половини не се целосно раздвоени.



Слика 228. Бинарна фисија – бесполово размножување кај *Euglena* sp. во движење.

Доказите за полово спојување на клетките и репродукција до денес не се потврдени (Lee 2000).

Постојат три различни стадиуми во животниот циклус на еуглените: а) слободнопливачки стадиум со камшици, б) палмеловиден стадиум кога клетките се неподвижни и в) стадиум на циста. Во однос на цистите, се разликуваат три различни типа: *заштитни*, *репродуктивни* и *времени*. Времените цисти се сметаат за преодна фаза со задебелен клеточен ѕид, но нецелосно затворен, при што клетките се сè уште со камшици и слободно се движат. Ваквите времени цисто се формираат најчесто како одговор на силна сончева светлина. Заштитните цисти се формираат при неповолни услови кога нема доволно храна, додека репродуктивните цисти се заштита при делба на клетките.



Слика 229. (A) и (B) Цисти на *Euglena* sp., (C)-(F) цисти на *E. tuba*. (бар = 2 μ m) (преземено од Wehr and Heath 2003).

Еколошки и биолошки одлики

Зелените еуглени, главно се јавуваат во стагнантни добро осветлени води каде создаваат зелени наслаги по милта или богат „воден цвет“. Чести се во мали езера, големи акумулации, но и во реките каде често се забележуваат *Euglena viridis*, *E. schmitzii*, *E. polymorpha*. Тие се посебно застапени во еутрофните езера и акумулации кои се опколени со земјоделски површини дури и без примена на масовни агрокултурни мерки. Тие, главно се групираат во зоните со васкуларни растенија кои се во интензивен процес на распаѓање. Исто така, чести се жители на каналите каде се испушта отпадна вода од животинските фарми, или во дренажните води на комунален смет. Во овие високозагадени услови, сепак, нивниот биодиверзитет не е голем.

Со оглед на тоа дека еколошките студии за еуглените се ретки и главно споредни во однос на таксономските истражувања, познавањата за нивните еколошки одлики се оскудни. Еуглените многу успешно се развиваат во води обогатени (загадени) со органски материји, што сепак не е доволно за да се предвиди нивната појава или видов состав. Генералниот преглед на искористувањето на еуглените како индикатори на квалитетот на водата се среќава во трудовите на Palmer (1969, 1980), при што некои видови се посочени како индикатори на органското загадување на водите поради нивната масовна појава во басените за прочистување на отпадните води (видовите на родовите *Euglena*, *Trachelomonas*, *Phacus* и *Lepocinclis*). Анализата на фитопланктонот од испустот на

градските отпадни води спроведена од Sarojini (1994) наведува доминација на *Euglena acus* помеѓу 119 видови, додека *Colacium vesiculosum* создава ‘воден цвет’ во отворените басени за прочистување на отпадна вода (Matviyenko 1972).

Според Pringsheim (1956), неколку видови на *Euglena* (*E. obtusa*, *E. mutabilis*, *E. deses*) можат да се најдат во иста зона на површина на тињата и изгледа како да не се движат со помош на камшици. Други видови како *E. geniculata* и *E. tristella* често менуваат начин на движење, од ползење до активно пливање. *E. acus*, *E. spirogyra*, *E. tripteris* се постојано активни пливачи. Од друга страна, *E. gracilis*, *E. acus*, *E. spirogyra*, *E. oxyuris* се жители на постојани водни системи, додека *E. sociabilis*, *E. pisciformis*, *E. viridis*, *E. proxima* се наоѓаат на мил каде често преживуваат во форма на цисти.

Афинитетот на еуглените кон води кои содржат висок процент на растворени органски материи се должи пред сè на тоа што тие се докажани **фотоауксотрофи**, а не стриктни **фотоавтотрофи**. Проучуваните видови (главно од родот *Euglena*) имаат потреба како од витамин B₁₂ (**цианокобаламин**) така и од B₁ (**тиамин**). Во природата овие витамини стануваат достапни преку бактериите кои користат органски материи од загадените води. Некои видови на *Euglena* и *Colacium* се **факултативни хетеротрофи** и се способни за раст во темно на определени извори на јаглерод, соединенија кои исто така го зајакнуваат и нивниот фотосинтетски раст. Овие видови се познати и како ‘**ацетатни флагелати**’ поради својата способност да искористуваат јаглерод од натриум ацетат или од различни органски киселини и алкохоли (етанол). Сојот Z на *Euglena gracilis* синтетизира и излучува витамин E во значителни количества, како и биотин (Baker et al. 1981).

Посебно интересни се видовите на родот *Euglena*, како *E. sanguinea* и *E. rubra*, кои создаваат црвени „водни цветови“. Нивната перманентно црвена боја потекнува од пигментот **хематохром** кој го маскира хлорофилот, и за кој се верува дека е одговор на алгите кон топли услови на водата и силна сончева радијација.

Употреба на еуглените

Од 2005 година една компанија од Токио, Јапонија започнува со маркетинг на продукти за храна и напитки базирани на *Euglena* производство. Иако корисноста на еуглените за хумана употреба и исхрана е одамна предвидена, компанијата „Euglena Co“ беше првата која ги разви техниките за култивација и манипулација со овој организам во доволно големи количества за да биде финансиски исплатливо. Главните постројки на компанијата се поставени на островот Ишигаки – Окинава, поради поволните климатски услови. Истата компанија експериментира и со можноста за искористување на биомасата од *Euglena* како потенцијален извор на биогориво (NHK 2015).

Филогенија и еволуција

Примарната таксономска поделба помеѓу зелените и безбојните флагелатни организми беше направена од страна на Klebs уште во 1881 година (Pringsheim 1948), издвојувајќи ги еуглените способни за фотосинтеза од тие кои се исхрануваат со фаготрофија. Безбојните унифлагелати во тој момент беа изделени помеѓу двете типични фамилии Astaciaceae и Peranemaceae, додека зелените форми беа главно поместени во родот *Euglena*.

Сепак, уште во 1935 година беше јасно дека оваа поделба е вештачка, иако беше доста практична во таксономски поглед. Во 1948 година Pringsheim предлага еден вид на компромис со кој безбојните сапротрофни еуглени ги сместува во родот *Astasia*, при што дозволува да некои безбојни еуглени да бидат во истиот род со нивните фотосинтетски роднини под услов да поседуваат структурни карактеристики кои укажуваат на заедничко потекло. Помеѓу зелените еуглени тој укажува на блиска сродност на некои видови на *Phacus* и *Lepocinclis* со видови на родот *Euglena* (Schwartz 2007).

Идејата за класификација на еуглените според начинот на исхрана беше конечно напуштена во 1950-тите години кога се појавуваат серија на публикации, посебно големата ревизија на Hollande (Linton et al. 1999), со кои организмите се групираат според заедничките структурни одлики, какви се бројот и видот на камшиците. Овој пристап беше дополнително поткрепен со генетските анализи на Gockel и соработниците (1994) на *Astasia longa* со кои се потврдува дека овој организам задржува секвенци на ДНК од својот претходник кој поседувал активни хлоропласти.

Студиите на рибозомална РНК кај еуглените (Nudelman et al. 2003) ја поддржуваат теоријата за монофилетско потекло на Euglenophyceae, при што Kinetoplastida и се сестринска група. Фаготрофните еуглени (како на пример *Peranema*) еволуирале пред фототрофните и осмотрофните видови. Молекуларните докази укажуваат дека фототрофните еуглени се создале преку единечна случка на *секундарна ендосимбиоза*, при што хлоропластот на зелена алга од групата Prasinophyceae бил задржан како хлоропласт кај еуглените (Marin 2004). Осмотрофните родови, како *Astasia*, содржат хлоропластен генетски материјал што индицира дека настанале од фотосинтетските еуглени (Sekiguchi et al. 2002).

Современите еволуциски истражувања претпоставуваат дека рецентните претставители на еуглените се остаток од една далеку поголема група на организми кои поседуваат архаични карактеристики блиски до животните. Таквите карактеристики се резервната материја *парамилон* која е слична на гликогенот кај животните, како и присуство на пигментите *астаксантин* и *астацин*. Од друга страна, еволутивната сродност со зелените алги, харите и васкуларните растенија кај еуглените се огледа во присуство на хлорофилите *a* и *b*, сличните пигменти од групата на каротеноидите, како и *ергостеролот*. Поради двојната природа на еуглените, нивната класификација денес исто така е двојна, односно неразјаснета. Поради својата голема старост, еуглените денес ги имаат карактеристиките на двете големи групи организми, животни и растенија, со голем

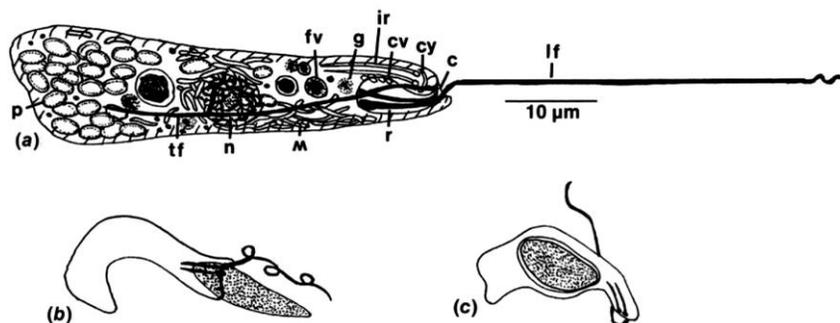
број на преодни форми. Цитоплазмата на зелените еуглени се чини дека потекнува од протозоите Kinetoplastida, додека хлоропластот го добиле преку 'голтање' на цела зелена алга при секундарната симбиоза. По здобивањето со пластидите, фаготрофниот апарат (цитозом-цитофаринкс) постепено се редуцира во големина (како кај *Tetreetreptia*, *Eutreptia*, *Euglena*, *Colacium*, *Cryptoglana*), иако сложеноста на нивните апарати претставува пречка за поставување на релевантна хомологија. Потеклото на рецентните хетеротрофни еуглени е исто така изделено на тие кои настанале од фотосинтетски еуглени кои ја изгубиле способноста за фотосинтеза, но ги задржале стигмата и фоторецепторот на парабазалното тело (на пр. *Khawkinea*), но другите најверојатно никогаш и немале фотосинтетски предок, поради што денес немаат стигма или фоторецептор (на пр. *Distigma*). Потеклото на осмотрофните *Astasia* (без стигма) и *Khawkinea* (со стигма) сè уште претставува предмет на жолчна дебата и истражувања.

Класификација

Класификацијата на еуглените исто така ја рефлектира комплексната еволуција на овие организми. Имено, во званичната класификација тие се поставени во царството Protozoa (праживотни), а во класата Euglenophyceae (како дел на растителното царство). Различни автори наведуваат дека класата има 3-6 реда со околу 1.350 опишани видови. Анализите на рНК упатуваат на монофилетското потекло на класата Euglenophyceae, со Kinetoplastida како сестринска група на организми (Nudelman et al. 2003). Редовите Heteronematales, Eutreptiales и Euglenales се општоприфатени денес, иако постојат и други класификации.

Класа Euglenophyceae Ред Heteronematales

Претставителите на овој ред поседуваат два камшика кои излегуваат надвор од клетката, подолгиот камшик насочен кон напред, а пократиот кон назад за време на пливањето. Безбојните видови поседуваат и специјална органела за ингестија на пленот со



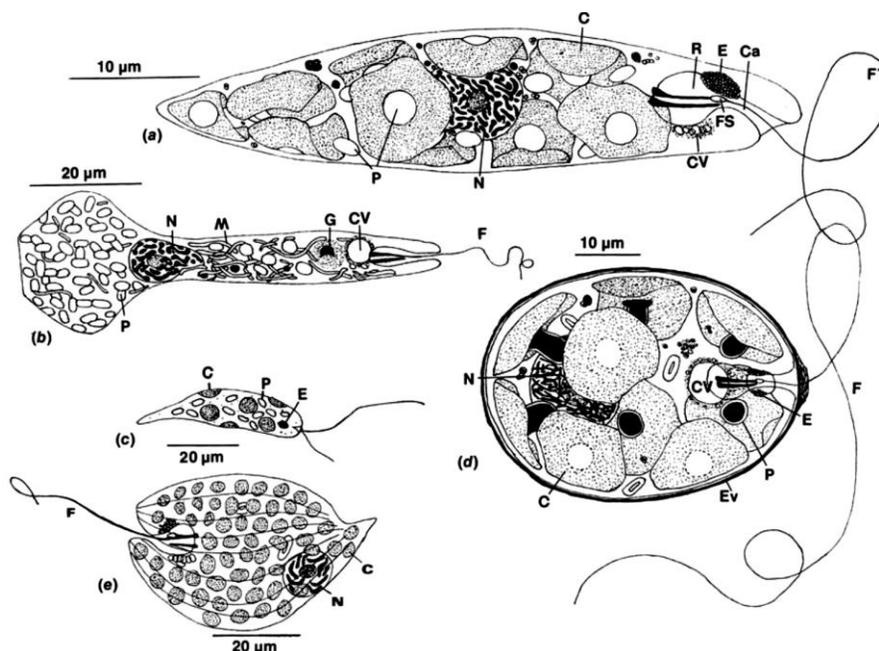
која се исхрануваат по пат на фагоцитоза, поместувајќи ги хранителните честички во хранителни вакуоли.

Слика 230. *Peranema trichophorum*. (a) Структура на клетките, (b) и (c) Две фази од ингестија на клетка од *Euglena*. (c) Канал, (cv) Контракtilна вакуола, (cy) Раб на цитозомот, (fv) везикула со храна, (g) Гол-ди систем, (ir) стапчиња за ингестија, (lf) водечки камшик, (m) митохондрија, (n) јадро, (p) парамилон, (tf) заден камшик. (спред Leedale 1967).

Типичниот претставител *Peranema trichophorum* е (слика 230) поседува апарат за ингестија кој се состои од две паралелни стапчиња за фаќање на пленот, како и два краја во форма на јадика кои се закачени на зацврстениот крај на *цитозомот*. Хемотаксијата во однос на пленот е докажан процес кај овие хетеротрофи.

Ред Eutreptiales

Во овој ред се поставени видовите кои имаат исто така два камшика, но не поседуваат специјална органела за ингестија на пленот. *Eutreptia* и *Eutreptiella* (слика 231-с) се браќични или морски родови, додека *Distigma* е карактеристичен род за киселите пресни води.



Слика 231. Морфолошки карактеристики и разлики помеѓу главните родови на еуглените. (a) *Euglena gracilis*, (b) *Astasia klebsii*, (c) *Eutreptiella marina*, (d) *Trachelomonas grandis*, (e) *Phacus triqueter*. (C) хлоропласт, (Ca) канал, (CV) контрактилна вакуола, (E) стигма, (Ev) обвивка, (F) камшик, (FS) задебелување на камшикот, (M) митохондрија, (N) јадро, (P) парамилонски зрнца или обвивка околу хлоропластот, (R) резервоар. (според Leedale 1967).

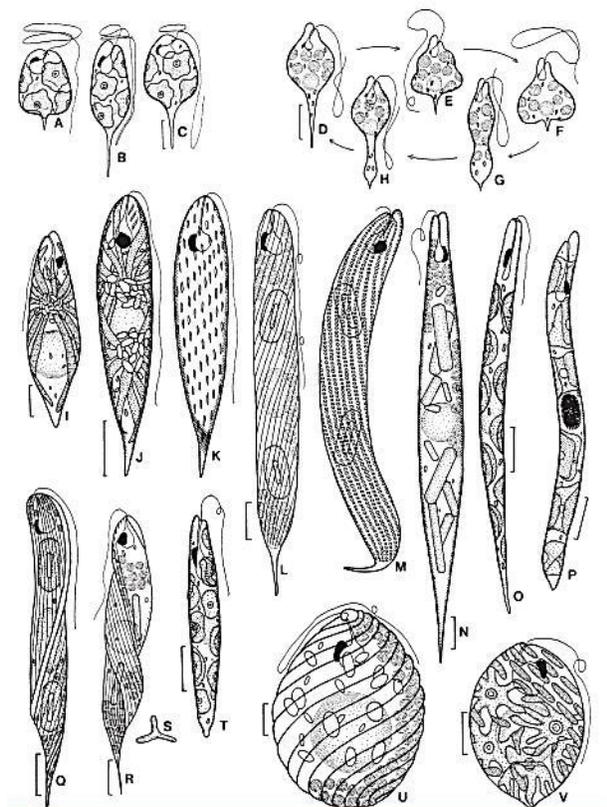
Ред Euglenales

Ова е примарно слатководен ред кај кого еден од камшиците без задебелување е толку редуциран што не излегува надвор од каналот, поради што клетките имаат само по еден камшик (слика 232). Најчестите родови се зелените автотрофни фотосинтетски *Euglena* (слика 233), *Trachelomonas* (слика 234) и *Phacus* (слика 235), како и безбојната осмотрофна *Astasia*. Во овој ред спаѓа и *Colacium libellee*, интересен вид кој се вметнува во ректумот на вилинското коњче *Ischnura verticalis* каде презимува и ги чека поволните

услови за развиток. Во пролет, алгата го напушта вилинското коџче и живее слободно во водата.

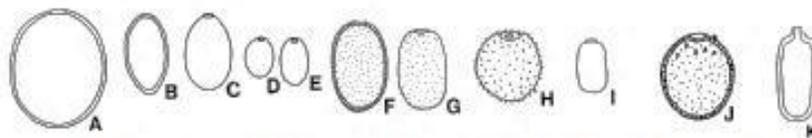
Родот *Euglena* е најчест род од еуглените во светот. Подвижните клетки се овално-цилиндрични до издолжено вретеновидни (слика 232), често со издолжена тенка „опашка“. Многу од видовите се способни за метаболија. Цврста пеликула имаат членовите на подродот *Rigida*, при што тие покажуваат и минимална метаболија во нормални услови. Кај *E. spirogyra* пеликулата има спирални правилно распоредени „брадавички“ на површината кои содржат железо. Често помеѓу „лентите“ на теката се наоѓаат жарните органели – **трихоцисти**, чие присуство и распоред се важен таксономски белег. Сите клетки имаат портокалова до црвена **стигма** која не е во контакт со хлоропластот. Само еден камшик излегува од „ждрелото“ и многу краток втор камшик кој не излегува од резервоарот. Од горна страна поголемиот број видови се со кружна форма, но постојат и форми со латерално сплескани клетки, спирално извиткани и трирадијални. Поголемиот број видови се зелени, но кај некои претставители како *E. sanguinea*, *E. tuba* и *E. rubra* зелената боја е прекриена од црвениот пигмент **хеματοхром**. Бројот на хлоропластите варира од еден до многу, со или без пиреноиди. Формата и поставеноста на хлоропластите се примарен карактер за издвојување на 3 подрода: еден или повеќе централни свесдовидни хлоропласти – подрод *Euglena*; неколку до многу странични хлоропласти секој со по еден централен пиреноид – подрод *Calliglenai* бројни мали дисковидни хлоропласти без пиреноиди – подрод *Discoglana*. Клеточната делба е зебележена кај подвижните клетки и во палмелоидна состојба, како и кај определени типови на цисти. Типичните цисти се тркалезни со отвор на едниот крај. Еуглените најчесто се јавуваат во стоечки води, мали барички, акумулации и езера, главно во води со

висока концентрација на органски материи, но се среќаваат и на милта во реките.



Слика 232. Морфологија и диверзитет на клетките кај *Euglena*. (A–H), метаболија кај *Euglena*: (A–C) *E. clavata* [(A) клетка во движење; (B) и (C) клетка за време на метаболија]; (D–H) секвенца на метаболија кај *E. repulsans*. Диверзитет на клетките кај *Euglena*, (I–V): (I) *E. viridis*, бројни хлороласти радијално се шират од центарот со парамилон; (J и K) *E. chadefaudii* [(J) хлороласти сконцентрирани околу два центра со парамилон; (K) површина на клетката со правилна поставеност на трихоцистите]; (L) и (M) *E. spirogyra* [(L) бројни дисковидни хлороласти без пиреноиди; (M) пеликула со правилни редови на минерализирани орнаменти]; (N) *E. acus*; (O) *E. adhaerens*; (P) *E. mutabilis*; (Q) *E. oxyuris*; (R) и (S) *E. tripteris* [(S) напречен пресек]; (T) *E. gracilis*; (U) *E. texta*, без метаболија; (V) *E. oblonga*, врвовите на лентовидните хлороласти се протегаат до пеликулата. [(преземено од Zakrys and Walne (1994)) ознака = 10 μm].

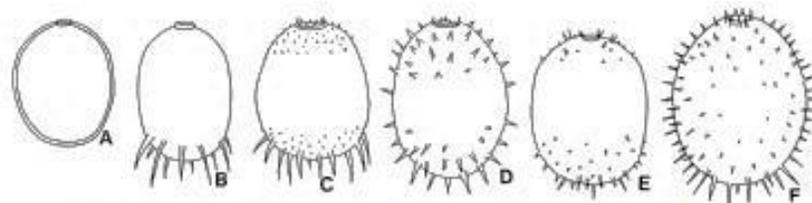
Клетките на *Trachelomonas* се од ист тип како кај *Euglena*, со разлика во тоа што секоја возрасна клетка е поместена во куќичка (тека). Теките се кружни до овални со мал кружен апикален отвор, најчесто со јасен раб и низ кој излегува долг камшик. Клетката во теката може да има и метаболични движења, но теката е ригидна.



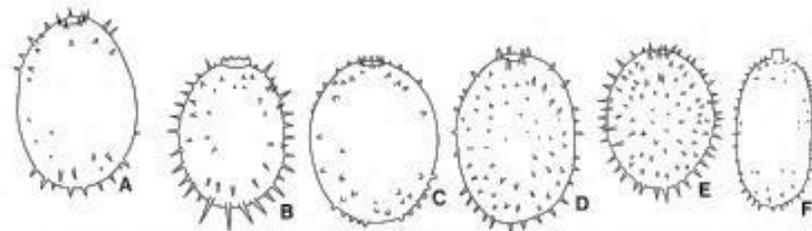
(A) *T. dybowskii*, (B) и (C) *T. pulcherrima*, (D) и (E) *T. pulcherrima* var. *minor*, (F) и (G) *T. abrupta*, (H) *T. robusta*, (I) *T. cylindrica*, (J) *T. acanthostoma*, (K) *T. dubia*.



(A) *T. hispida*, (B) *T. hispida* var. *coronata*, (C) *T. hispida* var. *crenulatocollis* fa. *recta*, (D) *T. hispida* var. *papillata*, (E) и (F) *T. hispida* var. *punctata*, (G) *T. acanthostoma*.



(A) *T. armata* fa. *inevoluta*, (B) *T. armata*, (C) *T. armata* var. *longispina*, (D) *T. armata* var. *steinii*, (E) *T. superba* var. *swirenkiana*, (F) *T. superba* var. *spinosa*.



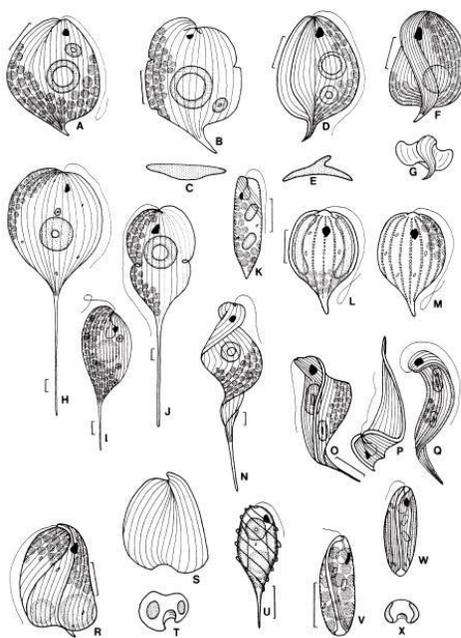
(A) и (B) *T. superba* var. *swirenkiana*, (C) *T. superba*, (D) *T. superba* var. *duplex*, (E) *T. horrida*, (F) *T. sydneyensis*.

Слика 233. Морфологија и диверзитет на теките кај *Trachelomonas* (преземено од Preskot 1962).

По клеточната делба, двете клетки ќерки излегуваат амебовидно од матичната тека и си создаваат свои теки. За развој на теките потребно е железо и тие се безбојни до црвено-кафеави, во зависност од количеството манган. Теката може да е мазна или да има трновидни израстоци кои се многу крти и лесно се кршат. Определувањето на видовите според теката е доста тешко поради големата стапка на полиморфизам во популацијата,

отсуство на орнаментации и трнови, како и сличност на хабитусот. Хлоропластите можат да се единечни или бројни, мали и дисковидни без пиреноиди со расфрлени парамилонски гранули, или пак да се големи штитовидни со вметнати пиреноиди. Покрај традиционалното детерминирање на видовите според градбата на теките, повеќе автори укажуваат на потребата за анализа и на хлоропластите при определувањето на видовите. Повеќето автори, исто така, наведуваат присуство на цисти кај различните видови. Сите видови на *Trachelomonas* се слатководни и често ја бојат водата во кафеаво при масовен развиток („воден цвет“).

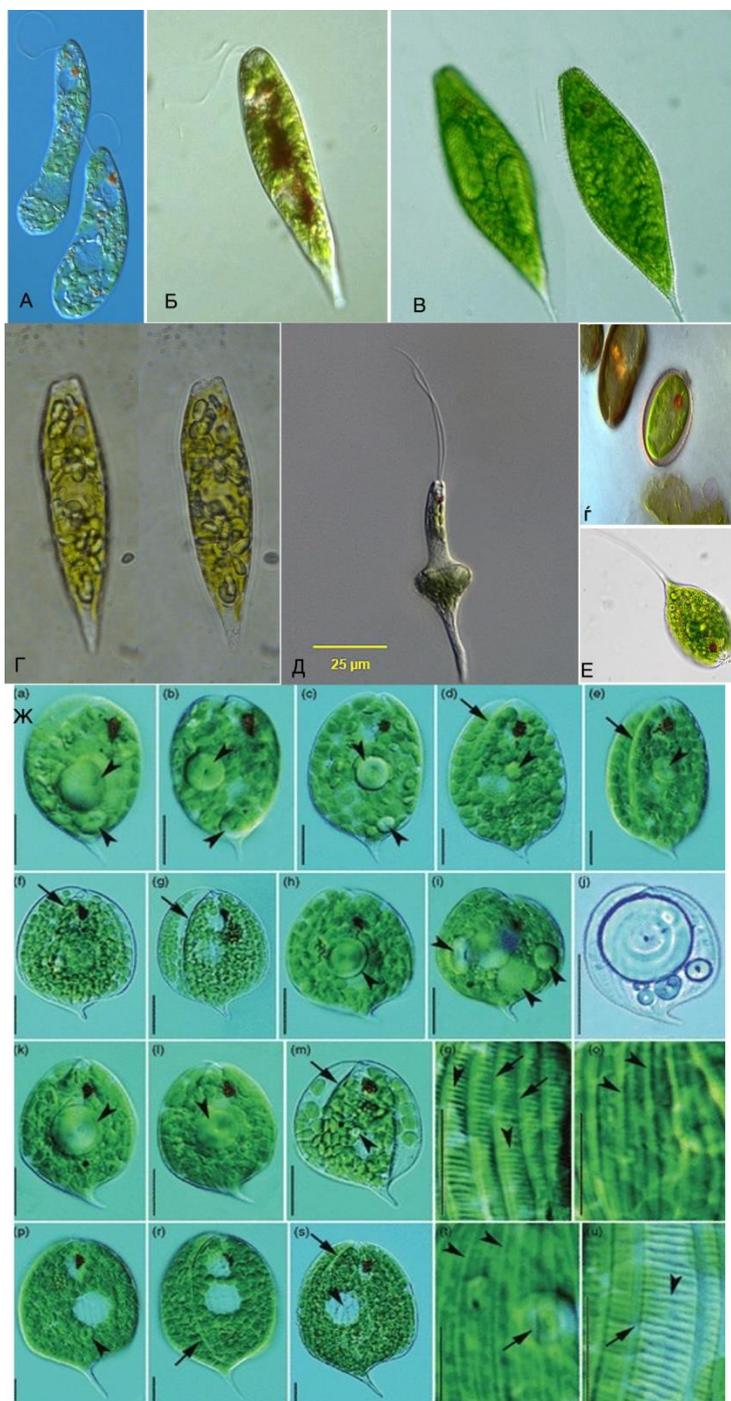
Родот *Phacus* има единечни клетки со крута пеликула (не се забележува метаболија), овални до издолжени клетки кои се често исторзирани и доста збиени (како лист), со право или слабо свиено „опавче“ со различна должина што зависи од видот (слика 234). Траките на пеликулата се надолжни (од пол до пол на клетката) или спирални, понекогаш со орнаменти кај некои видови. Клетките можат да бидат така сплескани и просирни, што орнаментите од двете страни се преклопуваат. Често постои јасно изразен страничен изросток кој се протега венстрално. Клетките се подвижни, големи, и поседуваат единечен камшик кој излегува од супапикален канал. Некои видови имаат мали и бројни дисковидни хлоропласти без пиреноиди, додека другите големи дисковидни хлоропласти со пиреноиди. *P. chloroplastes* и *P. chloroplastes* fo. *incisa* единствено имаат неколку лентовидни хлоропласти поставени надолжно во клетките. Главно, постојат едно или две големи **парамилонски телца**, или неколку кружни или издолжени дискови. Стигмата не е присутна кај сите видови. Забележени се и цисти кај овој род. Според аутоколошките карактеристики, видовите на родот *Phacus* немаат исти потреби како *Euglena*. Тие се главно еупланктонски или тихопланктонски форми во мочуришта, канали и езерца.



Слика 234. Морфологија на клетките на *Phacus* spp. (A)–(X) Хлоропластите дисковидни, бројни, без пиреноиди: (A) *Ph. pleuronectes*; (B) и (C) *Ph. orbicularis* var. *undulatus* [(C) напречен пресек]; (D) и (E) *Ph. triqueter* [(E) напречен пресек]; (F) и (G) *Ph. mariana* [(G) заден поглед]; (H) *Ph. longicauda*; (I) *Ph. elegans*; (J) *Ph. longicauda* var. *insecta*; (K) *Ph. polytrophos*; (L) и (M) *Ph. monilata* [(L) внатрешен детал; (M) орнаментација на пеликулата]; (N) *Ph. longicauda* var. *tortus*; (O)–(Q) *Ph. trimarginatus* [(O) внатрешен детал; (P) форма на пеликулата; (Q) клетка во пливање]; (R)–(T) *Ph. curvicauda* fa. *anomalous* внатрешни одлики со бројни дисковидни хлоропласти; (S) траки на пеликулата; (T) напречен пресек]; (U) *Ph. pyrum*; (V)–(X) *Ph. agilis* (V) внатрешни одлики со бројни дисковидни хлоропласти; (W) поглед низ пеликулата со видливи два големи зрна парамилон; (X) напречен пресек со видлив венстрален сулкус и бочни парамилонски зрна. [(преземено од Zakrys and Walne (1994)) ознака = 10 μm].

Резиме на основните карактеристики на еуглените

1. Поголемиот број видови се **едноклеточни флагелати со монадна градба**. Некои претставители можат да создадат стадиуми во кои клетките се затворени во мукозна капсула (**палмелоидна фаза**).
2. Флагелумите потекнуваат од дното на крушковидна инвагинација или **ампула**, која се состои од канал и резервоар, лоцирани на предниот крај на клетката. Скоро секогаш **постојат два камшика**, но едниот најчесто е многу краток и не излегува надвор од ампулата. Движењето се одвива со еден или два камшика, кои носат низ од деликатни (2-3 μm долги) влакненца на едната страна.
3. Како и кај *Dinophyta*, обвивката на хлоропластот се состои од три мембрани. Хлоропластите никогаш не се поврзани со јадрото преку ендоплазматичен ретикулум.
4. Тилакоидите во хлоропластите се групирани по три, формирајќи **ламели**. Многу од еуглените немаат хлоропласти и се хетеротрофи со фаготрофна или сапротрофна исхрана.
5. Хлоропластите **содржат хлорофил *a* и *b***, исто како и кај зелените алги; хлорофил *c* не постои. Хлоропластната ДНК се јавува во форма на фини гранули низ целата органела.
6. Помошните пигменти, како *β -каротен*, *неоксантин* или *диадиноксантин* не ги маскираат хлорофилите, поради што хлоропластите се зелени.
7. Портокалово-црвената **стигма** – очна дамка се наоѓа слободно во цитоплазмата (не е вметната во хлоропластот) во близина на резервоарот, и ја сочинуваат повеќе капки кои содржат каротеноиди.
8. Како резервна материја се јавува парамилон, β -1,3-врзан глукан, во форма на прстенести гранули во цитоплазмата. Доколку се присутни пиреноиди, гранулите на парамилонот се групираат околу нив.
9. Клетките имаат спирална конструкција и се обиколени со **пеликула** која лежи во цитоплазмата. Дополнително, клетките се најчесто обиколени со тенок слој на мукозни материи кои се лачат од мукозните телца под пеликулата. Овие мукозни материи се одговорни за создавање на палмелоидната состојба кај поединечните видови.
10. Интерфазното јадро содржи контрахирани хромозоми кои можат да се видат во живите клетки. **Митозата е затворена** (јадрената мембрана останува целосна) и јадренцето се задржува за време на јадрената делба (ова се доста архаични карактеристики на јадрото).
11. На предниот крај на клетката се наоѓа **голема контрактилна вакуола** која ја празни содржината во резервоарот.
12. Поголемиот број еуглени се слатководни организми, но постојат и морски форми.



Слика 235. Морфологија и боја на талусот кај различни еуглени. А - *Euglena gracilis*, Б - *Euglena rubra*, В - *Euglena spirogyra*, Г - *Eutreptiella braarudii*, Д - *Eutreptia viridis*, Ѓ - *Trachelomonas euchlora*, Е - *Phacus longicauda*, Ж - Микрофотографии на СМ на хабитусот на живите клетки од *Phacus hamelii*, *Phacus pleuronectes* и *Phacus orbicularis*. (а, б) *P. hamelii* со кусо 'опавче'; (стрелки - плочести гранули на парамилон). (с-е) *P. pleuronectes*. (ф-м) *P. orbicularis*. [(преземено од Kosmala-Grzechnik et al. (2007)].

Тип CHLOROPHYTA (зелени алги)

Општи карактеристики

Chlorophyta припаѓаат кон *зелената еволутивна линија на еукариотите*, заедно со *харите* и вишите растенија, со свои единствени и специфични морфолошко-генетски и физиолошки карактеристики. Нивната карактеристично зелена боја потекнува од *хлорофил a* и *b*, *ксантофилот лутеин* и специфичните *сифоноксантин* и *сифонеин* кои се присутни само кај оваа група на организми. Хлоропластите се обвиеани само со две мембрани; ова е доказ за рана еволутивна симбиоза со сино-зелена алга. Сите подвижни клетки на оваа група алги содржат два (или четири – парен број) *апикални камшици*, кои се *изоморфни*, *изоконтни* и *изодинамични*. Преодниот регион на камшиците секогаш содржи *свездовидно тело*. Митохондриите се со *рамни кристи*. Покрај разнообразноста на *митозата* и *цитокинезата*, само кај зелените алги се среќава *фрагмопласт* (слика 241) како типична клеточна структура на вишите растенија.

Во морфолошки поглед зелените алги се исклучително разнообразни (слика 236); не се сретнува само амебовидната и ризоподијалната градба. И во поглед на размножувањето кај зелените алги се среќава голема варијабилност со *вегетативни*, *бесполово* и *полови* процеси од кои *коњугацијата* е специфична само за неколку различни видови организми. Присутни се и многу различни смени на генерации и јадрови фази во циклусот на развој, како и трајни стадиуми.

Зелените алги се *убиквисти* и *космополити*; ги заземаат сите познати еколошки ниши. Често стапуваат во симбионтски односи со различни организми, додека паразитските форми се ретки. Тие се важни продуценти на биомаса во екосистемите, познати *биоиндикатори* и понекогаш *биосферни индикатори*. Нивниот масовен развој во водените екосистеми отсекогаш претставуваше извор на органска материја за човекот кој неретко и ги култивира денес за најразлична хумана употреба.

Зелените алги поседуваат *хлорофил a* и *b*, и како резервна материја продуцираат *скроб* кој се складира во хлоропластот и е најчесто во контакт со *пиреноидот*. Со тоа, зелените алги се разликуваат од сите останати еукариотски алги кои резервните материи ги складираат во цитоплазмата. Околу хлоропластот нема *ендоплазматичен ретикулум*.

Зелените алги се примарно пресноводни; само 10% се утврдени во морските екосистеми. Некои од родовите како *Caulerpales*, *Dasycladales* и *Siphonocladales* се главно морски, *Ulotrachales* и *Coleochaetales* се главно пресноводни, а *Oedogoniales* и *Zygnematales* исклучиво пресноводни. Пресноводните видови имаат *космополитско распространување*, со мал број ендемични видови во определени региони. Во морска средина, зелените алги се слични секаде во светот во топлите тропски и суптропски региони; во студените води видовите на северната и јужната хемисфера многу се разликуваат. Веројатно топлите води во близина на екваторот имаат улога на географска бариера за еволуцијата на нови родови и видови.

Типот содржи многу едноклеточни и колонијални *плантконски алги*, но, исто така, постојат многу форми кои живеат во бентосот, растат *епилитски* на камен или *епифитски* на другите растенија, при што некои претставители се макроскопски. Многу од кончестите макроскопски форми, често, живеат закачени на супстратот за време на раните фази на својот развој, а потоа се откинуваат и слободно пливаат во водата, создавајќи маси на слободнопливачки филаменти. Посебно се впечатливи интензивните темно зелени маси по брегот на каналите и езерцата во пролет во умерената климатска зона.

И на карпестото крајбрежје на морињата често се забележуваат големи маси на зелените алги, главно создадени од родовите *Ulva*, *Enteromorpha* и *Ulothrix*. Песочните или милести морски подлоги во тропските лагуни најчесто се живеалиште на масовен развој од *Caulerpa*, *Udotea*, *Halimeda* и *Penicillus*; видовите на *Caulerpa* се прикрупени за подлогата со ползечки 'столони', додека останатите имаат меурести или дисковидни ризоиди.

Други видови на зелените алги се аерофити кои живеат на кората на дрвјата или на карпите надвор од вода. Тука припаѓаат едноклеточните кокоидни видови на *Trebouxia*, и кончестите форми на *Trentepohlia*. Видовите на овие родови се исто така познати *фикобионти* (симбиотски алги) во лишаите. Дури и снегот и мразот можат да бидат обони од интензивен раст на зелените алги. *Chlamydomonas nivalis* често го бои трајниот мраз на високите планини црвено поради тоа што хлорофилите се покриени со црвената боја на *хеματοхромот* кој претставува мешавина на каротеноидни пигменти.

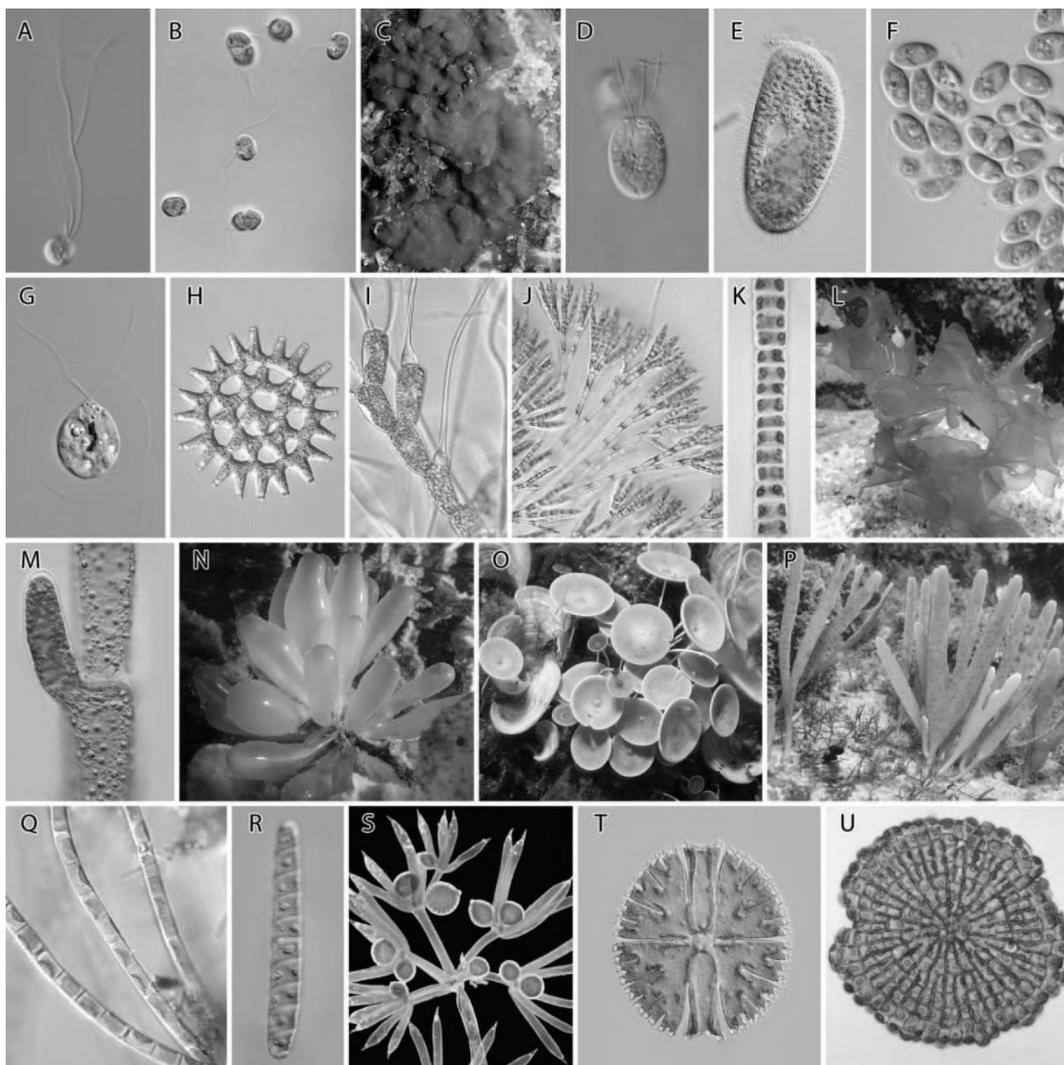
Градба на клетките и морфологија на талусот

Кај зелените алги не постојат влакненца на флагелумите, иако кај *Chlamydomonas* (слика 257) се јавуваат фибринозни влакненца, додека кај *Pyramimonas* (слика 254) луспи продуцирани од Голци системот.

Клеточниот ѕид најчесто поседува *целулоза* како главен структурен полисахарид; кај *Caulerpales* целулозата е заменета со *ксилани* или *манани*. Примитивните форми од *Prasinophyceae* имаат екстрацелуларни луспи, или ѕидови составени од меѓусебно поврзани луспи составени од кисели полисахараиди (Becker et al. 1996). Алгите на редот *Volvocales* имаат клеточни ѕидови составени од *гликопротеини*. Кај кокоидните зелени алги како *Chlorella*, *Scenedesmus* и *Pediastrum* на надворешноста од клеточните ѕидови утврдени се материи слични на *сапрополенинот*, материја типична за спорите и поленот на терестичните растенија. Неговата улога е во спречување на исушувањето, и кај алгите придонесува за нивно аеро распространување кон нови живеалишта.

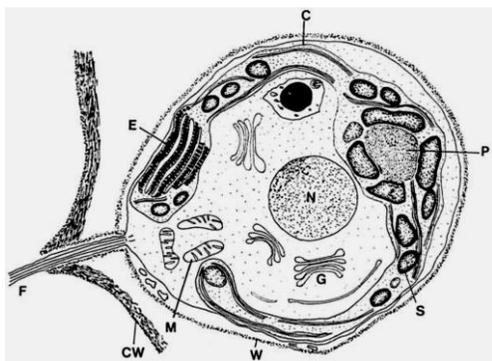
Како што е веќе напоменато, хлоропластните пигменти се слични на тие кај вишите (васкуларни) растенија - *хлорофил a* и *b*, главен ксантофил *лутеин*. Типична одлика на сифоналните претставители се двата специфични пигменти *сифонеин* и неговиот естер *сифоноксантин* (Yoshi et al. 2003). Акумулирањето на *каротеноидите* настанува во услови не недостиг на азотни соединенија, висока инсолација или висок салинитет. Ова е посебно истакнато кај *Dunaliella* (слика 260) каде каротенот се акумулира помеѓу тилакоидите на хлоропластот, и *Haematococcus* (слика 261, 326) кај кого *астаксантинот*

се акумулира во липидни гранули надвор од хлоропластот. Општ термин за овие каротеноиди е *хеματοхром* и нивната акумулација ги бои клетките портокалово или црвено. Животните немаат способност за биосинтеза на каротеноидите, така што бојата на рибите, мекотелите или птиците (фламинго) потекнува од исхрана богата со алги кои ги содржат.



Слика 236. Таксономски, морфолошки и еколошки диверзитет помеѓу зелените алги. A: *Pterosperma* (Pyrnamimonadales), морска *празиофитна* форма типична по клетките со четири камшика. B: *Nephroselmis* (Nephroselmidophyceae), бубреговидна *празиофитна форма* со два нееднакви камшика, жител на морски или слатководен планктон. C: *Palmophyllum* (Palmophyllales) кој формира заоблени превлаки составени од кокоидни клетки вметнати во желатионзен матрикс, жител на длабоките морски живеалишта. D: *Tetraselmis* (Chlorodendrophyceae), едноклеточна форма со четири камшика, морски или слатководен планктон. E: *Chlorella* (*Trebouxiophyceae*, *Chlorellales*), кокоидни клетки на ендосимбиотска алга во едноклеточната протозоа *Paramecium*. F: *Oocystis* (*Trebouxiophyceae*, *Oocystaceae*), мали колонии на кокоидни клетки во тенка мукозна обвивка, слатководна форма. G: *Haematococcus* (*Chlorophyceae*, *Chlamydomonadales*), слатководна едноклеточна алга со два камшика. H: *Pediastrum* (*Chlorophyceae*, *Sphaeropleales*), ценобијална колонија на неподвижни клетки поредени во кружна плоча, слатководен жител.

I: *Bulbochaete* (Chlorophyceae, Oedogoniales), разгранети филаменти со терминални конци. J: *Chaetophora* (Chlorophyceae, Chaetophorales), силно разгранети филаменти, слатководен жител. K: *Ulothrix* (Ulvophyceae, Ulotrichales), неразгранети филаменти во морски и слатководни живеалишта. L: *Ulva* (Ulvophyceae, Ulvales), крпести алги, главно морски жители. M: *Cladophora* (Ulvophyceae, Cladophorales), разгранети филаменти со бројни хлороласти и јадра. N: *Boergesenia* (Ulvophyceae, Cladophorales), алги составени од гигантски повеќејадрени клетки, жител на тропски мориња. O: *Acetabularia* (Ulvophyceae, Dasycladales), сифонални алги изградени од дршка и „чадорче“, со едно гигантско јадро сместено во основата на дршката, типичен жител на топлите мориња. P: *Caulerpa* (Ulvophyceae, Bryopsidophyceae), сифонални алги изградена од ползечки столони вкоренети со ризоиди и исправени фотосинтетски филоиди кои содржат милиони јадра, инвазивен жител на топлите мориња. Q: *Klebsormidium* (Klebsormidiophyceae), неразгранета кончеста харофитна алга, главно од терестични живеалишта. R: *Spirotaenia*, едноклеточна коњугална алга со типичен спирален хлоропласт, главно жител на кисели слатководни средини. S: *Nitella* (Charophyceae), морфолошки комплексна харофитна алга од пресните води, која е изградена од централна дршка и бочни ограноци кои излегуваат од *нодиумите* и носат оогонии и антеридии. T: *Micrasterias* (Zygnematomphyceae, Desmidiaceae), неподвижни едноклеточни алги со орнаментиран целулозен клеточен сид изделен со прекин (истмус) на два дела, жител на кисели пресни води. U: *Coleochaete* (Coleochaetophyceae), разгранети филаменти поврзани во плочест паренхиматичен талус, епифит на потопени растенија во пресните води. (преземено од Leliaert et al. 2012).



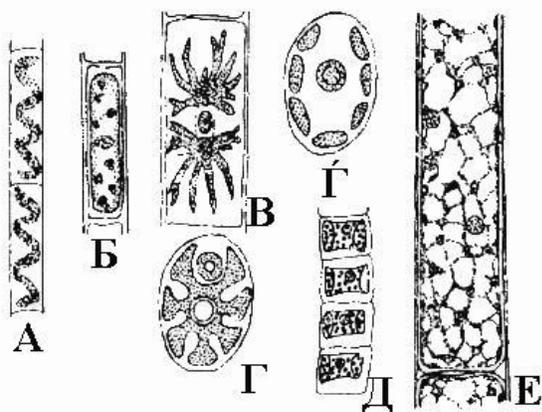
Слика 237. Полушематски приказ на вегетативна клетка на колонијата *Volvox*. Сидот на колонијата (CW) јасно се разликува од клеточниот сид на поединечните клетки (W). (C) Хлоропласт; (E) Стигма; (F) Камшик; (G) Голџи; (M) Митохондрија; (N) Јадро; (P) пиреноид; (S) Скроб. (адаптирано од Pickett-Heaps 1970.)

Хлоропластите се обвиеени само со двојна хлоропластна мембрана, без присуство на хлоропластен ендоплазматичен ретикулум (слика 237). Тилакоидите се групирани во траки од 3-5 без грани. Кај некои од сифоналните претставители (на пр. *Caulerpa*) се јавува *амилопласт* со скробни гранули и мал број тилакоиди во хлоропластите. Скробот се формира во хлоропластите, во заедница со пиреноидот, доколку е тој присутен. Скробот е сличен по состав на тој кај вишите растенија – составен е од *амилоза* и *амилопектин*. Фотосинтетскиот биохемиски пат кај зелените алги е исто така сличен со вишите растенија; првите сознанија за него потекнуваат од истражувањата на *Chlorella*. Хлоропластите кај зелените алги се разновидни по форма (слика 238). Во основа тие се мали и многубројни, но кај поголемите форми често се дисковидни, лентовидни, престенести или мрежести. Кај поедини претставители (на пример *Draparnaldia*) се забележува различна градба на хлоропластите во различните делови на талусот.

Кај поголем број претставители на редот *Volvocales* присутни се *контрактилни вакуоли*, при што кај видовите со два камшика присутни се две вакуоли во основа на камшиците. Вакуолите алтернативно се контрактираат и релаксираат, со што ја контролираат содржината на водата во клетките и главно ги отстрануваат отпадните

материи од нив. Тие понекогаш се нарекуваат и *пулсативни вакуоли* поради нивната алтернативна акција.

Очната дамка (стигма) и фототаксија – постојат два типа на фототактични движења кај зелените алги: движење со камшиците и движење со секреција на мукозни материи. Поголемиот број на активно движечки клетки со камшици поседуваат стигма. Кај зелените алги стигмата е секогаш во внатрешноста на хлоропластот, најчесто на предниот дел во близина на основата на камшиците (слика 237). Стигмата е составена од еден до повеќе слоеви на липидни капки најчесто во стромата помеѓу обвивката на хлоропластот и надворешниот раб на тилакоидите. Фототаксичниот одговор на клетките варира од интензитетот на светлината; организми со позитивен фототаксис на умерен интензитет на светлина покажуваат негативно движење при силна светлина. Забележено е дека и температурата има влијание врз движењето – на пример зооспорите на *Naematococcus*, но и на *Ulothrix* (слика 301) и *Ulva* (слика 306), на определена светлина се негативно фототаксични при 4°C, позитивно фототаксични на 16-18°C и силно фототаксични на 35°C.



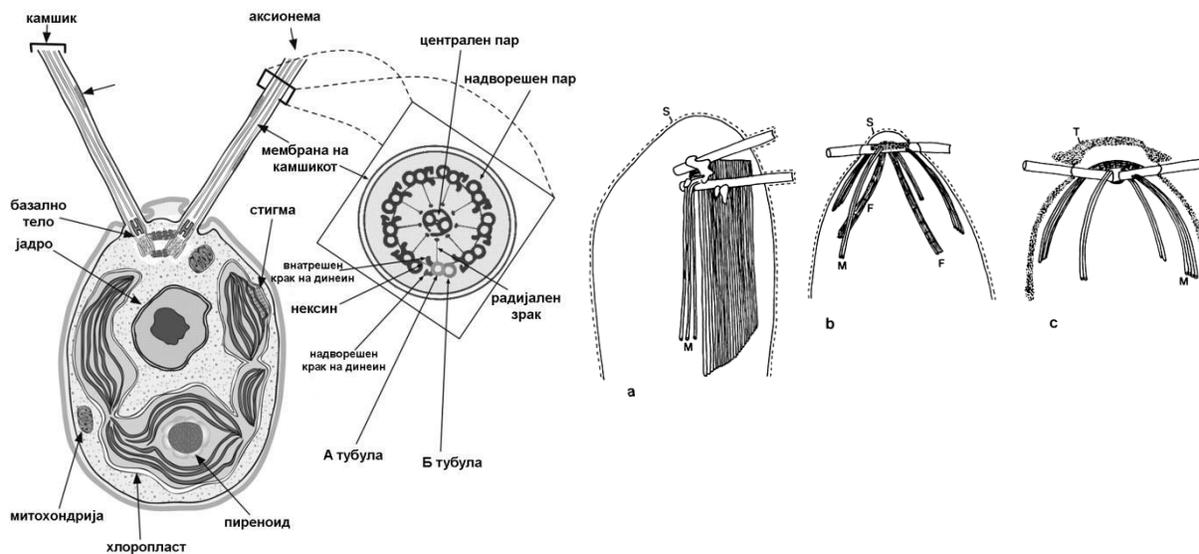
Слика 238. Морфолошка разновидност на пластидите кај зелените алги. А – спирален *Spirogyra*, Б – плочест *Mougetia*, В – ѕвездовиден *Zygnema*, Г – изделени лобуси *Volvulina*, *Chlamydomonas* Д – прекинати прстени *Ulothrix*, Ѓ – периферни испрекинати лобуси *Chlamydomonas*, Е – мрежест *Cladophora*.

Зелените алги користат двостепен механизам за прием на светлината. Овој механизам може да функционира само во услови кога алгата често ја менува својата позиција во однос на изворот на светлина. Во тој случај, фоторецепторот го споредува интензитетот на светлината во два различни временски интервала. Фоторецепторот кај *Chlamydomonas* се наоѓа во мембраната на плазмата над стигмата и се состои од **фромофор** (обоена материја) поврзана со протеин – *опсин* или *анопротеин* кој е вметнат во мембраната на плазмата. Хромофорот е *11-цис-ретинал* (алдехид на витаминот А). Екситацијата со светлина предизвикува изомеризација на 11-цис-ретиналот во транс форма со што се предизвикува конформациска измена на молекулата со која се започнува сигналниот процес. 11-цис-ретиналот повторно се формира по пат на ензиматски процес и се спојува со протеин кој варира од алга до алга (кај *Chlamydomonas reinhardtii* протеинот се нарекува *хламиопсин*, додека кај *Volvox carteri* е наречен *волвоксопсин*). Со ваква комбинација (11-цис-ретинал и протеин) се формира родопсин – генерална класа на соединенија кои максимално апсорбираат светлина на 500 nm. Кај *Chlamydomonas* се среќаваат два родопсина: А и Б. Родопсинот *a* максимално апсорбира на 510 nm, сатурира на висок светлосен интензитет и посредува во брза фоторецепторна струја која

предизвикува фотофобичен одговор. На овој начин алгата го стопира движењето и ја спречува клетката да ја премине светло/темно барирерата. Обратно, родопсинот *b* максимално апсорбира светлина на 470 nm, создава ниска струја во фоторецепторот и предизвикува фототаксично движење кон светлината.

Втор тип на фототаксични движења кај зелените алги се одвива преку секреција на мукозни материи. Слизесто ползење на дезмидните алги по милеста подлога под влијание на светлината забележано е многу одамна (Braun 1851). Ова движење предизвикано е со екскреција на слезести материи преку порите на предниот дел од клеточниот ѕид. Зелените алги исто така покажуваат и негативни *геотактични движења*, пливање во спротивност од гравитацијата. Ова е јасна еволутивна придобивка за организмите кои во услови на темно мора да се движат кон површината на водата за обезбедување на поголемо количество светлина.

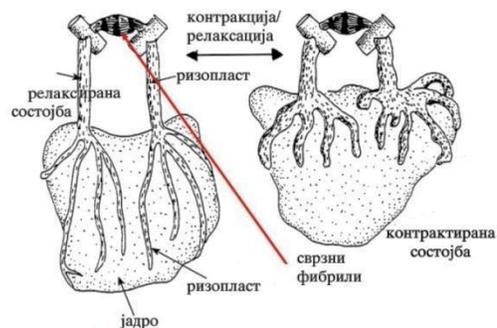
Флагеларниот апарат кај различните еволутивни линии на зелените алги, вклучително и харите, утврден е како еден од главните морфолошки карактери за издвојување на големите сродни групи. Кај Charophyceae камшиците се прикрупени на бочниот (латерален) дел од клетката, додека кај Ulvophyceae и Chlorophyceae тие се протегаат од крајниот преден (антериор) дел на клетката. Друга важна таксономско/еволутивна одлика на овие алги е системот за поврзување на базалните тела за протопластот, кој може да биде изведен со микротубуларни „коренча“ и/или *ризопласт* (слика 239).



Слика 239. Шематски приказ на поставноста и главните елементи на флагеларниот апарат кај зелените алги. (а) Charophyceae: клетка со лушпи на површината и еден голем „корен“ од микротубули, едно помало „коренче“ и камшици кои се издолжуваат под агол во однос на местото на прицврстување. (б) Ulvophyceae: четири микротубуларни „коренчиња“ (по две од секој вид) во крстовидна положба, пар фибринозни „коренчиња“, и лушпеста покривка на клетката. (в) Chlorophyceae: крстовидно поставени „коренчиња“ и клетка покриена со тека (куќичка). (F) фибринозни „коренчиња“; (M) микротубуларни „коренчиња“; (S) лушпи; (T) тека. (преземено од Mattox and Stewart 1984).

Ризопластот е најчесто цилиндар кој содржи филаменти со дебелина од 5 – 10 nm испрекинати со околу 80 nm простори. Ризопластот се протега од базалните тела кон јадрото (слика 240). Тие се контрактибилни, со што варира и нивната должина. Големината на филаментите е слична на *актин-миозин* филаментите во животинските мускули, а и методот на контракција е исто така многу сличен. Ризопластот не е присутен единствено кај Charophyceae.

Слика 240. Ризопласт кај *Chlamydomonas reinhardtii*. (според Van de Hoek et al. 1995).



Подвижни клетки покриени со лушпи можат да се сретнат кај Prasinophyceae, Charophyceae и Ulvophyceae. Присуство на лушпи се смета за примитивна особина поради тоа што лушпите во текот на еволуцијата полека се спојуваат со своите краеве создавајќи целосна тека на површината на клетката (како кај *Tetraselmis*). *Текама* е со кристална структура и составена од гликопротеини богати со *хидроксипролин* поврзани со различни полисахариди. Ваквата тека не треба да се доведува во врска со напредните зелени алги кои во својот сид имаат *целулоза*. Целулозата се продуцира од ензимот *целулозо-синтетаза* чии молекули се групирани во форма на субединици во мембраната на клетката.

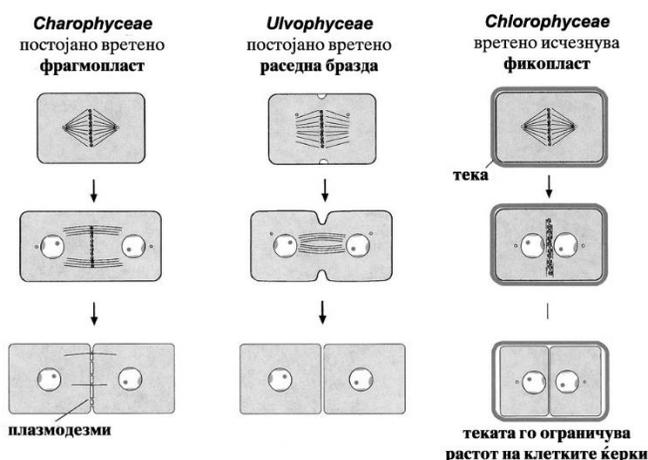
Клеточниот сид кај поголем број претставители е многуслоен, изграден од *аморфен матрикс* во кој се потопени *микрофибрили*. Микрофибрилите се најчесто целулозни, но понекогаш се изградени од *ксилани* и *манани* (особено кај редот Caulerpaceles) или да се изградени од гликопротеини (ред Chlamydomonadales). Кај редот Codiales, тие се утврдени како *манан*, *ксилан*, *глукан* и *рамнан*, додека кај *Ulva* sp. *глукан* и *ксилан*. Фибрилите имаат различна ориентација во сидот. *Матриксот* на клеточниот сид е различен по хемиски состав и образуван од различни *хетерополисахариди* (полисахариди составени од неколку различни моносахариди – претежно глукуронска киселина, ксилоза, рамноза, галактоза и арабиноза). Кај повеќето претставители некои од хидроксилените групи на шеќерите се заменети со *полу-сулфатирани естери*, поради што полисахаридите стануваат силно кисели и лесно создаваат соли со метали. Кај аерофитните претставители (на пример *Physcopeltis*) се среќава исклучително отпорен полимер *спорополенин* и некои други *алгенани* кои не дозволуваат исушување на клетките. Монадните претставители, како и подвижните репродуктивни клетки, на својата површина содржат гликопротеинска клеточна обвивка, која во определни услови може да создаде слузеста обвивка (кај капсалните форми) или тека. Кај многу припадници на Dasycladaceae и Halimedaceae клеточната мембрана е инкрустирана со анхидриран калциев карбонат, кој најчесто е во форма на кристален *арагонит* (*Acetabularia*, *Halimeda*). Калцификација на талусите не е

рамномерна и дозволува определени движења, поради апсорбирањето на силата на брановите.

Кај повеќето видови на Chlorophyceae и Ulvophyceae не се образуваат *плазмодезми* помеѓу клетките во талусите поради специфичниот карактер на клеточната делба кај тие класи.

Наследниот материјал кај зелените алги распорден е во *јадрот* и *пластидната ДНК*. Јадрата се доста разнообразни по големина и форма, и содржат по едно или повеќе *јадренца*. Посебна одлика во градбата на јадрата поседуваат сифоналните зелени алги од родовите *Acetabularia* и *Bryopsis*. Имено, тоа се големи јадра заобиколени од тенок слој на цитоплазма означена како *меѓузона*. Оваа зона е одвоен од останатиот дел на цитоплазмата со слој од вакуоли – *лакунарен лавиринт* (лат. *lacuna* = празнина), кој е испрекинат со *цитоплазматични сврзни канали* и кои служат за размена на материите помеѓу јадрот и цитоплазмата. Околу јадрот, исто така, има многубројни *перинуклеарни телца*, по градба слични на јадренцата, за кои се мисли дека учествуваат во образувањето на рибозомите заедно со многубројните фибрили, гранули и глобули кои излегуваат од порите на јадрот. Јадрените пори се блиски едни со други и многубројни, што означува интензивна јадрена активност. Секоја пора е обиколена со осум периферни гранули, а постои и една централна гранула. По определен временски период (кај *Acetabularia* по 3 години), гигантското јадро ги намалува своите димензии од 100 на 30-50 μm во пречник и го намалува бројот на јадренцата на 1-2. По ова следуваат бројни делби на јадрот, од кои првата е мејоза.

Клеточна делба – кај зелените алги се среќаваат два типа на интерзонални делбени вретена во телофазата: *постојано вретено* и *вретено кое исчезнува* (слика 241). Новиот клеточен ѕид помеѓу ќеркините клетки може да се формира преку *фрагмопласт*, *раседна бразда* или *фикопласт*.



Слика 241. Шематски приказ на типовите на делба на клетката кај главните групи на зелените алги (преземено од Lee 2008).

- **Фрагмопласт (постојано вретено)** – кај харите, делбеното вретено опстанува дури и по **одвојувањето** на јадрата на ќеркините клетки во телофазата. Јадрата се одвоени на

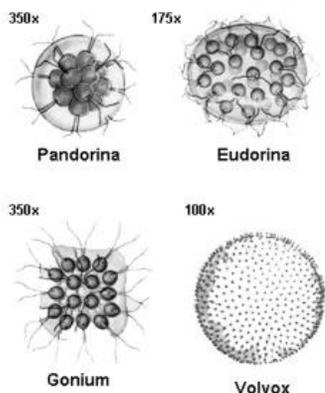
далечина од вретеното додека новиот клеточен сид се формира со фрагмопласт. Формирањето на сидот со фрагмопласт започнува со продукција на везикули од диктиозомите, кои ги содржат потребните елементи на сидот. Вретеното ги насочува везикулите кон зоната на формирање на новиот сид, тие се фузираат и ги ослободуваат елементите на новиот сид. На местата каде вретеното поминува низ новиот сид се формираат *плазмодезми*.

- *Постојано вретено и раседна бразда* – кај Ulvophyceae вретеното се одржува во текот на целата телофаза, држејќи ги ќеркините клетки одвоени додека клеточниот сид се **формира** преку инвагинација на плазмалемата. За време на овој процес, везикулите се фузионираат со мембраната зад инвагинацијата и продуцираат нов клеточен сид.
- *Вретено кое исчезнува и раседна бразда (фикопласт)* – кај Chlorophyceae делбеното вретено исчезнува по делбата на јадрото. Со ова двете ќеркини јадра **остануваат** блиску за време на телофазата бидејќи не постои вретено да ги држи одвоени. Позицијата на новиот сид се одсликува преку поставувањето на микротубулите од фикопластот кои се протегаат под прав агол на поранешната распределеност на вретеното. Везикулите се фузионираат помеѓу микротубулите на фикопластот и го создаваат новиот сид. Бидејќи Chlorophyceae имаат подвижни клетки со теки, нивното издолжување е ограничено со цврстата тека. Поради тоа, формирањето на фикопластот и исчезнувањето на делбеното вретено претставуваат еволутивна предност бидејќи не вклучуваат брзо издолжување на ќерките клетки.

Хромозомите кај зелените алги се релативно мали и со слаба диференцијација по должина, компактни и многу слични со што проучувањето на *кариотиповите* е доста отежнато. Најмал број хромозоми ($n=2$) се среќава кај *Chlamydomonas*, додека најголем



колонијални монадни форми



број ($n=144$) е утврден кај *Cladophora obliterata*. *Cladophora* е најдобро проучуван род во однос на бројот, формата и големината на хромозомите. Кај овој род е утврдена е корелација помеѓу хромозомите, формата на талусот и распространувањето на видовите. Имено, видовите со големи хромозоми и крупни, силно разгранети талуси се среќаваат во студените води, додека тропските видови имаат мали хромозоми и нежни, слабо разгранети талуси.

Во поглед на *морфолошката градба на талусот*, зелените алги се силно разнообразни. Кај нив се утврдени *монадна, капсална, трихална, хетеротрихална, псеудопаренхиматична, сифонална и сифонокладална градба*.

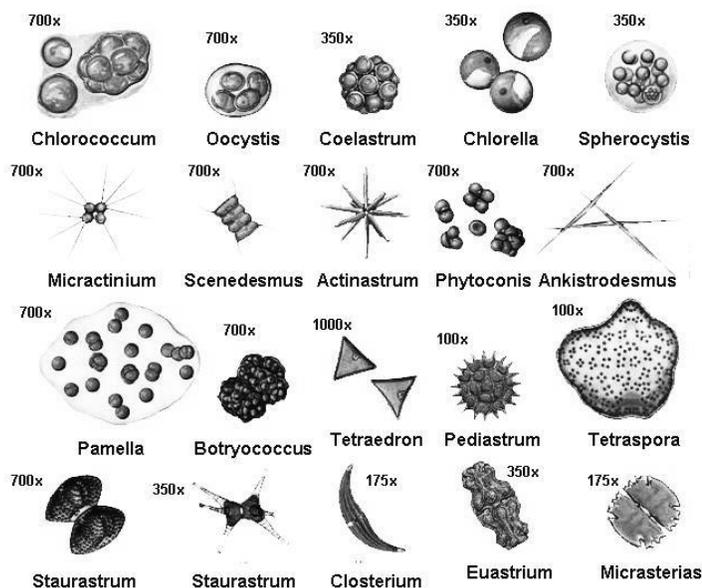
Слика 242. Монадни претставители на зелените алги.

Монадните зелени алги се разнообразни во формата на клетките – вретеновидни (*Chlorogonium*), правоаголна (*Diplostauron*), јајцевидна (*Chlamydomonas*). Повеќето родови се едноклеточни, но постојат и ценобијални (колонијални) форми (слика 242). Формата на ценобиите, исто така, варира од сферична (*Volvox*), плоснато правоаголна (*Gonium*), елиптична (*Eudorina*, *Pandorina*), или гроздовидна (*Pyrobotrys*, *Spondylosum*). Големината на клетките се протега од 5-10 μm во пречник кај едноклеточните форми, па се до 2-3 mm кај колонијата на *Volvox* sp. која е видлива и со голо око.

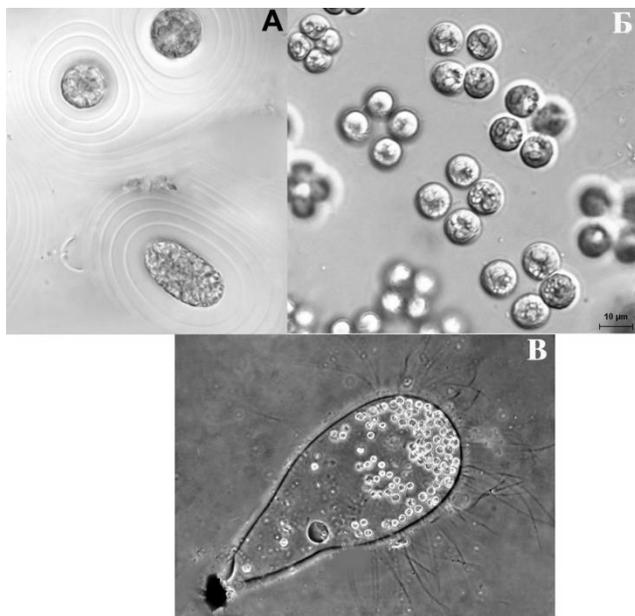
Сите монадни зелени алги имаат *парен број на апикални изоморфни камшици без мастигонемии*. Карактеристична одлика на *кинетомите* (камшици со базални тела) е свездовидна структура на преодната зона помеѓу аксионемата и базалните тела (слика 239). Камшиците се вкоренети во клетките со два типа структури – *коренчиња* и *ризопласт* (слика 239, 240). Коренчињата се по четири и се разместени крстовидно. Ризопластот е карактеристичен за сите претставители на Trebouxiophyceae, како и дел на Chlorophyceae, додека кај Prasinophyceae и Ulvophyceae тој се протега и под јадрото.

Зелените алги на **кокално ниво на градба** се најголемата група карактеристична со силно разнообразни форми на клетките (слика 243). Клетките можат да бидат сверични (*Chlorella*, *Golenkinia*, *Micractinium*), елипсовидни (*Oocystis*), цилиндрични (*Hydrodictyon*), тетраедарни (*Tetraedron*), српести (*Selenastrum*), бубреговидни (*Kirchneriella*), крушковидни (*Botryococcus*) и други. Од друга страна, видовите на оваа морфолошка градба можат да бидат едноклеточни (*Chlorella*), колонијални (*Botryococcus*) или ценобијални (*Coelastrum*, *Scenedesmus*). И самите ценобии се доста различни – свездовидни (*Actinastrum*, *Pediastrum*), крстовидни (*Crucigenia*), или мрежовидни (*Hydrodictyon*), изградени од истоветни клетки или пак од пакетчиња на разнообразни клетки. По својата големина, исто така, многу варираат, од мали клетки до 20 μm , па сè до гигантските клетки на *Erampsphaera viridis* од 100 μm или *E.tanganyikae* со клетки дури до 200 μm .

Слика 243. Некои кокални претставители (едноклеточни и колонијални) на зелените алги.

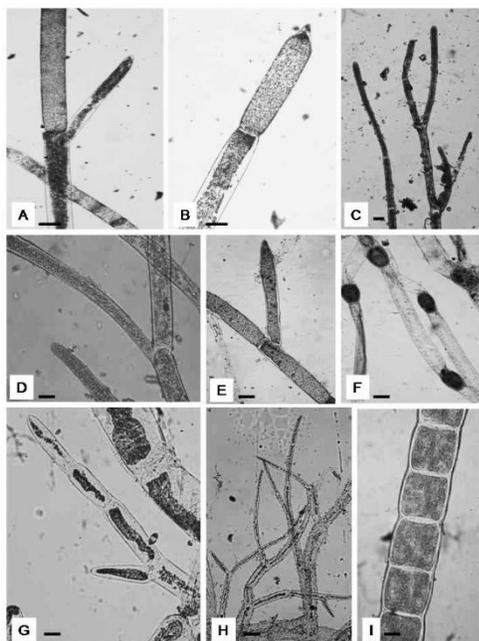


Капсалната градба е слабо застапена кај зелените алги. Само мал број на претставители имаат клетки распоредени во заедничка слузеста обвивка, со псеудофлагелуми (*Apicystis*, *Chaetochloris*, *Tetraspora*) или без нив (*Coccomyxa*, *Palmella*) (слика 244).



Слика 244. Зелени алги на капсално ниво на градба - А. *Coccomyxa* sp., Б. *Tetraspora gelatinosa*, В. *Apicystis brauniana* (преземено од Baker et al. 2012).

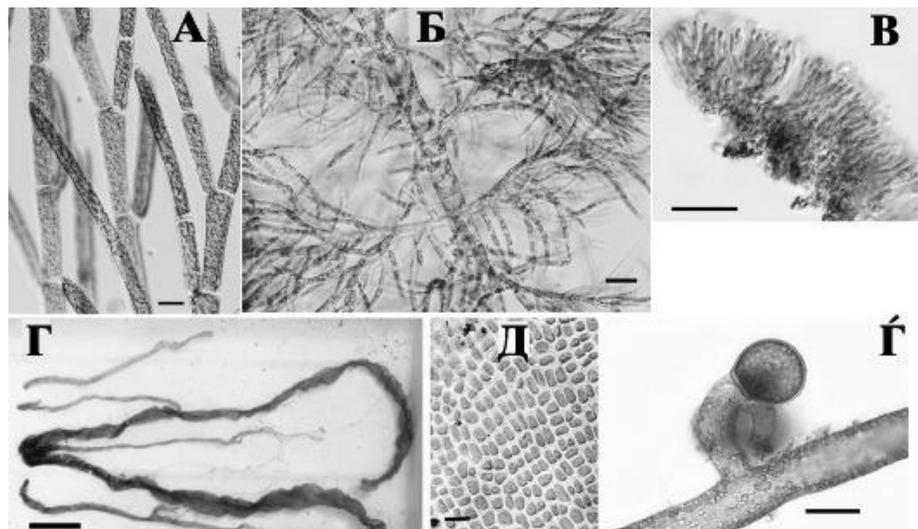
Трихалните (кончести) и **хетеротрихалните** зелени алги се чести форми кои варираат од едноставни неразгранети видови (*Microspora*, *Oedogonium*, *Spirogyra*), преку разгранети конци (*Stigeoclonium*, *Bulbochaete*, *Trentepohlia*), до сложено изградени талуси на *Chaetophora* и *Draparnaldia* кои се карактеризираат со основен низ на клетки и многубројни куси разгранувања, често со членковидна структура (слика 245).



Слика 245. Микрофотографии на некои трихални претставители на зелените алги. А-В. *Cladophora prolifera*; C-D. *C. rivularis*; E. *C. glomerata* var. *crassior*; F. *Pithophora roettleri*; G. *Cladophora aegagropila*; H. *C. fracta*; I. *Chaetomorpha aerea*. (скала: А-В, D-100 µm; C, E-I-50 µm. преземено од Satpati and Pal 2016).

Листовидните талуси кај зелените алги можат да бидат еднослојни (моностроматни – *Monostroma*) или двослојни (бистроматни – *Ulva*, слика 246). Некои од двослојните талуси на *Ulva* и *Blidingia* во почетокот имаат јасно изразена меуреста структура, додека кај *Ulvaria* и *Ulvopsis* младите меурести талуси продолжуваат да се развиваат како

еднослојни листови. Интересно е дека листовидните талуси на *Monostroma* и *Ulva* не го достигнуваат својот целосен развиток доколку на нивната површина не се развијат определени бактерии. Тоа е група на симбиотски бактерии *Cytophaga-Flavobacterium-Bacterioides* која продуцира специфичен морфогенетски фактор – *талусин*, кој придонесува за нормалниот развиток на талусите.



Слика 246. Псеудопаренхиматични, листовидни и сифонални зелени алги. А. *Cladophora glomerata* (кончеста зелена алга), филамент со дихотомно разгранети еднакви гранки и клетки кои содржат парietално поставен мрежест хлоропласт. Б. *Draparnaldia acuta* (кончеста зелена алга), филамент со бочни ограноци кои се соствени од многу помали клетки во однос на централната оска, и кои завршуваат во издолжени влакна. В. *Gongrosira fluminensis* (кончеста зелена алга), псеудопаренхиматичен талус формиран од серии на издигнати или супстратни, слабо разгранети филаменти. Г. *Ulva flexuosa* (кончеста кормоидна алга), паренхиматична форма која формира големи макроскопски цевки или листовидни талуси. Д. *Ulva flexuosa* дел од клетките на кората на надворешната површина. Ѓ. *Bryopsis ramulosa* (сифонална зелена алга), сифонален талус без преградни сидови и со многубројни јадра. (Скала = 25 μm ; преземено од Sheath and Wehr 2015).

Сифонокладалните форми на зелените алги се малубројни но доста специфични помеѓу сите останати алги. Типичните претставители припаѓаат кон родовите *Chaetomorpha*, *Cladophora*, *Rhizoclonium*, *Siphonocladus* и *Valonia*. *Valonia* (слика 250) го започнува својот развиток како голема меуреста сифонлана клетка (2-3 cm во пречник) која е прикрепена за подлогата со неразгранети ризоиди. Потоа, клетката започнува да се izdelува со прегради на поголем број издолжени клетки со различна големина; поситните се блиску до ризоидите, каде се нарекуваат *маргинални клетки* од кои ќе се создадат

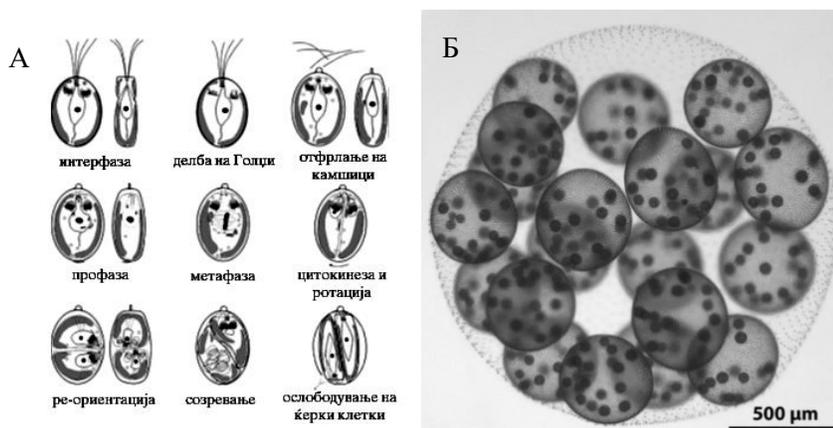


Слика 247. *Valonia utricularis* на морско дно

секундарни ризоиди. Покрупните клетки разраснуваат и се делат повеќекратно создавајќи го меурестиот дел на талусот. Главна одлика на сифонокладалната градба е присуство на многубројни јадра и клеточни органели во сегментите на талусот, кои се настанати со секундарни прегради во сифоналниот талус; оваа типична градба јасно е потенцирана кај *Cladophora* (слика 246).

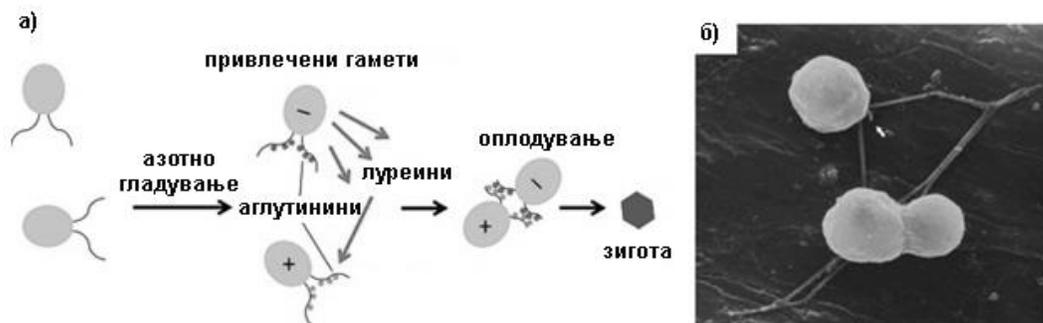
Размножување и циклус на развиток

Утврдени се поголем број видови бесполово размножување кај зелените алги, меѓу кои наједноставниот процес е делба на клетките, како и *фрагментација на колониите* на два или повеќе делови од кои ќе настанат нови колонии. *Формирање на зооспорите* најчесто се случува со смена во животната средина. Кај зелените алги зооспорите нормално се продуцираат во вегетативните клетки (на пр. *Ulothrix*, слика 238), а само кај неколку форми тие се продуцираат во специјализирани спорангиуми (на пр. *Derbesia*, слика 319). Зооспорите најчесто се формираат во помладите делови на конците, а по број се мултипликација на 2 кај еднојадрените родови. *Апланоспорите* немаат камшици и поседуваат клеточен сид кој се разликува од матичните клетки (на пр. *Trebouxia*, слика 283). За апланоспорите се мисли дека се пропаднати зооспори кои сепак имаат можност за создавање на нова алга со ртење. *Автоспорите*, од друга страна, се апланоспори кои се со иста градба како матичните клетки, и доста се чести кај хлорелите (*Chlorella*, слика 243). *Ценобиите* се колонии со дефиниран број на клетки распоредени на специфичен начин (на пр. кај *Volvox*, слика 242, 327) и со посебен тип на бесполово размножување. Ценобиите се размножуваат преку ќеркини мали колонии – *автоколони*, кои настануваат со здружување на зооспорите во самата матична колонија (наместо да излезат во надворешната средина и таму да создадаат посебни ценобии). При созревањето, ќеркините колонии-ценобии само растат зголемувајќи го својот волумен, но при тоа не се делат.



Слика 248. А – Шематски приказ на различните стадиуми на клеточна делба кај *Scherffelia dubia* (според Wustman et al. 2004); Б – Ценобија на *Volvox aureus* со бројни ќеркини колонии пред напуштање на матичната ценобија.

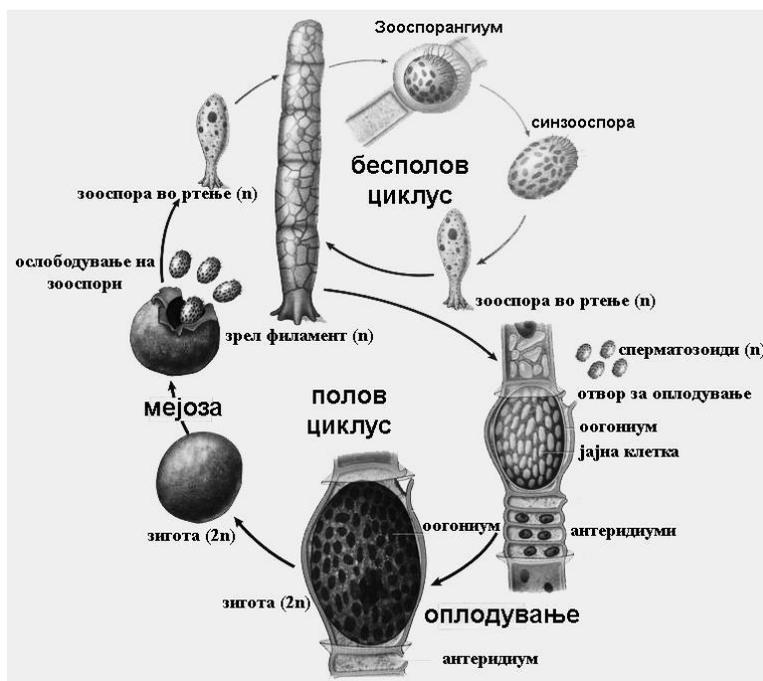
Половото размножување кај зелените алги е еволутивно стар процес и се одвива преку *изо*, *анизо*, *оогамија*, а понекогаш се забележува и *хологамија*. Најчесто гаметите се продуцираат во вегетативните клетки (изо и анизогамети), додека при оогамија во специјализирани клетки/органи или *гаметангиуми*. Повеќето зелени алги создаваат подвижни *зоогамети*, додека кај *Zygnematales* се среќаваат *апалногамети* или *амебовидни гамети*. Гаметогенезата е индуцирана, главно од измените во животната средина, но понекогаш е потребно присуство на двата различни пола. Во вториот случај, вегетативните клетки од едниот пол секретираат супстанции кои иницираат сексуална диференцијација кај соодветните клетки на спротивниот пол; оваа појава е честа кај *Volvocales*. Кај *Oedogonium* (слика 253) репродуктивните органи се формираат и без присуството на комплементарната нишка, но подоцнежното оплодување е под комплексна контрола од хормони. Кај другите родови понекогаш се продуцираат хемотактични материи од страна на јајната клетка за привлекување на сперматозоидите. Кај изогамните видови, во период на гладување (азотно гладување) се продуцираат полово различните гамети кои се среќаваат во водата и веднаш се спојуваат преку реакција на *аглутинација*. Аглутинацијата е овозможена преку *аглутинин молекули* (големи мономерни гликопротеини) кои се наоѓаат на мембраната на камшиците. Предните делови на гаметите фузионираат создавајќи зигота која извесно време се движи, секретира дебел клеточен ѕид, и по период на мирување преку мејоза продуцира хаплоидни зооспори.



Слика 249. Полов процес кај *Chlamydomonas*. (а) Шематски приказ на полов процес кај *Chlamydomonas*. Азотното гладување индуцира продукција на гамети од вегетативните клетки. Гаметите поседуваат полово специфични аглутинини на камшиците. Во зависност од видот, гаметите се приближуваат или случајно или по пат на привлекување со феромони *луреини*, излачени од „женските“ гамети. Аглутинините предизвикуваат спојување на гаметите во зигота. (б) Три клетки на *Chlamydomonas*, спосени со камшиците, долните две започнуваат со фузионирање за формирање на зигота (според Frenkel et al. 2004).

Сите зелени алги кои полово се размножуваат имаат и соодветен циклус на развиток – *хаплонтен*, *диплонтен* или *хапло/диплонтен* циклус. Најголемиот број поседуваат хаплонтен животен циклус (слика 250) каде единствено јадрото на зиготата е диплоидно, додека сите останати сегменти на алгата се хаплоидни. Кај слатководните претставители зиготата исто така е и форма за преживување на неповолните услови –

хипнозигота. Тие поседуваат дебел клеточен ѕид и 'ртат во нова алга, по период на мирување. Отпорни на неповолните услови, тие исто така служат и за пренесување на алгите помеѓу живеалиштата; многу од ефемерните слатководни живеалишта развиваат алгална флора единствено по транспортот на алгите преку атмосферата. **Диплонтниот** циклус е многу редок и се јавува единствено кај родот *Valonia*. **Хапло/диплонтниот** циклус на развој се јавил повеќекратно во еволуцијата на различни организми независно еден од друг – кај зелените алги од редовите Cladophorales, Trentepohliales и Ulvales, како и кај вишите васкуларни растенија. Овој циклус најчесто е проследен со **изоморфна смена на генерации** (типично за класата Ulvophyceae); **хетероморфната смена на генерации** е утврдена само кај видот *Blindingia minima* и кај фамилијата Gomontiaceae. Во некои случаи (кај родовите *Halicystis-Derbesia*) хетероморфноста на гаметофитот и спорофитот придонела до опишување на различни родови за ист вид алга.



Слика 250. Хаплонтен циклус на развој кај пресноводниот род *Oedogonium*.

Еколошки и биолошки одлики

Зелените алги имаат претставители во сите еколошки групи, но сепак најголемиот дел припаѓа кон хидрофитонот (водени организми). Тие се главно пресноводни организми и се богат и разнообразен дел на фитопланктонот (класите Chlorophyceae и Trebouxiophyceae); далеку помал дел припаѓаат кон фитобентосот на пресните (класа Chlorophyceae) и на морските води (класа Ulvophyceae).

Зелените алги во фитопланктонот на пресните води се застапени со бројни видови кои обилно се развиваат. Сепак, „воден цвет“ во кој се доминираат само еден или неколку

претставители се многу ретки. Најчестите такви појави се однесуваат на масовен развој од *Botryococcus braunii* (слика 270) за кои постојат докази дека предизвикале помор на рибите во екосистемите каде се појавиле.

Претставителите на класата Ulvophyceae се главно морски бентосни организми кои претполагаат топли тропски и суптропски мориња каде некои од калцифицираните видови учествуваат во создавањето на коралните спрудови (*Halimeda* spp.). Во плитките крајбрежни тропски лагуни многу често обилно се развиваат видовите на *Caulerpa*, *Halimeda*, *Penicillus* и *Udotea*, каде предизвикуваат карактеристична силно зелена боја на песочното дно. И во топлите мориња се развива слична бентосна флора од зелени алги, додека составот на нивните заедници во студените мориња на двете хемисфери е многу поразличен. Во основа, морските зелени алги можат да се определат како плитководни, односно се распространети на најмалите длабочини во однос на другите алги, поради тоа што ги главно ги користат црвените делови на светлосниот спектар.

Бентосните морски и пресноводни зелени алги се прикрепуваат на различни супстрати, подводни камења и карпи, черупки на мекотели, потопени предмети во водата и друго. По Медитеранот денес најчесто се среќаваат видовите на редот Ulvales, како *Ulva intestinalis* и *Ulva rigida*, форми кои се карактеристични за плитки води обогатени со хранителни азотни и фосфорни соединенија. Редот вклучува алги кои имаат високо фреквентна фотосинтеза и брза репродукција во која учествуваат подвижни клетки кои брзо се прикрепуваат за супстратот и ги користат бикарбонатите како неограничен извор на јагленород. Исто така, овие алги имаат можност за усвојување на биогени материи кои постојано или периодично се испуштаат во средината. Сите овие особини, во комбинација со големиот многуклеточен спорофит, обезбедуваат широко распространување и доминација на овие алги во многу мориња. Во пресноводните екосистеми слична улога имаат формите на редот Cladophorales, кои имаат слични физиолошки карактеристики како морските Ulvales, и доминираат во органски оптоварените речни и езерски екосистеми, каде се чест супстрат за масовен епифитски раст на другите алгални групи, како дијатомите или сино-зелените алги.

Некои зелени алги се населуваат на површината на зоопланктонските форми, односно се *епизоични*. Многу други видови се епифити на другите алги и васкуларни водни растенија, какви се претставителите на морскиот род *Spongomorpha*, или пресноводните форми на *Aphanochaete*, *Chaetonema* и *Oedogonium*. Утврдени се и зелени алги *ендолити*, кои се вгнездуваат во варовнички супстрати – черупки на мекотели, корални црвени алги и во талусите на други зелени алги инкрустрирани со калциум карбонат. Типичен ендолитски морски род е *Ostreobium*.

Релативно голем број на видови од зелените алги се терестични, или аерофилни. Некои се типични за почвена површина со неутрална до слабо кисела реакција. Други се развиваат по кората на дрвјата или по дрвени предмети образувајќи карактеристични зелени (*Apatococcus*, *Prasiola*) или портокалово-црвени (*Trentepohlia*) наслаги. По листовите на дрвата, главно во тропските и суптропските зони, се развиваат видовите на

родот *Phycopeltis*, кој образува карактеристични плоснати кругови по листовите. На истите живеалишта се среќава паразитскиот род *Cephaleuros*.

Зелените алги се составен дел и на пештерската флора со сличен број на видови како и сино-зелените алги. Сепак, релативно мал број на форми се развиваат во различните екстремни живеалишта (*екстремофили*). Тука припаѓаат условно термофилните форми на *Cladophora* sp., *Hydrodictyon reticulatum*, *Oedogonium intermedium* и *Pithophora oedogonia* кои се среќаваат и при температури од 41°C. Екстремофили се и *крифилните форми* кои се населуваат на површината на снегот и мразот и го обојуваат црвено (како *Chlamydomonas nivalis*) поради натрупување на *хематокром* во своите монадни клетки. Исклучително екстремни се *ацидофилните форми* како *Dunaliella acidophila* (која населува води со рН реакција пониска од 1) како и *халофилните жители* на хипер солениите води – *Dunaliella halina* и *D. viridis*.

Биологијата на зелените алги *ендофити* во различни организми сè уште не е доволно разјаснета. Во листовите на вишите водни растенија како *Arisarium*, *Potamogeton* и *Lemna* утврдени се различни видови на зелените алги од родовите *Phyllosiphon* и *Chlorochytrium*. Интересна е биологијата на видот *Chlorocystis cohnii* кој е пронајден во клетките на силикатните алги од родот *Navicula* s.l., но, исто така, и во клетките на морските црвени алги од родот *Polysiphonia* како и во клетките на *Ulva*. Релативно голем број на зелените алги влегува во различни биотички односи, како *симбионти* или *паразити*, со што наведените ендоефитни алги стекнуваат и таква улога во природата.

До денес не е познато дека кој било претставител од зелените алги предизвикува токсичен „воден цвет“ во фитопланктонот, но некои форми (*Hydrodictyon* – слика 278) се способни за продукција на обилна фитомаса, со што ги менуваат карактеристиките на водениот екосистем - мирисот и квалитетот на водата, пред сè. Како е објаснето погоре, претставителите на морскиот род *Ulva* се способни за брз развој во услови на загадена морска средина и со тоа предизвикуваат појава наречена *зелена плима*. Има индикации дека *Ulva fenestrata* и *Ulva obscura* имаат можност за синтеза на токсични материи.

Помеѓу зелените алги постојат и *инванзивни видови*, како што се претставителите на морските родови *Caulerpa* (слика 324) и *Codium* (слика 320). Тие се размножуваат екстремно брзо (до 2 cm дневно) преку своите столони со што физички ги препокриваат сите автохтони бентосни растенија и создаваат целосно нова средина во која драстично се намалува бројот на сите видови флора и фауна.

Употреба на зелените алги

Зелените алги се едни од основните *примарни продуценти* во пресноводните и терестичните екосистеми. Морските калцифицирани форми на редот *Dasicladales* имаат голема улога во исталожувањето на варовничките наслаги на дното во текот на милиони години. Цели региони на Алпите се формирани со нивните наслаги поради што тие претставуваат добри индикатори на палеоклиматските услови. Во регионот на големиот корален грбен кај Австралија, во близина на Бахамите и Флорида, оваа улога на

исталожувач на варовник ја има родот *Halimeda* од редот *Caulerpales*, кој покрива големи површини на морското дно на длабочино до 100 метри. Од друга страна, пресноводниот род *Botryococcus* (Trebouxiales), за кој постојат фосилни наоди од периодот на Карбон, е богат со јагленоводороди *алкадиени*, *ботриококцени* и *ликопадиени*, поради кои тој е еден од основните извори на *терциерни фосилни горива*.

Поголем број зелени алги служат како модел системи или се со значителна економска важност. Уште во 1948 година, Melvin Calvin ги користи културите на *Chlorella* за да ги проучува реакциите на фотосинтезата кои не се зависни од светлина (Calvin and Benson 1948). Експериментите со гиганските клетки на *Acetabularia* утврдија дека јадрото на клетките ја содржи генетската информација која го управува клеточниот циклус и развој, и предвидуваат постоење на иРНК пред утврдувањето на нејзината структура (Hämmerling 1953). *Acetabularia*, заедно со другите зелени алги со гигантски клетки (како *Valonia*, *Chara* и *Nitella*) исто така служат како експериментални организми за електрофизиолошките истражувања и студии на морфогенезата (Mine et al. 2008). Коњугалната алга *Mougetia* имаше клучна улога во откривањето на активноста на *фитохромот* во развитокот на растенијата (Winands and Wagner 1996). Физиологијата и биохемијата на халофилната *Dunaliella salina* беше предмет на интензивни проучувања. Оваа алга е една од најважните индустриски микроалги поради својата особина да продуцира масивни количества на β -каротен кој може да се искористи за комерцијални цели како потенцијален супстрат за биогориво (Tafresh and Shariati 2009). Едноклеточната *Chlamydomonas reinhardtii* долго време се користи како модел систем за проучување на фотосинтезата, биогенезата на хлоропластите, структурата и функцијата на камшиците, препознавање на клетка со клетка, циркадијани ритми, и контролата на клеточниот циклус поради добро дефинираната генетика и развиените методи за трансформација на јадрото и хлоропластите (Herron et al. 2009).

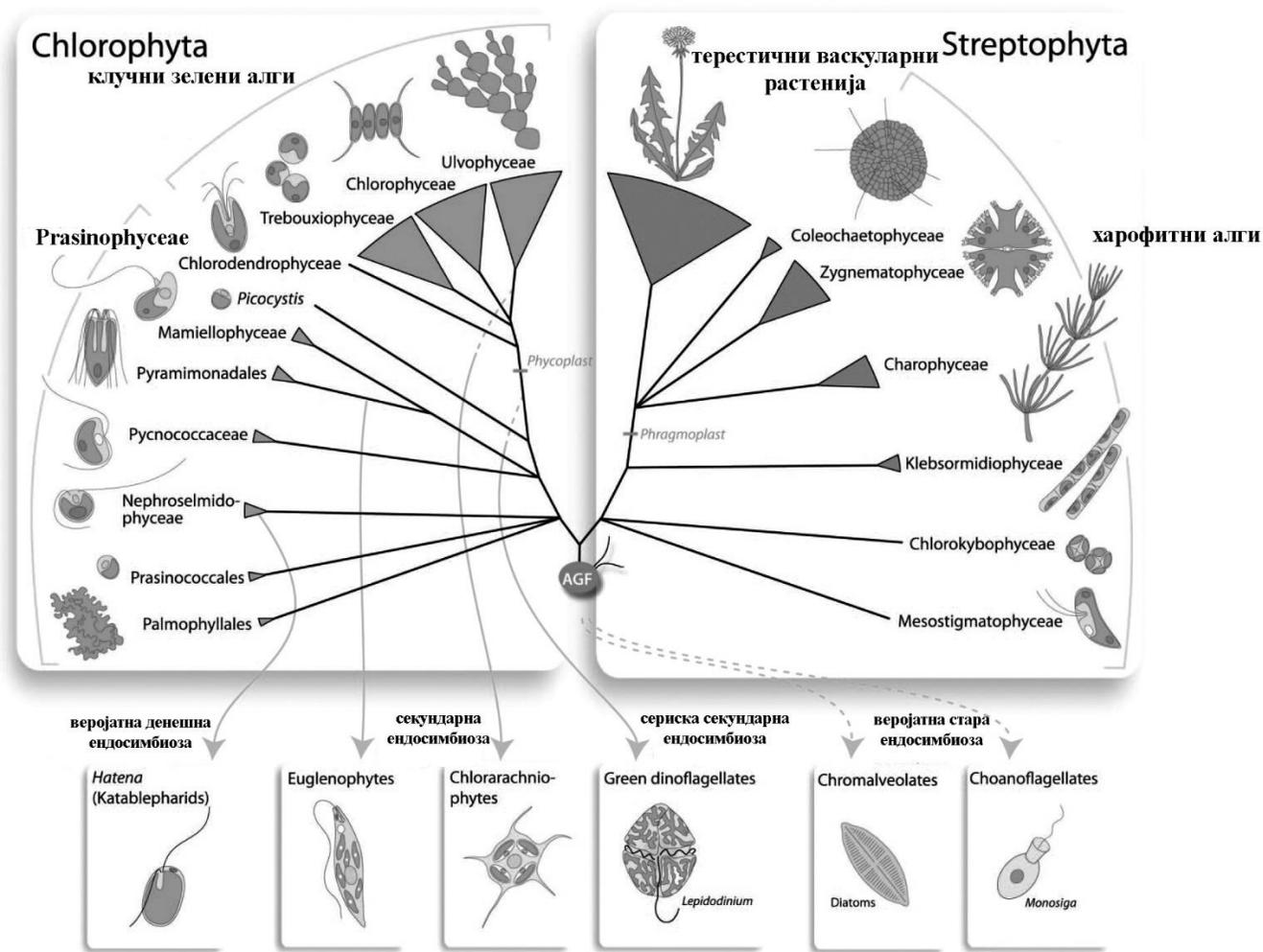
Monostroma grevillei, *Caulerpa lentillifera*, видови на родот *Enteromorpha*, како и различните форми на *Ulva*, често се користат во исхраната на населението на далечниот Исток, додека *Codium fragile* се користи во козметиката.

Филогенија и еволуција

Тековната хипотеза за еволуцијата на зелената еволутивна линија на фотосинтетски еукариоти (ткнр. Viridiplantae) претпоставува рано издвојување на две јасни групи: Chlorophyta и Streptophyta (Lemieux et al. 2007). Chlorophyta ги опфаќа поголемиот дел на зелените алги, додека Streptophyta ги сочинуваат харите (парафилетска група на зелените алги) и почвените васкуларни растенија (слика 251).

Зелените алги се многу застапени и разновидни во водените и некои терестични живеалишта. Тие имаат клучна улога во глобалните екосистеми во текот на стотици милиони години. Еволуцијата на терестичните растенија од зелениот предок беше клучен еволутивен чекор во историјата на животот на нашата планета кој доведе до драматични промени во животната средина на планетата овозможувајќи развиток на терестичните

екосистеми (Kenrick and Crane 1997). „Зелената еволутивна линија“ започнува со ендосимбиотска врска помеѓу хетеротрофна еукариотска клетка и сино-зелена алга која станува стабилна клеточна органела, подоцна пластид. Оваа примарна ендосимбиоза, која најверојатно се случи пред 1-1,5 милијарди години (Yoon et al. 2004), ги означува почетоците на првите аеробни фотосинтетски еукариоти.



Слика 251. Преглед на филогенетските односи на зелената еволутивна линија (горе) и ширењето на ‘зелените гени’ во други еукариоти (долу). AGF – исходен зелен флагелат.

Понатамошниот еволутивен развој на овој примарен еукариот кој содржи пластид (цијанобактерија) доведува до создавањето на „зелената еволутивна линија“, како и на црвените алги и *глаукофити*. Од оваа почетна точка, фотосинтезата се раширува помеѓу различните еукариотски протисти преку секундарната и терциерна ендосимбиоза, кои вклучуваат „заробување“ на зелена или црвена алга од страна на хетеротрофните протисти (Keeling 2010). Секундарната ендосимбиоза која вклучува зелена алга како автотрофен партнер создаде три различни групи на алги: *хлорархнофити*, фотосинтетски

еуглени и „зелени“ динофлагелати. Другите еукариотски групи на алгите како *криптофити*, *хаптофити*, фотосинтетски *страменоцити* (на пр. дијатомеи, хризофити, и кафеави алги) и *динофлагелати*, ги добиваат своите пластиди преку ендосимбиоза со црвена алга (Baurain et al. 2010).

Зелената еволутивна линија е доста стара, но нејзиното прецизно датирање се јавува како тешка задача поради многу ретките фосилни докази. Најраните фосили означени како зелена алга потекнуваат од Прекамбриумот (1,2 милијарди години), но сепак со контраверзна природа (Cavalier-Smith 2006). Цврстите надворешни сидови на *празиофитски цисти* добро се сочувани во фосилните депозити и посебно се застапени и разнообразни во ерата на Палеозоикот (пред ~250-540 милиони години – м.г.). Кончестиот фосил на *Proterocladus* (пред ~750 м.г.) беше утврден како сифонокладална зелена алга (Cladophorales) (Butterfield 2009). Најстарите сигурни докази за сифоналните морски алги (Bryopsidales, Dasycladales) и харите (Charophyceae) потекнуваат од Палеозоикот (Verbruggen et al. 2009). Најраните утврдени фосили на терестичните растенија се проценети за Среден Ордовициум (~460 м.г.). Анализите на молекуларниот часовник ја проценуваат староста на зелената линија помеѓу 700 и 1.500 м.г. (Herron et al. 2009).

Класификација

Класификацијата на зелените алги е предмет на бројни публикации, посебно во контекстот на потеклото на терестичните растенија, и сè уште е доста контраверзна (Leliaert et al. 2012). Првичните хипотези за филогенијата на зелените алги ги следат трендовите на развојот на морфолошката сложеност на талусите (Fritsch 1935; Fott 1971). Според тогашните сознанија беше логично да се заклучи дека со текот на еволуцијата едноклеточните флагелати, преку губење на камшиците, создаваат неподвижни кокоидни клетки, а кои со понатамошната еволуција создаваат повеќеклеточни или сифонални форми преку својата организација во различни групации. Вака поставената еволутивна организација подразбираше дека морфолошките форми кои се организирани во два или три димензионален простор имаат потреба од напредна контрола на развојот поради што се јавуваат подоцна во еволуцијата. Конечен резултат на ова еволутивно размислување беше потеклото на терестичните растенија од морфолошки сложените кончести зелени алги (Pascher 1914), и секако поделбата на зелените алги во традиционалните класи Volvocophyceae (едноклеточни и колонијални монадни форми со камшици), Tetrasporophyceae (кокоидни клетки поместени во слузеста маса – капсална градба), Protococophyceae (кокоидни едноклеточни и колонијални форми), Ulotrichophyceae (кончести форми и форми со паренхиматична градба), Siphonophyceae (сифонални и сифонокладални форми) и Conjugatorphyceae (едноклеточни и кончести форми кои се размножуваат со коњугација) кои ги опфаќаат главните морфолошки еволутивни линии на развојот.

Големо количество на нови информации во однос на ултраструктурата на клетките на зелените алги и нивните животни циклуси достигнати се во текот на 1980-те години

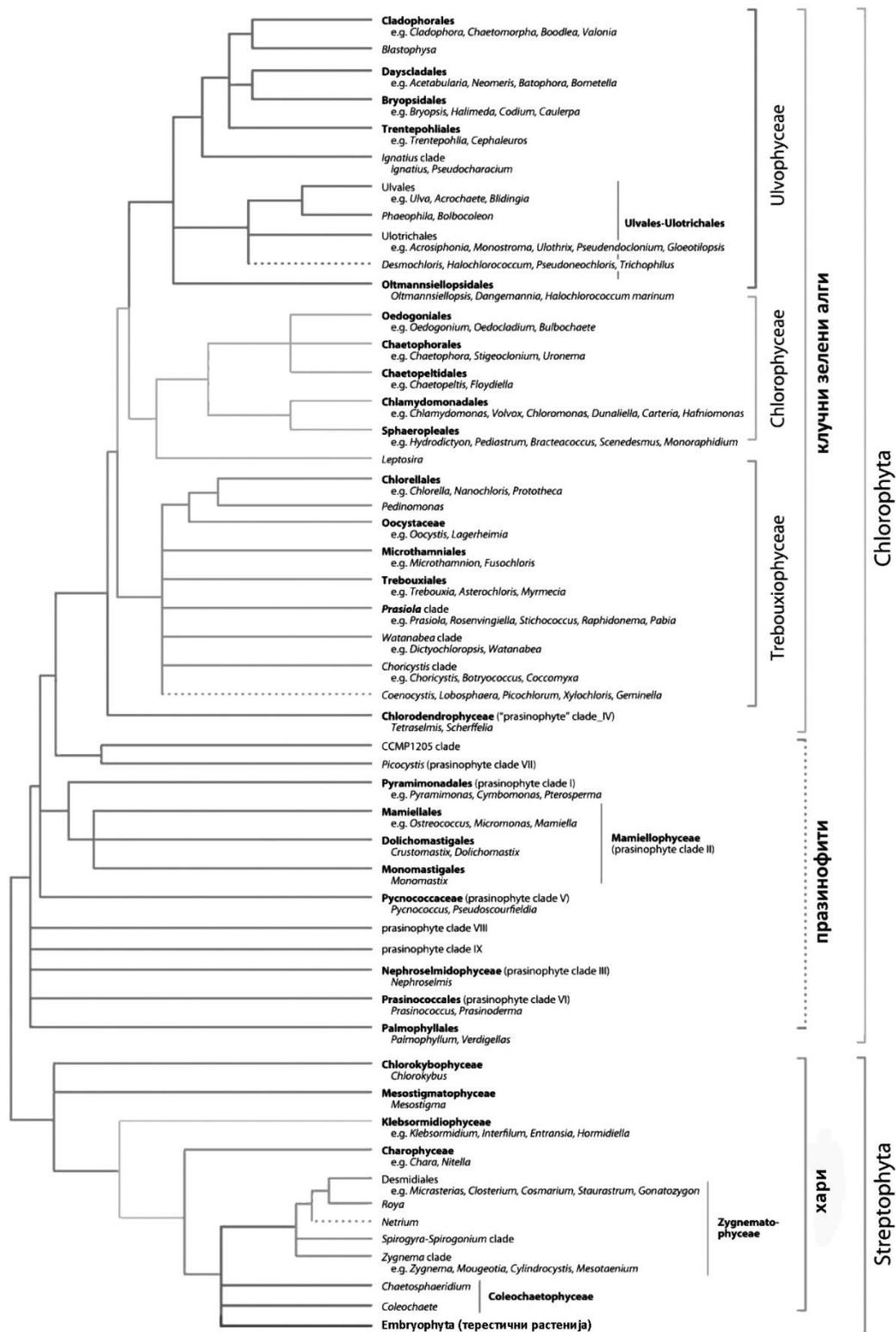
(Round 1984). Овие податоци доведуваат до целосна реевалуација на еволутивните врски и ревидирана класификација на зелените алги, примарно базирани на ултраструктурата на флагеларниот апарат и процесите на митозата и клеточната делба (van den Hoek et al. 1988). За овие одлики важи верувањето дека тие ги отсликуваат вистинските филогенетски односи поради нивната улога во фундаменталните процеси на репликацијата на клетките и нивната подвижност, со што се помалку подложни на *конвергентната еволуција* (развиток на слични особини или органи кај филогенетски несродни видови, како прилагодба на слични услови на живот) во однос на крупните морфолошки карактеристики. **Филогенетската хипотеза** базирана на ултраструктурата на клетките претпоставува рано издвојување на многубројни флагелатни едноклеточни форми од кои поединечни претставители еволуираат во покомплексни зелени алги. Сепак, покрај својата вредност во однос на поставувањето на основите на природната класификација на зелените алги, ултраструктурните карактеристики на различните познати видови до сега не успеваат да ги разјаснат филогенетските односи помеѓу главните еволутивни линии на зелените алги.

Во поново време, добиените докази на сите нивоа укажуваат дека зелените алги имаат три јасни еволутивни (монофилетски) линии – Ulvophyceae (морски), Trebouxiophyceae (терестични) и Chlorophyceae (пресноводни) – таканаречена UTC еволутивна гранка. Од нив рано се издвојува уште една специфична линија – Prasinophyceae (главно морски планктон) чија филогенетска поврзаност со главната зелена еволутивна линија сè уште не е доволно јасна (слика 252). Но, истражувањата и понатаму продолжуваат и презентираат нови докази (Fučíková et al. 2014). Според нив, единствено Chlorophyceae имаат јасна **монофилетска** поврзаност, додека сите останати класи се најверојатно **поли** или **парафилетски**, поради што и UTC-концептот е веќе застарен.

Со цел за современо претставување на таксономските и филогенетски карактеристики на зелените алги и нивните парафилетски сродници, прازیнофитските алги и харите, а секако и за прегледно систематизирање на повеќе од 600 родови со над 6.400 до денес опишани видови, ја користиме класификацијата на Leliaert et al. 2012 според која зелените алги се изделени на два типа Chlorophyta и Streptophyta. Во Chlorophyta постојат две парафилетски филогенетски линии – клучни зелени алги и прازیнофити, додека во Streptophyta се поместени харите, целата група на коњугални зелени алги, како и терестичните растенија.

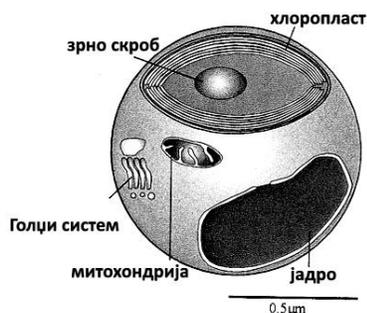
Тип Chlorophyta Класа Prasinophyceae

Prasinophyceae ги опфаќаат примитивните зелени алги со камшици чии асиметрични клетки се прекриени со луспи изградени од кисели полисахариди. Класата денес претставува збир на сите претставители на зелените алги кои поседуваат примитивни карактеристики за повеќето одлики кои се користат за дефинирање на



Слика 252. Реконструкција на филогенетските врски помеѓу зелените алги базирана на молекуларни податоци (според Leliaert et al. 2012).

другите класи (Fawley et al. 2000). Некои од видовите немаат камшици, други немаат лушпи на површината, а *Ostreococcus tauri* (слика 253) не поседува ни едно ни друго, има помалку од 1 μm во пречник и е најмалата еукариотска алга позната денес. Празинофитските алги, главно, припаѓаат кон морскиот фитопланктон каде можат да бидат значителна компонента на приобалниот комплекс на примарните продуценти. Класата содржи околу 16 рода со 180 видови, главно морски, но и бракични и пресноводни жители. Опишани се и неколку фотосинтетски ендосимбионти во различни хетеротрофни организми, како на пример *Tetraselmis convolutae* која живее во тулбелариски црв *Convoluta ruscoffensis*.



Слика 253. Општа организација на клетката на *Ostreococcus tauri*.

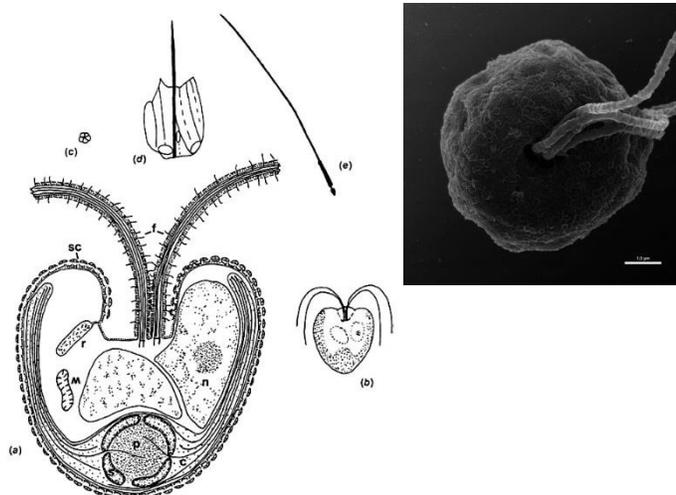
Иницијалните анализи базирани на 18S rDNA откриваат дека не постои монофилетска класа „Prasinophyceae“, туку се утврдени парафилетски групации на седум монофилетски групи празинофити во основата на Chlorophyta (Guillou et al. 2004), од кои само три се до денес опишани како независни класи и тоа: Chlorodendrophyceae, Nephroselmidophyceae и Mamiellophyceae (Yamaguchi et al. 2011). За празинофитските алги се смета дека се клучни за објаснувањето на еволутивните линии и радијација во рамките на зелените алги, како и редукција на клетките кај поединечните еволутивни линии (Turmel et al. 2009a).

Pyramimonas obovata (слика 254) има срцевидни клетки со четири камшици кои излегуваат од од вдлабнувањето на предниот дел на клетката. Алгата поседува три различни слоеви на лушпи на клетката и два слоја на камшиците. Лушпите се формираат во диктиозомите, од каде се транспортираат во специјална везикула за лушпи, а оттаму кон површината на клетката.

Видовите на родот *Pyramimonas* се адаптирани за живот во регионите на делување на плимата. Нивните клетки ги предвидуваат плимските бранови преку внатрешен циркадиски осцилатор и се повлекуваат внатре во песокот каде се задржуваат за зрнциата песок со своите камшици. По повлекувањето на плимата нивните клетки се извлекуваат од песокот и се искачуваат на површината.

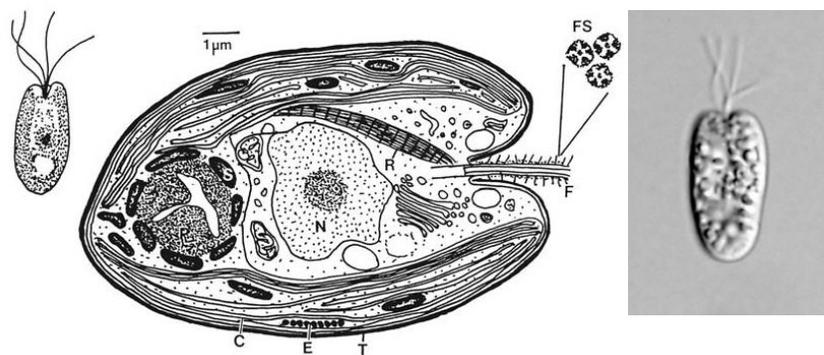
Морфолошки сличен род е *Tetraselmis* (слика 255) исто така жител на морските екосистеми. Неговите клетки се овални и опкружени со тека (куќичка) која е изградена со преклопување на многубројни ѕвездовидни лушпи продуцирани во Голџиевиот апарат. Во предното вдлабнување на клетката вметнати се четири камшика кои се прекриени со влакна и лушпи. Поседуваат чашковиден хлоропласт со базален пиреноид. Јадрото е поставено во центарот на клетката над кое се наоѓа Голџиевиот апарат.

Слика 254. *Pyramimonas obovata*. (a) Цртеж на клетката со приказ на органелите, два од четири камшика, и слој на луспи по клетката и камшикот. (b) Цела клетка, (c) Внатрешна лушпа на камшикот, (d) Надворешна лушпа на камшикот, (e) Влакно на камшикот. Десно – СЕМ фотографија на жива клетка.



Родот *Tetraselmis* беше изделен на бројни родови, како *Tetraselmis*, *Platymonas* и *Prasinocladus*, но подоцна е утврдено дека тие се многу слични меѓусебе. Поради тоа, денес таксономски родот е изделен на два подрода: *Tetraselmis*, со сферични пиреноиди во кои се протегаат тесни канали од цитоплазма, и *Prasinocladia*, каде во пиреноидот се вметнува единечен меур од јадрото поради што пиреноидот има чашковидна форма на микроскоп.

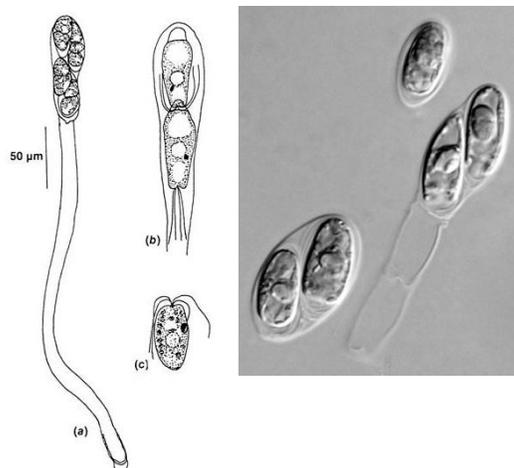
Слика 255. Цртеж на клетка од *Tetraselmis*. (C) Хлоропласт, (E) стигма, (F) камшик, (FS) луспи на камшикот, (N) јадро, (P) пиреноид, (R) ризопласт, (S) скроб, (T) тека. Десно – СМ фотографија на клетка од *Tetraselmis verrucosa*.



Алгите на подродот *Prasinocladia* растат во форма на густа жолто-зелена прекривка врз камењата или черупките на мекотелите во близина на линијата на горната плима, во поголемиот број на морски екосистеми во умерената температурна зона. Во состојба на зрели сесилни вегетативни клетки (слика 256), се забележуваат два до четири протопласта во апикалната зона на клеточниот сид. Зооспорите се ослободуваат преку пукнатина на апикалниот дел на сидот. Зооспорите со четири камшика кусо време активно се движат, потоа се зацврстуваат, ги губат камшиците и секретираат сид. Ртењето на зооспорите настапува веднаш по зацврстувањето со секреција на надворешниот клеточен сид. Протопластот може да се подели на две клетки и да формира нови тубуси.

Слика 256. Шематски приказ на *Tetraselmis* подрод *Prasinocladia*. (a)

Веgetативни клетки на дршки, (b) Зооспори во рамките на дршките, (c) Зооспора (според Proskauer, 1950). Десно – СМ фотографија на *Prasinocladus ascus*.



Тип Chlorophyta Класа Chlorophyceae

Претставителите на оваа класа поседуваат големо разнообразие на нивото на организација на талусот. Некои се слободнопливачки флагелати, едноклеточни (монадни) или колонијални форми, други се кокоидни или палмелоидни неподвижни видови. Постојат и повеќеклеточни кончести или сифонални форми.

Кај флагелатните форми клетките се обвиткани со гликопротеинска обвивка, додека неподвижните кокоидни форми имаат цврсти полисахаридни клеточни ѕидови. Присуство на целулоза е докажано во клеточните ѕидови на поедничните кокоидни и кончести претставители.

Размножувањето е најчесто преку формирање на репродуктивни клетки со камшици, кои се 2-4 на број и апикално поставени во клетките; неколку фамилии создаваат зоиди со многубројни камшици кои се слични на вегетативните клетки. Ретко се среќаваат видови со репродуктивни клетки без камшици или такви кои ги продуцираат и двата типа.

Видовите кои полово се размножуваат секогаш имаат хаплонтски животен циклус. Единствената диплоидна клетка е зиготата, која се нарекува и хипнозигота поради способноста да преживеат неповолни услови. Половиот процес, во зависност од формата и големината на гаметите, може да биде изогамија, анизогамија или оогамија.

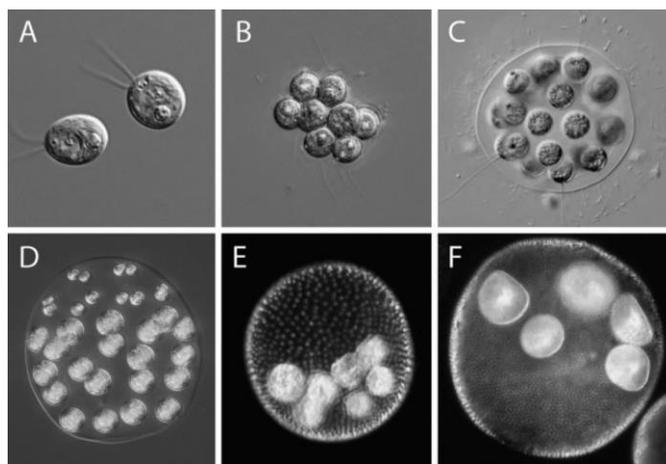
Познати се околу 355 родови кои опфаќаат околу 2.650 видови на зелени хлорофитни алги. Најголем број на таксони се јавуваат во пресните води, но утврден е и релативно голем број на терестични форми. Само мал број на видови се утврдени во бракични и морски живеалишта.

Класата Chlorophyceae е поделена на следните поважни редови: **Volvocales** – вегетативни клетки подвижни и со камшици (монадна градба); **Tetrasporales** – колонии без камшици со неподвижни клетки вметнати во слузеста обвивка (капсална градба), можно присуство на псеудоцилии; **Prasiolales** – морски, слатководни или терестични алги составени од една клетка, куси филаменти или мали плочести талуси; **Chlorellales** –

едноклеточни или колонијални алги, вегетативните клетки неподвижни (кокоидна градба); **Trebouxiales** – зелени терестични алги чести, во симбиоза со габите, во лишаи; **Sphaeropleales** – неразгранети филаменти кои новите клеточни сидови ги прават во внатрешноста на старите филаменти, со што се создаваат Н-образни фрагменти; **Chlorosarcinales** – ќеркините клетки се задржуваат во рамките на мајчината клетка, нема плазмодезми; **Chaetophorales** – разгранети или некончести алги, плазмодезми пруситни; **Oedogoniales** – еднојадрени кончести слатководни алги со единствен тип на клеточна делба, подвижните спори и гамети со венец на камшици на апикалниот пол.

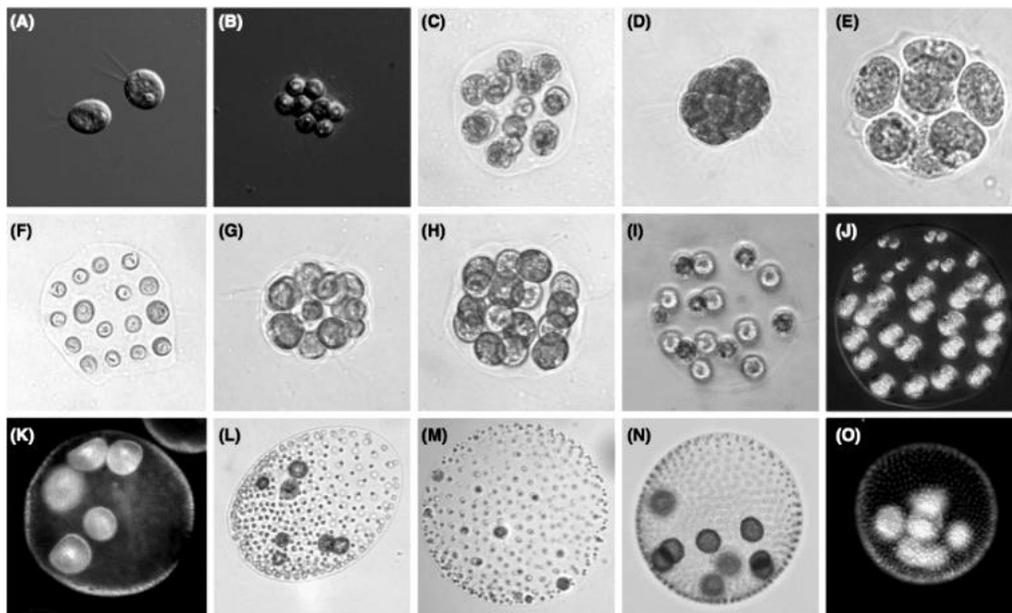
Ред Volvocales

Кај волвокалните зелени алги вегетативните клетки поседуваат камшици и се подвижни; тие можат да бидат едноклеточни или повеќеклеточни. Доколку се повеќеклеточни, бројот на клетките во вегетативната колонија е мултипликација на бројот два. Алгите на овој ред скоро во целост се слатководни, при што посебно се застапени во водните екосистеми обогатени со азотни соединенија (еутрофни води). Еволутивниот приказ на развитокот на комплексноста на организацијата на талусот кај оваа група прикажан е на слика 257.



Слика 257. Волвокални алги – еволуција на комплексноста на хабитусот. **A:** *Chlamydomonas reinhardtii*, едноклеточен сродник на *Volvox* со два камшика на предниот дел од клетката. *C.reinhardtii* се издвојува од повеќеклеточните волвокални алги пред околу 250 милиони години. **B:** *Gonium pectorale*, рамна или малку искривена плочеста колонија која содржи 8-32 клетки (8 во овој случај), сите усмерени во ист правец. **C:** *Eudorina elegans*, сферична колонија со 32 недиференцирани клетки. **D:** *Pleodorina starrii*, а делумно диференцирана сферична колонија до 64 клетки (32 во овој случај); малите клетки на горниот дел од колонијата се диференцирани соматски клетки специјализирани за движење, додека поголемите клетки имаат улога на репродуктивни клетки и служат за движење. **E:** *Volvox carteri*, сферична колонија са околу 2,000 мали соматични клетки поставени на периферијата на колонијата, и неколку многу поголеми репродуктивни клетки. **F:** *Volvox barberi*, сферична колонија со околу 30,000 мали соматични клетки на периферијата и неколку многу поголеми репродуктивни клетки, кои започнале да се развиваат во ќеркини колонии, а дел од нив се и во процес на инверзија. *Volvox barberi* се издвоил од останатите видови на родот *Volvox* пред околу 200 милиони години и претставува исклучителен пример на еволутивна конвергенција. (преземено од Leliaert et al. 2012).

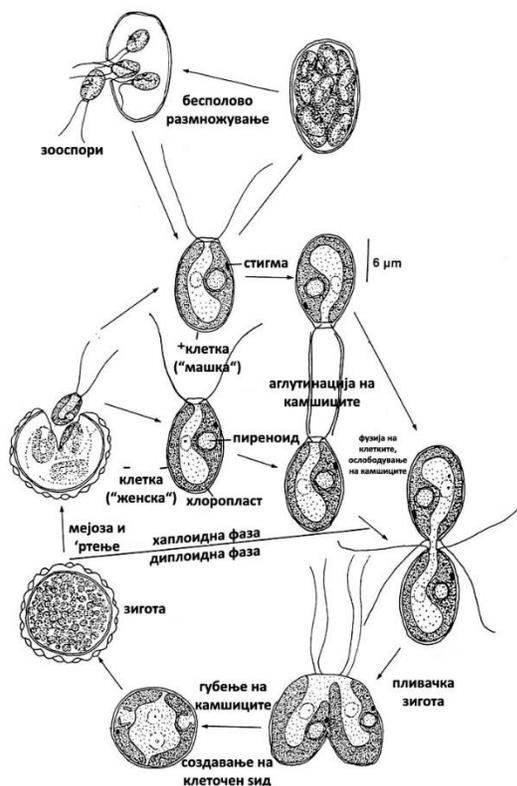
Редот опфаќа две важни фамилии: **Chlamydomonadaceae** – еноклеточни алги, и **Volvocaceae** – колонијални алги кои изградуваат *ценобии* (колонии со дефиниран број на клетки устроени на специфичен начин). Дел од видовото разнообразие на волвокалните алги прикажан е на слика 258.



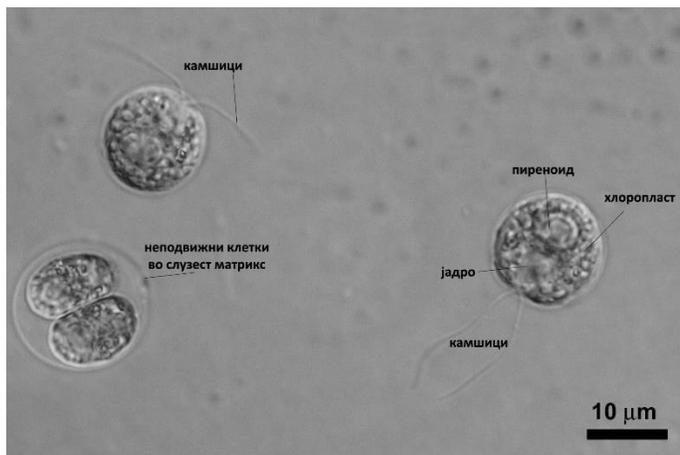
Слика 258. Претставители на волвокалните алги. (A) *Chlamydomonas reinhardtii*, (B) *Gonium pectorale*, (C) *Astrephomene gubernaculiferum*, (D) *Pandorina morum*, (E) *Volvulina compacta*, (J) *Pleodorina starrii*, (K) *Volvox barberi*, (L) *Volvox ovalis*, (M) *Volvox gigas*, (N) *Volvox aureus*, (O) *Volvox carteri*.

Фамилија Chlamydomonadaceae

Фамилијата Chlamydomonadaceae е составена од 64 рода со околу 940 видови. Најбројни со видови се родовите *Chlamydomonas*, *Chloromonas*, *Lobomonas*, *Carteria*, *Dunaliella*. Оваа фамилија ги опфаќа еноклеточните волвокални алги, при што сите родови поседуваат по едно јадро и главно чашковиден хлоропласт. Видовите на родот *Chlamydomonas* се еноклеточни организми со два еднакви камшика кои можат лесно да се одгледуваат и манипулираат во култури. Клетките со по едно јадро најчесто имаат чашковиден, базален хлоропласт со централен пиреноид (слика 259). Две контрактилни вакуоли се поставени во основата на камшиците, со или без стигма на предната страна на хлоропластот. Кога расте на почва, или на цврста подлога во лабораторија, *Chlamydomonas* создава неподвижни клетки во желатинозни колонии (слика 259-1). Доколку овие колонии се прекријат со вода, се формираат подвижни еноклеточни клетки. Видовите на овој род се широко распространети во пресните води и влажни почви со висока концентрација на азот.



Слика 259. Животен циклус на *Chlamydomonas moewusii*. (преземено од Brown et al. 1968).



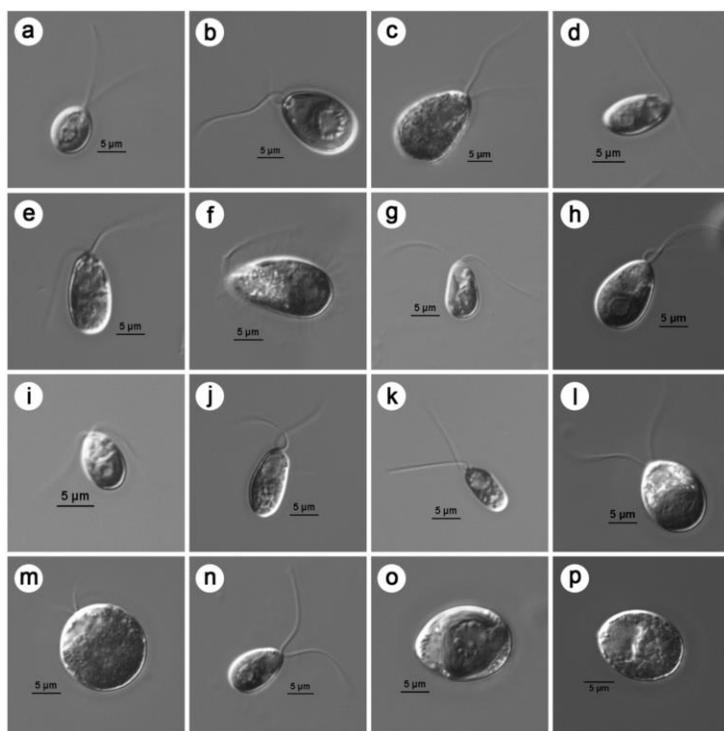
Слика 259-1. Подвижни и неподвижни клетки на *Chlamydomonas cf. orbicularis*.

Бесполовото размножување започнува со клетки во мирување кои најчесто ги отфрлаат камшиците. Протопластот потоа се дели на 2, 4, 8, или 16 ќеркини протопласти во рамките на клеточниот сид на клетката мајка (слика 259). Овие протопласти развиваат камшици и клеточни сидови, по што се ослободуваат од мајчината клетка преку желатинирање на клеточниот сид.

Повеќето видови на *Chlamydomonas* покажуваат изогамно полово размножување. Кај *C. moewusii* (*C. eugametos*) не постои структурна разлика помеѓу гаметите и вегетативните клетки, додека гаметогенезата вклучува продукција на *аглутинини* кои ги прекриваат камшиците. Кога + ('машки') гамети се измешани со - ('женски') гамети нивните камшици се поврзуваат поради аглутинините на нивната површина. Во почетокот гаметите се групираат во групи од 50-тина клетки со различен број на + и - гамети во секоја група. Конечно, се формираат парови на спротивните гамети и тие се издвојуваат од групата. Пред фузијата на гаметите, се создава дупка во предниот сид на гаметите низ која се издолжува фертилизациона цевка. Овие цевки се фузионираат на својот врв со што започнува фузијата на гаметите. Создадената зигота со 4 камшика кусо време плива пред исталожување и формирање на примарен сид на зиготата. Јадрата фузионираат во рок од 24 часа, по што се создава секундарниот сид на зиготата со специфичните изрastoци. Созревањето на зиготата вклучува нејзоно зголемување поради акумулација на големи количества на масла и скроб, поради кои може да добие црвенкаста боја. За развојот на

зиготата потребни се светлина и јаглерод диоксид. Сидот на зиготата е повеќеслоен и содржи *спорополенин*. Ртењето на зиготата се случува во темно, внатрешниот сид се раствара додека надворешниот пука и ги ослободува подвижните зооспори, кои се создаваат по пат на мејоза. Најчесто се формираат 4 до 8 зооспори, но поретко нивниот број може да е 16 или 32.

Видовите на *Chlamydomonas* најчесто можат да се најдат во мали езерца и локви на пресна вода. Необично живеалиште на *Chlamydomonas nivalis* се планинските снежни падини каде интензивниот развој на алгата продуцира појава наречена „црвен снег“. За својот развој алгата има потреба од растопена вода, со што се објаснува нивната појава во пролет и лето, а не и во зима. Интензивниот развој на „снежната алга“ претставува основа за појава на специфична фауна која вклучува различни видови на протозои, цилиати, ротифери, нематоди, пајаци и снежни црви.



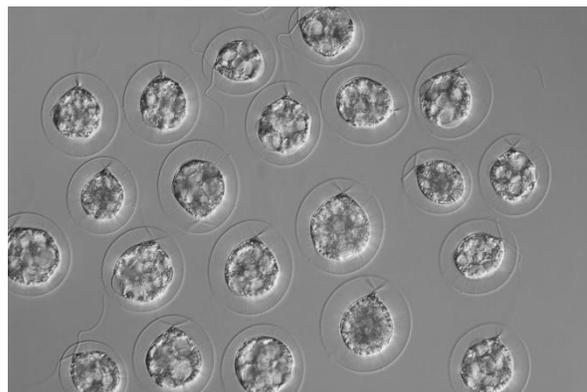
Слика 260. Микроскопски приказ на различни *Dunaliella* изолати. (a) *Dunaliella* sp. S086, (b) & (c) *D. salina* S089, (d) *D. viridis?* S115, (e) & (f) *Dunaliella* sp. S118, (g) & (h) *Dunaliella* sp. S121, (i) *D. viridis?* S122, (j) *Dunaliella* sp. S125, (k) *Dunaliella* sp. S133, (l) & (m) *D. salina* S135, (n) *Dunaliella* sp. S147, (o) & (p) *D. salina* CS265. (c) & (m) портокалово-црвени клетки на изолати од Индија *D. salina* (S089 & S135) култивирани на концен-трација на NaCl од 4,5M. (f) & (h) големи жолто-зелени клетки на изолатите S118 и S121 култивирани на 4,5M NaCl. (p) Референтен сој на *D. salina* CS265 култивиран на 2.5M NaCl кој постепено се обојува портокалово. преземено од Krishna et al. 2012).

Родот *Dunaliella* претставен е со алги кои се доста слични на

Chlamydomonas, но видовите се адаптирани на живот во кисели или силно солени води. *Dunaliella acidophila* е вид отпорен на киселина со оптимален раст на pH – 1,0, додека *Dunaliella salina* (слика 260) е адаптирани на води со висока концентрација на соли, како Големото Солено Езеро во Јута, САД. *Dunaliella salina* има два вариетети – првиот поседува мали зелени халотолерантни клетки кои растат при концентрација на соли од 0,5 M; вториот вариетет има големи црвени халофилни клетки кои растат во услови на сол над 2 M. Видовите на *Dunaliella* најверојатно се најтолерантните еукариотски фотосинтетски организми. Нивната толератност се должи на два главни механизма: а) јонски пумпи во мембраната – специфичните протеини во плазмалемата се продуцирани кога алгата се придвижува од ниска кон висока концентрација на сол. Овие протеини се јонски пумпи кои го исфрлаат натриумот од протоплазмата и ја контролираат

концентрацијата на јоните во клетката; б) продукција на глицерол – бидејќи немаат клеточен сид, клетките на *Dunaliella* реагираат брзо на варијациите на надворешната концентрација на соли преку набабрување или собирање на клетките. Синтезата или елиминацијата на глицерол во клетките резултира со интрацелуларна концентрација која ја балансира надворешната концентрација на сол и дозволува клетките да го создадат нивниот оригинален волумен.

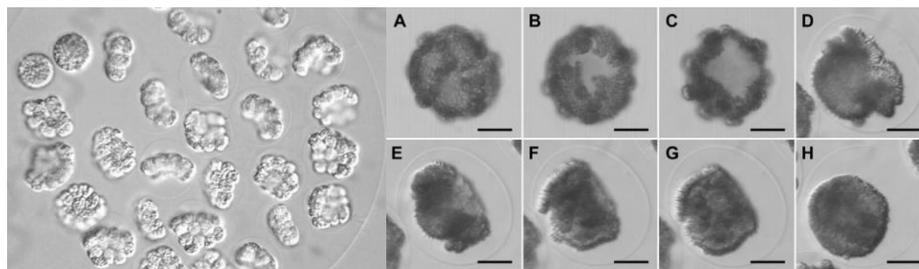
Едноклеточната алга *Haematococcus* (слика 261) акумулира жолт каротеноиден пигмент *астаксантин* во цитоплазмата во концентрации до 5% од сувата тежина на клетките. Оваа алга се додава во храната за рибите и кокошките за да се добие жолта боја на кожата. Високи концентрации на астаксантиноот се индуцираат во услови на култивација под висока концентрација на кислород, недостиг на азот или силна осветленост.



Слика 261. *Haematococcus pluvialis*.

Фамилија Volvocaceae

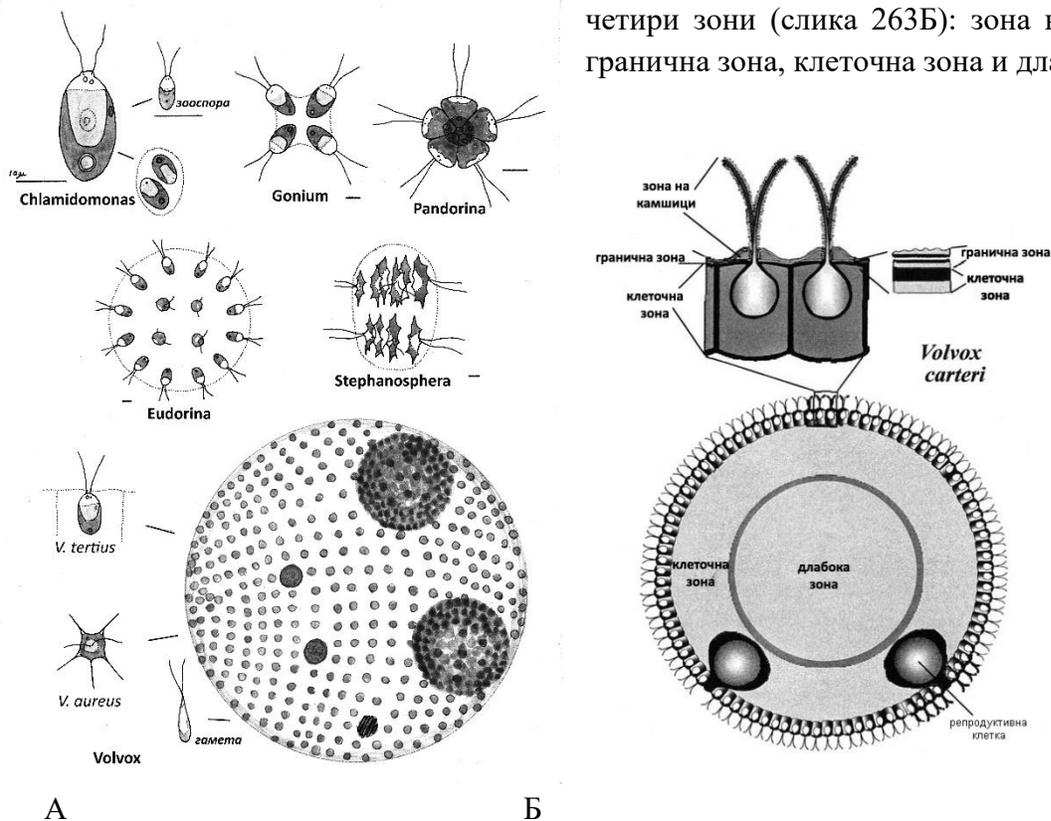
Фамилијата Volvocaceae вклучува колонијални волвокални алги кои формираат рамни плочи (плаки) за време на раниот развој на колонијата. Проценето е дека фамилијата се појавила пред околу 50 милиони години, при што сите претставители претрпеле морфогенетски процес на *инверзија* за време на ембриогенезата (слика 262). Инверзијата кај *Volvox* покажува многу сличности со гаструлацијата кај повеќеклеточните животни, и се користи како модел за проучување на извивањето на епителумот. Инверзијата е решение за „чудната“ положба на ембрионот кај волвокалните алги кој, по завршувањето на делбите ги поседува сите клетки на возрасната алга, но со камшиците ориентирани кон внатрешноста на колонијата. Оваа положба на камшиците се коригира со „извивање“ (инверзија) на ембрионот од внатре кон надвор. Бројот на клетките во колонијата е мултипликација на бројот два, а секоја од клетките е обвиткана со желатинозна обвивка.



Слика 262. Инверзија на колониите кај *Eudorina elegans* (лево), и кај *Volvox carteri* (десно). (преземено од the Japanese Fresh-water Algae, 1977 и Hallman 2006).

Еволуцијата на Volvocaceae доведува до колонии со зголемена комплексност. Основната клетка на овие колонии е *Chlamydomonas*, чии клетки се здружуваат да создадат колонија (слика 263А). Поединечните клетки во колониите се држат заедно преку екстрацелуларен матрикс од гликопротеини богати со *хидроксипролин*.

Екстрацелуларниот матрикс е поделен на четири зони (слика 263Б): зона на камшици, гранична зона, клеточна зона и длабока зона.

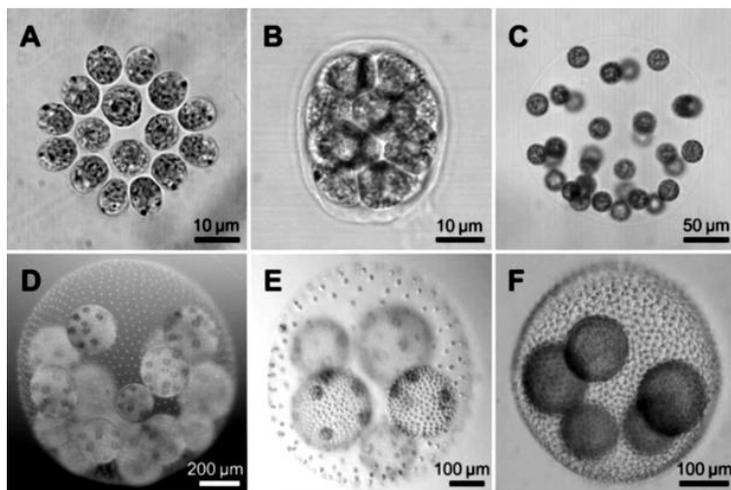


Слика 263. А) Зголемување на комплексноста во рамките на фамилијата Volvocaceae, Б) Поделба на матриксот на зони кај *Volvox carteri*.

Колониите кај многу родови имаат определена поларност во текот на пливањето низ водата, при што предниот крај е ориентиран напред. Двата камшика на секоја од вегетативните клетки ротираат кон задниот дел на колонијата и малку во десно, што предизвикува колонијата да ротира кон лево при движењето; оттаму потекнува родовото име *Volvox* што значи „брзоротирачки“. Фоторецепторите и камшиците овозможуваат *Volvox*-от да плива со брзина повеќе од 5 метри на час; во текот на денот кон површината за повеќе светлина, додека ноќе кон дното на екосистемот за колектирање на потребните минерални материи. Овие движења се овозможени со измена на фреквенцијата на движење на предните камшици на колонијата.

Фамилијата Volvocaceae вклучува 9 рода со околу 60 видови на повеќеклеточни зелени алги кои варираат во големина и комплексност. Преку малите колонии до 32 клетки кои личат на *Chlamydomonas* (на пр. *Gonium* и *Pandorina*), усложнувањето на формите се огледа во зголемување на бројот на клетките и тенденција за диференцирање

на терминалните соматски клетки (како кај некои видови на *Eudorina* и *Pleodorina*) сè до големи сферични колонии кои содржат илјадници клетки со вистинска поделба на „трудот“ во колонијата на вегетативни и репродуктивни клетки (*Volvox*) (слика 264).



Слика 264. Фенотипови на шест вида волвокални алги во адултна фаза. А. Ромбоидна рамна колонија на *Gonium pectorale* со 16 клетки во заедничка слузеста обвивка. В. Елипсоидна колонија на *Pandorina morum* со 16 клетки кои лежат блиску една до друга во мала слузеста обвивка. С. Сферична колонија на *Eudorina unicocca* со 32 клетки во јасна широка слузеста обвивка. Д. Сферична колонија на *Volvox carteri* со околу 2000 мали терминално диференцирани вегетативни клетки на површината и околу 16 ќеркини колонии во внатрешноста. Повеќе од 95% од колонијата е слузеста материја. Е. Сферична колонија на *Volvox tertius* со околу 1000 вегетативно клетки и 4-8 ќеркини колонии. Ф. Сферична колонија на *Volvox globator* со околу 3000 мали, терминално диференцирани вегетативни клетки и 4-6 ќеркини колонии. (според Hallman 2006).

Едно од најзначајните достигнувања на еволуцијата е повеќеклеточен организам. Веројатно постојат неколку начини како едноклеточните форми достигнуваат повеќеклеточна организација, при што еден од нив е насочена делба на репродуктивните клетки и последователна диференцијација на клетките ќерки во различни типови на клетки. Овој начин се среќава кај волвокалните алги (Gilbert and Barresi 2016).

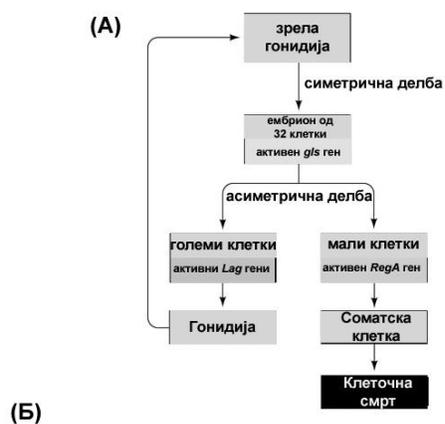
Како е веќе објаснето, усложнувањето на градбата на колониите јасно се воочува од *Gonium* до *Eudorina*. Но, кај најнапредните родови *Pleodorina* и *Volvox* се јавува диференцијација на клеточни типови во рамките на поединечните организми. Кај нив, репродуктивните клетки се диференцираат од соматичните. Додека кај попримитивните колонии секоја клетка може да продуцира нов организам по пат на митоза, кај овие два рода само мал број на клетки можат да се репродуцираат. Кај *Pleodorina starrii* (слика 258) клетките во предниот регион остануваат соматични без можност за репродукција, додека само тие на задниот регион од колонијата можат да се репродуцираат. Односот на соматични и репродуктивни клетки обично е 3:5.

Кај *Volvox* скоро сите клетки се соматични; само мал број на клетки се способни за репродукција. Главно, репродуктивните клетки се слични на тие кај *Pleodorina* и се

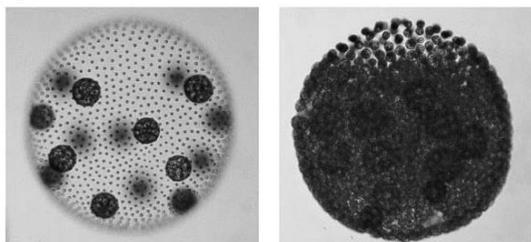
продуцираат од клетки кои личат и функционираат како соматични клетки пред да се зголемат и поделат во ќеркини клетки. Но, кај *Volvox carteri* (слика 265) постои целосна „поделба на трудот“: репродуктивните клетки кои ќе создадат нова генерација се издвоени за време на делбата на оригиналните клетки. Овие репродуктивни клетки никогаш не развиваат функционални камшици и никогаш не се вклучени во движењето или други соматски функции – тие се целосно специјализирани за репродукција. Поради тоа, иако примитивните волвокални алги можат да бидат сметани за колонијални организми (поради тоа што секоја клетка може да постои самостојно и да се подели во нова колонија), кај *Volvox carteri* постои вистински повеќеклеточен организам кај кој се потребни и двата типа клетки (соматски и репродуктивни) за постоење на видот. За формирање на разликите помеѓу соматските и репродуктивните клетки критична улога имаат три гени (слика 268).

Прво, *gls* (*gonidialess*) генот е потребен за асиметричната поделба по петтата симетрична делба. Продуктот на *gls* генот се врзува за митотичното делбено вретено и ги изместува на една страна на клетката, со што воспоставува големи и мали клетки. По оваа фаза се вклучуваат два други пакета на гени. *Lag* (*Late gonidia*) гените се активни во

големите, а „исклучени“ во малите клетки. Продуктите на *Lag* гените ги спречуваат тие гени кои би помогнале во создавањето на малите соматски клетки. Спротивно на тоа, *regA* (*somatic regulator A*) генот е активен кај малите клетки каде игра централна улога во регулацијата на клеточната смрт и ја спречува експресијата на гонидијалните гени, како и клеточниот раст преку инхибиција на хлоропластите.



(Б)

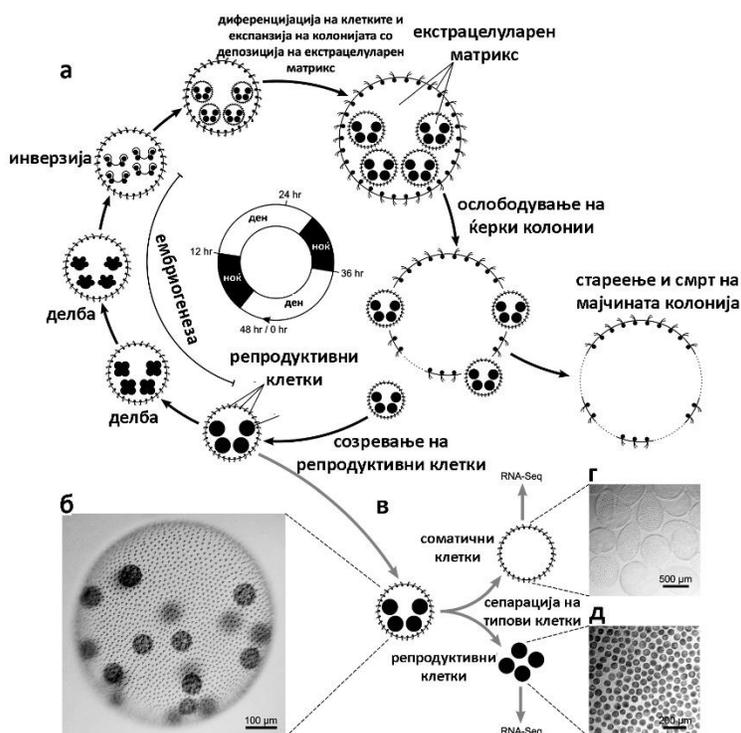


Слика 265. Разделување на соматските од репродуктивните клетки кај *Volvox carteri*. (А) На ниво на 32 клетки, *gls* генот предизвикува асиметрична делба на клетките, на мали и големи. Кај големите клетки, продуктот на *Lag* генот ги спречува гените за диференцијацијата на соматските клетки, додека кај малите клетки *regA* генот ги блокира хлоропластите гени кои се клучни за раст на клетките и

диференцирање на гонидиите (според Gilbert and Barresi 2016).

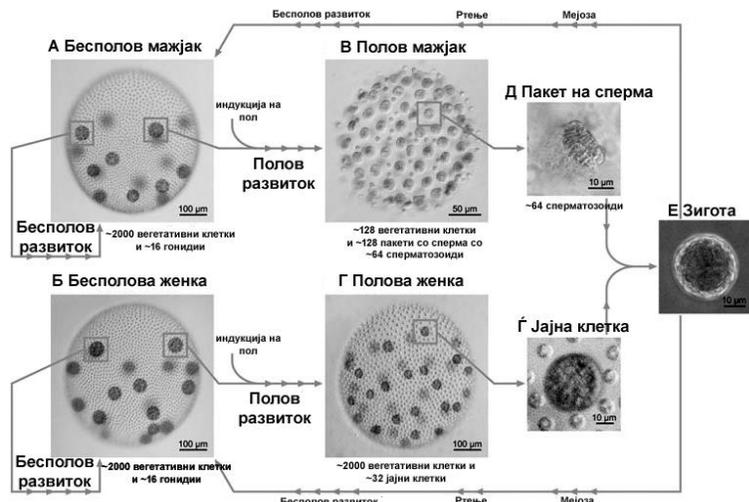
Volvox carteri е сферична, мобилна, облигатно автотрофна алга со пречник до 2 mm, со јасен полов диморфизам. Во природата се сретнува во мали слатководни екосистеми каде бесполово се размножува (слика 266), сè додека се поволни условите. Циклусот на бесполово размножување започнува со тоа што секоја од репродуктивните клетки на колонијата започнува со серија на делби, од кои некои се асиметрични, и продуцираат големи репродуктивни и мали соматични клетки (слика 266Г и Д). По

завршувањето на делбите и клеточната диференцијација, ембрионите претрпуваат процес на инверзија, по која и мајката и ќерките колонии растат во големина преку депонирање на големи количества на екстрацелуларен матрикс. Конечно, младите ќерки колонии се ослободуваат од мајката колонија, која останува како „труп“, а со што бесполовиот циклус започнува повторно.



Слика 266. Бесполово размножување на *Volvox carteri* (а), див фенотип на алгата (б) и сепарација на типови клетки (г и д). (преземено од Hallman 2011).

Кога условите на живеалиштето ќе се сменат (исушување) во есен, популациите на *Volvox carteri* преминуваат кон полово размножување и продуцираат зиготи способни за преживување на тешките услови.



Слика 267. Смена на бесполов и полов циклус на размножување кај *Volvox carteri*. При бесполовиот циклус, фенотиповите машко - женско не можат да се разликуваат. (А) Микрофотографија на бесполов мажјак, (Б) Микрофотографија на бесполова женка.

Во присуство хемиска индукција на пол, гонидиите на

двата пола претрпуваат модифицирана ембриогенеза, различна кај мажјаците и женките. (В) Кај мажјаците, ембрионалната делба (вклучително и асиметричната делба на клетките) создава ќеркини колонии со соматски клетки и пакети на сперма во однос 1:1. (Г) Кај женките се создаваат ќеркини колонии со околу 32 јајни клетки. Зрелите пакети на сперма (Д) се ослободуваат во водата и се движат наоколу додека не се сретнат со женки со созреани јајни клетки. Пакетите на сперма тогаш ослободуваат поединечни сперматозоиди, кои навлегуваат во екстрацелуларниот матрикс на женската колонија и ги оплодуваат јајните клетки (Ѓ). Добиената зигота развива портокалова боја и излучува дебел клеточен сид. При ртење, зиготата претрпува мејотична делба која ослободува единечна хаплоидна бесполова женска или машка колонија (Hallman 2011).

Зелените алги со камшици се жители на широк дијапазон на слатководни живеалишта како езера, бари, реки, оризови полиња и мали локви останати од дождови, како и на снег и мраз. Поголемиот број се слободни организми, но постојат и ендосимбионти. Водните тела (екосистеми) богати со хранителни материи често се многу богати со видови на *Volvocales*, иако *Chlamydomonas* најчесто се поврзува за олиготрофни езера. Хетеротрофните и фотохетеротрофните претставители, како *Polytoma*, *Astrephomene* и *Pyrobotrys* населуваат хипер-еутрофни води, какви се на пример базените за оксидативна декомпозиција на отпадните води. Овие фотохетеротрофни алги, главно имаат потреба од ацетати за својот раст и често покажуваат голема пластичност на пиреноидите во зависност од условите на растот. Некои видови на *Pyrobotrys* имаат потреба од анаеробни услови за својот развој. *Tetrabaena socialis* е распространета од умерените климатски подрачја до Антарктикот, додека видови на снег и мраз се утврдени кај родовите *Chloromonas*, *Chlamydomonas*, *Carteria*, *Chlainomonas* и *Smithsonimonas*. Некои видови на *Chlamydomonas* живеат во екстремно кисели води. Единствените видови кои можат да предизвикаат ‘воден цвет’ во езера и акумулации утврдени се само кај родовите *Volvox* и *Haematococcus*.

Ред *Tetrasporales*

Алгите на овој ред имаат неподвижни вегетативни клетки кои се во основа изградени како *Chlamydomonas*, способни за клеточна делба и најчесто вметнати во желатинозен матрикс без определен распоред – капсална градба со дефинирана или не форма. Клетките се со едно јадро и единечен чашковиден или плочест хлоропласт. Колониите не се кончести, додека повеќе родови формираат клетки со камшици во својот развој. Бесполово се размножуваат со зооспори, апланоспори или акинети, додека полово со изогамиија, односно фузија на бифлагелатни гамети. Редот опфаќа видови кои се скоро целосно слатководни.

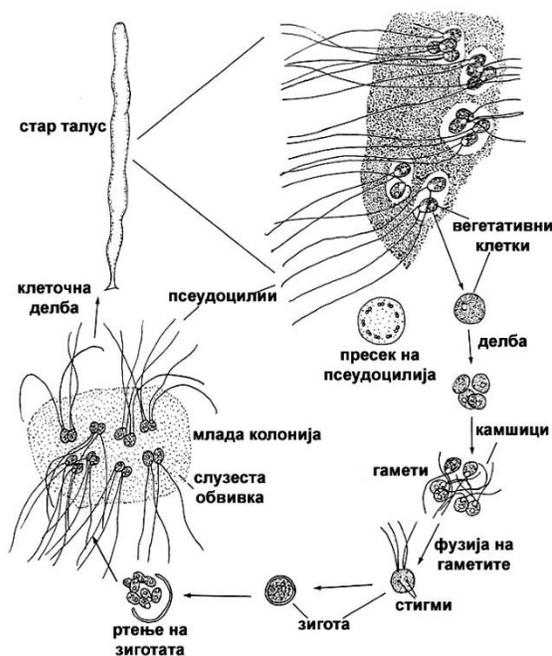
Редот има повеќе фамилии од кои две се поважни: ***Tetrasporaceae*** – клетки со псеудоцилии, и ***Palmellaceae*** – клетки без псеудоцилии.

Фамилија *Tetrasporaceae*

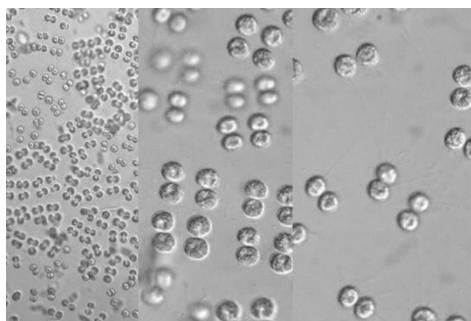
Издолжените желатинозни талуси на *Tetrasporaceae* поседуваат вегетативни клетки во групи од 2-4, при што секоја од клетките поседува по две псеудоцилии (слика 271). *Псеудоцилиите* се подолги од камшиците, но јасно се слични со нив бидејќи псеудоцилиите имаат нормални базални тела но и „ненормана“ конфигурација на микротубулите (9+0) во близината на основата на псеудоцилијата. Бројот на микротубулите се намалува и станува неправилен кон крајот на псеудоцилијата.

Колониите на *Tetraspora gelatinosa* (слика 268 и 269) се зелени, аморфни маси во водата со надворешен слој на вегетативни клетки. Жители се на мирни пресни води каде можат да бидат сесилни или слободни. Секоја клетка има голем чашковиден хлоропласт со централен пирениод и две псеудоцилии. Растот на талусот се должи на делба на клетките во слустестиот матрикс.

При формирањето на изогаметите, вегетативните клетки се делат 2-3 пати што создава 4 или 8 крушковидни гамети, секоја со стигма и чашковиден пластид. Бифлагелатните гамети се ослободуваат од желатинозниот матрикс на колонијата, и се спојуваат меѓусебно со своите предни краеве. Потоа, зиготата со 4 камшика се движи низ водата определено време пред да се прикрепи за дното, ги повлекува камшиците и формира клеточен сид. При ртењето зиготата формира 4-8 апланоспори без псеудоцилии. Апланоспорите се зголемуваат и кога ќе достигнат големина на вегетативна клетка, се делат формирајќи ќеркини клетки со псеудоцилии. Апланоспорите и нивните ќерки клетки се држат заедно преку слустеста материја и оваа агрегација го создава типичниот талус на *Tetraspora*.



Слика 268. Животен циклус на *Tetraspora gelatinosa*. (преземено од Klyver 1929).

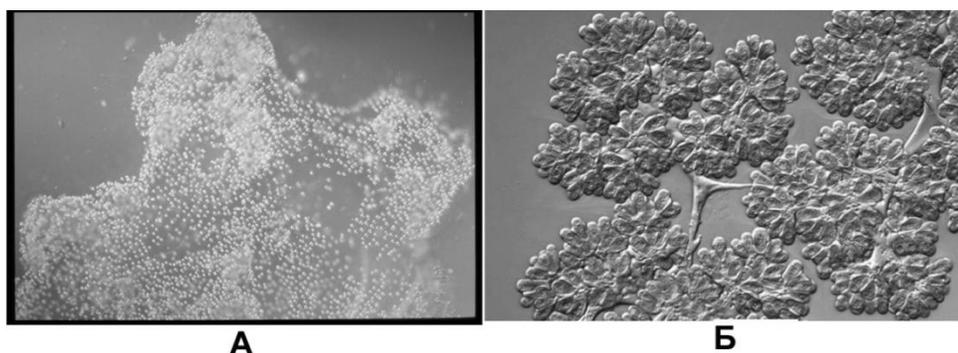


Слика 269. Микрофотографии на *Tetraspora* sp. на различно зголемување (од лево на десно зголемувањето расте); крајно десно јасно се забележуваат псеудоцилиите.

Фамилија *Parmellaceae*

Клетките на видовите од оваа фамилија организирани се во мали желатинозни колонии кои се главно аморфни, но некои имаат и добро дефинирана форма. Од 18 опишани родови, најброен со 7 видови е родот *Parmella* (слика 270А), слатководна алга која изградува аморфни колонии. Бесполово се размножува со зооспори, додека полово со изогамети.

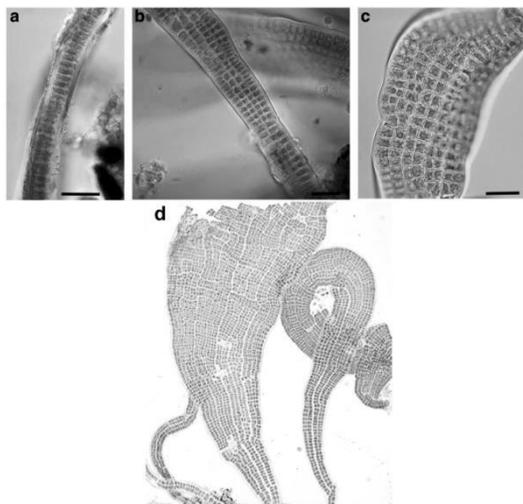
Од друга страна, *Botryococcus braunii* (слика 270Б) е слободнопливачка колонија со недефинирана форма со хијалинска и портокалова обвивка. Колониите се формирани од радијално распоредени клетки вметнати во цврста мукозна обвивка. Оваа алга создава ‘воден цвет’ за кој е утврдено дека предизвикува помор на рибите (Chiang et al. 2004). Клетките акумулираат големи количества на масла во есен кои целосно ја прекриваат клетката. Се претпоставува дека оваа алга ги изградува јаглените и нафтените депозити во Терциерот. Како потврда се микроскопските анализи на овие депозити каде јасно се забележуваат алгални остатоци кои се многу слични на *B. braunii* колониите.



Слика 270. Микрофотографии на *Parmella mucosa* (А) и *Botryococcus braunii* (Б).

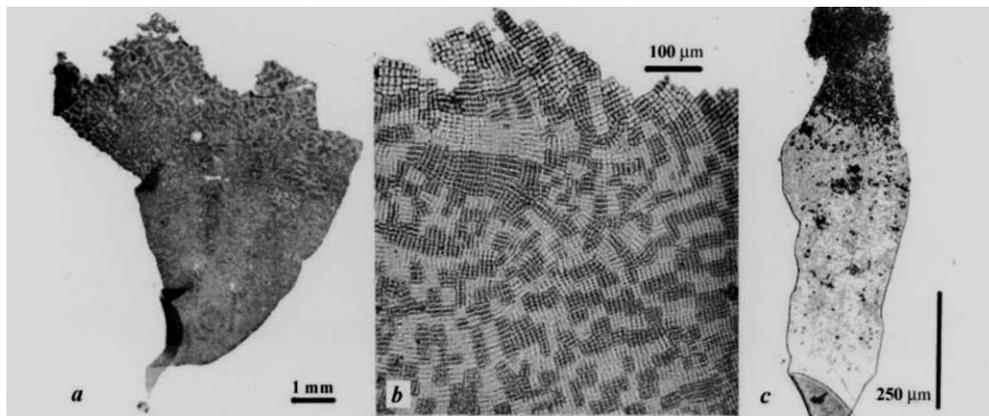
Ред *Prasiolales*

Видовите на овој ред се карактеризираат со ѕвездовиден хлоропласт со централен пиреноид. Овие алги се јавуваат во најразлични живеалишта, како пресни води, морски и терестични средини (на пример бетонски ѕидови, карпи, кора на дрвја и сл.). Типичниот род *Prasiola* (слика 271) има единствен тип на животен циклус во кој мејотските делби на сексуално зрелите талуси доведуваат до хаплоидни врвови и диплоидни бази на талусот.



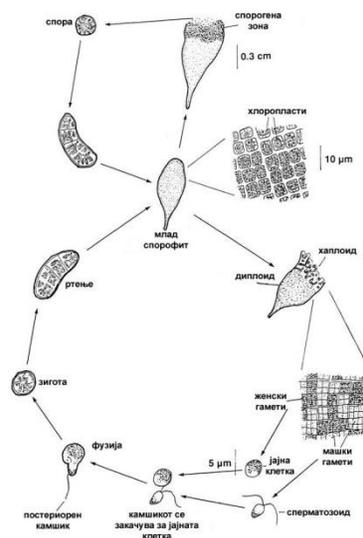
Слика 271. Микрофотографии на СМ од *Prasiola calophylla*. (а) конец со еден низ на клетки, (б) конец со 4 низа на клетки, (с) зачеток на плочест талус, (д) целосно развиен талус. (а-с според Holzinger et al. 2017)

Prasiola stipitata (слика 272) е изградена од мали, тенки, широкоовални листести плочи кои изгледаат како валкано зелени дамки во близина на највисоката зона на плимата, каде распрскува водата или на места богати со екскременти на птиците. Диплоидните талуси можат да формираат диплоидни спори или хаплоидни гамети; талусите кои формираат спори поставени се повисоко на брегот од тие кои создаваат гамети. При формирање на диплоидната апланоспора, вегетативните клетки на горниот дел од талусот се делат при што тој дел на талусот станува повеќеслоен. Секоја клетка во оваа зона формира спора без камшик, која се исталожува, рти и се развива во нов диплоиден талус (слика 273).



Слика 272. *Prasiola stipitata*. (a) Спорофит кој продуцира машки и женски гамети. (b) Апикален дел на спорофитот со машки (темни зони) и женски (светли зони) гамети. (c) Спорофит кој создава спори од горниот дел на талусот. (според Friedmann 1959).

При продукција на гаметите, клетките на горниот дел на талусот претрпуваат мејоза со последователна делба на хаплоидните клетки што доведува до повеќеслоен горен дел на талусот. Тој горен дел на талусот е поделен на светли и темни правоаголни делови кои ги содржат женските и машките гамети. Разликата во затемнувањето е поради разликите во големината на хлоропластите; женските гамети имаат поголеми хлоропласти. Гаметите се ослободуваат по пристигањето на плимата и навлажнувањето на талусот на алгата. Машките гамети со по два камшика поставени антериорно пливаат околу неподвижните јајни клетки, при што еден од флагелумите на машката гамета ќе ја допре јајната клетка. Камшикот се фузионира со јајната клетка, по што се фузионираат и самите клетки. Зиготата во форма на бубрег брзо се движи со активноста на преостанатиот камшик поставен



Слика 273. Животен циклус на *Prasiola stipitata*.

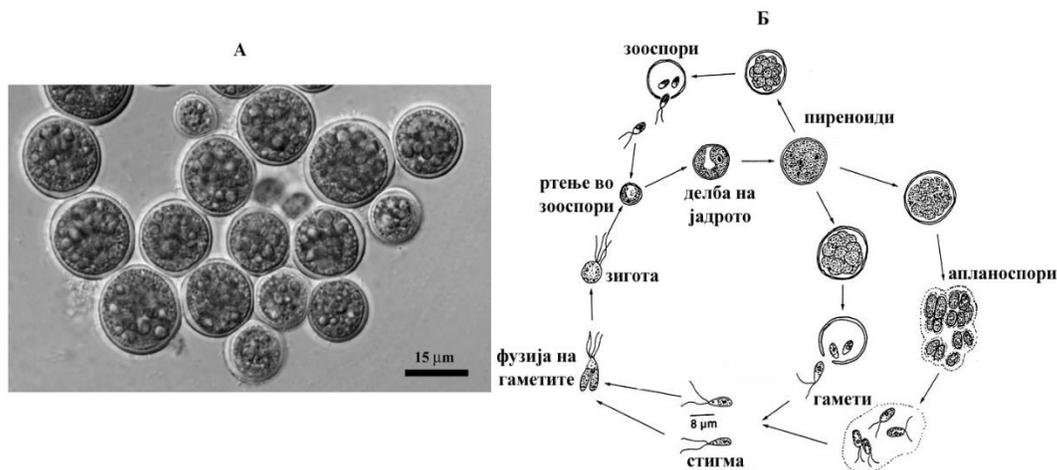
постериорно. При 5°C, зиготата плива неколку часа, го губи камшикот, се прицврстува за дното и развива клеточен сид. Потоа рти во диплоиден талус на алгата, со што се комплетира животниот циклус.

Од десетина познати таксони на родот *Prasiola*, широко се распространети *P. crispa*, *P. linearis*, *P. sinica*, *P. tibetica*, *P. yunnanica*, од половите до тропите. Некои се типични за водени и терестични екосистеми обогатени со азотни соединенија, додека други (како на пр. *P. mexicana*) само за карпи во чисти и брзопроточни води.

Ред Chlorellales

Во овој ред се класифицирани алгите кои имаат неподвижен вегетативен талус составен од една клетка или ценобија составена од конечен дефиниран број на клетки со специфичен распоред. Бесполовото размножување се одвива преку зооспори или апланоспори, кои најчесто се аутоспори. Половиот процес е изо, анизо или оогамија. Претставителите на овој ред се исклучиво слатководни или терестични алги.

Chlorococcum (слика 274) најчесто се наоѓа веднаш под површината на почвата, на влажни места или во близина на градби од цигла. Клетките можат да преживеат долго време во почвите; студијата на Trainor (1970) укажува дека алгата останува вијабилна и по 59 години престој во исушена почва. Клетките на исти вид варираат значително во големина (слика 274А), при што младите клетки имаат значително потенок клеточен сид. Хлоропластот на младите клетки е крупен во форма на инка со единечен пиреноид; кај постарите клетки станува дифузен. Бесполовото размножување е со зооспори (слика 274Б); вегетативна делба на клетките не е позната. Зооспорите со два камшика имаат чашковиден хлоропласт и стигма. Половиот процес е изогамија. Под определени услови се формираат апланоспори кои ослободуваат 2-4 гамети со два камшика.

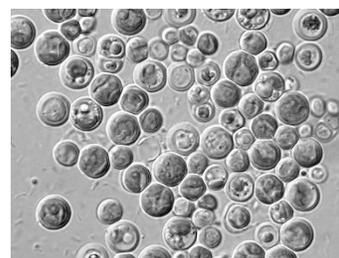


Слика 274. (А) *Chlorococcum echinozygotum*, микрофотографија на живи клетки; (Б) Животен циклус кај *Chlorococcum humicola*.

Chlorococcum е предмет на истражување во бројни физиолошки и биохемиски експерименти. Висока отпорност на исушување и соленост јасно е потврдена кај неколку

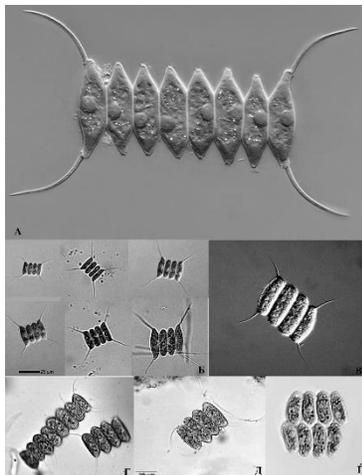
видови на овој род од различни живеалишта. *Chlorococcum submarinum* пронајден во солени езера и естуари има голем распон на толеранција на соленост и концентрација на бакар. Сепак, слатководните претставители се помалку толерантни на таков стрес. Отпорноста на исушување кај овие алги се поврзува со силновискозна протоплазма, мали вакуоли и ниска содржина на вода во клетките. Исто така, отпорноста на сушење се поврзува со формирање на *хипноспори* (апланоспори со дебели сидови кои носат трнови) и *хипнозиготи* (‘спиечки’ трајни зиготи познати и како цисти) кај некои видови со дебели, орнаментирани или сидови со трнови како *C. hypnosporum*, *C. minutum* и *C. echinozygotum* (Klochkova et al. 2006).

Од претставителите кои населуваат водни екосистеми многубројните видови на родовите *Chlorella*, *Oocystis*, *Scenedesmus*, *Pediastrum* или *Hydrodictyon* често масовно се развиваат и предизвикуваат „воден цвет“ или видлива прекривка на површината на водата. Родот *Chlorella* (слика 275) опфаќа десетина видови на слатководни и терестични еноклеточни алги кои се среќаваат планктонот на еутрофните води, кора на дрвја или влажни живеалишта, а често и во симбиоза во лишаите или со животните (*Zoochlorella*). Клетките се со пречник до 15 μm со мазен клеточен сид. Во клетките се наоѓа чашковиден хлоропласт со единечен пиреноид. Хлорелите се размножуваат исклучително само со



Слика 275. *Chlorella vulgaris*.

автоспори, и поради нивното лесно одржување и размножување често се објект на масовно култивирање во биотехнолошките процеси на прочистување на отпадните води и производство на биогориво. Широко распространети се видовите *C. vulgaris*, *C. pyrenoidosa* и *C. variegata*. *Scenedesmus* (слика 276) е доста чест род чии видови неретко создаваат чисти култури во планктонот. Клетките во колониите се јавуваат како збир од бројот 2, при што 4 или 8 клетки се најчести. Разликата помеѓу видовите настанува поради различниот број и тип на трновите на клетките како и текстурата на клеточните сидови. Клетките се со едно јадро и единечен ламиниран хлоропласт.

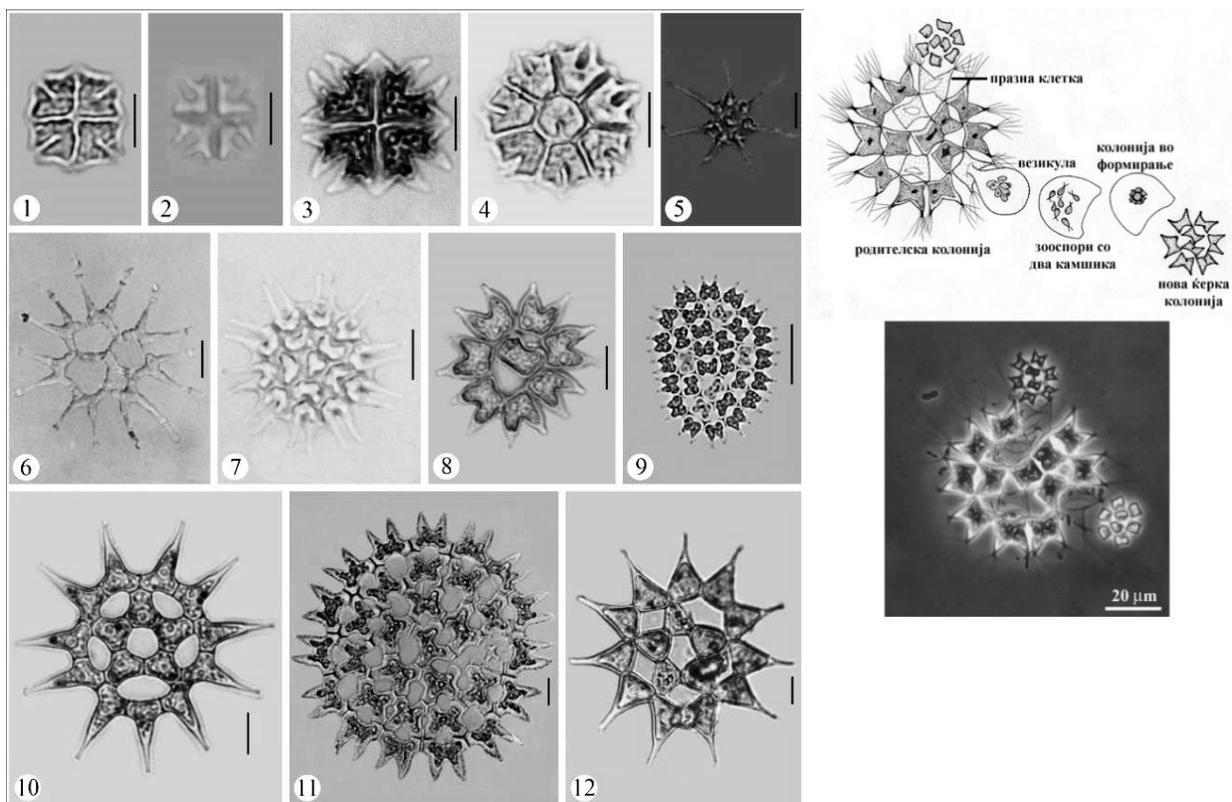


Слика 276. Хабитус на различни видови од родот *Scenedesmus*. А) *S. armatus* – микрофотографија на фазен контраст со јасно видливи клеточни структури и израсходи; Б) *S. quadricauda* – чест во планктонот на нашите езера; В) *S. maximus*; Г) *S. opoliensis*; Д) *S. tenuispina*; Ѓ) *S. disciformis*.

Многу од видовите на *Scenedesmus* живеат како еноклеточни форми во услови кога не се присутни нивните предатори, како на пример планктонското ракче *Daphnia*. Кога се присутни предаторите, колониите на *Scenedesmus* стануваат повеќеклеточни поради помалата закана дека во таква форма ќе бидат проголтани од предаторите. Во

формирањето на повеќеклеточните ценобии учествуваат и *инфохемиски материи* – хемиски материи кои пренесуваат информации помеѓу два организма. Во случајот на *Scenedesmus*, овие материи потекнуваат од дигестивниот тракт на ракчето, на кои *Scenedesmus* реагира со формирање на повеќеклеточни ценобии.

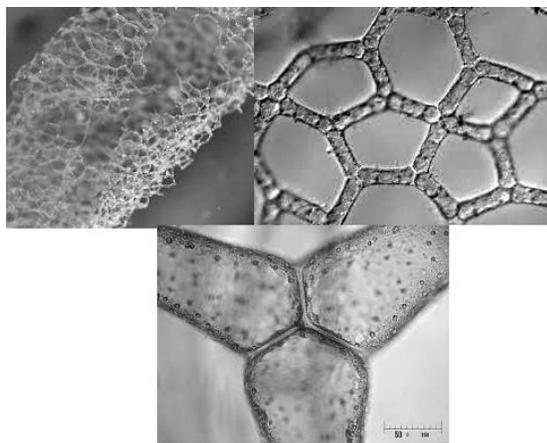
Двата наредни рода, *Pediastrum* и *Hydrodictyon*, припаѓаат кон иста фамилија (Hydrodictyaceae) и се карактеризираат со посебна форма на бесполово размножување. Видовите на родот *Pediastrum* се со микроскопска големина на плочести колонии во кои има 4-128 клетки, кружно распоредени околу централната клетка (слика 277). Бесполовото размножување е со зооспори кои ја напуштаат клетката мајка обвиткани во заедничка слузеста обвивка (слика 277 десно). Зооспорите се групираат и формираат нова ценобија или во слузестата обвивка или кога ќе излезат од неа. Половиот процес е *изогамија* и подетално е опишана кај *Hydrodictyon* (слика 278). Видовите на родот *Pediastrum* (како *P.duplex*, *P.simplex*, *P.boryanum* и други) чести се во планктонот на пресните води, но се јавуваат и како епифити на алгите и други васкуларни водни растенија.



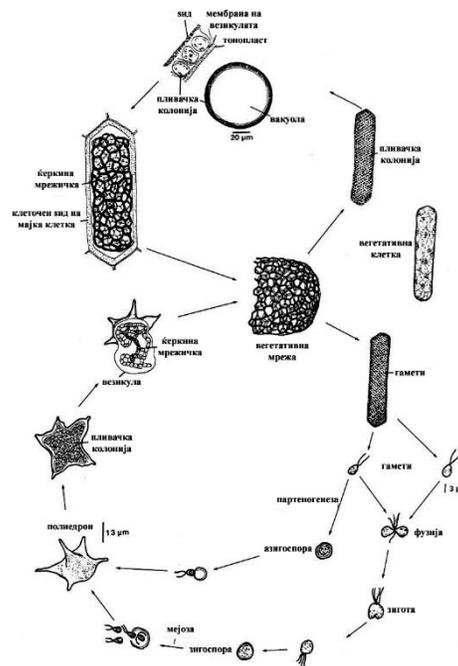
Слика 277. Лево - морфологија на различни таксони од родот *Pediastrum*. 1. *Pediastrum tetras* var. *excisum*, 2. *P. tetras*, 3. *P. tetras* var. *apiculatum*, 4. *P. tetras* var. *tetraodon*, 5. *P. simplex*, 6. *P. duplex* var. *gracillium*, 7. *P. boryanum* var. *longicorne*, 8-9. *P. duplex*, 10. *P. simplex* var. *duodenarium*, 11. *P. duplex* var. *subgranulatum*, 12. *P. simplex*. (преземено од Rai C.K. and Misra P.K. (2012)). Десно – шематски приказ на бесполово размножување кај *Pediastrum duplex* и ЛМ микрофотографија со фазен контраст со 4 празни клетки и млади автоколони во создавање.

Hydrodictyon reticulatum или „водна мрежичка“ е релативно ретка алга која формира колонии во форма на мрежа со полигонални или хексагонални окца (слика 280). Мрежичката се формира со спојување на издолжени клетки со повеќе јадра на своите краеве со помош на излачен лектин како соединувачка материја. Секоја клетка има голема централна вакуола и мрежест хлоропласт со пиреноиди. При половото размножување, ќеркина колонија се создава во мајчината клетка од која после се ослободува со пукање на сидот. Бесполовото размножување започнува со губење на пиреноидите и акумулација на скробни зрна во фрагментираниот хлоропласт. Правилно распоредените јадра се опкружени со фрагменти на хлоропластот. Везикула се формира околу и надвор од тонопластот која ги ограничува поголемиот дел на протоплазмата околу периферијата на клетката. Протоплазмата се дели во еднојадрени зооспори со два камшика кои активно се движат во мајчината клетка. Зооспорите престануваат со пливање, се спојуваат на определени места и ги повлекуваат камшиците. Со тоа се формира ќеркина колонија во рамките на мајчината клетка, која се испушта во водата за да се зголеми во зрела колонија (слика 280-десно). При половиот процес, *изогамија*, гаметите се создаваат на ист начин како и зооспорите, но во поголем број. Во надворешноста излегуваат низ отвор на сидот на клетката мајка и тогаш се спојуваат. Зиготата излучува дебел сид и натрупува големо количество резервни материи, со што е овозможено долго преживување на неповолните услови. При ртењето зиготата формира 4 крупни зооспори настанати по пат на мејоза. Зооспорите се движат и создаваат една многуаголна (полиедар) клетка во која се создава новата млада оформена колонија.

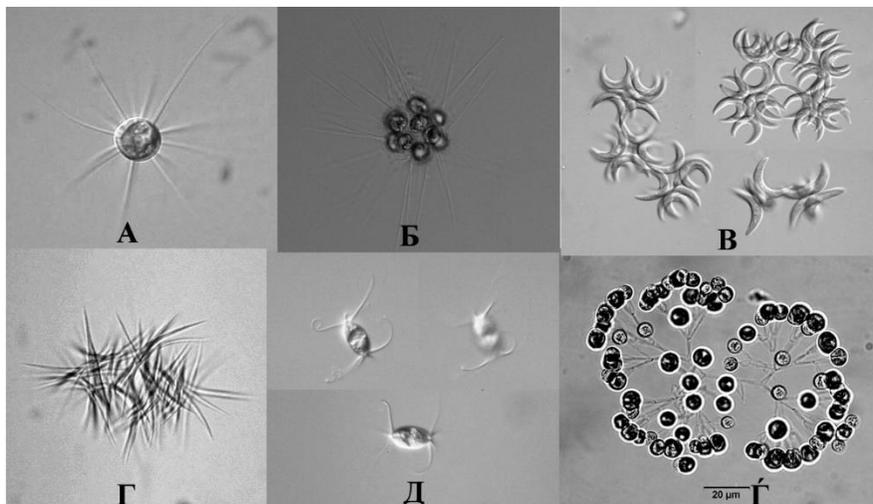
Hydrodictyon reticulatum ги населува стагнантните и бавнотечечки, пресни води, кои се обогатени со азотни соединенија (еутрофни води). Другите видови на овој род, како *H. africanum* или *H. indicum*, главно се среќаваат во тропските предели.



Слика 278. *Hydrodictyon reticulatum* – макро и микроскопски изглед на колонијата со постепено зголемување на фокусот (лево), и животен циклус (десно).

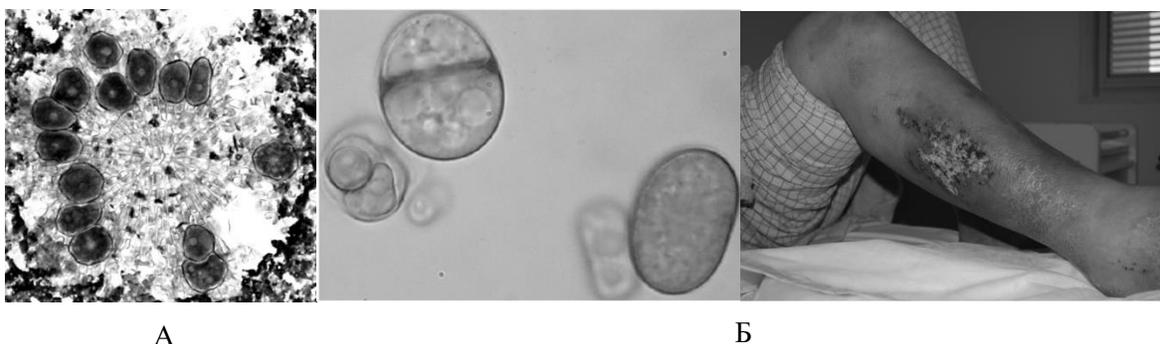


Кон редот *Chlorellales* припаѓаат и голем број на други родови (некои од претставителите се прикажани на слика 279) кои понекогаш можат да претставуваат значителна по бројност планктонска заедница во различни слатководни екосистеми или системи за биотехнолошко прочистување на отпадните води.



Слика 279. Микрофотографии на различни претставители на планктонски видови на редот *Chlorellales*. А. *Golenkinia radiata*, Б. *Micractinium pusillum*, В. *Selenastrum gracile*, Г. *Ankistrodesmus falcatus*, Д. *Chodatella* sp., Ѓ. *Dictyosphaerium pulchellum*.

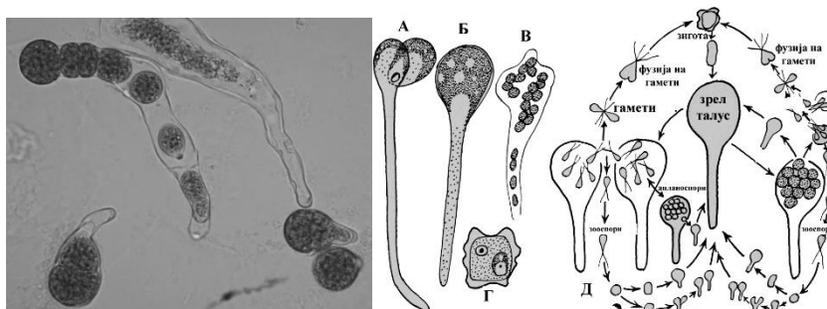
Во рамките на овој ред утврдени се и специфични алгални форми, ендofити и паразити. Претставител на првите е секако *Chlorochytrium*, додека предизвикувач на опасни заболувања кај човекот и животните е *Prototheca* (слика 280 Б). *Chlorochytrium lemnae* живее ендofитски во интерцелуларните простори на различни водни васкуларни растенија (често на сочивицата *Lemna gibba*), или морски макро алги. Сферичните или јајцевидните клетки содржат единечен хлоропласт со еден или повеќе пиреноиди (слика 280 А).



Слика 280. А. Напречен пресек на лист од сочивица *Lemna gibba* со видливо присуство на јајцевидни клетки од *Chlorochytrium lemnae*. Б. Клетки на *Prototheca* sp. обоени со фуксин во фаза на делба и лезии на потколеницата предизвикани од *прототекоза* (Б – преземено од McMullan et al. 2016).

Prototheca не поседува хлорофил и наликува на безбојните форми на родот *Chlorella*, иако во своите клетки содржат амилопласти богати со скроб. Таа предизвикува инфективна болест наречена *протокеоза* кај човекот и животните. Болеста е доста почеста отколку се претпоставува, иако често е погрешно дијагностицирана поради малите овални клетки на предизвикувачот кои личат на квасци. Клетките на *Prototheca* се чести во почвите, каде живеат сапрофитно од мртва органска материја, и од каде започнува инфекцијата. Кај животните инфекцијата предизвикува масивна инвазија на алгата во крвотокот што доведува до брза смрт на животното. Вакви масивни инфекции исто така се утврдени и кај хуманите случаи, но тие се најчесто резултат на секундарна инфекција по сериозното намалување на функцијата на имуниот систем. Кај човекот е почеста супкутаната инфекција која започнува како мали лезии и се проширува постепено преку лимфните јазли, прекривајќи големи површини на телото.

Природна еволутивна врска помеѓу кокалните зелени алги и кончестите или сифоналните форми претставуваат видовите кои во својот животен циклус поседуваат издолжени, цевчести или плочести талуси. Како типичен претставител се јавува *Protosiphon botryoides* (слика 281), жител на влажните почви во тропските предели. Надземниот меурест талус содржи повеќејадрена цитоплазма со мрежест хлоропласт и многу пиреноиди. Безбојниот „ризид“ навлегува во почвата. Вегетативното размножување може да биде преку бочни „пупки“ или со апланоспори. Половиот процес е изогамија, која се одвива при потопување на почвата со вода.



Слика 281. *Protosiphon botryoides*. Лево – Микрофотографија на талус во различни стадиуми. Десно – Шематски приказ на животниот циклус на алгата: А-В, хабитус со еден талус во форма на пупка; Г, зигота; Д, животен циклус.

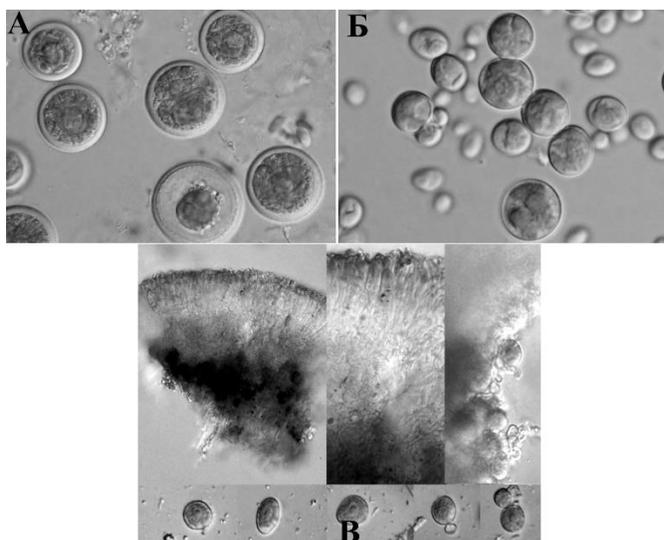
Од видовите кои имаат кончест или плочест талус чести се *Raphidonema nivale* и *Protococcus nivalis* (слика 282 А и Б) кои често го бојат снегот и мразот или карпите во црвена или зелена боја.



Слика 282. А - *Raphidonema nivale*, Б - *Protococcus nivalis*.

Ред Trebouxiales

Овој ред е наречен „лишајна група на алги“ поради фактот дека најголемиот број утврдените 14 родови учествува во изградба на симбионтските односи со габите во создавањето на лишаите. Важно е да се нагласи дека во изградба на лишаите како *фикобионт* учествуваат и други групи на алги, како сино-зелените алги (Cyanobacteria), *Trentepohlia* (Ulvophyceae) или *Heterococcus* (Xanthophyceae) (*микобионт* е габната компонента на лишајот). *Trebouxia* (слика 283) е типичен претставител на редот, симбионт во лишаите или алга која слободно живее во природата; ако е во слободна форма нејзината димензија е два пати поголема отколку во лишајот. *Trebouxia* поседува голем хлоропласт со единечен пиреноид. Кога е во симбиоза, нејзината репродукција, главно се одвива преку автоспори; во влажни услови можно е формирање и на зооспори. Половиот процес е *изогамимија* или *анизодамија*, по пат на фузија на гамети со по два камшика.

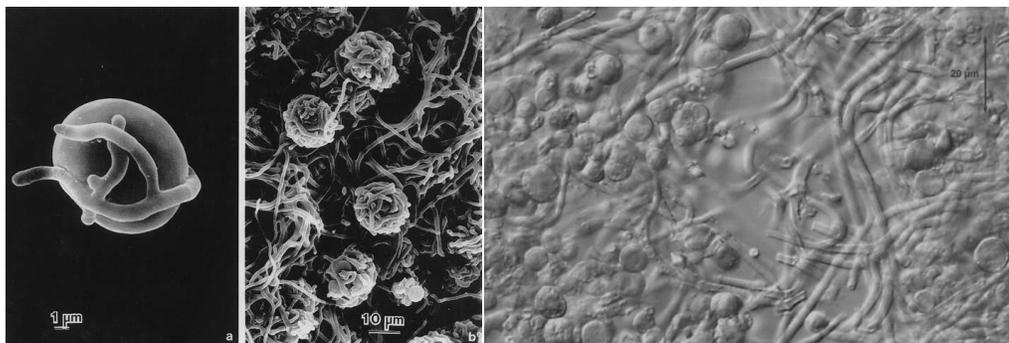


Слика 283. А - *Trebouxia poteri*, Б – *Trebouxia arboricola*, В – Напречен пресек низ талусот на лишај во кој се забележуваат потемни (интензивно зелени) делови во кои се наоѓаат алгалните клетки прикажано на дното на сликата.

Trebouxia во симбиозата примарно продуцира алкохол (до 80% рибитол) при фотосинтезата, додека слободните клетки на *Trebouxia* создаваат далеку помали количества шеќерен алкохол (до 16% рибитиол), а поголемо количество други јагленхидрати, развиваат клеточни сидови и ослободуваат помалку метаболити во околната средина во однос на фикобионтите во лишаите.

Габната компонента во лишајот има способност да одбира помеѓу соодветните или не алгални партнери за симбиоза. На пример, микобионтот на лишајот *Xanthoria parietina* излучува протеин кој ќе се врзе единствено за клеточните сидови на видовите од *Trebouxia* или *Pseudotrebouxia*, алгални родови кои главно учествуваат во изградба на лишајот. Клеточните сидови на овие алги се карактеризираат со висок процент на кисели полисахариди и протеинска обвивка на површината од клетките. Поради тоа, алгите од другите групи не се врзуваат за лишајниот протеин. Кај лишајот *Cladonia cristatella* компатибилниот фикобионт има свои хаустории во скоро сите клетки на алгата (слика

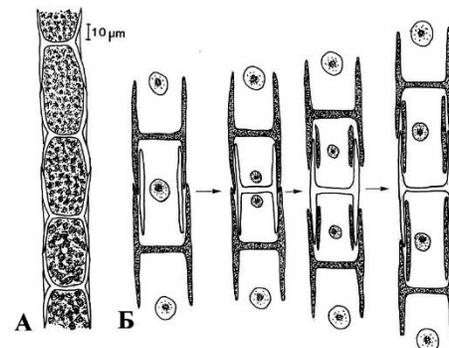
284). Габните хаустории се користат за пренос на хранителните материи од алгата кон габата во услови на паразитизам. Сепак, во лишаите пренос на хранителните материи кон габата е минимален. Евидентно е дека во лишајниот организам меѓусебните односи се многу посложени од обичниот паразитски однос на габата кон алгата.



Слика 284. Зачеток на лишај. Лево - (а и б) СМ микрофотографија на обвиткување на алгалната клетка (*Trebouxia erici*) со хифи на микобионтот (*Cladonia cristatella*), почетна фаза и целосно формирање на талусот на лишајот (преземено од Ahmadjian and Jacobs 1981). Десно – *Trebouxia* клетки во талусот на лишајот *Parmelia sulcata*.

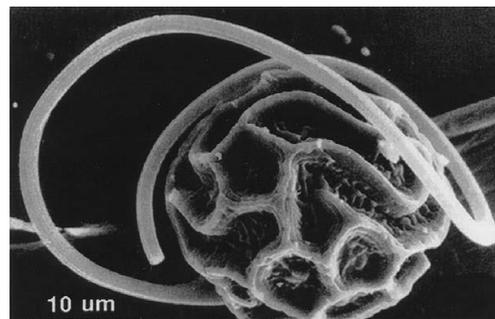
Ред Sphaeropleales

Со овој ред започнува кончестата еволутивна линија во рамките на зелените алги. Какракarakterистика на овој ред филаментозни алги е сегментиран бочен клеточен сид, наместо вообичаената континуирана структура на сидот кај повеќето други алги. Кај *Microspora* (слика 285) (слично како кај *Tribonema* од Xanthophyta) клеточниот сид има „Н-образни“ сегменти кои се формираат поради две одделни фази на секреција на клеточниот сид. За време на интерфазата во делбата на клетките, растот на клетките е поддржан со раздвојување на поврзаните Н-образни делови на клеточниот сид. Во исто време, настапува секреција на нов цилиндричен клеточен сид на местото на овие сегменти. За време на цитокинезата, новосозданиот напречен клеточен сид ги претвора овие сегменти во типичен клеточен сид. Поради таквата градба се смета дека кончестите форми кај двете групи на алги, Xanthophyta – Xanthotrichophyceae и Chlorophyta – Sphaeropleales, настануваат од едноклеточни алги, иако независно едни од други. Кај Sphaeropleales, исходниот предок е најверојатно алга од редот Chlorellales.



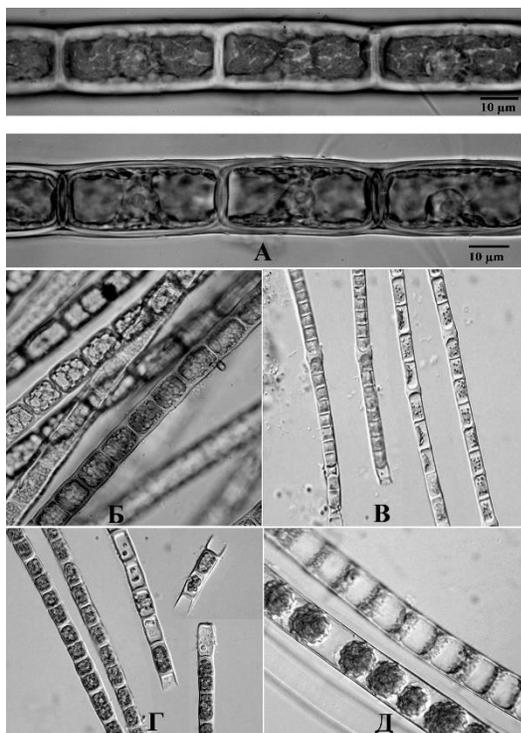
Слика 285. *Microspora crassior*. А – цртеж на конецот. Б – Шематски приказ на депозиција на клеточен сид; при делба и издолжување на клетките, двата Н-образни сегменти се одвојуваат додека нов цилиндар на клеточниот сид се вметнува помеѓу двата сегмента. (според Pickett-Heaps 1973).

Алгите од редот *Sphaeropleales* се типични жители на плитки слатководни живеалишта кои се повремено поплавени со вода. Краткотрајните вегетативни делови (кои најчесто живеат неколку недели или помалку) се јавуваат за време на кратките периоди на поплавите, додека отпорните зиготи со дебели сидови преживуваат во почвите со што овозможуваат долготраен опстанок на алгите. Зиготите се орнаментирани и понекогаш поседуваат *цири* – извиени израстоци составени од органски материи, на својата површина (слика 286).



Слика 286. СМ фотографија на зигота од *Sphaeroplea fragilis* со долга цира. (преземено од Hoffman and Buchheim 1989).

Sphaeroplea (слика 287) поседува клетки со повеќе јадра поставени во неразгранети филаменти. Алгите на овој род се слатководни, но понекогаш се јавуваат и на влажни почви. Нивниот животен циклус трае околу 5 недели. Цитоплазмата во клетките е ограничена на напречни траки (слика 287 Д) поставени околу напречните клеточни сидови помеѓу клетките и раздвоени со крупна вакуола. Секоја цитоплазматична трака поседува неколку јадра, лентовиден или повеќе дисковидни хлоропласти. Тенок слој на цитоплазма без хлоропласти поставен е помеѓу вакуолата и клеточниот сид. Бесполово се размножуваат со фрагментација на филаментите.



Слика 287. Морфолошки карактеристики на двата рода *Microspora* и *Sphaeroplea* од *Sphaeropleales*. А - *Microspora amoena*, Б – *Microspora witrockii*, В – *Microspora* sp., Г - *Microspora pachyderma*, Д – *Sphaeroplea annulina*. Забележителни се основните карактеристики на двата рода: Н-образни клеточни сидови кај *Microspora* и карактеристично поставената цитоплазма кај *Sphaeroplea*.

Половиот процес кај *Sphaeroplea* е најчесто *оогамија*, при што јajните клетки и сперматозоидите се формираат во последователни клетки на ист или различни филаменти. Вретеновидните сперматозоиди со два камшика излегуваат преку пори во бочните сидови на клетките и пливаат кон јajните клетки. Јajните клетки прво се со повеќе јадра, од кои само едно преостанува во клетката. Оогонијалните клетки исто така имаат пори на своите сидови низ кои проаѓаат сперматозоидите. Зиготите формираат дебели орнаментирани клеточни сидови со

црвенкаст протопласт, од оогонијалната клетка се ослободуваат со нејзино распаѓање. Зиготите ртат со формирање на четири јајцевидни зооспори со два камшика кои се исталожуваат и создаваат нов филамент на алгата.

Познато е околу 14 видови на родот *Sphaeroplea*, кои не се многу чести но понекогаш можат да се развијат во маса и да со своите зиготи ја обојат водата во црвено. Почести претставители се *S. annulina*, *S. fragilis*, *S. willmanii*.

Ред Chlorosarcinales

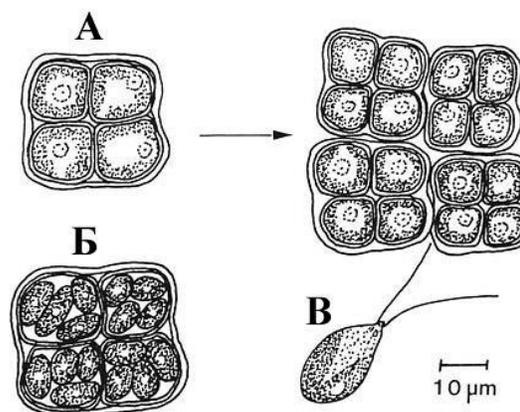
Алгите на овој ред поседуваат специфичен тип на клеточна делба (*дезмохиза* – делба, главно типична за Dinophyta) при која се формираат бројни ќеркини клетки со свои клеточни сидови во рамките на мајката клетка. Родовите од овој ред не поседуваат *плазмодезми* и комплексноста на талусите кои се карактеристични за наредните два реда Chaetophorales и Oedogoniales.

Chlorosarcina (слика 288) живее слободно во почвите или може да се најде во епидермисот на водните васкуларни растенија. Секоја клетка содржи хлоропласт и клеточен сид кој ја издвојува од останатите клетки во внатрешноста на стариот клеточен сид на клетката мајка. При делбата, протоплазмата се изделува последователно во перпендикуларни рамнини за да изгради кубични пакети од клетки. Клеточните сидови се формираат околу ново изделените протопласти, во близина на недопрениот сид на мајката клетка. По делбите, колониите се фрагментираат за да се издвојат новосоздадените алги.

Слика 288. Шематски приказ на *Chlorosarcina* sp. А – Пакети на клетки кои се делат да формираат ќеркини колонии, секоја во рамките на мајчината клетка, Б – колонија која формира зооспори, В – зооспора. Долу лево – ЛМ на *Chlorosarcina elegans* (ознака = 20 μm).



Chlorosarcina elegans.

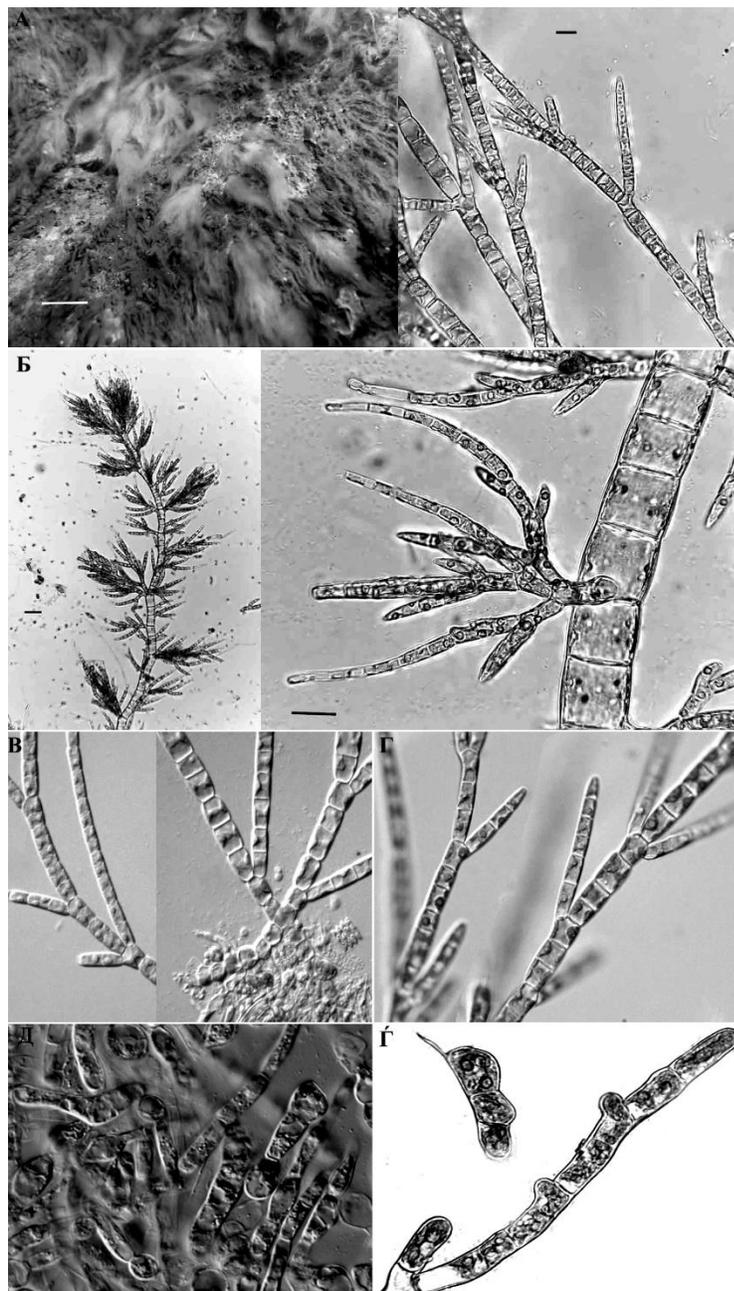


Ред Chaetophorales

Алгите на редот Chaetophorales, заедно со следниот ред Oedogoniales, поседуваат најкомплексна организација на талусот во рамките на зелените алги. Тие имаат плазмодезми, типична одлика на повеќе клеточните организми. Нивото на организација на алгите од овој ред по многу одлики може да се спореди со Coleochaetales од харите.

Chaetophorales имаат разгранети филаменти (слика 289) со еднојадрени клетки и единечен периферен хлоропласт. Многу од различните видови имаат *хетеротрихална*

градба односно два различни типа на филаменти: филаменти кои ползат по супстратот или *ползечки талус*, и филаменти кои стојат исправено во водата или *апикален талус*.

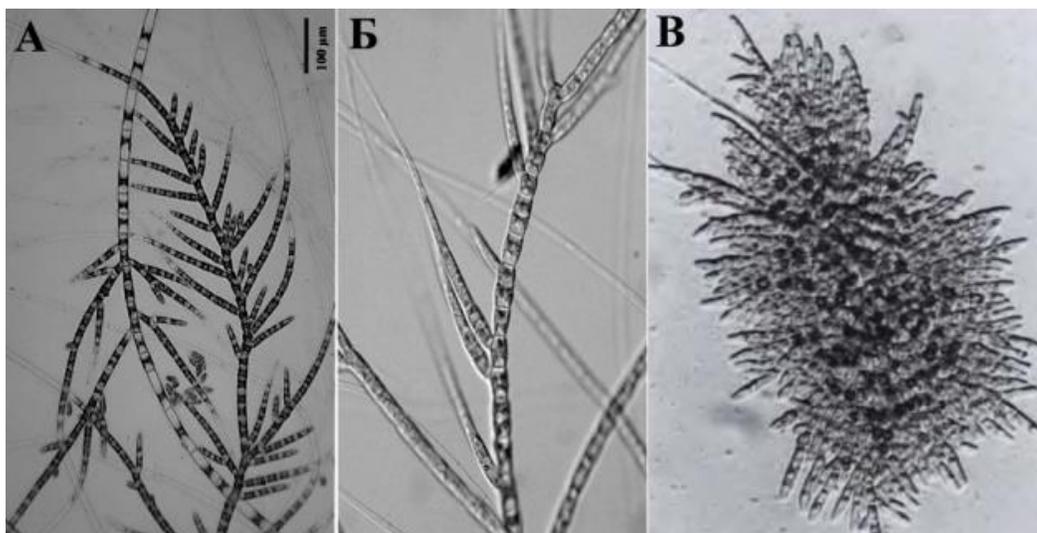


Слика 289. Макро и микроскопски изглед на талусите на различните претставители на редот Chaetophorales. А. *Stigeoclonium tenue* – лево, макроскопски изглед на богати наслаги на камен во вода; десно, микроскопски изглед на талусот. Б. *Draparnaldia glomerata* – лево, хабитус на помало зголемување и десно, изглед на основните клетки и боќните ограници. В. *Chaetophora pisiformis* – лево, апикален и десно, дел на базалните клетки на талусот. Г. *Cloniophora plumosa* – изглед на апикален талус. Д. *Fritschiella tuberosa* – комплексна градба на ползечки талус. Ѓ. *Gongrosira schmidlei* – карактеристичен изглед на апикалниот талус.

Во минатото алгите од овој ред се сметаа за исходни форми на вишите васкуларни растенија поради тоа што градбата на нивните филаменти има сложена морфологија и анатомија. Еволуционата низа од *Stigeoclonium* и *Chaetophora*, преку *Draparnaldia* до *Fritschiella* покажува зголемување на сложеноста кон формите за кои се мислеше дека можат да личат на примитивните терестични васкуларни растенија. Сепак, клеточната делба по пат на *фикопласт* ја одделува оваа важна група на слатководни алги од главниот

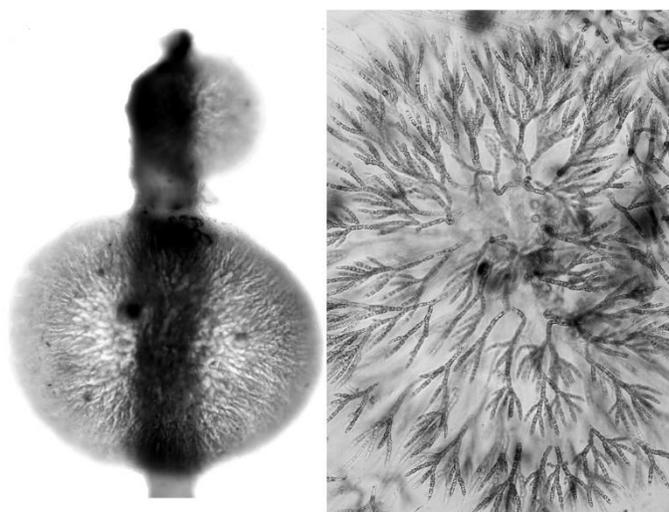
еволутивен развоен пат на вишите растенија. Денешните сознанија укажуваат дека реалниот претходник во оваа еволутивна линија се наоѓа во рамките на родот *Coleochaete* (слика 236).

Stigeoclonium е чест род на слатководни алги кои се главно прицврстени на дното на речните екосистеми во форма на нежни зелени грмушки по камењата (слика 290 А). Алгите на овој род покажуваат висока толеранција на органско загадување, така што често можат да бидат индикатори на силно загадени води, иако не е ретко да се сретнат и во почисти водни системи. Талусот е типично хетеротрихален, изделен на базален (ползечки) и апикален талус (слика 290), при што крајните ограноци на бочните израсоти се најчесто издолжени во безбојни влакна со различна должина. Ползечките талуси се доста различни помеѓу видовите, често во форма на растресити куси збиени конци, додека кај другите имаат форма на диск со псеудо-паренхиматична градба како кај *Stigeoclonium farctum* (слика 290 В).



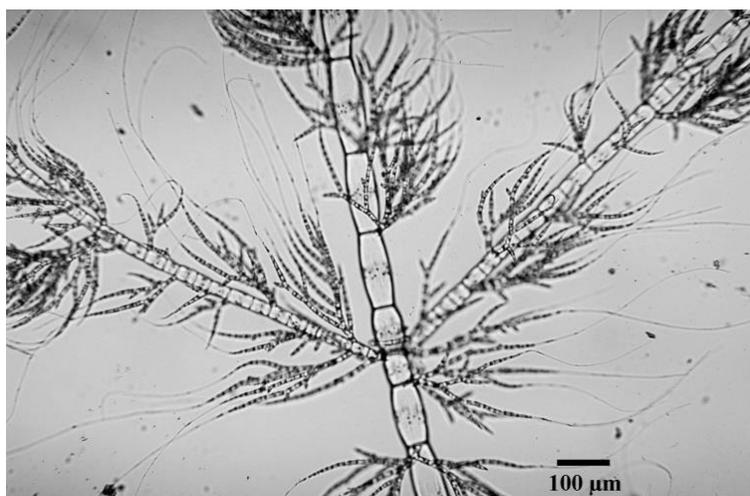
Слика 290. Морфолошки одлики на апикален и базален талус кај хетофоралните зелени алги. А - *Stigeoclonium amoenum* и Б - *Stigeoclonium subsecundum*, типични примери на развиен апикален талус со издолжени безбојни влакна како завршетоци на бочните гранки; В – *Stigeoclonium farctum*, форма со екстензивен базален систем на радијални конци од кои започнуваат издигнати апикални ограноци (В според Simons et al., 1986).

Во однос на цитолошките карактеристики и градбата на талусот, најсличен род со *Stigeoclonium* е родот *Chaetophora* (слика 291). Основната разлика меѓу овие два рода е во тоа што целосниот талус на *Chaetophora* е поместен во заедничка слузеста обвивка која најчесто се наоѓа како епифитски раст на потопени растенија и предмети. Имаат зооспори со четири камшици и изогамети со по два камшика. Акинетите се јавуваат на врвовите од гранките и често се со кафеава боја. Утврдени се повеќе од 20 видови со сомнителна таксономска положба, а почесто се среќаваат *Chaetophora attenuata*, *C. elegans*, *C. lobata*, *C. pisiformis* и *C. punctiformis*.



Слика 291. *Chaetophora elegans*. Лево – макроскопски хабитус на алгата како епифит на потопено растение; Десно – микроскопски приказ на талусот.

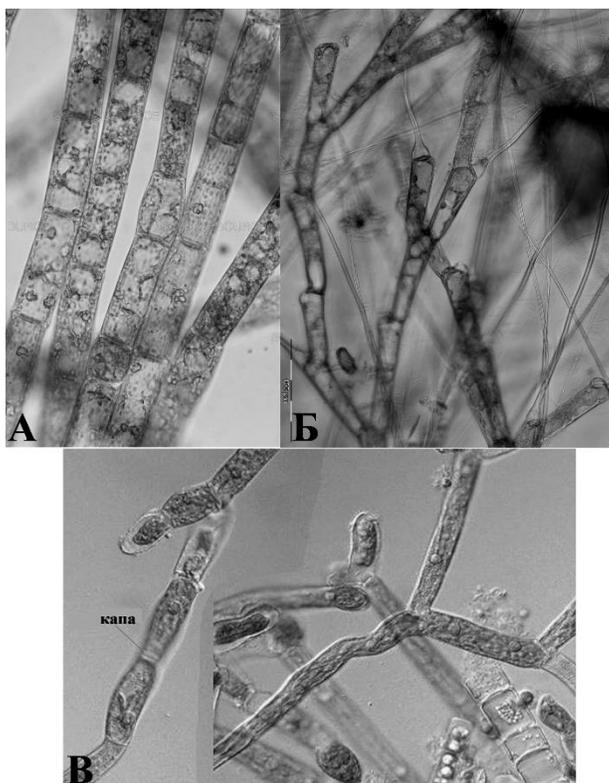
Како резултат на еволутивниот развој на апикалниот талус создадена се форми како *Draparnaldia* (слика 289 и 292) кај кои ползечкиот супстратен талус е скоро целосно редуциран, додека апикалниот талус е добро развиен и специјализиран. Овој апикален талус јасно е издвоен на долг осовински дел од централно поставени крупни клетки и куси бочни ограноци кои се развиваат во грмушки околу централната оска на клетки. Централните крупни клетки имаат неограничено растење, додека бочните гранки наречени **асимилатори** ги сочинуваат мали клетки со крупни хлоропласти кои имаат ограничен раст и многу се разгранети, а најчесто завршуваат со долги безбојни влакна. За подлогата се прицврстуваат со редуцираниот ползечки талус и преку добро развиени ризоиди. Видовите на родот *Draparnaldia* бесполово се размножуваат со зооспори, а полово со изогамети; репродуктивните органи се развиваат само во бочните гранки – асимилатори. Циклусот на развој е сличен на тој опишан кај *Ulothrix* (слика 302). Видовите на овој род населуваат чисти пресни води со висока концентрација на кислород. *Draparnaldia acuta* населува стагнантни води и бавнотечечки реки, додека *D. glomerata* и *D. mutabilis*, покрај езерата можат да се населат и во речните екосистеми.



Слика 292. *Draparnaldia mutabilis* – хабитус.

Ред Oedogoniales

Кончестите слатководни алги кои припаѓаат кон овој ред имаат едно јадро во клетките, карактеристична клеточна делба и продуцираат специфични зооспори кои поседуваат венец од камшици на едниот крај – *синзооспори* (алгите со ваков тип на репродуктивни органи се нарекуваат *стефаноконтни*). Половиот процес е *оогамија*, додека бесполово се размножуваат со зооспори или акинети. Овој ред има само една фамилија Oedogoniaceae, и три типични рода – *Oedogonium*, *Oedocladium* и *Bulbochaete* (слика 293). *Oedogonium* е неразгранета алга додека *Oedocladium* и *Bulbochaete* силно се разгрануваат. *Bulbochaete* исто така поседува и долги безбојни влакна на крајот од конците. Овие алги се населуваат во перманентни преносводни екосистеми како езера или резервоари; доколку се населат во речни системи тогаш ретко продуцираат репродуктивни органи. Главно, се епифитски на други водни растенија или се јавуваат како слободнопливачки конци.



Слика 293. Морфолошки одлики на трите типични рода на редот Oedogoniales. А – *Oedogonium* sp., Б – *Bulbochaete* sp., В – *Oedocladium* sp.

Претставителите на родот *Oedogonium* поседуваат неразгранети кончести талуси изградени од еден низ на клетки. Младите талуси се прикрепуваат за подлогата со базална клетка, а подоцна се *одвојуваат* и слободно пловат во водата (слика 294). Конците се изградени од високо цилиндрични еднојадрени клетки во кои се наоѓа мрежест

хлоропласт со пиреноиди. Поединечни клетки на своите апикални делови имаат „капи“, кои се остатоци од клеточниот ѕид создадени во процесот на делба и раст на клетките.



Слика 294. Шематски приказ на градбата на крајот и клетката кај *Oedogonium* sp.



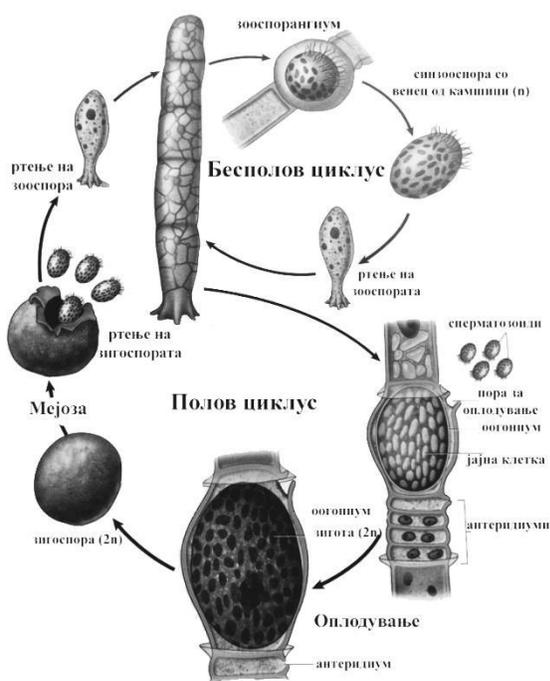
Слика 295. Шематски приказ на вегетативната делба на клетките во талусот на *Oedogonium* sp. и формирање на „капи“.

Сите клетки во талусот на алгата, освен базалната ризоидална клетка, можат да се делат на кој начин расте крајот. Делбата и растот на клетките кај овие алги се одвива на специфичен начин (слика 295). Непосредно пред делбата на јадрото, на врвот од клетката на внатрешната страна од страничните ѕидови се јавува задебелување во форма на цилиндер. По делбата на јадрото, надворешните слоеви на клеточниот ѕид во пределот на цилиндерот пукаат создавајќи престенеста пукнатина. Истовремено, цилиндричното задебелување омекнува и започнува да се истегнува. Со истегнувањето на цилиндерот се формира новиот цилиндричен дел на клеточниот ѕид кој се вметнува помеѓу двата стари делови на ѕидот. Дел на протопластот и едно јадро преминуваат во делот кој настанува со истегнување на цилиндерот, а на нивото на раскинувањето на мајката клетка се создава нов напречен клеточен ѕид. На тој начин, ѕидот на горната ќеркина клетка настанува со истегнување на цилиндричното задебелување. На врвот на оваа клетка се наоѓа остаток од ѕидот на клетката мајка. Помалиот дел од оваа клетка, кој се наоѓа под местото на раскинување на клетката, се нарекува „капа“, а поголемиот дел „футрола“. При следните делби на клетката, цилиндричното задебелување секогаш настанува под 'капата'. Врз основа на бројот на „капите“ се заклучува колку пати се поделила таа клетка.

Видовите на родот *Oedogonium* вегетативно се размножуваат со фрагментација на талусите или со акинети. Бесполовиот процес се одвива преку зооспори кои се разликуваат од типичните зооспори бидејќи на безбојниот апикален дел носат венец од камшици (слика 296). Во клетките се формира по една зооспора. Зооспорите имаат околу 30 камшика кои се заедно поврзани со разгранети коренчиња. По напуштањето на клетките зооспорите се движат извесно време, потоа се прицврстуваат за подлогата со

базална плоча, ги повлекуваат камшиците и ʼртат во нова единка. Можно е формирање и на апланоспори кои наликуваат на оогониите.

Половиот процес кај *Oedogonium* е оогамија. Во зависност од однесувањето на машките филаменти процесот може да биде **макроандричен** (нормални мажјаци) или **нанандричен** (цудести мажјаци). Оогониите имаат сличен развиток кај двата типа на размножување. Интеркаларната или терминална мајка клетка на оогонијата се дели напречно на две клетки од кои горната преминува во оогонија додека долната се развива во подржна клетка. Оогониите можат да се продуцираат во низа на еден конец. Оогониите се во почеток пошироки од вегетативните клетки и имаат бројни апикални „капи“ на својот горен дел поради претходни делби. Како созрева, оогонијата се шири и создава мала пора или пукнатина на клеточниот ѕид. Протопластот се развива во јајна клетка. Пред оплодувањето, централно поставеното јадро се поместува под пукнатината во ѕидот и низ отворот се излачува желатинозна материја.



Слика 296. *Oedogonium* sp. Лево – шематски приказ на циклусите на размножување. Десно – микрофотографија на цудест мажјак прицврстен во близина на оогониумот.

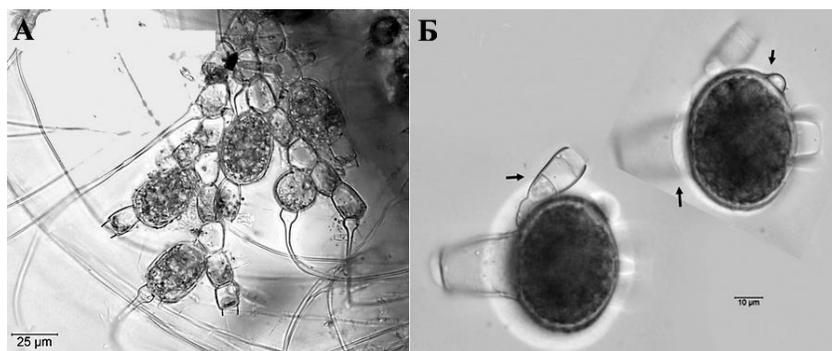
Кај макроандричните видови антерициите се формираат терминално или интеркаларно со нерамномерна делба на антерицијална мајка клетка (слика 297). При оваа делба, горната клетка е многу пократка од долната. Долната клетка се дели последователно и создава 2-40 антерициии. Секоја антериција формира по два сперматозоида кои се ослободуваат во везикула преку трансверзна делба на клеточниот ѕид. Сперматозоидите се слични по градба на зооспорите, но се помали, поиздолжени, со круна од околу 30 камшици, и бледо жолти поради редукцијата на хлоропластите. Кај макроандричната форма *Oedogonium crassum* сперматозоидите се привлечени од страна на јајната клетка со помош на хемостатична материја.

привлечност од оогониумот. Апикалната клетка е антеридиум во кој се создаваат два сперматозоида. Оогониумот секретира дебела желатинозна обвивка во која се вметнува врвот на конецот од цуцестиот мажјак. Во овој гел се ослободува сперматозоидот. Протоплазматична папила се јавува преку сидот на оогониумот и сите сперматозоиди во близината се закачуваат за оваа папила со својот преден дел. Набрзо папилата се повлекува низ сидот повлекувајќи со себе еден сперматозоид.

Зиготата се издвојува од клеточниот сид на оогониумот со простор и формира свој заштитен сид. Со нејзино созревање се натрупува црвенкаста маслена материја во протоплазмата. По извесно време зиготата се ослободува преку распаѓање на сидот на оогониумот. Таа преминува во фаза на мирување во кое време јадрото се дели со мејоза на четири хаплоидни јадра. Пред ртење, протполастот станува повторно зелен и формира четири зооспори кои се ослободуваат и создаваат нови филаменти на алгата. Според тоа, животниот циклус на Oedogoniales е хаплонтен, алгите се хаплоидни, а единствена диплоидна форма е зиготата.

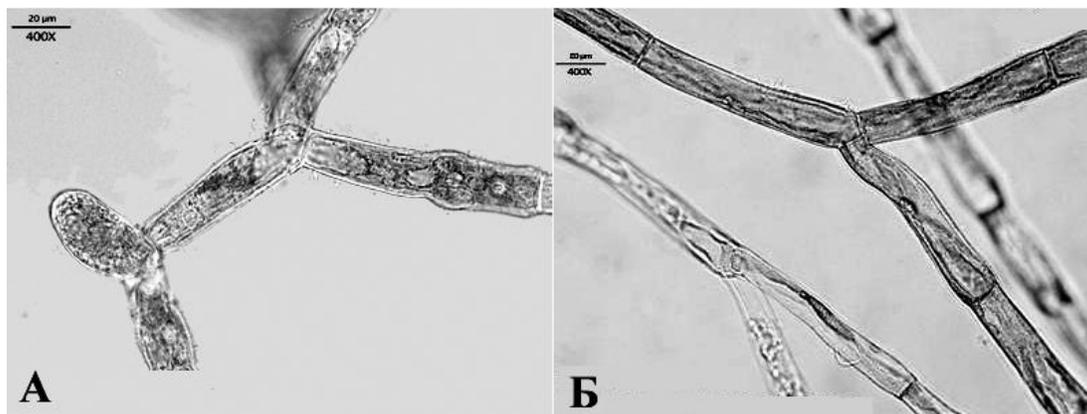
Oedogonium вклучува преку 500 видови кои се космополити во слатководните екосистеми при што, главно населуваат стагнантни води како мали барички, канали, мочуришта, езера, акумулации и поретко реки. Видовите можат да се развиваат во текот на целата година, но максималниот репродуктивен развиток се забележува во периодот од јуни до август. Младите талуси на алгите, главно се зацврстени на потопените делови на водните макрофити. При созревање тие интензивно се делат и во определени услови можат да формираат површински пливачки маси во комбинација со други алги, најчесто *Spirogyra*, *Rhizoclonium* и *Cladophora*. Во Централна Европа утврдени се повеќе од 100 видови на овој род од кои *O. intermedium* и *O. undulatum* се определени како најчести. Како космополитски вид, на повеќе континенти утврден е видот *O. capillare* (Broady et al. 2012) кој најчесто се јавува во мали водни екосистеми богати со хранителни материи кои брзо се загреваат.

Родот *Bulbochaete* (слика 293Б и 299) опфаќа видови кои, исто така, населуваат стагнантни мали водни екосистеми со различна еколошка состојба, додека само мал број се среќаваат во бракични води. Најчесто се прикрупени за потопените делови на макрофитската вегетација, а поретко се слободно пливачки. Од вкупно 140 опишани таксони почесто се среќаваат *B. affinis*, *B. brebissonii*, *B. mirabilis*, *B. setigera*.



Слика 299. Хабитус на видовите на родот *Bulbochaete*. А – *B. mirabilis*, краен дел од разгранет конец со повеќе зрели оогонии и терминални издолжени безбојни влакна. Б – *B. brebissonii*, зрели оогонии, стрелките означуваат цуцест мажјак, подржна клетка и зачеток на пора на оогониумот. (преземено од Guiry 2018).

Најредок и со најмал број на видови е родот *Oedocladium* (слика 293В и 300), кој опфаќа, главно терестични форми на алги или поретко слободнопливачки алги во слатководните живеалишта. Од 18 опишани таксони, нешто почести во природата се *O. carolinianum*, *O. cirratum*, *O. protonema* и *O. terrestre*.



Слика 300. Хабитус на видовите од родот *Oedocladium*. А – *O. carolinianum*, разгранети фрагменти на талусот со зачеток на оогониум. Б – *O. cirratum*, дел на талусот.

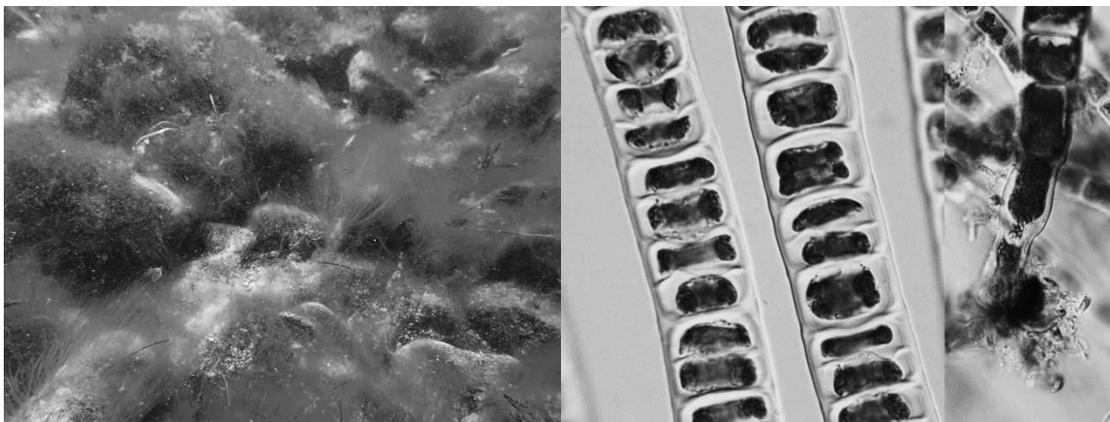
Тип Chlorophyta Класа Ulvophyceae

Алгите од класата Ulvophyceae се главно морски жители, со определен број на претставители кои населуваат пресни води или аерофитни живеалишта. Нивните подвижни клетки (репродуктивни спори и гамети) поседуваат апикално поставени 2 или 4 камшика, надворешно се скоро радијално симетрични и поседуваат крстовиден микротубуларен коренски систем кој не е поврзан со повеќеслојни структури. Овие карактеристики се различни во однос на Charophyceae, но се слични на Chlorophyceae. Од класата Chlorophyceae се разликуваат по тоа што поседуваат трајно интерзонално вретено кое не се губи при телофазата, како и по тоа што подвижните клетки немаат клеточен сид. Во рамките на оваа класа се поставени многу различни морфолошки типови, од едноклеточни кокоидни форми, кончести претставители, паренхиматични макрофитни алги со сложена градба, како и сифонокладални форми со голем број на јадра. Сите кончести морски зелени алги, како и крупните зелени морски алги, главно припаѓаат кон оваа класа. Нивниот животен циклус, главно вклучува смена на хаплоидна со диплоидна генерација, архаична форма на животен циклус за која придонесуваат стабилните услови во морските системи. Исто така, не се познати ни трајни зиготи (спори) кои се повеќе карактеристични за алгите во нестабилните слатководни средини. Повеќе родови продуцираат подвижни клетки (гамети или зооспори) со површински лушпи на клетките, што наведува на заклучок дека класата потекнува од дамнешен едноклеточен предок со лушпи.

Класата Ulvophyceae опфаќа повеќе од 1.900 таксони распоредени во 10 редови од кои богати со видови и позастапени во екосистемите се следните: **Ulotrichales** – еднојадрени филаменти со периферно распореден хлоропласт; **Ulvales** - еднојадрени клетки со периферен хлоропласт; талусот е во форма на празен цилиндар или плоча дебела 1-2 клетки; **Trentepohliales** – едноклеточни филаменти со различна шема на разгранување, латерални спорангиуми; аерофитни алги со обоени талуси (портокалово или жолто); **Cladophorales** – филаменти со полијадрени клетки со периферен или мрежест хлоропласт; **Dasycladales** – талусот со радијална симетрија составен од исправена оска и чадорче или странични гранки; целиот талус со едно јадро кое се дели пред создавање на репродуктивните органи, и **Caulerpales** – повеќејадрени алги без целулоза во клеточните ѕидови; поседуваат *сифоноксантин* и *сифоенин*. Кладистичките анализи на нуклеарната рРНК покажуваат дека Ulotrichales и Ulvales формираат една сродна група во рамките на класата, додека Caulerpales, Cladophorales (Siphonocladales) и Dasycladales друга еволутивна група (Watanabe et al. 2001).

Ред Ulotrichales

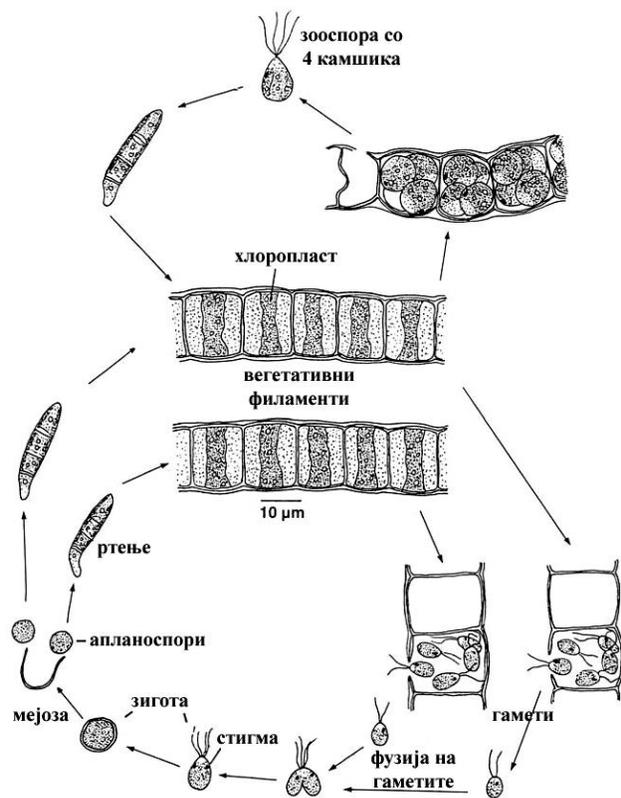
Во овој ред припаѓаат алги со различен хабитус, со микро или макро талуси, но доминантни се претставителите со кончести (или филаментозни) талуси. Типичниот претставител *Ulothrix* sp. е кончеста алга која се населува во бентосот (типично на камен) на стагнантни или истечни екосистеми, или поретко на влажни почви (слика 301). Талусот е изграден од неразгранети филаменти со различна должина кои се прицврстени за супстратот со специјализирана базална клетка. Сите клетки во талусот, освен базалната, се способни за клеточна делба и формирање на зооспори или гамети.



Слика 301. Лево - *Ulothrix aequalis*, богат развиток на кончести талуси по камењата во речен тек; Десно - *Ulothrix zonata*, хабитус на филаментите со карактеристичен хлоропласт во форма на прекинат прстен.

Видовите со тесни клетки формираат до 4 еднакви зооспори по клетка, додека пошироките форми можат да создадат и до 32 микро и макро спори по клетка (слика

302). Зооспорите имаат јасна стигма и се ослободуваат преку пора во сидот на клетката мајка. Зооспорите кои нема да се ослободат од клетката мајка можат да секретираат дебел сид и да прераснат во апланоспори.



Слика 302. *Ulothrix* sp. – циклус на развиток. Горе – бесполово размножување со формирање на зооспори со 4 камшика. Доле – полово размножување преку создавање на изогамети со 2 камшика (адаптирано од Smith 1955).

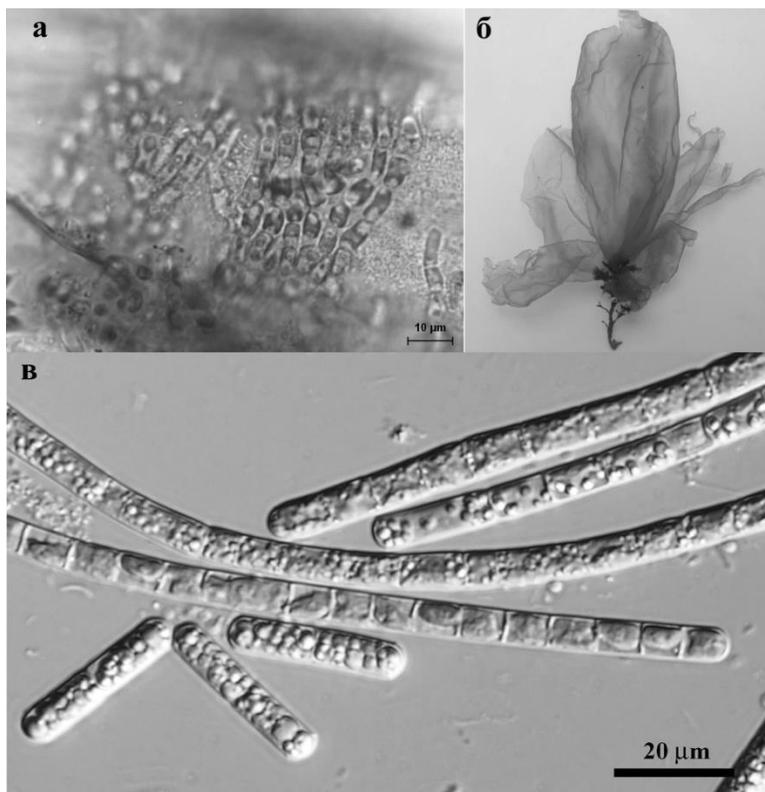
Гаметите кај *Ulothrix* sp. се создаваат на ист начин како и зооспорите, но се секогаш со по два камшика. Гаметите се со иста големина (изогамија) при што фузија настанува само помеѓу гаметите кои потекнуваат од различни филаменти. Исто така, не е позната партеногенеза кај нефузионираните гамети. По извесен период на мирување, кога зиготата секретира дебел сид со акумулација на голема количина резервни материи, таа претрпува мејоза, формира 4-16 апланоспори и циклусот на

создавање нови филаменти започнува.

Сите подвижни клетки (зооспори и гамети) на овој ред поседуваат на својата површина ситни органски луспи во форма на дијамант.

До денес се опишани вкупно 14 фамилии во редот Ulotrichales, од кои со поголем број таксони се карактеризираат Gomontiaceae (14), Helicoductiaceae (15), Monostromataceae (32) и Ulotrichaceae (126). Карактеристика на морските претставители на родот *Gomontia* (*G. holdenii*, *G. perforans*) е нивната особина да навлегуваат (ги перфорираат, пробиваат со своите филаменти) во черупките на мекотелите и морските желки. Родот *Protoderma* (Helicoductiaceae), со типичниот претставител *P. viride* (слика 303а), е доста чест во брзо течечките студени потоци како епилит на камењата или епифит на потопените делови на водните растенија. Родот *Monostroma* (слика 303б) содржи форми кои многу личат на родот *Ulva* од следниот ред Ulvales. Поседува лепезести еднослојни крпести талуси кои се прицврстуваат со ризоиди за каменестите подлоги во плитките води. Поголемиот број на видови од родот *Ulothrix* се широко распространети во пресните води, но помал број се жители на браќични и морски води. Тие се чести и по површината на влажните карпи во зоната на прскање на водата, на влажни почви и кори

на дрвја. Сроден е и видот *Klebsormidium* (*Chlorhormidium*) *flaccidum* (слика 303в) кој исклучиво населува кора на дрвјата.



Слика 303. Хабитус на различни претставители на редот Ulotrichales.

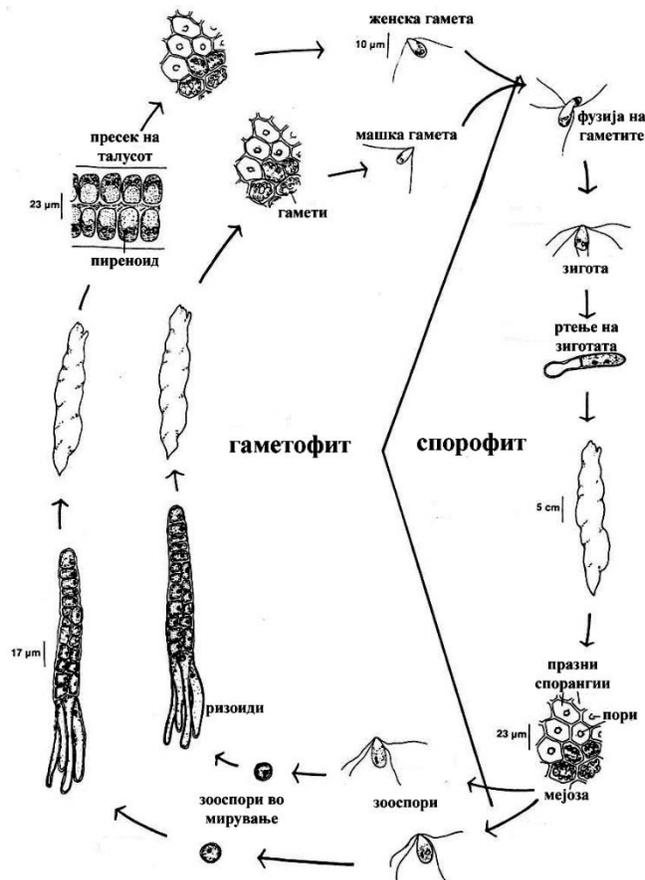
а) *Protoderma viride*, ползечки талус составен од збир на филаменти со слободни врвови; б) *Monostroma grevielli*, еднослоен лепезест талус со јасен ризоид; в) *Klebsormidium* (*Chlorhormidium*) *flaccidum*, единечни филаменти со карактеристични пластиди и формирани апланоспори во внатрешноста.

Ред Ulvales

Алгите од овој ред поседуваат талус кој е во форма на проширена лепезеста плоча составена од еден или два низа на клетки. Типичните претставители ги вклучуваат родовите *Ulva*, кој е со двослоен темнозелен талус, и *Enteromorpha*, кој има еднослојни талуси во форма на издолжен празен цилиндар. Нормалната морфологија на нивните талуси се губи доколку алгите растат без присуство на бактерии. Во такви услови, тие се развиваат во форма на перничеста колонија со ризоиди. Бактериите од групите Cytophaga-Flavobacterium-Bacterioides кои се развиваат на површината на алгите продуцираат морфогенетски фактор наречен талусин, кој се апсорбира од страна на алгата и доведува до нормалната морфологија на талусот.

Плочестите талуси на *Ulva* се составени од два слоја на клетки од кои секоја поседува голем чашковиден хлоропласт поместен кон клеточниот ѕид (слика 304). Ризоидот се формира преку групирање на долги тенки филаменти во заедничка дршка. Ризоидот е повеќегодишен и тој создава нови плочести талуси секоја пролет. Делба на клетките може да се одвива во било кој дел на талусот, но сите делби се одвиваат во рамнина нормална во однос на површината на талусот (перпендикуларно). Кај *Ulva mutabilis* вегетативната состојба на талусот се одржува преку секреција на регулирачки фактори во клеточните ѕидови и околната средина. Како талусот созрева, продукцијата на

еден од овие фактори се намалува, што доведува до иницирање на гаметогенезата (Stratmann et al. 1996).



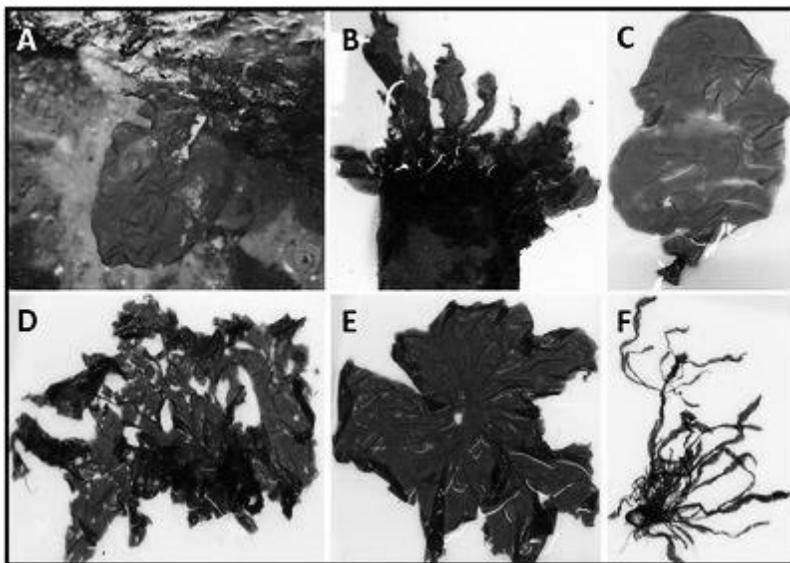
Слика 304. Животен циклус и смена на генерации кај *Ulva arasaki* (според Chihara 1969).

Родот *Ulva* има изоморфна смена на генерации, при што гаметофитот создава гамети со два камшика, а спорофитот спори со четири. Забележена е периодичност на созревање на репродуктивните клетки која е контролирана од лунарните циклуси. Кај *Ulva pertusa* (Јапонија) гаметите, главно се испуштаат неколку дена пред зооспорите, при што созревањето се јавува за време на минималната плима (прва и трета четвртина на лунарниот циклус), додека кај *Ulva lobata* (Пацифик С. Америка) при пролетните максимални плими (највисока плима при млада и

полна месечина). *Enteromorpha* покажува слична периодичност, со тоа што и зооспорите и гаметите се испуштаат во исто време. Главната причина за ваквата периодичност, најверојатно е интензитетот на светлината од месечината која алгите ја примаат, а не количеството на вода.

Репродуктивните зони се формираат во близина на маргината на талусот на *Ulva*, при што фертилните делови ја менуваат бојата од зелена кон кафеаво-зелена со созревање на репродуктивните клетки поради натрупување на γ -каротен. Гаметогенезата и спорогенезата се многу слични и пратени со силна редукција на фотосинтезата. Клетките се делат и формираат 8-32 подвижни клетки, при што мејозата се јавува само при формирање на зооспорите. Репродуктивните клетки се ослободуваат кога талусите се влажни од плимата која надоаѓа. Гаметите се позитивно фототактични, поседуваат периферен хлоропласт со пирениод, очно петно и два камшика. Гаметите може да се со иста големина или различни. Мешањето на гаметите од различни талуси доведува до формирање на групации на гамети поврзани со врвовите на камшиците. Тие групации веднаш се распоредуваат во парови на гамети кои фузионираат со своите предни краеве, и со негативна фототаксија се движат надвор од домет на светлината. Тие се фузионираат целосно, при што зиготата со 4 камшика останува подвижна извесно време, се исталожува,

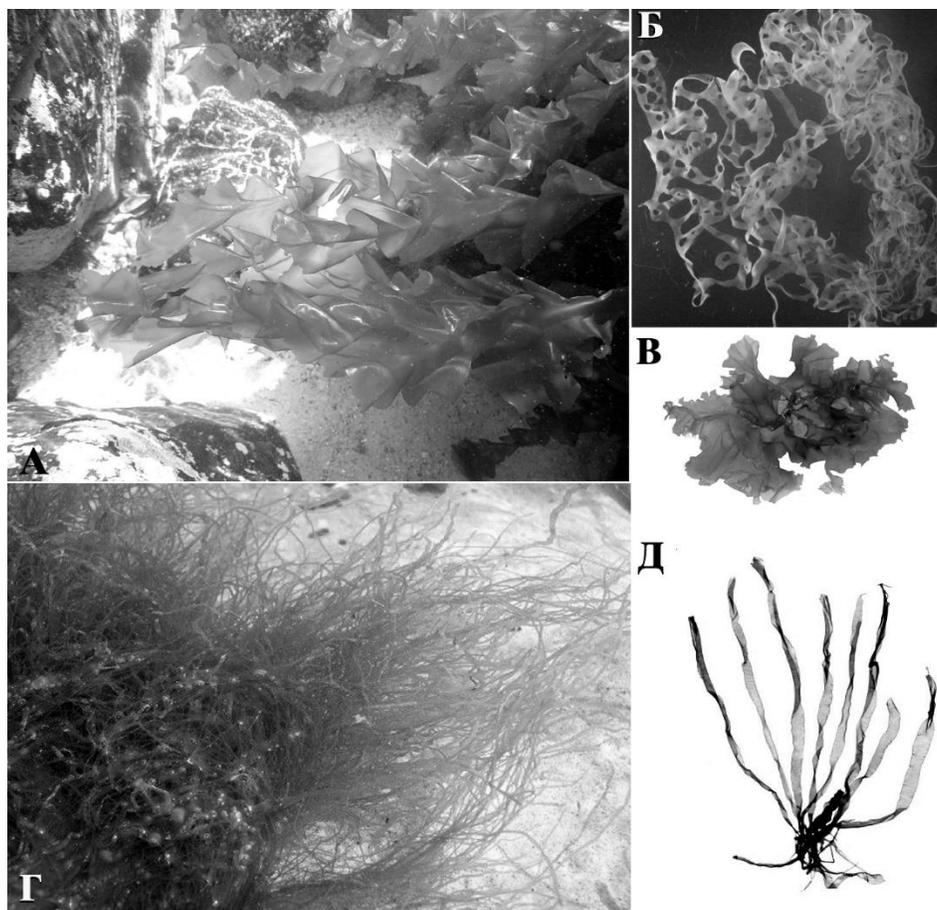
се закачува за супстратот и ги повлекува камшиците во протоплазмата. Зиготата излучува сид и настанува фузија на јадрата. По неколку дена зиготата рти преку митотична делба на јадрото. По првата клеточна делба, една клетка се развива во ризоид додека другата го формира листовидниот талус на алгата. Кај некои видови забележена е и *партеногенеза*.



Слика 305. Морфолошки варијации на талусот на *Ulva compressa* во Северна Германија. А и В) листовидна форма на специмени од Балтичко Море. С) листест талус на вид од Северно Море (прицврстен за подлогата). D и E) пливачки форми без ризоид од Балтичко и Северно Море. F) Цевеста морфологија на форма колектирана во Северно Море.

Ulva е нормално морски род, иако често се среќава и во браќични води, посебно во естуари. Вообичаено се развива на карпите во средната или долната зона на плимата, иако во текот на годината често се развива на различни места. За време на студените месеци таа се развива, главно во средината на интерплимната зона покривајќи широка вертикална зона. Во топлите месеци се населува во подлабоките зони и во тесна зона каде е помалку изложена на исушување. *Ulva* е опортунистичка алга (користи различни хранителни материи од средината) способна за брза колонизација и раст при поволни услови. Ова е последица на брзата стапка на раст и способноста за внесување и складирање на хранителни материи кои се испуштаат во водната средина. Поради својата особина брзо да реагира на зголемена концентрација на хранителни материи, *Ulva* се развива во маса во зоните на антропогеното влијание. Масовниот развиток доведува до натрупување на големи маси од алгата на површината на водата и по брегот каде се распаѓаат предизвикувајќи негативни последици по другите бентосни заедници и естетските вредности на бреговата линија. Од друга страна, *Ulva lactuca* и другите видови во светот се познати како „морска салата“ и чести се во исхраната на голем број нации. Нивната нутритивна и кулинарска вредност, сепак, е контраверзна.

Редот Ulvales опфаќа 25 рода поместени во 9 фамилии од кои доминантна е Ulvaceae со двата рода *Ulva* и *Enteromorpha* (слика 306).



Слика 306. Претставители на *Ulva* и *Enteromorpha*. А) *U. fasciata*, Б) *U. reticulata*, В) *U. lactuca*, Г) *E. intestinalis*, Д) *E. compressa*.

Ред Trentepohliales

Таксономската положба на редот Trentepohliales создаваше серија на контраверзни докази поради комбинацијата на неколку единствени морфолошки и ултраструктурни одлики кои претставуваа мистерија за истражувачите. Овие одлики вклучуваат карактеристичен тип на спорангиумите, недостиг на пиреноиди во хлоропластите, единствен флагеларен апарат, цитокинеза преку фрагмопласт и постоење на *плазмодезми* во клеточните ѕидови како типична одлика на вишите растенија (Brooks et al. 2015).

На прв поглед, поставувањето на овој ред во класата Ulvophyceae според молекуларните податоци, изгледа погрешно бидејќи во оваа класа главно припаѓаат морски зелени алги со комплексна структура. Дури и по својата боја, Trentepohliales не личат на другите зелени алги; тие поседуваат портокалови, жолти или црвени талуси поради акумулација на каротеноиди (*β -каротен* или *астаксантин*) во своите клетки. Количество на продуцирани каротеноиди зависи од условите во средината и најголема е при изложеноста на алгата кон силен интензитет на светлина при мала количина на

хранителни материи. Спротивно на тоа, во сенка каротеноидите не ја маскираат зелената боја на хлоропластите и некои од родовите во многу личат на кончестите зелени алги слични на *Cladophora*.



Слика 307. А и Б – *Trentepohlia aurea*, хабитус.

А – масовен епифитски раст на алгата со темнопортокалова боја по гранки на дрвенесто растение; Б – микроскопска слика на хабитусот со зелена боја). В – Листови на *Magnolia* од Луизиана (САД) по кои се забележуваат црни дамки предизвикани од *Cephaleuros parasiticus*, паразитски претставител на редот Trentepohliales.

Trentepohliales е една од најраспространетите групи на аерофитни алги. Центарот на нивниот диверзитет и застапеност се тропските и суптропските региони, но лесно се населуваат и во умерената климатска зона доколку се условите доволно хумидни. Од еколошка гледна точка, тие населуваат најразлични супстрати – карпи, кора на дрвја, листови, гранки (слика 307), плодови, дрво во

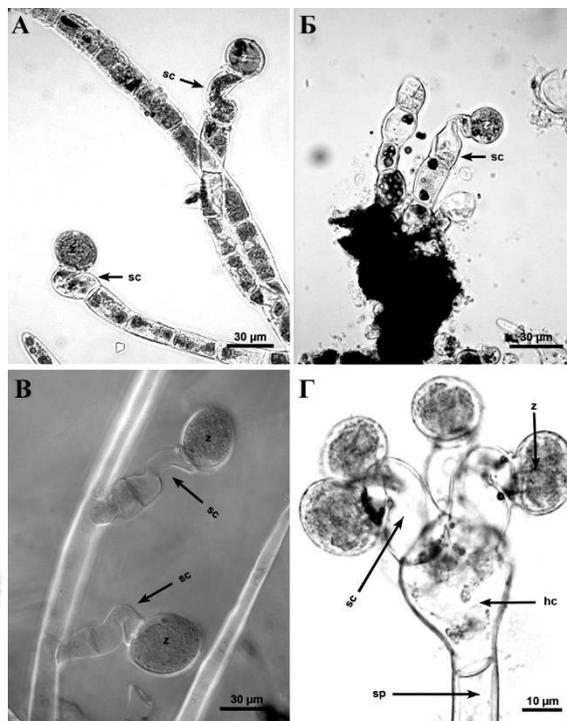
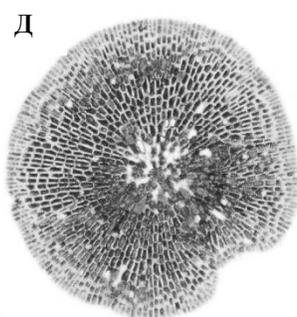
распаѓање, и повремено гола почва. Тие, исто така, растат и ги оштетуваат цементните сидови, надгробните плочи, мермерните споменици и слично. Посебно интересна група на овие алги која во многу се приближува кон габите се видовите на двата рода, *Cephaleuros* – вистински паразити (слика 307) и *Stomatochroon* – паразити на просторот, кои се развиваат на васкуларните растенија.

Во однос на морфологијата (слика 308), Trentepohliales ги сочинуваат филаменти со единечен низ на клетки и со различна шема на разгранување. Просторната разместеност на филаментите е еден од главните карактери за раздвојување на родовите. Кај некои родови филаментите остануваат раздвоени и формираат мали грмушки, додека кај други филаментите се спојуваат во компактни дискови или псеудопаренхиматични маси. Типична и карактеристична морфолошка одлика на редот се странично поставени спорангиуми (слика 308) кои се составени од зооспорангиуми и силно модифицирани „подржни клетки“ во нивната основа.

Во однос на животниот циклус кај Trentepohliales, родовите *Trentepohlia*, *Phycopeltis* и *Printzina* поседуваат изоморфна смена на гаметофитна и спорофитна генерација, додека преостанатите два рода *Cephaleuros* и *Stomatochroon* имаат хетероморфна смена на генерации. Сепак, докажано е дека гаметофитот може да

продуцира гаметангиуми и спорангиуми, во кој случај зооспорите повторно продуцираат гаметофит. Постојат и докази дека гаметите можат да изртат без копулација, со што се однесуваат како зооспори.

Слика 308. Латерална положба на спорангиумите (z) поддржани од посебни клетки (sc). Во влажни услови поддржната клетка се исправа, носејќи го спорангиумот од спорангиофорот (sp) и главната клетка (hc), со што се поддржува расејувањето на спорите по пат на ветер. А - *Trentepohlia* sp.; Б - *Printzina* sp.; В - *Cephaleuros minimus*; Г - *C. virescens*; Д - *Phycopeltis arundinacea* – дисковиден талус.



Некои од видовите на овој ред се првите опишани организми во историјата на систематиката. Уште Carl Linnaeus во 1753 година ги опишува видовите *Trentepohlia iolithus* и *T. aurea* укажувајќи дека овој ред бил проучуван долго време и неговата класификација претрпува бројни корекции. Според денешните сознанија редот содржи една фамилија Trentepohliaceae со пет рода: *Cephaleuros* (17 вида), *Phycopeltis* (25), *Printzina* (8), *Stomatochroon* (4) и *Trentepohlia* (48).

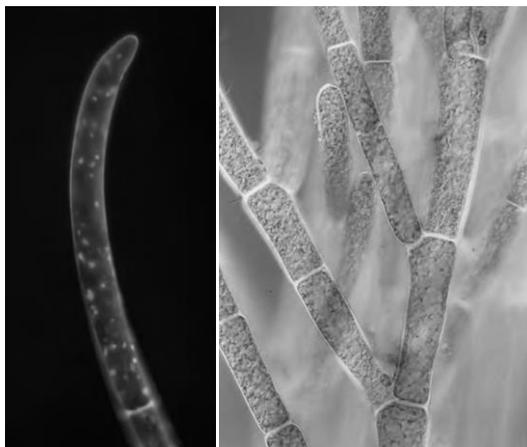
Ред Cladophorales (Siphonocladales)

Зелените „улвофитни“ алги класифицирани во овој ред се јавуваат како силно разгранети или неразгранети филаменти, псевдопаренхиматични листови, мрежички или сферични везикули. Во литературата тие се класифицирани во два различни реда (Cladophorales и Siphonocladales), во единечен ред (Cladophorales или Siphonocladales), или пак издигнати на ниво на класа Cladophorophyceae со еден или два реда. Поради недоволно јасните молекуларни анализи, за сега овие алги се наведуваат во редот Cladophorales.

Ова е ред на главно морски, бракични или слатководни зелени макроалги, широко распространети од тропите до поларните региони, жители на различни живеалишта, како

влажни почви, реки, езера, мочуришта, мангрови шуми, корални рифови, каменести брегови на морињата од бреговата линија до 100 метри длабочина. Некои од видовите се полутерестични, додека два вида на родот *Wittrockiella* се ендofити на морските треви или кората на мангровата вегетација. Поголемиот број на видови растат прицврстени за различни супстрати, а мал број продуцира слободни долги кончести творби кои доведуваат до масовен развoтoк на површината на водата (*Cladophora*). Слатководниот род *Pithophora* е единствениот род кој целиот животен циклус го проведува неприцврстен за супстрат.

Морфолошка карактеристика на овие алги е доминантно филаментозна градба со *сифонокладална организација* (поради од секундарни септи во талусот) која доведува до филаменти од една низа на клетки со голем број на јадра (слика 309). Филаментите се единечни кај едни, или неправилно или силно правилно се разгрануваат кај други претставители (слика 309). Филаментозните талуси се модифицирани во гигантски единечни клетки, тридимензионални групации на анастомозни гранки или песудопаренхиматични збирови на филаменти кај морските суптропски претставители на сифонокладалната еволутивна гранка. Прицврстените талуси се поврзуваат за супстратот на единечна точка преку дисковиден или корлаовиден ризоид продуциран од единечна клетка или на повеќе точки продуцирани од многу клетки. Кај некои видови постојат и секундарни септирани или не ризоиди, кои можат да прераснат во *хантери*.



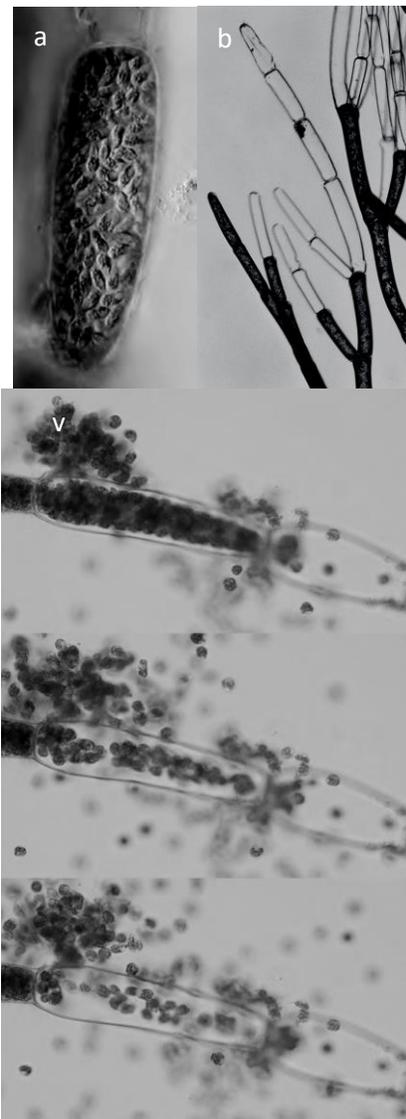
Слика 309. *Cladophora glomerata*. Лево – јадра обоени сино преку ДНК-специфичен флуорохром (DAPI). Десно – систем на разгранување со издвојување на новите гранки преку израсоци од крајните региони на големите издолжени клетки на главната оска (според Graham et al., 2016).

Фенотипската пластичност на овие алги е доста изразена при што степенот на разгранување, формирање на ризоидите и димензиите на клетките силно варираат во зависност од условите на средината. Клетките типично поседуваат бројни кружни или аголни хлоропласти кои можат да бидат меѓусебно поврзани со нежни нишки кои така формираат континуиран париетален или целосен слој околу централната голема вакуола. Поради недостиг на цитоплазматични движења, јадрата и хлоропластите имаат фиксна позиција во клетките. Хлоропластите имаат на себе лентовидни или пирамидални пиреноиди. Клеточните ѕидови се составени од целулоза со паралелни микрофибрили во бројни ламели; кај *Pithophora* утврден е и хитин. Камшиците на подвижните клетки содржат базални тела со CW конфигурација и без терминални капи.

Животниот циклус кај видовите кои се размножуваат полово е изоморфна смена на гаметофит и спорофит. На талусите не се формираат специјализирани полови органи, но

обичните вегетативни клетки се трансформираат во спорангиуми и гаметангиуми, и ги ослободуваат подвижните репродуктивни клетки преку централна или терминална пора (слика 310). Некои видови се размножуваат единствено бесполово со зооспори. Вегетативното размножување се одвива преку фрагментација на талусите.

Слика 310. Размножување кај *Cladophora glomerata*. (а) Бројни зооспори во спорангиум, (б) Празни терминални клетки од кои се ослободени репродуктивните клетки преки латерални пори. (в) Временска серија (помалку од 1 минут) на испуштање на зооспорите од спорангиумот.



Родот *Cladophora* е генеричко име за силно разгранетите филаменти кои содржат повеќејадрени клетки. Молекуларните анализи укажуваат дека овој род не е монофилетски. Некои видови се јавуваат како рано издвоена еволутивна линија, други формираат група која е сродна со родовите *Aegagropila*, *Pithophora*, *Arnoldiella*, *Wittrockiella* и *Basicladia*, додека најголемиот број на *Cladophora* видовите се групира со родовите *Rhizoclonium* и *Chaetomorpha* кај кои се забележува сегрегациска клеточна делба.

Cladophora видовите широко се распространети во морските води на тропската и умерената зона. Во услови на дополнителни извори на хранителни материи, како испуст на отпадни води и истек од земјоделски површини, се формираат големи групации на интензивно размножената алга. За време на распаѓањето на овие масовни талуси често се јавуваат анаеробни услови во водната средина кои летално влијаат врз фауната на дното.

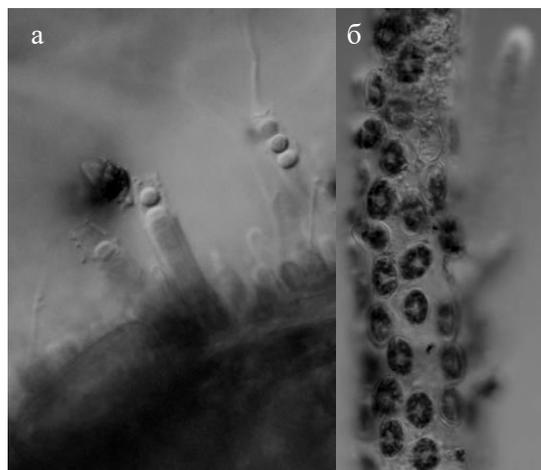
Слатководните претставители на родот *Cladophora* се јавуваат на различни живеалишта, од чисти потоци до еутрофни езера, реки и естуари. И тука нивното масовно развивање е условено со дополнителни извори на хранителни материи (посебно фосфорни соединенија), при кои услови, нивните кончести талуси можат да достигнат и неколку метри во должина (слика 311). Слатководниот претставител *Cladophora aegagrophila* (*Aegagropila linnaei*) формира впечатливи кружни топки (во Јапонија познати како *magimo*) (слика 311) кои се формираат со турбулентните движења на водата преку речните седименти.



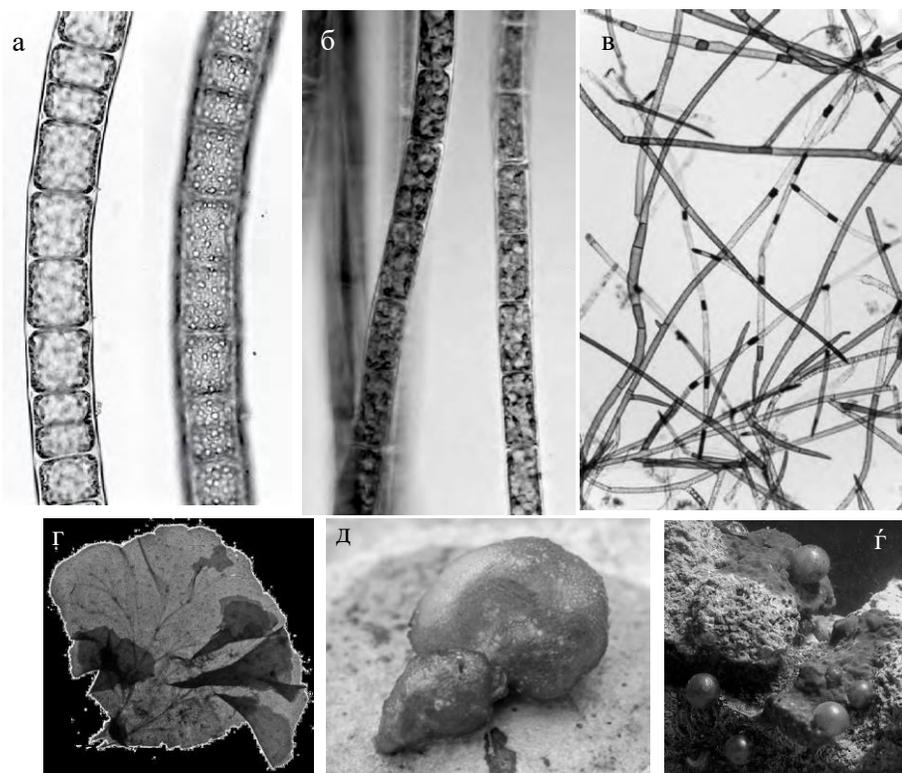
Слика 311. (а) Масовен развоток на *Cladophora glomerata* по брегот на еутрофна река, (б) топчести талуси на *Cladophora aegagrophila* со околу 30 cm во пречник.

Слатководните видови на *Cladophora* познати се како супстрат за колонизација на различни видови епифити, вклучително и алги (сино-зелена форма на *Chamaesiphon*) или бројни претставители на дијатомеите (слика 312). Едно истражување на езерска епифитска микрофлора на површината на *Cladophora glomerata* откри постоење на околу 100 бактериски видови помеѓу кои Proteobacteria и Bacteroidetes беа најбројни, но исто така и протисти од различни класи, габи и микроскопски метазоа. Оваа сложена микробна заедница спроведува фиксација на азот, деградира целулоза, но и поседува молекуларни механизми за биосинтеза на витамин B₁₂ кој е неопходен за раст на *Cladophora*.

Неразгранети филаменти со многу јадра и мрежести хлоропласти поседуваат видовите на *Chaetomorpha* и *Rhizoclonium* (слика 313), доста чести претставители во пресните и морските води, кои исто така служат како добра подлога за епифитски раст. *Pithophora* поседува карактеристични филаменти на кои се забележуваат темно обоени акинети, додека видовите на родовите *Dictyosphaeria* и *Valonia* создаваат меурести везикули прицврстени за коралите во тропските мориња. *Anadyomene* има лепезест талус изграден со бочно „слепување“ на филаментите и нивно мрежесто поврзување.



Слика 312. Епифитски раст на *Cladophora*. (а) *Chamaesiphon* sp., (б) дијатомеи (главно *Cocconeis* sp.).

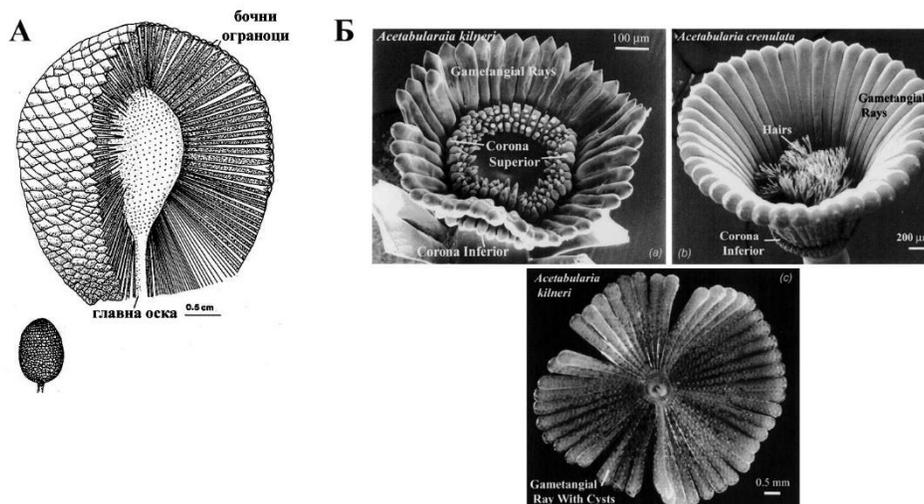


Слика 313. (а) *Chaetomorpha* – два фокуса на СМ кои покажуваат неразгранети филаменти со повеќејадрени клетки и мрежест хлоропласт со многу пиреониди; (б) *Rhizoclonium* – неразгранети филаменти со изглед на „жица“; (в) *Pithophora* – разгранети филаменти кај кои се забележуваат светлозелени вегетативни клетки и темнообоени или црни акинети, кои служат како трајни спори за преживување и бесполово размножување; (г) *Anadyomene* – лепези формирани од една клетка дебели бочни спојувања на филаменти, чести во литоралот на тропските морски води; (д) *Dictyosphaeria cavernosa* – често се натпреварува со коралите за слободен простор, а нејзините меурести талуси можат да доминираат на места каде постои недостиг на рибна популација поради прекумерен излов на риба или загадување; (е) *Valonia* – формира светлозелени меурести везикули на коралните гребени.

Ред Dasycladales

Кон овој ред припаѓаат алги од тропските и суптропските мориња кои се најчесто силно калцифицирани. Видовите на овој ред формираат јасно дефинирана група со следните карактеристики: а) радијална симетрија со издигната осовина која на себе носи гранки, б) еднојадрен вегетативен талус, кој создава повеќе јадра непосредно пред размножувањето, в) гаметите се формираат во посебни цисти со оперкулуми во рамките на специјализирани гаметангии.

Сифоналните форми на Dasycladales (како и на наредниот ред Caulerpales) реагираат на повреди со брзо формирање на желатинозни „чепови“ кои спречуваат да во надворешноста се излеје целата цитоплазма. Овие „чепови“ се формираат од излиената цитоплазма преку интеракција на јаглехидрати и лектини, под кои се формира нов клеточен ѕид.



Слика 314. А – реконструкција на исчезнатиот род *Ischadites* sp. (Receptaculitaceae); цела алга (мала слика) и цртеж на горниот дел со видлива централна оска, бочни гранки и лузни од отпаднатите бочни гранки (според Nitecki 1971). Б – структура на талусот на *Acetabularia* sp. (Dasycladaceae); (a) и (b) СЕМ микрофотографии на „чадорчето“, (c) СМ микрофотографија (според Berger et al. 2003).

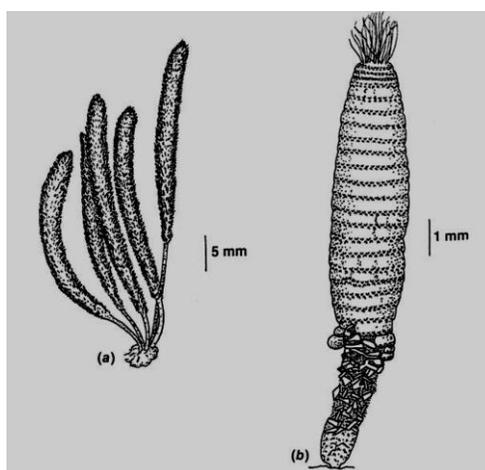
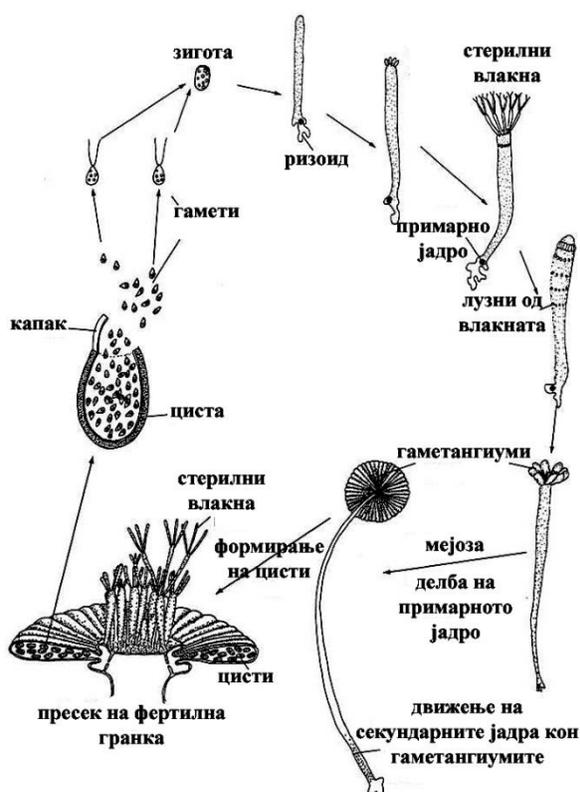
Фамилијата Dasycladaceae се карактеризира со талус со странични ограноци групирани како грмушки околу главната оска. Постојат бројни родови на различни алги во оваа фамилија, помеѓу кои најдобро проучена е *Acetabularia*. Возрасна *Acetabularia* има гола централна оска со единечен диск на гаметангиуми (како чадорче) на врвот од оската (слика 315), додека сродните *Dasycladus* и *Neomeris* (слика 317) имаат збиени странични гранки кои формираат релативно цврста обвивка околу централната оска. *Acetabularia* е алга на топлиите води која често се наоѓа во плитките заштитени лагуни, на ограноците на мангровата вегетација, растејќи на камен, черупки од мекотели, корали или други алги. Талусот е калцифициран. Младата алга има два врва на раст; едниот расте во ризоидален систем кој ја закачува алгата за супстратот, додека другиот врв создава исправна оска на алгата. При растот на апикалната оска, групации на стерилни влакна се продуцираат под самиот врв на оската, кои подоцна отпаѓаат и оставаат „лузни“ на местото каде биле закачени за централната оска. За време на вегетативниот раст на талусот, јадрото на алгата останува во еден од ризоидите. При целосно развиена корона (чадорче на талусот) или гаметангиумските листови, примарното јадро расте околу 20 пати од својот оригинален пречник, по што се дели по пат на мејоза



Слика 315. Група на *Acetabularia* sp. - оски со ‘чадорчиња’ прицврстена на камен.

во бројни мали секундарни јадра кои се пренесуваат до короната и гаметангиумите. Цитоплазмата се згуснува околу јадрата и се формираат отпорни цисти. Цистите растат преку бројни делби на јадрото. Цистите на *Acetabularia mediterranea* се формираат главно во лето, силно се калцифицирани, и не ртат се до следната пролет. При ртењето, протоплазмата се изделува на повеќе од илјада крушковидни изогамети со два камшика. Гаметите се ослободуваат преку капак во клеточниот сид. Гаметите од иста циста, најверојатно се од ист пол. Позната е и партеногенеза. По фузија на гаметите (главно изогамија, но кај *Acetabularia calyculus* забележена е анизогамија), зиготата набргу рти во нова алга (слика 316).

Бидејќи ризоидалниот дел на *Acetabularia* е повеќегодишен, сифоналните талуси на овие алги често *прекриваат* големи површини до 70 длабочина на литоралната зона.



Слика 317. Претставители на Dasycladaceae со збиени бочни гранки околу главната оска - (a) *Dasycladus vermicularis* (b) *Neomeris annulata*.

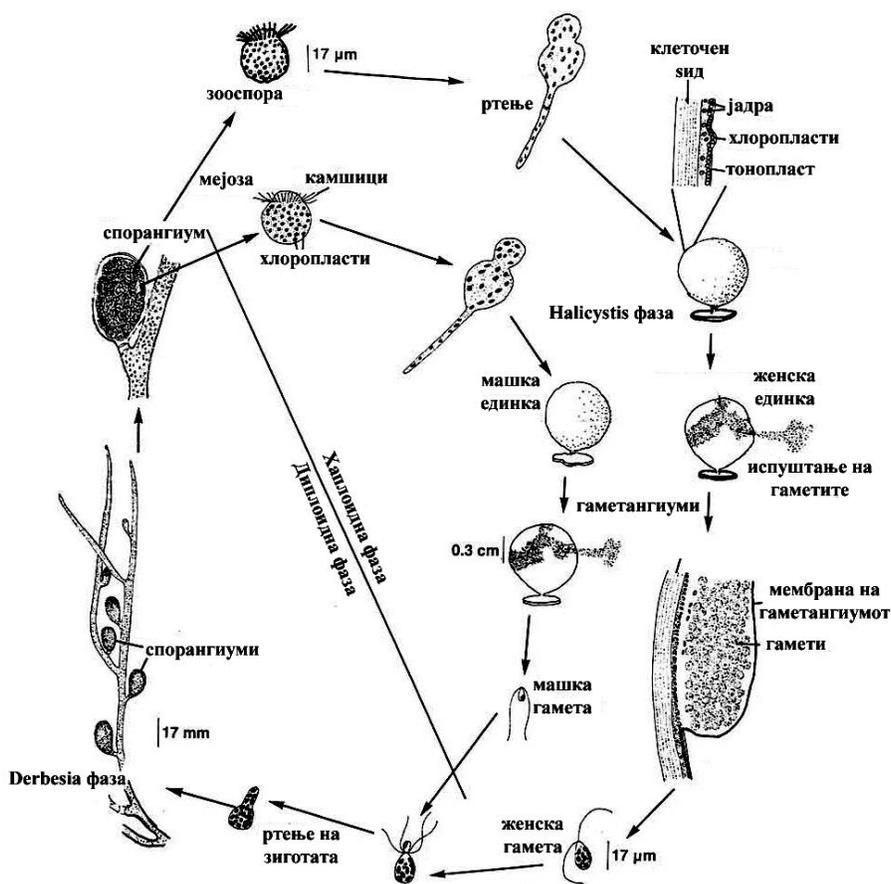
Слика 316. *Acetabularia* – животен циклус.

Ред Caulerpales

Овој ред содржи сифонални алги кај кои преградите во талусот се создаваат само при формирање на репродуктивните органи или при повреда. Талусите содржат бројни јадра, сочивести или лентовидни хлоропласти, а понекогаш и *амилопласти*. Карактеристично за овој ред е присуството на двата специфични каротеноиди – *сифонеин* и *сифоноксантин*, кои не се среќаваат кај другите зелени алги. Исто така, целулозата во

клеточните ѕидови е заменета со 1,3 ксилан и 1,4 манан. Освен видовите на родот *Dichotomosiphon*, кои се наведуваат за песочните краевии на слатководните езера, сите останати алги на овој ред се типични претставители на топлите мориња и океани. Главните фамилии на овој ред се: 1) *Derbesiaceae* – со стефанококтни (група на камшици на едниот, најчесто апикален, крај на клетката) зооспори, без амилопласти и оогамија; 2) *Codiaceae* – подвижни клетки со два камшика, талусот е обично филаментозен, можно присуство на амилопласти, без оогамија; 3) *Caulerpaceae* – подвижни клетки со два камшика, талусот е составен од плочи кои се ‘насадени’ на дршки, амилопласти присутни, без оогамија; и 4) *Dichotomosiphonaceae* – оогамија присутна.

Фамилија ***Derbesiaceae*** – *Derbesia* sp. (слика 318) е кончеста алга која населува тропски и умерени морски води во близина на зоната на ниска плима или на површината на поголемите алги. Животниот циклус е од типот на *силно хетероморфна смена на генерации* каде кончестиот спорофит (*Derbesia* фаза) се заменува со топчест везикуларен гаметофит (*Halicystis* фаза).



Слика 318. Животен циклус на *Derbesia* sp.

Кончестиот разгранет спорофит на *Derbesia tenuissima* формира елипсоидни спорангии во форма на куси бочни ограноци издвоени од главната оска со преграда

(слика 319). Спорангиумите формираат зооспори по пат на мејоза, кои поседуваат венец од камшици на предниот крај. Зооспорите се движат определено време, потоа се прицврстуваат за подлогата и 'ртат во конец од кој се создава топчестиот *Halicystis* гаметофит. Гаметофитот поседува многубројни јадра распоредени во надворешниот слој на клеточниот сид, бројни хлоропласти во внатрешниот слој и централно поставена крупна вакуола. Првиот видлив стадиум на формирање на гаметите е движењето на протоплазмата кон апикалниот дел на алгата, каде истата се издвојува со мембрана и прераснува во гаметангиум. Јадрата во гаметангиумот синхронизовано се делат, а протоплазмата се изделува формирајќи еднојадрени гамети.



Слика 319. Дел од сифоналниот талус на *Derbesia* sp. со спорангиум во кој се бројни темни спори.

Машките и женските гамети се исфрлаат под притисок од гаметангиумите, се движат во водата и се спојуваат во зигота. Зиготите 'ртат во кончеста форма на *Derbesia* фазата (спорофит) со која се комплетира циклусот.

До денес се научно признати околу 20 таксони на родот *Derbesia* од кои позастапени се *D. attenuata*, *D. indica*, *D. marina*, *D. pacifica*. Нивната географска дистрибуција е глобална, од тропските води до Арктикот. Филаментната фаза се развива на засолнетите карпи или сидови во близина на границата на ниската плима, па сè до 22 метри длабочина каде населува черупки од школки или површина на макро алгите. Топчестата сифонална фаза се јавува до 18 метри длабочина каде се јавува поединечно или во групи на засолнети подводни карпи, во пештери, или на површината на другите калцифицирани алги.

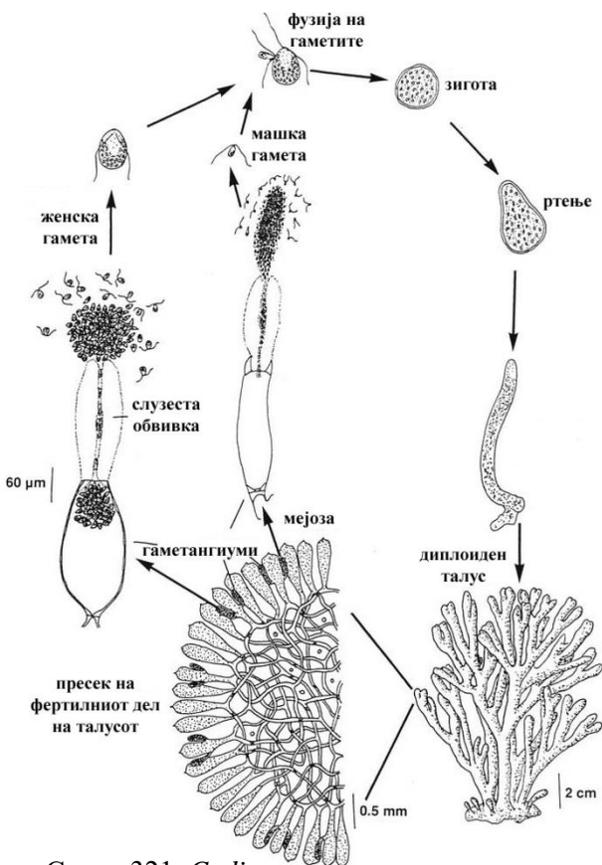
Фамилија **Codiaceae** – овие алги се разликуваат во однос на претходната фамилија *Derbesiaceae* по тоа што нивните подвижни клетки (зооспори и гамети) се секогаш со два камшика. Структурата на талусот во основа е кончеста. Претставителите на оваа фамилија



Слика 320. Хабитус на *Codium dichotomum*.

можат да бидат застапени во значителен број во тропските води, и вклучуваат некои од „поактрактивните“ видови како *Udotea* и *Penicillus*. *Codium* sp. (слика 320) населува подрачје од ниската плима до 70 метри длабочина во тропските и умерените морски екосистеми. Овој род, главно, не беше застапен вдоль источниот брег на Северна Америка. Но, во 1957 година во централниот дел на Атлантскиот брег беше пронајден *Codium fragile*, алга која оттогаш се проширува низ целиот брег на континентот. Се претпоставува дека оваа алга е воведена од Европа преку пратките на школки, појава која предизвикува несакани проширувања и

на други видови алги на нови живеалишта. Од својата појава, видовите на *Codium* се прошируваат во големи маси по подлогите со школки при што се закачуваат за нивните черупки и предизвикуваат нивно одвојување од дното при силните бури.



Слика 321. *Codium* sp. – животен циклус.

од гаметангиумите преку отвор на горниот дел низ кој се испушта слузеста обвивка со централен канал преку кој се движат гаметите. Иницијално, гаметите немаат камшици и се движат пасивно. По создавање на камшиците доаѓа до бочно спојување на машките и женските гамети, при што камшиците на машката гамета се губат. Зиготата по исталожувањето на дното веднаш рти во нов талус.

Поради својата широка распространетост во светот, видовите на *Codium* често се предмет на бројни компаративни биохемиски и физиолошки студии, што доведува до голем број несредени податоци. *Codium fragile* subsp. *tomentosoides*, како силно варијабилен и комплексен таксон, предизвика големо внимание поради своето евидентно влијание на екосистемите каде се населува, слично како и *C. decorticatum*. Досегашните сознанија укажуваат на фактот дека сите таксони се диплоидни, но утврдено е дека *Codium fragile* subsp. *tomentosoides* е хаплоидна форма со ДНК содржина, еквивалентна на тетраплоид. Цврстата површина на талусот ги прават алгите на родот *Codium* идеален супстрат за прикрепување на бројни алги од родовите *Ectocarpus*, *Streblonema* и *Ceramium*. Интересна биолошка интеракција забележана е помеѓу различните *Codium* видови и

Животниот циклус на претставителите на родот *Codium* покажува напреден стадиум во еволуциска смисла (слика 321). Имено, слично на *Fucales* кај кафеавите алги, во циклусот на *Codium* не постои хаплоидна фаза, и единствените хаплоидни клетки се гаметите кои се создаваат по пат на мејоза во гаметангиумите. Талусот е составен од неколку централно поставени, дихотомно разгранети кончести филаменти кои ја сочинуваат медулата. Од нив се создаваат бочни „гранчиња“ - утрикули кои ја опкружуваат медулата. Овие утрикули имаат задебелен периферен слој на цитопlasма која ја опкружува централната вакуола, и периферно поставени дисковидни хлоропласти како и ситни јадра. Утрикулите продуцираат темнозелени женски и кафеави машки гаметангиуми, во кои се создаваат гамети по пат на мејоза. Гаметите се испуштаат

определни форми на мекотели (*Elysia*, *Tridachia*, *Placobranchus*) кои се хранат со алгите. При исхраната со алгата, некои од хлоропластите не се дигестираат директно, туку се одложуваат во телото на мекотелите каде продолжуваат со фотосинтеза и создавање на органски материи. До денес се утврдени над 145 видови на овој род, со поголем број *инфраспецифични таксони* (таксони под нивото на вид).

Талусот на алгите на родот *Halimeda* (слика 322) е составен од калцифицирани сегменти кои се споени со повеќе или помалку флексибилни малку калцифицирани нодуси. Талусите се изградени од сифонални филаменти кои се набабрени на површината на секој бубреговиден сегмент и силно калцифицирани. Повремено, на површината на алгата се јавуваат групации на репродуктивни структури кои имаат разгранети дршки. Во нив се формираат репродуктивни клетки со по два камшика, гамети или зооспори.

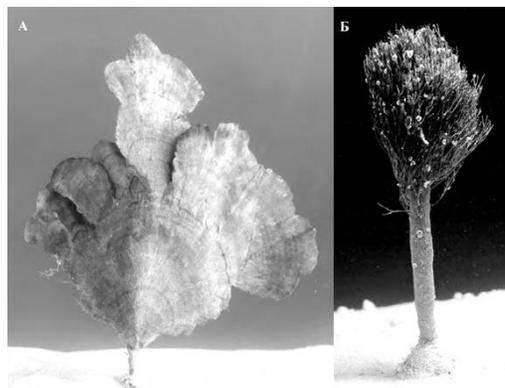


Halimeda поседува два типа на пластиди – амилопласти и хлоропласти; и двата типа се развиваат од *пропластиди*. При активниот раст на алгата, *Halimeda* додава по еден сегмент дневно на својот талус, сегмент кој е некалцифициран и бел поради тоа што содржи само амилопласти. По 36-48 часови утрикулите на талусот се вклопуваат меѓусебе и на својата површина исталожуваат карбонатни арагонитни кристали. Во тој момент сегментот содржи добро развиени хлоропласти и е зелен по боја.

Слика 322. *Halimeda* sp. – хабитус.

Halimeda е посебно успешна во населување на живеалишта кои се со намалена светлина од 10 – 20 пати во однос на површината. Карактеристично е, исто така, дека нивните талуси се посилено калцифицирани во подлабоките води отколку во плитките делови, спротивно на претставителите од другите родови како *Penicillus* и *Udotea* (слика 323) кои се далеку помалку калцифицирани во подлабоките води. Со тоа, *Halimeda* и фамилијата *Codiaceae* се најважните организми во калцификацијата на лагуните.

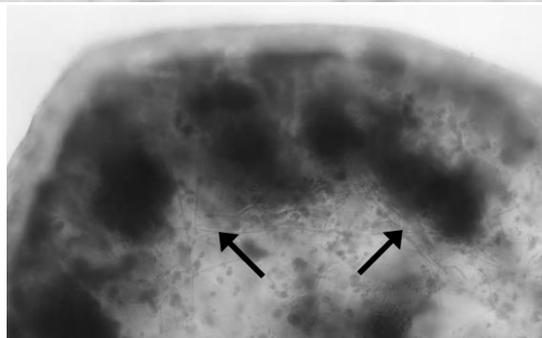
Слика 323. А – *Udotea* sp. – талус во форма на ладило, чест жител на тропските мориња. Б – *Penicillus* sp. – талус во форма на четка, со фотосинтетски активни гранки на врвот кои ислегуваат од крупна дршка поставена на масивен ризоидален диск.



Фамилија *Caulerpaceae* -



Слика 324. *Caulerpa* sp. Горe – хоризонтална сифонална оска (столон) од која излегуваат усправни филоиди нагоре и безбојни ризоиди надолe. Десно – пресек на талусот на кој се видливи трабекулите (стрелки).



Сифоналните алги на оваа фамилија, исто така, имаат два вида пластиди – хлоропласти и амилопласти. *Caulerpa* е единствениот род на оваа фамилија, чест во литоралот (зона на плима и осека) во тропските и суптропските морски живеалишта. Таксоните на овој род (до денес се утврдени над 250 таксони) поседуваат ползечки зелен ризом (*столон*), кој може да се протега со метри по дното, и од кој надолу се издолжуваат безбојни ризоиди, а нагоре листовидни филоиди многу слични на вистинските листови на васкуларните растенија. Талусот на овие алги добива цврстина преку внатрешниот тургор, како и израстоците на клеточниот сид кон внатре, наречени *трабекули* (слика 324). Клеточниот сид содржи 1,3 *ксилан* како главна структурна компонента. Хлоропластите се доста застапени во филоидите и ризомот, но целосно отсутствуют во ризоидите, што е целосно спротивно од распределбата на амилопластите. Централно во талусот, главно е поставена голема вакуола. При половото размножување, машките и женските гаметаангиуми се формираат на ист филоид преку миграција на цитоплазмата и нејзината поделба на гамети. Бројните анизогамети потоа се ослободуваат во водната средина од целиот филоид (холокарпија) и се групираат за да формираат зигота. Зиготата продуцира нова единка.

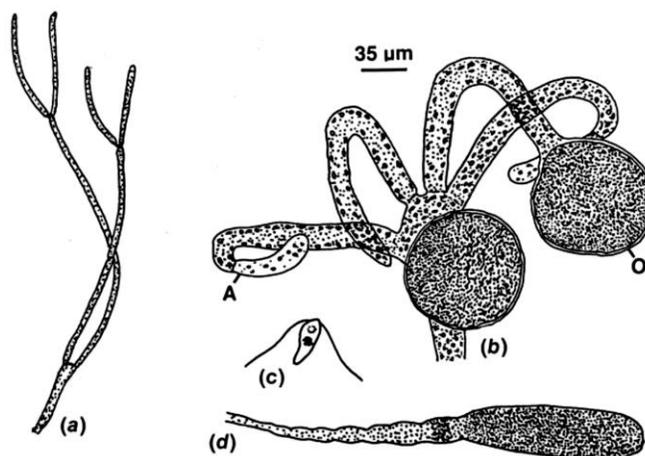
Развитокот на аквакултурите, аквариумите и меѓународниот бродски сообраќај доведуваат до изложеност на морските екосистеми на алохтони (ненативни) видови на флората и фауната. Помеѓу алгите, најпозната инванзивна ненативна експанзија забележена е токму од видовите на *Caulerpa*, како *C. taxifolia*, *C. brachypus* f. *parvifolia*

или *C. filiformis*, кои заземаат огромни површини на дното на различни екосистеми и спречуваат развоток на која било друга нативна флора. Успехот на инвазивноста на овие видови се должи, пред сè, во специфичниот начин на брзо размножување преку стolonите (2 cm дневно) кои се издвојуваат од матичниот талус преку кршење на талусот. При тој процес, прекините во талусот на алгите се затвораат во тек на секунди преку желатиозна надворешна „затка“ изградена од *окситоксин 2* која спречува истекување на цитоплазмата од алгата. Од друга страна, *Caulerpa* видовите немаат природни регулатори на растот (како на пример хербиворни риби или други животни) на местата каде се појавуваат поради што нивните популации несметано продолжуваат со заземање нови простори.

Фамилија **Dichotomosiphonaceae** – алгите од оваа фамилија се разликуваат од останатите видови на овој ред по тоа што имаат оогамна полова репродукција. Талусот е изграден од дихотомно разгранети сифонални конци со безбојни ризоиди. Во цитоплазмата се присутни сочивести хлоропласти без пиреноиди и амилопласти со гранули на скроб, а од пигментите сифонеин. Доминантна структурна материја во клеточниот сид е 1,3 **ксиланот**.

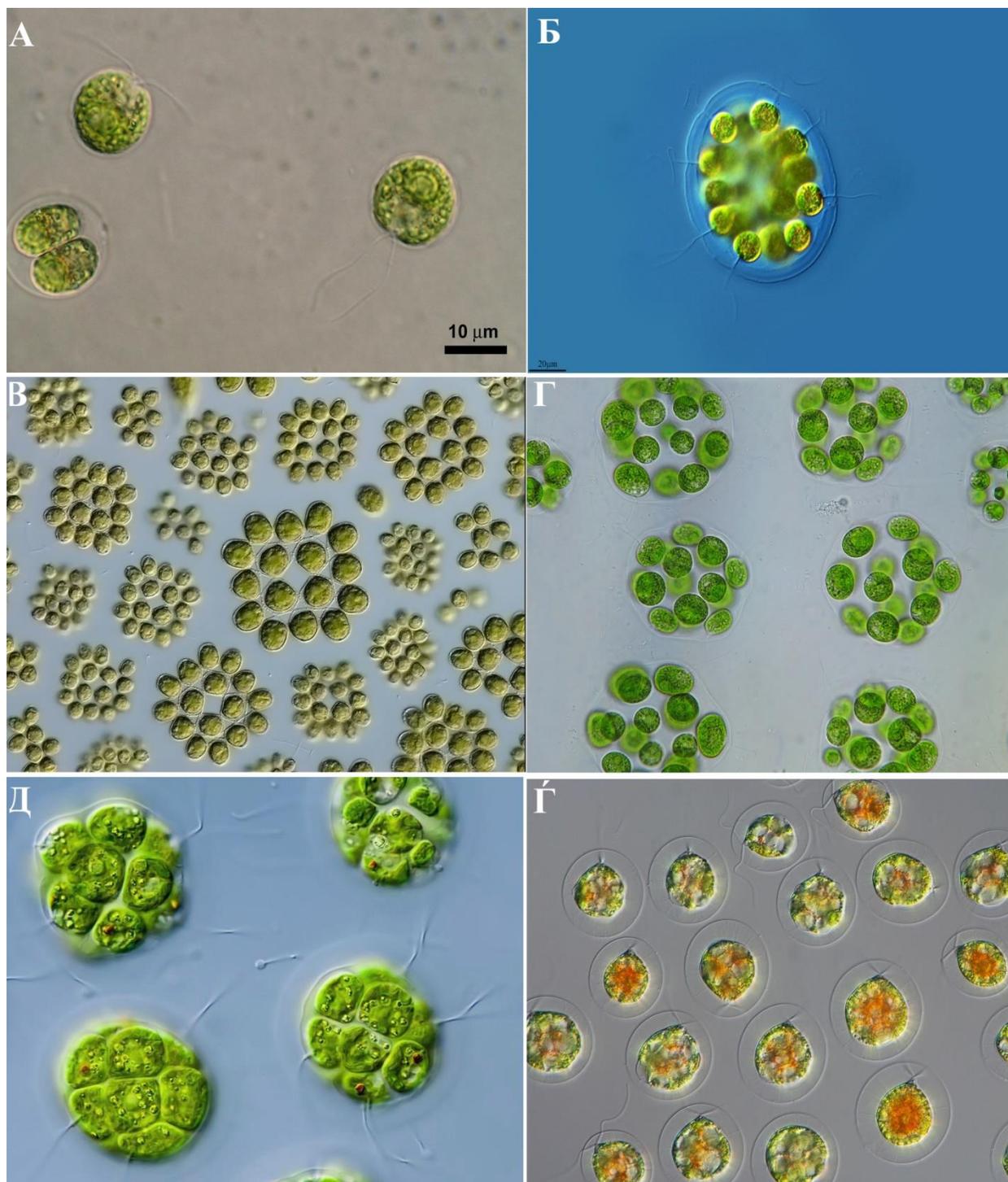
Постојат два вида на родот *Dichotomosiphon* – *D. pusillus* како морски вид, и *D. tuberosus* (слика 325) кој е слатководна форма која се развива во езера со органска мил на дното во која е закопан целиот талус, а само врвовите на ограноците се над милта. Во води подлабоки од 2 метра се размножуваат единствено со акинети кои се формираат во групи на крајот од ограноците; акинетите `ртат директно во нов талус. Во плитките води, размножувањето е полово, при што двата пола се развиваат на иста единка. Конусните антеридии и топчестите оогонии се продуцираат на крајните ограноци на силно извиените филаменти одвоени од останатиот талус со преграда. Антеридиумите експлозивно ги ослободуваат сперматозоидите кои навлегуваат во оогониите и ја оплодуваат најната клетка. Оплодените зиготи остануваат во оогониумите значителен период, обогатени со скроб и обиколени со мазен и дебел сид.

Слика 325. *Dichotomosiphon tuberosus*. (a) Вегетативен талус, (b) Фертилни ограноци со оогонии (O) и антеридии (A), (c) Сперматозоид, (d) Дел на талусот со акинети.

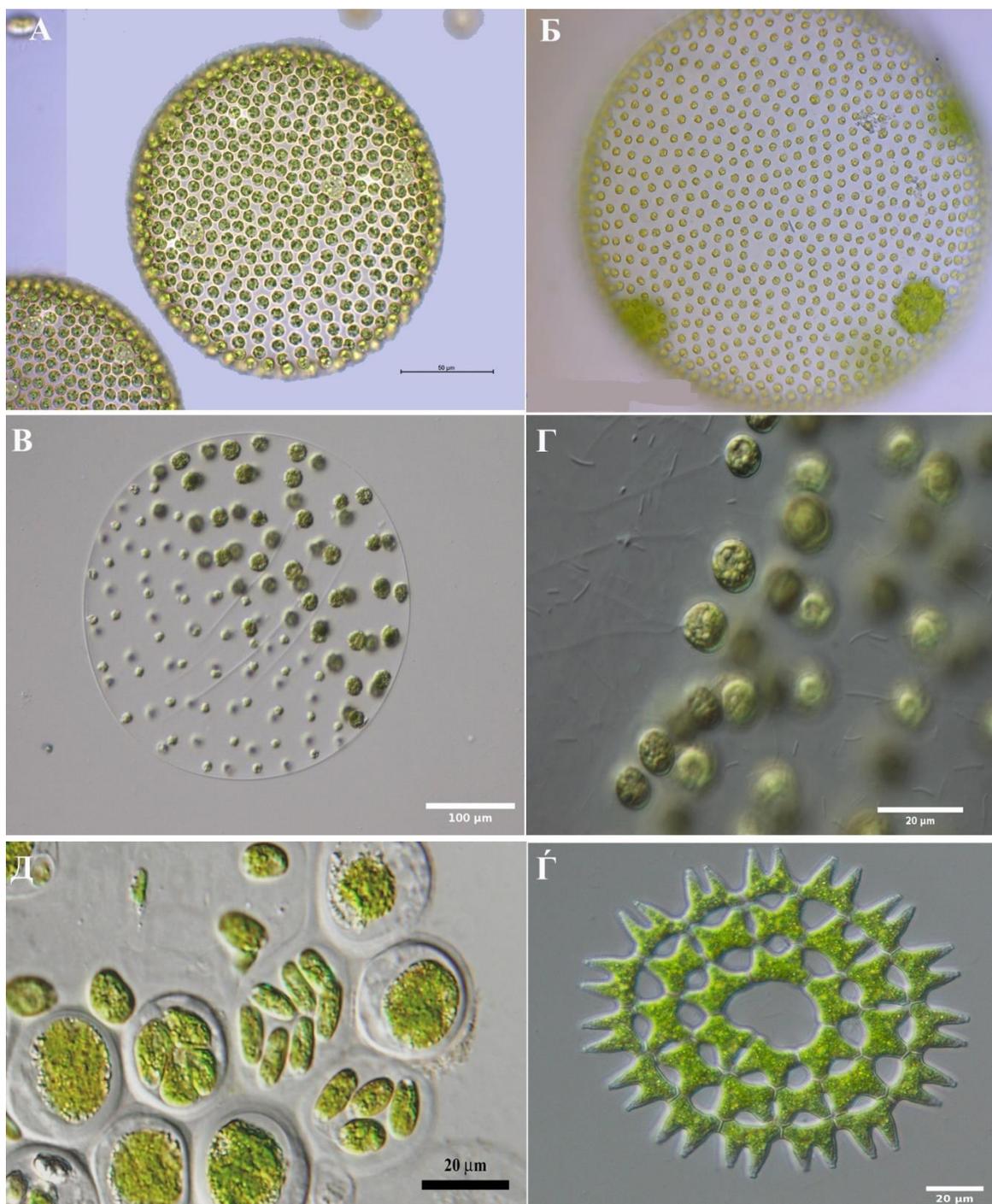


Резиме на основните карактеристики на зелените алги

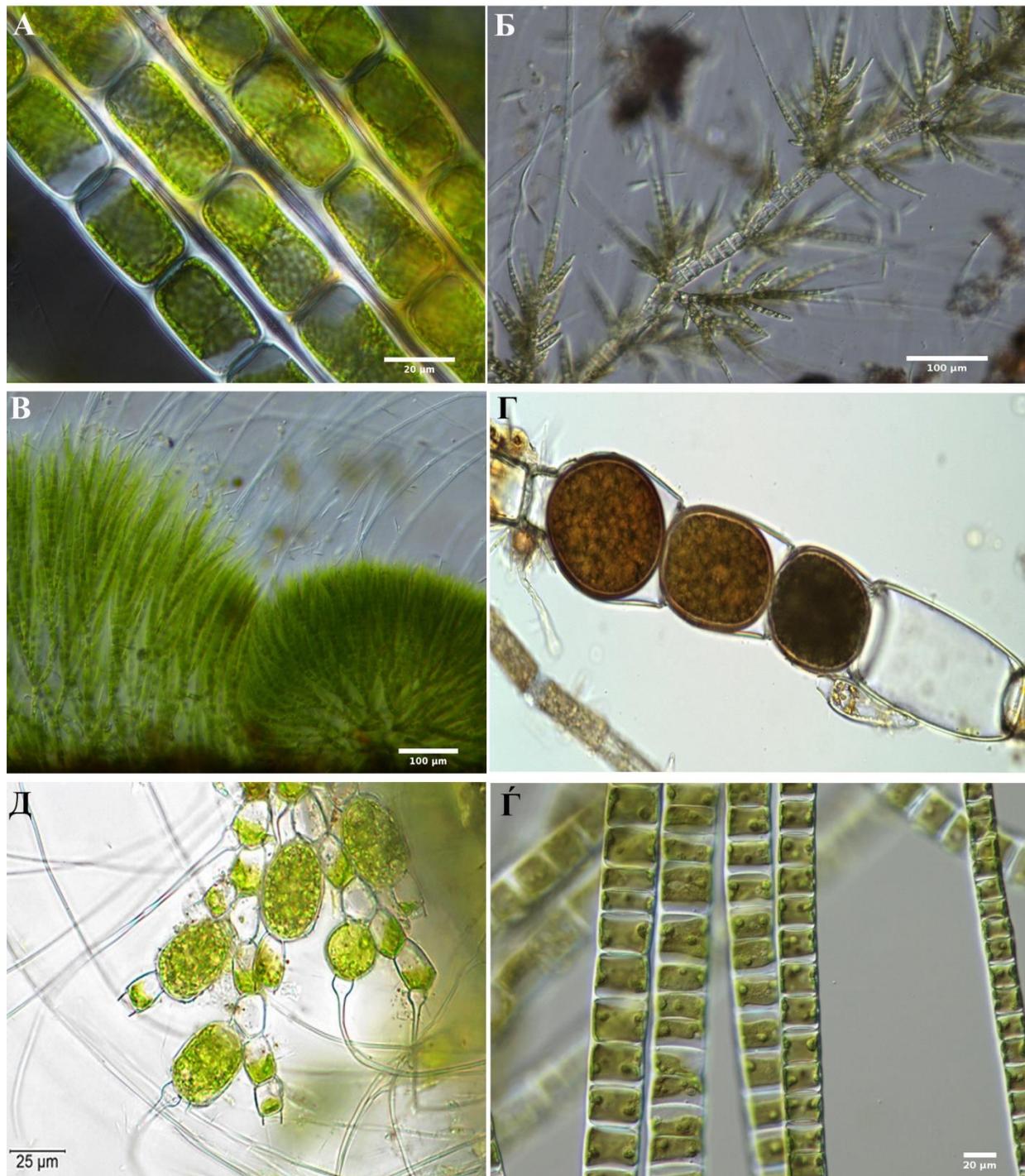
1. Подвижните клетки се **изококтни**; камшиците се исти по структура, иако можат да се разликуваат по должина. Најчесто се два камшика по клетка, но има претставители со четири или многу камшици;
2. Камшиците не поседуваат изразити цевчести влакненца како кај хетерококтните алги, но можат да имаат различни типови на **многу деликатни влакненца и луспи** по својата површина;
3. Хлоропластите се **обвиткани со двојна мембрана** на хлоропластната обвивка; нема дополнителни мембрани кои потекнуваат од ендоплазматичниот ретикулум;
4. Тилакоидите во хлоропластите се групирани во ламели (столбови формирани со преклопување на тилакоидите едни на други) кои содржат 2-6 или повеќе тилакоиди, псеудограни (столбови формирани со делумно преклопување на тилакоидите), или грани (издвоени скоро поединечни групи на столбови формирани од тилакоиди кои имаат малку врски помеѓу себе). Страничните ламели (како кај хетерококтните алги) не се присутни;
5. Хлоропластите се зелени, бидејќи бојата на хлорофилот не е маскирана со бојата на дополнителните пигменти. **Присутни се хлорофил а и б**, слично со еуглените, мововите и вишите растенија;
6. Зелените алги имаат карактеристична група на дополнителни пигменти, како што се **ксантофилите – лутеин, зеаксантин, виолаксантин, антераксантин и неоксантин**. **Сифонеинот и сифоноксантиноот** се присутни кај Siphonales;
7. **Пиреноидите**, каде што се присутни, се вметнати во хлоропластите и се пробиени од страна на тилакоидите. Секој пиреноид е обиколен со слој од скробни гранули;
8. Најзначајна резервна материја е **скробот**, концентриран во зрна околу пиреноидите (ако ги има) или расфрлени по стромата на хлоропластите;
9. Циркуларните молекули на хлоропластната ДНК се концентрирани во бројни мали (1-2 μm во пречник) гранули (нуклеоиди) кои се распоредени по целиот хлоропласт. Таа ДНК никогаш не е организирана како единечен прстеновиден нуклеоид.



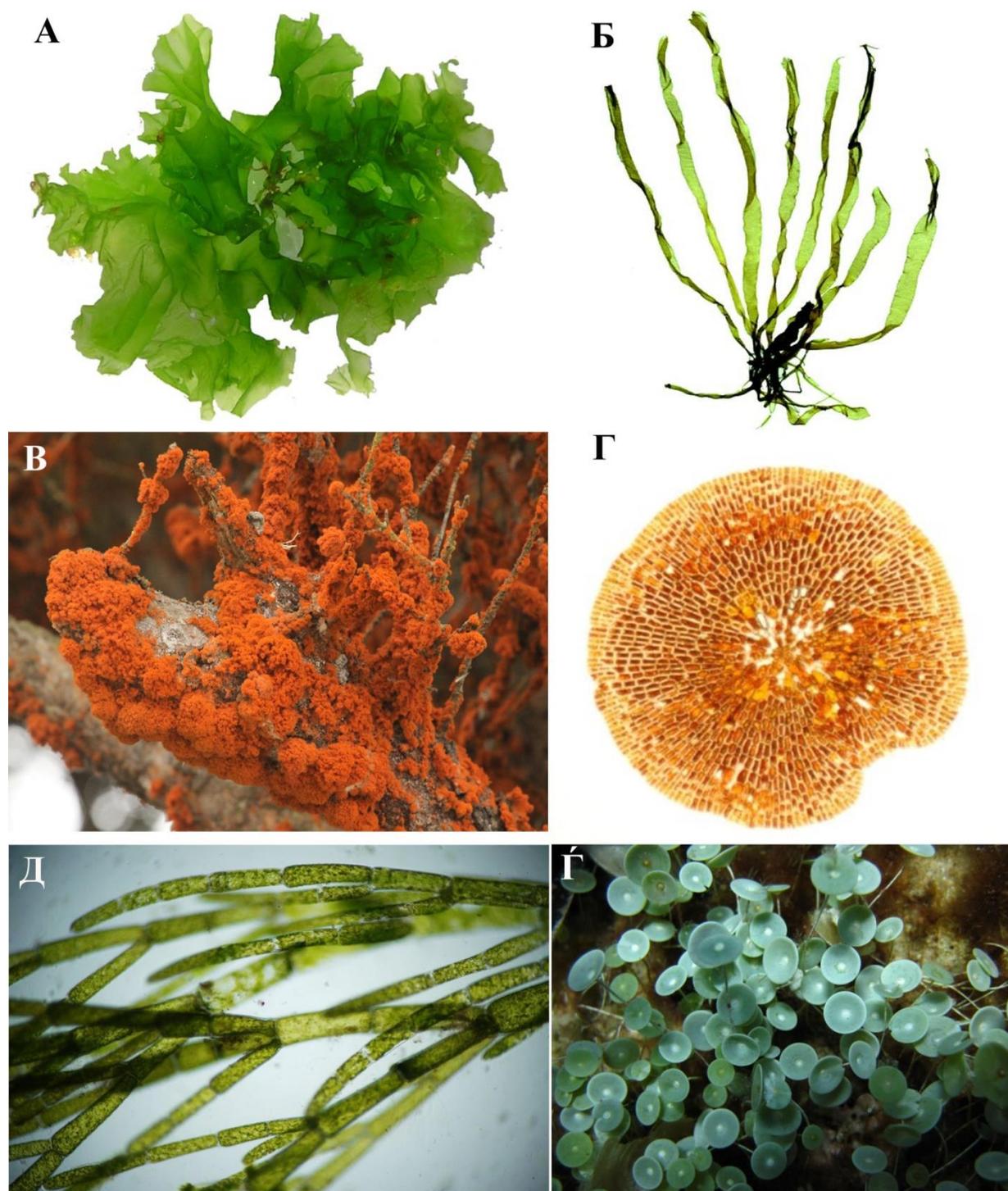
Слика 326. Морфологија и боја на талусот кај различни зелени алги. I Volvocales: А - *Chlamydomonas cf. orbicularis*, Б - *Eudorina elegans*, В – *Gonium pectorale*, Г – *Eudorina cylindrica*, Д – *Pandorina morum*, Г̇ – *Haematococcus pluvialis*.



Слика 327. Морфологија и боја на талусот кај различни зелени алги. I Volvocales: А – *Volvox aureus*, Б - *Volvox globator*, В – *Pleodorina californica*. II Tetrasporales: Г – *Tetraspora gelatinosa*. III Chlorellales: Д – *Chlorococcum hypnosporum*, Ѓ – *Pediastrum duplex*.



Слика 328. Морфологија и боја на талусот кај различни зелени алги. IV Sphaeropleales: А – *Microspora amoena*. V Chaetophorales: Б – *Draparnaldia glomerata*, B – *Chaetophora elegans*. V Oedogoniales: Г – *Oedogonium westii*, Д – *Bulbochaete mirabilis*. VI Ulothrichales: Г – *Ulothrix zonata*.



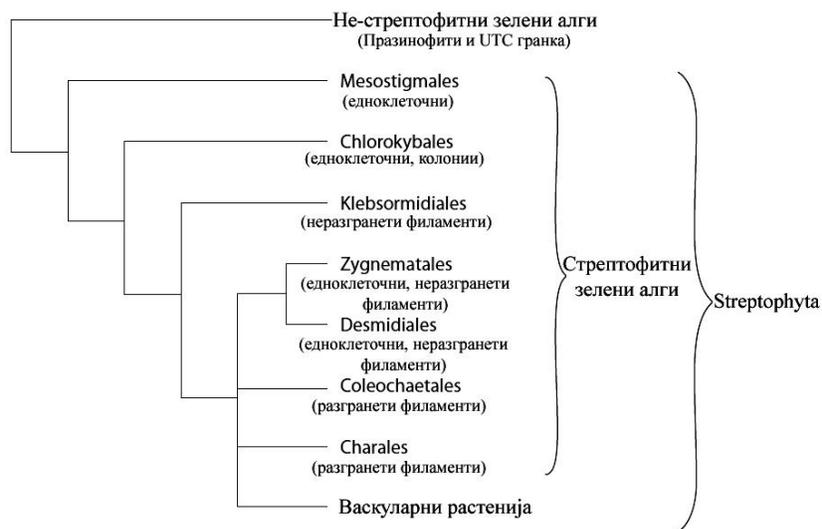
Слика 329. Морфологија и боја на талусот кај различни зелени алги. VII Ulvales: А – *Ulva lactuca*, Б – *Enteromorpha compressa*. VIII Trentepohliales: В – *Trentepohlia aurea*, Г – *Phycopeltis arundinacea*. IX Cladophorales: Д – *Cladophora glomerata*. X Dasycladales: Ѓ – *Acetabularia acetabulum*.

Тип STREPTOPHYTA (стрептофитни алги)

Општи карактеристики

Пред околу 500 милиони години определени зелени алги започнаа драматично да ја менуваат планетата Земја преку колонизацијата на почвените површини и еволутивното создавање на васкуларните (Embryophyta) или терестичните растенија. Преку освојувањето на почвата, зелените алги и нивните растителни потомци овозможуваат распространување на животните и габите врз почвените екосистеми и нивна еволуција според тогашните селективни еволутивни притисоци. Сите модерни терестични екосистеми кои вклучуваат растенија, габи и животни потекнуваат од овој иницијален процес.

Васкуларните растенија и нивните стари и модерни алгални сродници наречени се под заедничко име Streptophyta – стрептофитни растенија (според грчкиот термин *streptos* - *извиен, исторзиран*). Според тоа, модерните алги кои се во блиско сродство со васкуларните растенија се наречени *стрептофитни алги* (слика 330). Од оваа еволутивна перспектива, васкуларните растенија можат да се сметаат како определена гранка во еволуцијата на зелените алги. Поради нивното блиско сродство со васкуларните растенија, големото разнообразие на стрептофитните алги овозможува есенцијални информации за еволуцијата на основните карактеристики на васкуларните растенија. Покрај тоа, некои од овие алги се многу застапени во природата и понекогаш формираат проблематични ‘водни цветови’.



Слика 330. Визуелна поврзаност на редовите во рамките на Streptophyta.

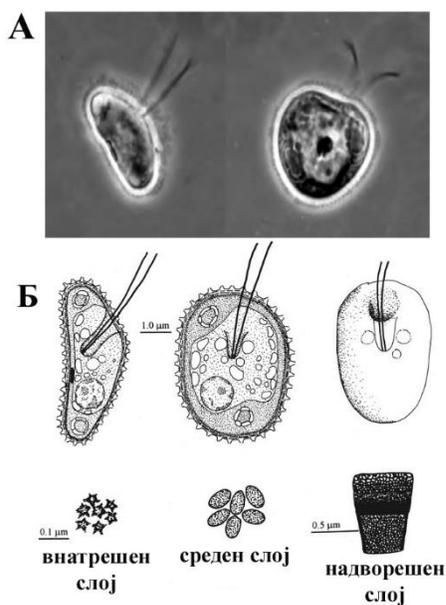
Streptophyta е *парафилетска група* (група на организми со заеднички предок, но не и сите потомци) која вклучува харофитни зелени алги и васкуларни „виши“ растенија. Ова е еволутивна линија на развојот на алгите која доведе до формирање на ‘вишите’

васкуларни растенија. Овој тип поседува неколку единствени карактеристики кои се заеднички за сите претставители, како што се асиметрични подвижни клетки со супапикално поставени камшици и асиметричен флагеларен апарат кој содржи јасна повеќеслојна структура и паралелни базални тела, отворена митоза со постојано делбено вретено, како и неколку карактеристични ензими (Leliaert et al. 2012). Клеточната делба се одвива со **фрагмопласт**. Нема очно петно, додека половиот процес формира зигота која мирува. Алгите на овој тип се исклучиво слатководни.

Во зависност од различните еволутивни докази и мислења, класификацијата на стрептофитните алги се разликува. Доколку типот Streptophyta се издигне на ниво на инфрацарство тогаш тие се класифицирани во тип Charophyta, што секако не е погрешно. Сепак, поради изнесените карактеристики на овој тип, можно е издвојување на само една класа – Charophyceae со карактеристичните редови на бројните претставители.

Класа Charophyceae Ред Mesostigmatales

Се претпоставува дека едноклеточната алга *Mesostigma* претставува најблизок жив сродник на оригиналниот претходник на зелените алги со камшици и дека е таа најпримитивниот претставник на класата Charophyceae. *Mesostigma viride* (слика 331) е дисковидна слатководна алга со два камшика кои излегуваат од вдлабнување на клетката. Секој камшик е „закотвен“ со два микротубуларни корени, при што едниот корен има врска со повеќеслојна структура. Единечниот хлоропласт содржи пиреноиди, стигма, и посебна комбинација на пигменти. Клетката е покриена со три слоја на лушпи: внатрешен слој со петоаголни лушпи, среден слој со овални лушпи и надворешен слој со лушпи во форма на кошница.



Слика 331. *Mesostigma viride*. А – изглед на клетката на фазен контраст со јасно видливи камшици и лушпи на површината; Б – цртеж на клеточната цитологија од бочна и медијална страна. Целосна клетка со вдлабнување од кое излегуваат камшиците прикажана е на сликата крајно десно. Прикажан е изгледот на различните лушпи на една клетка. Внатрешните лушпи ја прекриваат и површината на камшиците. (преземено од Marin and Melkonian 1999).

Во клетката постои еден плочест хлоропласт, задебелен на краевите, кој содржи неколку пиреноиди. Во хлоропластите се пронајдени повеќе пигменти од кои хлорофилот *a* и *b* се примарни, а сифонксантините најважни подржни пигменти кои служат за прифаќање на сино-зелената линија на

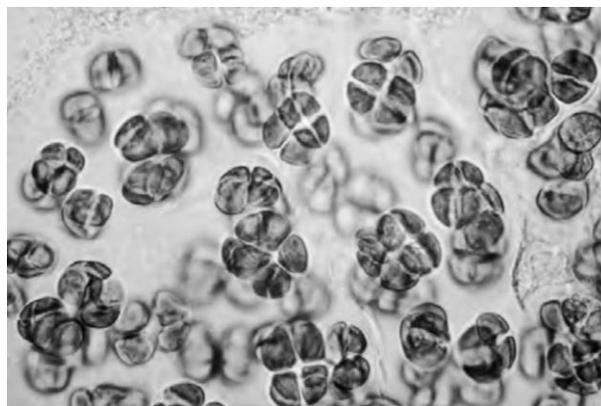
спектарот, светлина која се среќава на поголемите длабочини. *Mesostigma* е единствената стрептофитна зелена алга која поседува стигма, составена од два или три слоја на пигментирани глобули, а поставена во пластидот во бизина на базалните тела. Бидејќи ниту една друга алга од оваа група не поседува стигма во своите подвижни клетки, се претпоставува дека стигмата исчезнува доста рано во еволуцијата на овие зелени алги.

Ред *Chlorokybales*

Редот *Chlorokybales* вклучува еден вид, *Chlorokybus atmophyticus* и можеби видови на родот *Spirotaenia* кој традиционално припаѓа кон *Zygnematales*, но според филогенетските анализи веројатно е близок до *Chlorokybus* (Gontcharov and Melkonian 2004).

Chlorokybus atmophyticus е ретка терестична или слатководна алга. Вегетативното тело е изградено од групации на овални клетки опкружени со дебел слој на мукозна материја која вклучува и целулоза (слика 332). Цитоконезата е пратена со депозиција на материјал на клеточниот ѕид на позицијата на новиот ѕид на клетката, како и кај кончестите зелени алги и васкуларните растенија. Клетките се елиптични до овални со јасни и цврсти клеточни ѕидови. Талусот е формиран од микроскопска, скоро аморфна хомогена мукозна материја која опфаќа до 100 клетки типично поставени во кубични групи од 2-8 клетки. Хлоропластот е чашковиден, со задебелен базален дел, често бубреговиден кон краевите. Присутни се два типа на пиреноиди: поголем централен пиреноид со скробни гранули, додека помалиот пиреноид (псевдопиреноид) е поставен блиску до крајот на хлоропластот. Физиолошкото и еволутивно значење на два типа пиреноиди не е познато.

Полов процес не е регистриран во рамките на овој ред. Клетките продуцираат единечна зооспора со два камшика за време на бесполовото размножување. Зооспорите во многу личат на *Mesostigma* клетките само не поседуваат стигма. Зооспорите и камшиците се прекриени со мали рамни луспи, повторно слични на тие кај *Mesostigma*. Зооспорите се ослободуваат по пат на дезинтеграција на клеточниот ѕид на матичната клетка, процес кој се разликува од комплексниот механизам на ослободување на зооспорите присутен кај останатите стрептофитни зелени алги. Зооспорите се движат извесно време при поволни услови на средината, ги губат камшиците и почнуваат со создавање нови сарционидни талуси на алгата.



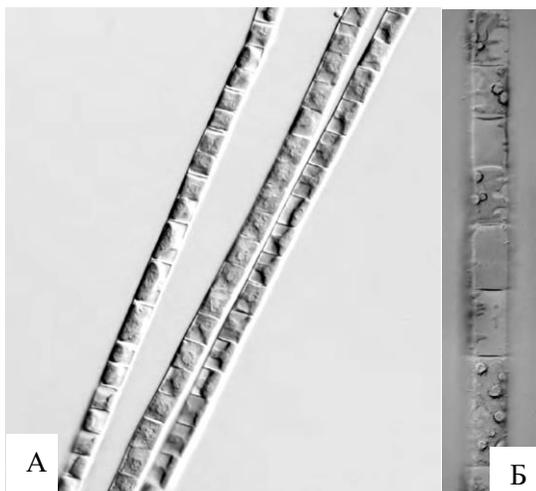
Слика 332. *Chlorokybus atmophyticus* – хабитус. Сарциноидна градба во која клетки се поставени во групи во заедничка мукозна обвивка.

Ред Klebsormidales

Во овој ред се вклучени слатководни и терестични кончести родови како *Klebsormidium* и *Entransia* кои се примарно неразгранети филаменти со единечен париетален (плочест) хлоропласт. Полов процес не е познат, додека бесполово се размножуваат со камшичести зооспори.

Klebsormidium, посебно *Klebsormidium flaccidum* (слика 333), често се наоѓа по кори на дрвја и почви, како и на влажни места. Клетките продуцираат единечна зооспора со два латерално поставени камшика и без стигма. *Klebsormidium* се смета за еволутивно понапредна форма во однос на *Chlorokybus* поради тоа што зооспорите се испуштаат преку диференцирани пори во клеточниот сид. Зооспорите не поседуваат лушпи, како и нивните камшици кои немаат лушпи ни влакна. По кусото пливање, зооспорите стануваат тркалезни, ги губат камшиците и формираат цврст клеточен сид без да се прикрепат кон супстратот или да продуцираат ризоид (како другите зелени кончести алги). *Klebsormidium* тешко се разликува на светлосен микроскоп од останатите кончести зелени алги. Единствено доколку се забележи дека клетките продуцираат по една зооспора, тој претставител најверојатно припаѓа кон *Klebsormidium*. Познати се околу 18 опишани видови.

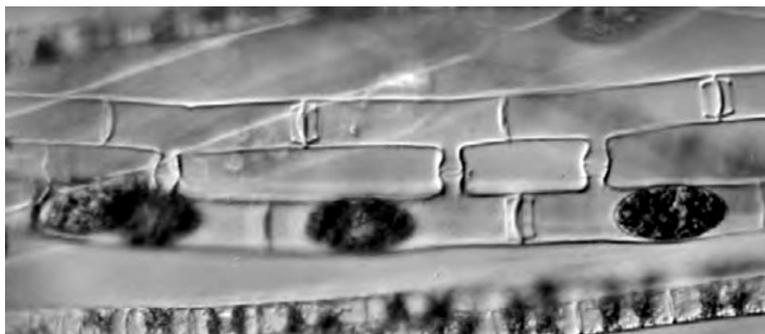
Entransia се препознава по интересната форма на пластидите кои потсетуваат на боја која се цеди (слика 333). Поседува повеќе пиреноиди. Неразгранетите филаменти можат спирално да се извиваат околу себе и да се закачат за супстратот преку базална плоча. Клеточниот сидови во средината просветлуваат во форма на Н буквата на светлосен микроскоп. Вегетативното размножување е со зооспори кои се ослободуваат низ пора на клеточноот сид настаната преку *програмирана смрт на клетките*. Овој процес е клучен во развојот на повеќеклеточните организми; неговата појава кај *Entransia* најверојатно е иницијална помеѓу стрептофитните организми. Познати се само два вида на овој род, *E. dichloroplastes* и *E. fimbriata*.



Слика 333. А - *Klebsormidium flaccidum* –хабитус со единечен плочест хлоропласт; Б – *Entransia fimbriata* – хабитус со плочест хлоропласт кој е извиен во форма на „боја која се цеди“ (типично втора и четврта клетка одозгора).

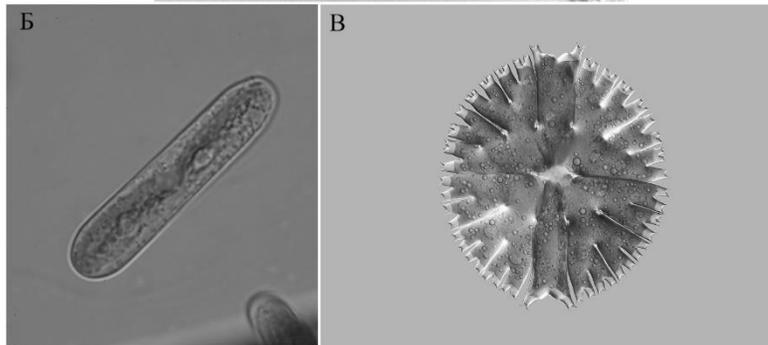
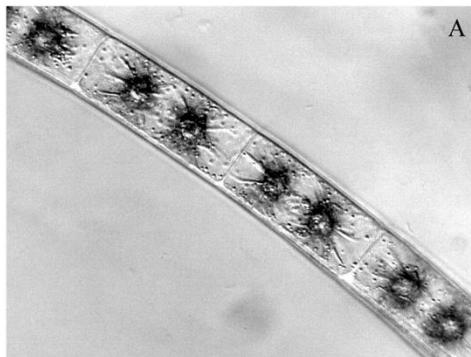
Ред Zygnematales

Во овој ред поставени се сродни зелени алги кои се карактеризираат со полов процес **коњугација**, при кој изогамети без камшици копулираат за да формираат зигота во клетките, коњугалните мостови или околната средина (слика 334). Зиготата преминува во фаза на мирување, отпорна на неповолни услови, пред да изрти преку мејотична делба (3 јадра дегенерираат) во нов организам. Со тоа, животниот циклус е хаплоиден, при што само зиготата е диплоидна фаза. Zygnematales се дефинираат како едноклеточни или неразгранети кончести алги. Редот носи име според кончестата *Zygnema* (слика 335) која нема пори во клеточните ѕидови и чии клетки не се стеснети во средината. Едноклеточните форми како *Mesotaenium* познати се под името **сакодермни дезмиди** (кои поседуваат континуиран клеточен ѕид без канали и назабувања), како спротивни на едноклеточните *Micrasterias* наречени **плакодермни дезмиди** (со назабени и избраздани клеточни ѕидови).

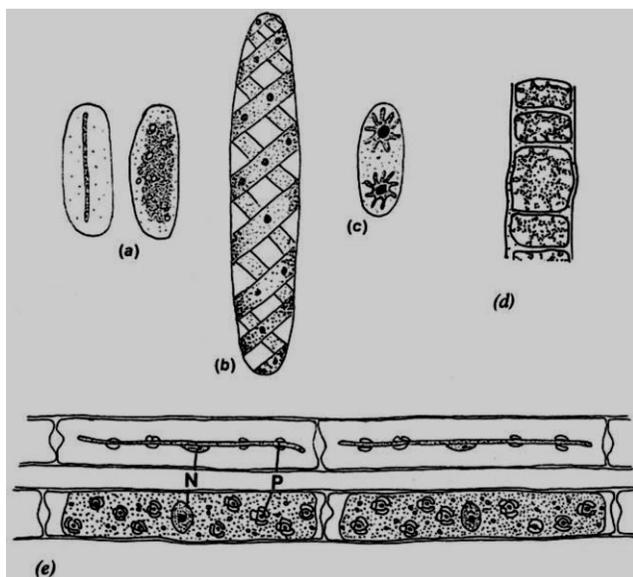


Слика 334. Скалеста коњугација кај *Spirogyra* sp. со формирани зиготи во еден од конците кои влегле во полов процес. На сликата се видливи коњугационите канали преку кои се пренесени гаметите.

Слика 335. А – *Zygnema* sp., род по кој редот Zygnematales го носи името (забележливи се два свездовидни хлоропласти по клетка). Б – *Mesotaenium caldariourum*, сакодермна дезмидијална алга со рамни клеточни ѕидови без назабувања, или друга орнаментака. В – *Micrasterias rotata*, плакодермна дезмидијална алга со длабоки вдлабнувања и назабеност на клеточниот ѕид.



Во основа постојат три вида на хлоропласти во рамките на редот Zygnematales: 1) спирално извиткани траки кои се протегаат низ целата клетка, како кај *Spirogyra* и *Spirotaenia*; 2) рамна плоча која се протега низ целата должина на клетката, како кај *Mougeotia* и *Mesotaenium*; и 3) два свездовидни хлоропласта во клетката, како кај *Zygnema* (слика 335) и *Cylindrocystis* (слика 336). Кај претставителите кои поседуваат плочест хлоропласт во клетките, како *Mougeotia* и *Mesotaenium*, се забележува јасна измена на позицијата на хлоропластот во клетката во однос на интензитетот на светлина. Кога светлината е силна, или под дејство на црвена светлина, хлоропластот ротира во клетката и кон светлината ја поставува својата потенка бочна страна. Ова движење е овозможено со актин филаментите кои се закачени директно за хлоропластот, и кои се управувани од фитохром системот. Оваа прилагодба е во корелација со намалувањето на изложеност на пластидот кон силна светлина и избегнување на **фотодинамичната смрт** на алгите.



Слика 336. Шематски приказ на градбата и поставеноста на хлоропластот кај различни претставители на Zygnematales. (a) *Mesotaenium de greyi*, различна ориентација на пластидот во однос на светлината; (b) *Spirotaenia condensata*, (c) *Cylindrocystis brebissonii*, (d) *Zygonium* sp., (e) *Mougeotia scalaris*, два конца со различна ориентација на пластидот. (N) јадро; (P) пиреноид.

Во рамките на редот Zygnematales познати се три јасно издвоени фамилии: 1) Zygnemataceae – поседува цилиндрични клетки споени во неразгранети филаменти, клеточните сидови без пори; 2) Mesotaeniaceae – во основа едноклеточни, нефиламентозни алги (зачеток на филаменти), клеточните сидови без пори; и 3) Desmidiaceae – едноклеточни алги со пори во клеточните сидови, при клеточна делба формираат полу-клетки.

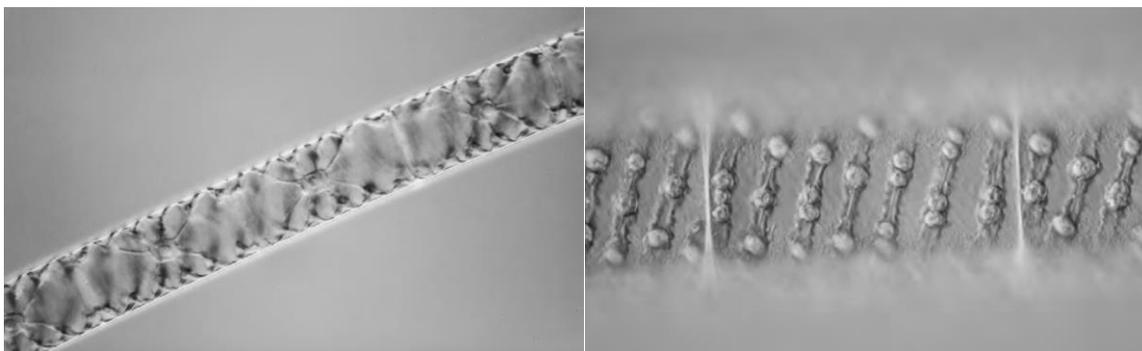
Фамилија Zygnemataceae

Клетките на Zygnemataceae се трајно поврзани во неразгранети конци, при што нивните клеточни сидови немаат пори. Спојувањето на двете апланогамети (**хологамија**) најчесто се одвива преку воспоставување на коњугациона туба помеѓу две клетки. Претставителите на ова фамилија се едни од најчесто присутните алги во скоро сите

пресни стагнанти води, каде често создаваат бујни површински маси („жабокречина“). Постојат и форми како *Spirogyra adnata* кои се прицврстуваат за дното во литоралната зона на езерата или во речните текови. Тие се особено чести во пролетните месеци кога масовно се забележуваат на површината како светлозелени лигави маси. *Zygonium* sp. (слика 336 d) е алга која ја бои околината на термалните кисели извори (паркот Јелустон во САД) во светлопурпурна боја при температури од 31°C и рН реакција на средината од само 2,4. *Mougeotia* sp. често создава метафитски (под површината на водата) облаци во езерата кои се изложени на ацидификација (кисели дождови).

Фамилијата се препознава по карактеристичните родови, кои меѓусебе се одвоени според градбата и формата на пластидите: *Spirogyra* со лентовиден спирално извиткан хлоропласт по целата клетка, *Zygnema* со два ѕвездовидни хлоропласта во клетката, и *Mougeotia* со плочест хлоропласт кој ротира во клетката во зависност од силината на светлината.

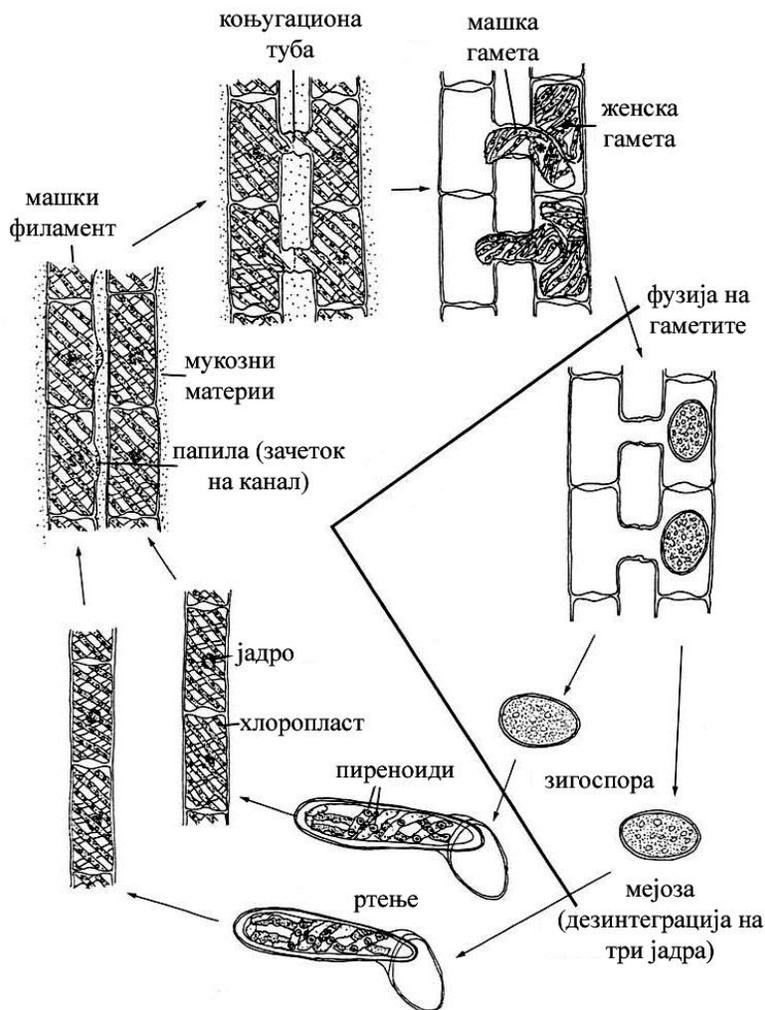
Spirogyra sp. е честа алга во нашите води. Се јавува иницијално во пролет и во студени води бидејќи толерира висок интензитет на светлина, но во услови на еутрофикација присутна е во текот на целата година. Поседува лентовиден спирално извиен хлоропласт со бројни пиреноиди (слика 337 десно). Јадрото е „суспендирано“ (преку цитоплазматични нишки) во центарот на клетката (слика 337 лево). Секоја клетка во филamentот, освен базалната, е способна за клеточна делба.



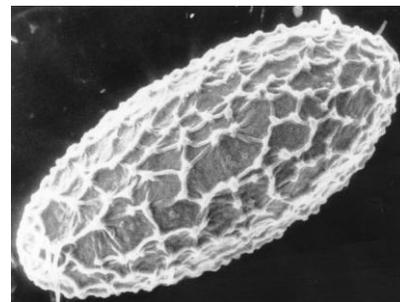
Слика 337. *Spirogyra* sp. градба и хабитус. Лево – микроскопски приказ на поставеноста на јадрото во центарот на клетката и спирален хлоропласт. Десно – бројни пиреноиди по извиените делови на хлоропластот.

Бесполовото размножување се одвива со фрагментација на конците, апланоспори и акинети, додека половото преку коњугација која се иницира кога два филамента се приближуваат еден кон друг и се поврзуваат со слој на мукозни материи (слика 338). Потоа, клетките на едниот филament (или двата филамента истовремено) започнуваат создавање на папили кон спротивната клетка. Папилите се издолжуваат и се спојуваат при што се создава отвор на врвот и целосна коњугациона туба од клетка до клетка. „Машката гамета“ или целосниот протопласт кој се движи низ коњугационата туба контрактира со пукање на малите контрактилни вакуоли во својата мембрана и се придвижува низ

каналот. Машкиот протопласт фузионира со женскиот во внатрешноста на „женската“ клетка; исклучок се видовите кои создаваат зигота во самиот канал. Зиготата (зигоспората) секретира трослоен сид околу себе: *егзоспора*, *мезоспора* и *ендоспора*. Егзоспората е понекогаш орнаментирана и содржи целулоза и/или пектини. Мезоспората е понекогаш обоена и содржи *спорополенин*. Ендоспората е тенка и безбојна, а содржи целулоза и пектин. За време на периодот на мирување, јадрото на зиготата мејотично се дели на четири јадра од кои три дегенерираат. По мирувањето (најчесто следната пролет или при поволни услови) зиготата рти со издолжување на тубуларна цевка која ги пробива двата надворешни слоја. потоа следуваат трансверзални делби кои ги создаваат првите клетки на филаментот. Со тоа, животниот циклус на овие алги е примарно хаплоиден, а само зиготата е диплоидна клетка. Ваквата коњугација се нарекува **физиолошка анизогамифа** поради различното однесување на истите гамети.



Слика 338. Животен циклус кај *Spirogyra* sp. и СЕМ микрофотографија на зигоспора кај *Spirogyra acanthopora* со специфични орнаменти по површината.



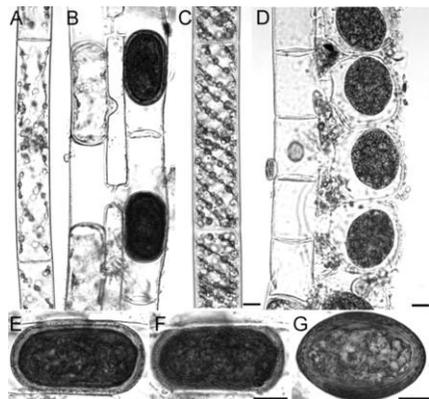
Прикажаниот процес на *скалеста коњугација* се јавува помеѓу два различни филамента. Во случај да алгата има генетска особина да создава коњугациски мостови помеѓу клетки на ист филамент се работи за *бочна коњугација* (слика 339). Бочната коњугација се одвива преку куси коњугациски мостови помеѓу соседни клетки на ист филамент. Бидејќи ваквиот полов процес не вклучува размена на генетски материјал помеѓу различни индивидуи, генетската варијабилност е значително редуцирана. Но, целта е формирање на зигота за преживување, додека генетската варијабилност се постигнува преку мејозата.



Слика 339. Бочна коњугација кај *Mougeotia*. Гаметите мигрираат во канали пред фузијата во зигота.

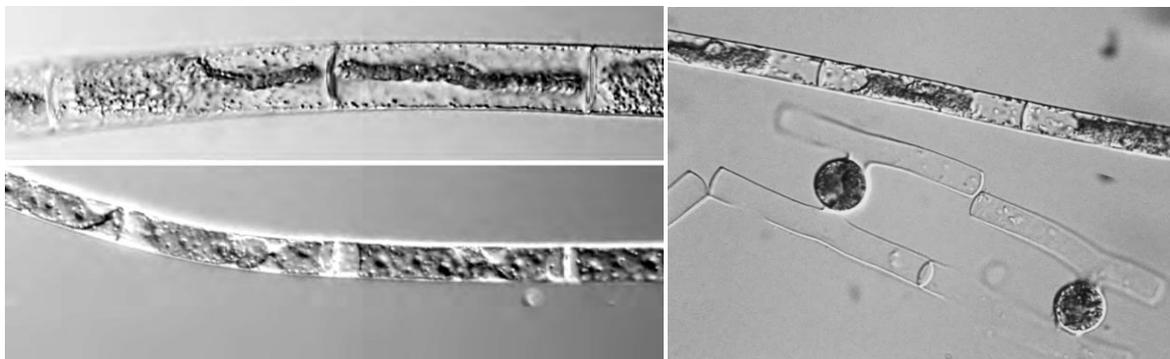
Spirogyra sp. видовите широко се распространети во слатководните живеалишта на целата планета (космополити), утврдени се на сите континенти од тропските до арктичките климатски зони. Филаментите се едногодишни со интензивен раст во пролет. Живеалиштата вклучуваат езера и езерца, бари, бавнотечечки потоци и реки, канали крај патишта. Претставуваат примарни продуценти, но нивната улога во синџирот на исхрана не е доволно позната; со неа се хранат хербиворните риби, габи и протозои. Често предизвикуваат ‘воден цвет’ при поволни услови и да бидат проблем во системите за водоснабдување. Поради лесната култивација овие алги се чести објекти во експерименталните студии за проучување на улогата на диктиозомите, растот на хлоропластите или фототаксијата на филаментите во различни услови на светлината. Фосилните зиготи чести се во палеолимолошките истражувања. Тие се маркери за чисти, богати со кислород, плитки стагнантни мезотрофни води.

До денес се познати преку 530 таксони на родот *Spirogyra*. Често се среќаваат *S. crassa*, *S. majuscula*, *S. pratensis* (со широки талуси), или *S. grevilleana*, *S. condensata* (со потесни талуси). Нивната класификација вклучува поголем број дијакритични карактери како и форма и местоположба на зиготите, како е прикажано на слика 340 во однос на два вида од кои едниот е со ограничено распространување (*S. notabilis*) а другиот космополит (*S. fluviatilis*).



Слика 340. СМ фотографии на *Spirogyra notabilis* (A и B), и *Spirogyra fluviatilis* (C и D). E – зигоспора кај *S. notabilis* со безбојна егзоспора и двослојна мезоспора; F – иста зигоспора со фокус на мезоспорната обвивка; G – зигоспора кај *S. fluviatilis* со повеќеслојна орнаментирана мезоспора. (преземено од Stancheva et al. 2013).

Кончестите талуси на родот *Mougeotia* ги сочинуваат долги и тенки клетки во кои се наоѓа по еден (поретко два) плочест хлоропласт со неколку пиреноиди опколени од скробни зрна (слика 341). Типична одлика на овие алги е можноста за ротирање на пластидот во клетката за 90° со што при силна светлина пластидот ја изложува својата потесна бочна страна. Една од карактеристиките на овој род е и поставеноста на зигоспорите во коњугациониот канал. Денес се познати повеќе од 170 видови на родот *Mougeotia* помеѓу кои почести се *M. geniflexa* и *M. scalaris*.



Слика 341. Лево - СМ фотографии на *Mougeotia scalaris* со приказ на класичното ротирање на плочестиот пластид во клетката во однос на изворот на светлина, должина и форма на клетките, како и поставеноста на пиреноидите вдолж пластидот. Десно - *Mougeotia parvula*, со две зиготи формирани во коњугационите канали помеѓу трихомите.

Видовите на родот *Zygnema* се исто така космополити, но не се така чести како *Spirogyra*. Населуваат слични живеалишта, но често се и по влажни почви, посебно во студените климатски подрачја. Познати се над 210 опишани видови, од кои *Z. affine*, *Z. pectinatum*, *Z. ramosum* се почести во умереното климатско подрачје.



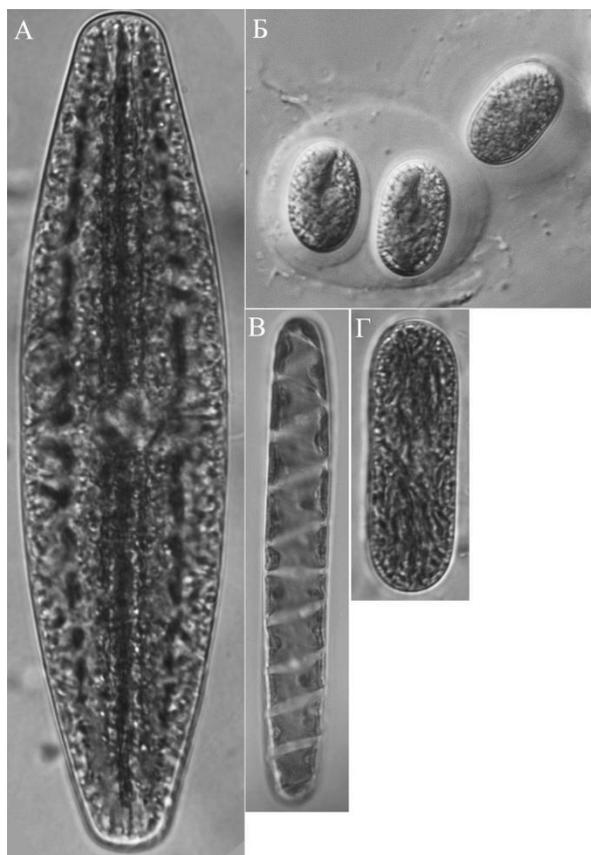
Слика 342. *Zygnema ramosum* – хабитус.

Фамилија Mesotaeniaceae

Фамилијата обфаќа организми кои се во основа едноклеточни, иако во поединечни случаи се спојуваат во филаменти. Клетките се собираат кон краевите. Клеточните сидови немаат пори.

Mesotaeniaceae се нарекуваат *сакодермни дезмиди* кои не формираат полуклетки по клеточната делба, и не поседуваат назабени клеточни сидови. Јадрото е централно

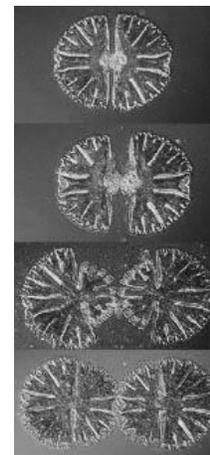
поставено во клетката и кај различните родови се јавува и различна форма на хлоропластот, слично како кај Zygnemataceae: лентовидни и спорално извиени, плочести и свездовидни. Типично родови на оваа фамилија се *Mesotaenium*, *Cylindrocystis*, *Spirotaenia* и *Netrium* (слика 343). Алгите од овие родови се главно индикативни за води со ниска концентрација на магнезиум и калциум, односно незагадени води. Поради тоа, најчесто живеалиште во кое се среќаваат се планинските тресетишта и езерца; *Mesotaenium* и *Cylindrocystis* населуваат влажни почви.



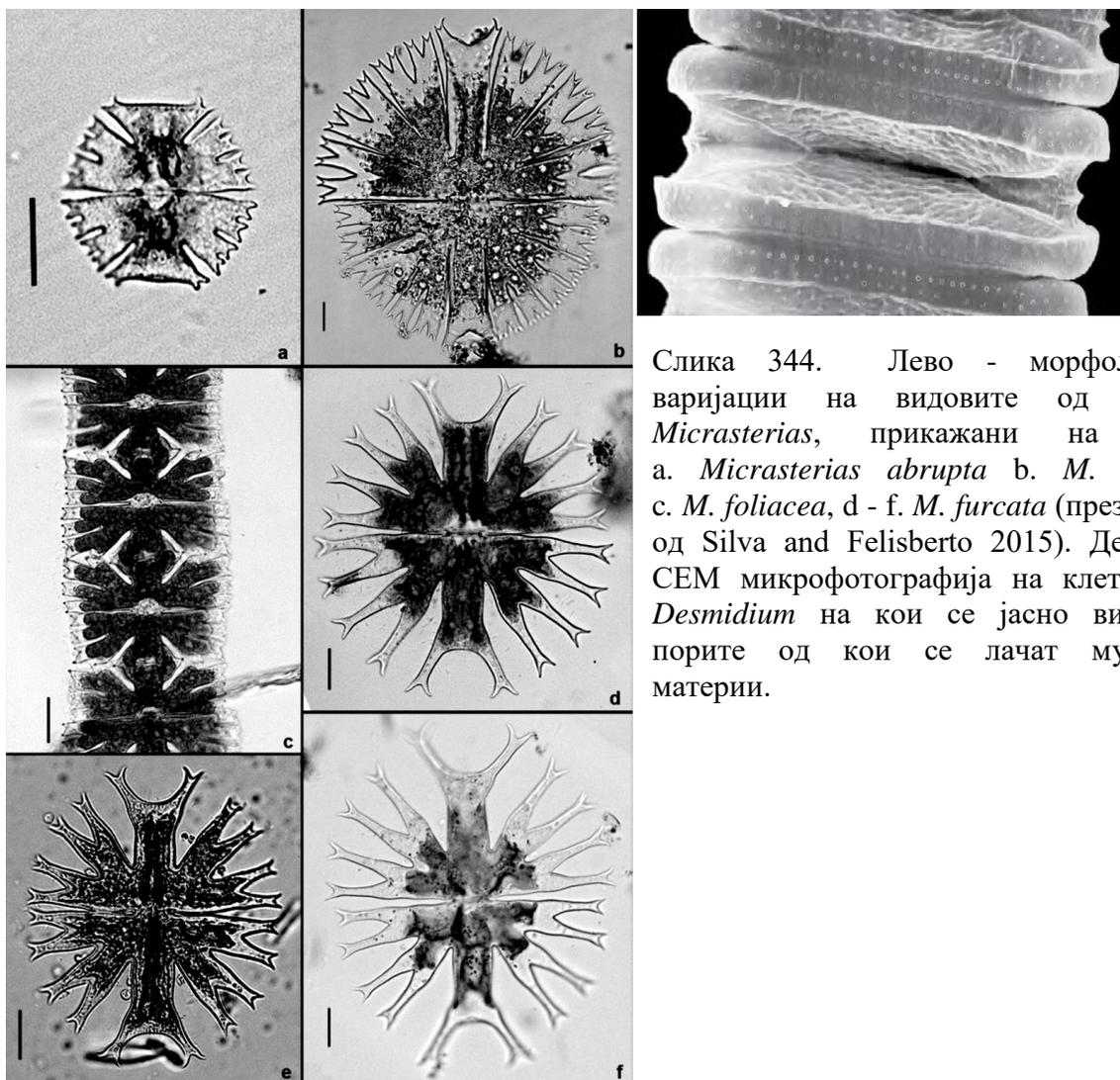
Слика 343. Морфолошки карактеристики на претставителите на фамилијата Mesotaeniaceae. А – *Netrium digitus*, издолжени едноклеточни форми со заоблени краеве, со два големи назабени хлоропласти по клетка и пиреноиди; мукозни материи се лачат вдоль зелата клетка преку кои таа се придвижува. Б – *Mesotaenium macrococcum*, едноклеточни цилиндрични алги со плочест хлоропласт распространет по целата клетка. В – *Spirotaenia condensata*, издолжени прави или извиени клетки со спорално извиен лентовиден хлоропласт, централно поставено јадро и пиреноиди во низа распоредени по своите на хлоропластот. Г – *Cylindrocystis brebissonii*, цилиндрични клетки со два аксијално поставени свездовидни хлоропласти по клетка.

Фамилија Desmidiaceae

Алгите кои припаѓаат кон оваа фамилија се наречени **плакодермни дезмиди**. Поседуваат две јасно изделени половини на клетките издвоени со централно поставено стеснување, или *sinus* (вдлабнување), а поврзни со *isthmus* (мост). Клеточните ѕидови поседуваат пори. Клетките најчесто се поединечни, споени со своите краеве во филаментозни колонии, или пак создаваат аморфни колонии (слика 344). Нивната таксономија е доста комплексна поради јасниот *полиморфизам* на видовите (различни форми во рамките на исти вид). Клетките на дезмидијалните алги се изделени на две полуклетки чиј клеточен ѕид е изграден во различно време, поради вегетативната делба



на клетките (прикажано на сликата десно). Нивните клеточни ѕидови се перфорирани со пори и богато орнаментирани. Присуството на порите ја објаснува способноста на плакодермните дезмиди да се движат по пат на испуштање на мукозни материи, кои покрај движењето служат и за други функции. Некои дезмидијални алги во клеточните ѕидови на вегетативните клетки продуцираат *полифенолни полимери* отпорни на киселини и бактерии. Таквите заштитни соединенија во комбинација со повољните услови за презервација го објаснуваат најстариот наод на фосилна вегетативна клетка на дезмидијалната *Paleoclosterium leptum* од средината на Девон (пред околу 380 м.г.), или модерните клетки на *Cosmarium* од Тријас (пред околу 220 м.г.). Отпорните клеточни ѕидови, исто така, го објаснуваат преживувањето на плакодермните дезмиди, како *Closterium*, *Micrasterias*, *Pleurotaenium* и *Euastrum* во исушената мил на брегот од езерата.

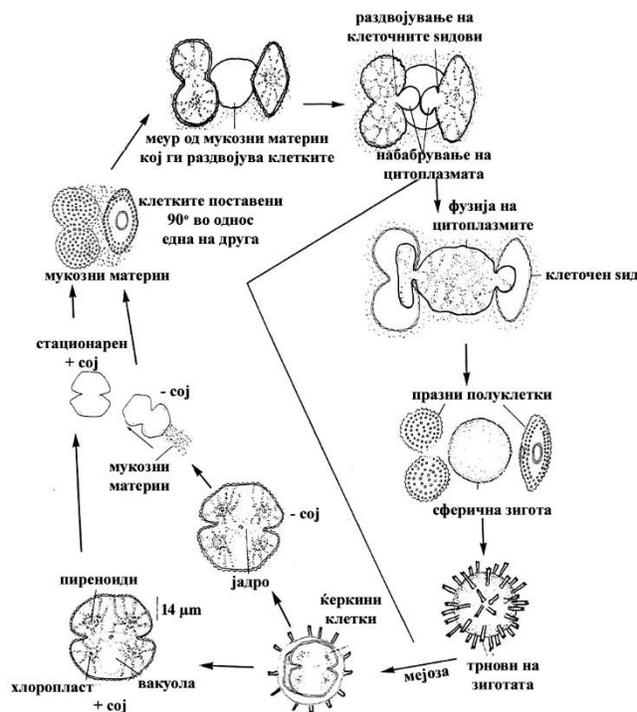


Слика 344. Лево - морфолошки варијации на видовите од родот *Micrasterias*, прикажани на СМ: a. *Micrasterias abrupta* b. *M. borgei* c. *M. foliacea*, d - f. *M. furcata* (преземено од Silva and Felisberto 2015). Десно – СЕМ микрофотографија на клетки од *Desmidium* на кои се јасно видливи порите од кои се лачат мукозни материи.

Животниот циклус на плакодермните дезмиди објаснет е на слика 345, на примерот на *Cosmarium botrytis*, кој поседува централно поставено јадро и по два хлоропласта во

една полуклетка со централен пиреноид. Различните соеви (+ и -) се движат наоколу, независно еден од друг. Но, при тоа – соевите излучуваат **протеински феромон**, кој предизвикува создавање на гамети кај + соевите, што се одвива и кај – соевите.

По спарувањето на клетките тие се придвижуваат до моментот кога нивните надолжни оски се поставени под прав агол (90°) во однос една на друга. Потоа се излучува меур од мукозни материи кој ги раздвојува клетките, но и претставува медиум за спојување на цитоплазмите. Од регионот на истмусот се јавуваат цитоплазматични туби од протопластот кои доведуваат до фузија (коњугација) на протопластите во рок од 4-7 минути од спарувањето на клетките. Со тоа се формира неправилна сферична зигота, која се заокружува и лачи мазен клеточен сид. Хроматофорите (хлоропластите) се поставуваат н периферијата на цитоплазмата додека, во тек на 1 час, на површината на зиготата се појавуваат орнаменти – трнови кои имаат изделени врвови на два или три дела. Потоа зиготата се изделува по пат на мејоза, со што се продуцираат клетки со различна поларност и животниот циклус се завршува.

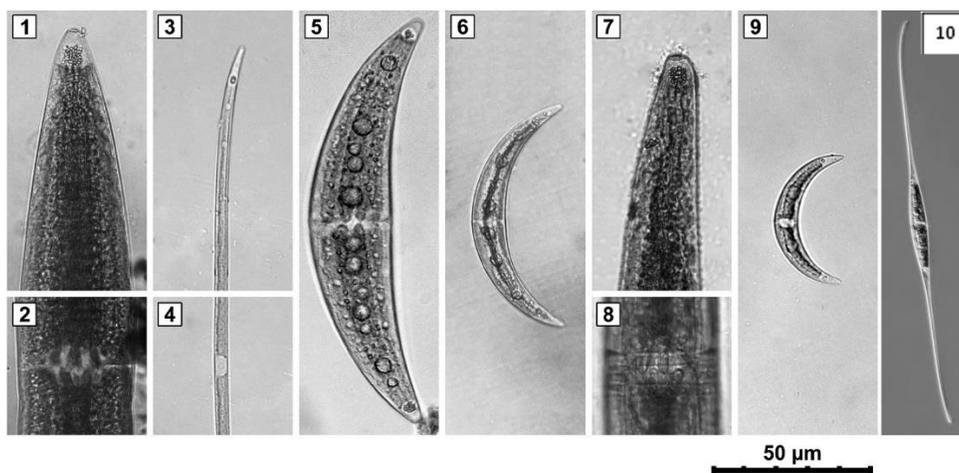


Слика 345. Животен циклус кај *Cosmarium botrytis*.

Плакодермните дезмиди се посебно чести и разнообразни во олиготрофните и дистрофните езера и мали планински екосистеми. Во потоци со мала концентрација на хранителни материи, дезмидите можат да претставуваат 2-10% од заедниците и да се постојано присутни за разлика од алгите кои таму се наоѓаат случајно. Во асоцијација со водните мовови (*Fontinalis* sp.) утврдени се дури 200 видови дезмиди во перифитонот, каде што можат да достигнат концентрација од 10^6 грама по супстрат. Од друга страна, некои видови населуваат екосистеми со висока концентрација на хранителни материи, мезотрофни до еутрофни води. *Closterium aciculare* (слика 346) се смета за индикатор на еутрофни услови на средината каде понекогаш има голем број на клетки и формира „воден цвет“. Овој вид не поседува *нитрат редуктаза* – ензим потребен за искористување на нитратите како извор на азот, поради што има континуирана потреба од амониум јонот кој е многу застапен во еутрофните води. Клетките на специфичната алга *Oocardium stratum* бавно растат на врвовите на разгранетите цевки во карбонатните реки и водопади во асоцијација со депозитите од *туфа* и *травертин*. Поголем број на видови населуваат почвени и терестични живеалишта, посебно на влажни карпи и мовови.

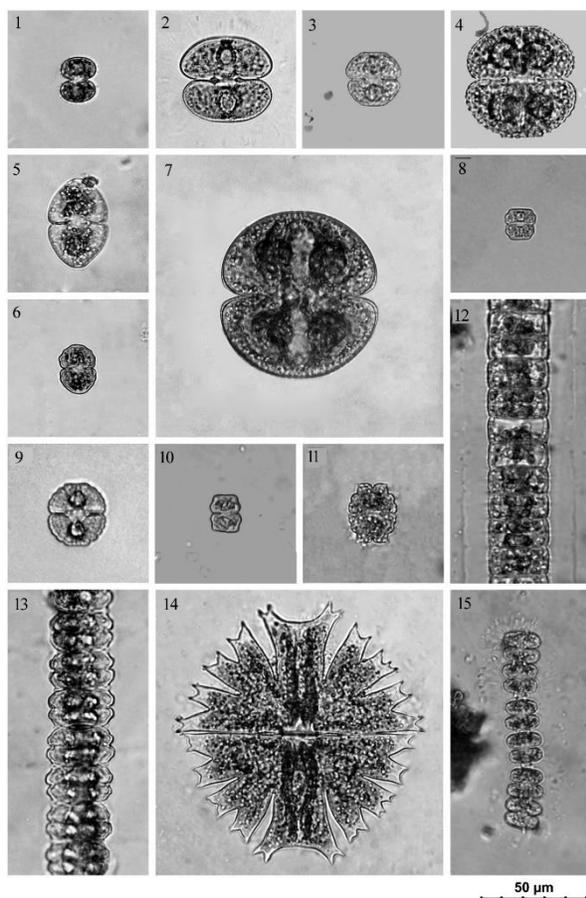
Денешните сознанија упатуваат на размислувањето дека Desmiales припаѓаат кон монофилетска група со над 2.900 опишани видови. Дефиницијата на родовите и видовите се базира на карактеристиките на клеточниот ѕид, вклучително пори, испакнувања, јазли и трнови, морфологија на хлоропластите и структурата на зиготите. Од друга страна, молекуларните анализи спроведени на 39 соеви на родот *Staurastrum* и сродните родови *Stauroidesmus*, *Cosmarium*, *Xanthidium* и *Euastrum* (Gontcharov and Melkonian 2005) укажуваат дека некои родови не се монофилетски. Исто така, некои од видовите поставени во *Cosmarium*, *Stauroidesmus* и *Triploceras* всушност припаѓаат кон *Micrasterias* според мултигенските филогенетски анализи. Со тоа станува јасно дека морфолошките карактеристики на клетките не можат да претставуваат единствени таксономски карактери со кои се определуваат видовите во оваа силно разнообразна група на еноклеточни зелени алги.

Кај *Closterium* (слика десно) клетките се издолжени во форма на полумесечина, но без стеснување во средината на клетката. По должината на клеточниот ѕид поседуваат пори, а во клетката се поставени два (ретко четири) плочести хлоропласти по должината на клетката со повеќе пиреноиди и централно поставено јадро. На двата заострени краја на клетката постојат јасно видливи вакуоли кои содржат кристали на бариум сулфат кои се движат. Клеточниот ѕид може да биде мазен или да поседува фини линии или крупни ребра по должината на клетката. Коњугацијата може да се случи помеѓу клетки со зрела морфологија или клетки кои неодамна се поделени. Коњугациски канал обично не се создава. Некои видови создаваат апланоспори. Видовите како *Closterium acerosum*, *C. ehrenbergii*, *C. turgidum*, *C. venus* и други најчесто се среќаваат во бентосот и перифитонот на ацидофилни олиготрофни езера и бари, додека *Closterium aciculare* и *C. acutum* живеат во планктонот на еутрофните води, често помеѓу 'воден цвет' од синозелени алги.



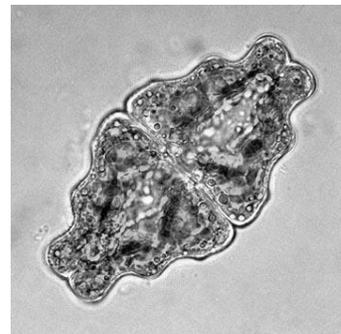
Слика 346. Морфолошки карактеристики на различни видови на родот *Closterium*. 1–2. *C. acerosum*, 3–4. *C. limneticum*, 5. *C. moniliferum*, 6. *C. parvulum*, 7–8. *C. turgidum*, 9. *C. venus*, 10. *C. aciculare*. (преземено од Shakhmatov et al. 2018).

Најголемиот род во рамките на дезмидијалните алги секако е родот *Cosmarium* со повеќе од 1.000 видови (слика 347). Видовите покажуваат голем морфолошки диверзитет, при што клетките можат да се мали (до 10 μm) или релативно големи (над 200 μm), со помал или поголем истмус. Полуклетките во фронтален пресек можат да бидат тркалезни, полукружни, бубреговидни, пирамидални, квадратни или со друга форма. Маргината на полуклетките може да е рамна или брановидна, додека клеточниот ѕид кај многу видови е мазен со расфрлени пори, а кај други орнаментиран со мали или поголеми гранули, брадавички, разни вдлабнувања или куси трнчиња. Главно, поседуваат по еден хлоропласт во полуклетките, но некои видови имаат и повеќе, со еден или повеќе пиреноиди. Јадрото е кај сите поставено во истмусот. Половиот процес започнува кога две клетки (*Cosmarium quinarium* хабитус – слика десно) се обвиткуваат со мукозна обвивка, полуклетките се izdelуваат во регионот на истмусот и ослободоваат амебовидни гамети кои фузионираат помеѓу празните целулозни обвивки. Зигоспората е најчесто тркалезна со куси, заострени или тапи, трнови. Родот *Cosmarium* е најчест во закиселени, олиготрофни водни екосистеми и сфагнумски тресетишта, а некои видови се јавуваат во еутрофни бари и езера. *C. botrytis*, *C. granatum*, *C. leave*, *C. pyramidatum* се некои од почестите видови во нашите екосистеми.

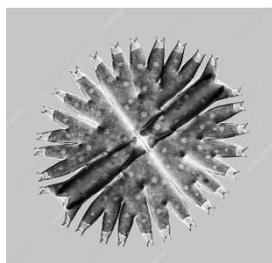


Слика 347. СМ микрофотографии на морфолошки карактеристики на некои карактеристични родови на дезмидијални алги. 1. *Cosmarium contractum*, 2. *C. depressum*, 3. *C. fontigenum*, 4. *C. formosulum*, 5. *C. granatum*, 6. *C. impressulum*, 7. *C. pachydermum*, 8. *C. regnellii*, 9. *C. subprotumidum* var. *septentrionale*, 10. *Euastrum coeselii*, 11. *E. pulchellum*, 12. *Hyalotheca dissiliens*, 13. *Desmidium aptogonum*, 14. *Micrasterias cruxmelitensis*, 15. *Onychonema filiforme*. (преземено од Shakhmatov et al. 2018).

Клетките кај родот *Euastrum* се поединечни, најчесто подолги отколку широки, со длабоко екваторијално стеснување. Клетките се бирадијални (средно стеснети), при што секоја полуклетка најчесто има јасни апикални и бочни лобуси. Апикалниот лобус најчесто има јасни терминални засеци (*Euastrum humerosum* хабитус – слика десно). Клеточниот сид може да биде мазен со расфрлени пори или најразлично орнаментиран со гранули, брадавички или кратки трнови. Најчесто поседуваат еден хлоропласт во полуклетка со

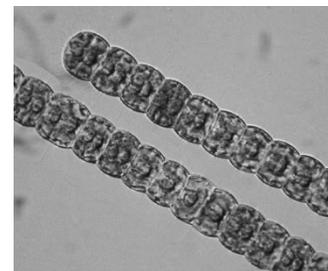


еден или повеќе пиреноиди, а јадрото е поставено во истмусот. По коњугацијата зрелите зигоспори се тркалезни или елипсовидни со поголем број кратки, шилести трнови или брадавици. Неколку видови на овој род се космополитски и доста чести. Родот најчесто се јавува во закиселени олиготрофни водни живеалишта или тресетишта. Некои од помалите форми (слика 347) тешко се разликуваат по хабитус од *Cosmarium* или *Micrasterias*. Познато е преку 290 видови на овој род од кои *E. abruptum*, *E. ciastonii*, *E. cuneatum*, *E. dentisulatum*, *E. humerosum*, *E. pectinatum* се почести.



Во рамките на родот *Micrasterias* поставени се видови чии широки плоснати правилно изградени клетки се поделени со длабока бразда на две симетрични половици (*Micrasterias rotata* хабитус – слика лево и слика 344 и 347). Секоја од полуклетките е, исто така, изделена со длабоки засеци на правилни и симетрични делови. Клеточниот сид е покриен со брадавички или боцки, додека во секоја полуклетка има по еден хлоропласт. Во високопланинските езера и сфагнумските тресетишта чести се видовите *M. jenneri*, *M. rotata* и *M. truncata*.

Кај родовите *Desmidium* (слика 347), *Onychonema* и *Hyalotheca* (*Hyalotheca dissiliens* хабитус - слика десно) клетките по делбата не се раздвојуваат, туку остануваат цврсто споени градејќи филаментозни колонии. И нивните клетки, како и кај другите претставители, се изградени од две полуклетки издвоени со плитка или длабока бразда. Кончестите колонии на *Desmidium* често се спирално извиени околу својата надолжна оска и заштитени со слузаста обвивка. На напречен пресек клетките на *Desmidium cylindricum* имаат тркалезна форма, додека клетките на *Desmidium swartzii* се триаголни. *Hyalotheca dissiliens* и *H. mucosa* се чести форми во тресетиштата на високопланинските живеалишта.



Ред Coleochaetales

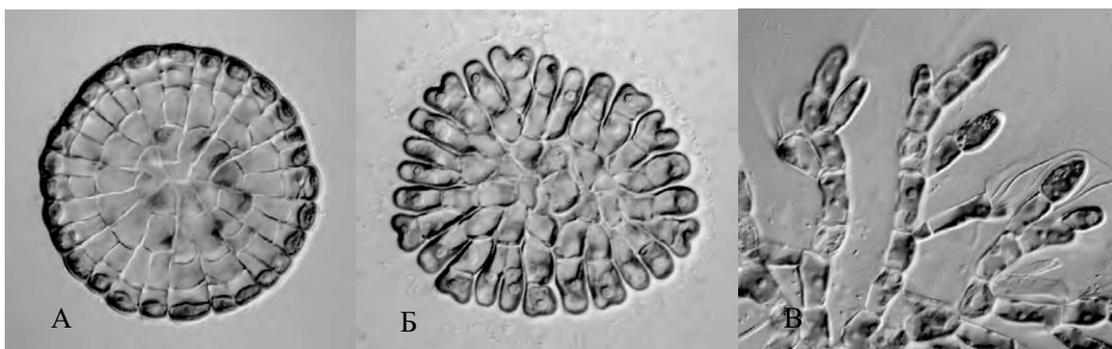
Типична карактеристика на алгите од овој ред е поседување на долги израсходи – *сети* кои се заштитени со обвивки. Исто така, типична одлика е половиот процес оогамија. Анализите на РНК на малата рибозомална поединица укажуваат дека зелените алги на овој ред еволуирале во мовови и ликоподиумови растенија, како јасен доказ дека

меѓу нив се наоѓа еволутивниот предок на вишите васкуларни растенија. Слично на мововите и ликоподиумовите растенија, алгите на овој ред имаат асиметрични подвижни клетки покриени со лушпи, микротубуларни „корења“ составени од големи и мали траки, постојано интерзонално вретено и фрагмопласт при цитокинезата, а гликолатот го разградуваат преку *гликолат оксидаза*. Дополнително некои од овие алги создаваат заштитна обвивка околу оогониумот како напредна карактеристика слична на заштитените оогонии на мововите.

Редот *Coleochaetales* го сочинуваат два типични рода: *Chaetosphaeridium* со само 4 опишани вида, и *Coleochaete* со околу 16 вида. Молекуларните анализи ја потврдуваат монофилетската еволуција на овие алги. Заштитените издолжени влакна или сети се типична одлика на овие алги (*Chaetosphaeridium sp.*- слика десно). Овие продолженија на клеточниот ѕид поседуваат мало количество на цитоплазма и се верува дека служат како заштита од предатори. Сетите можат да бидат и до 100 пати подолги од клетките и најчесто се прави, а поретко извиени. Цврста обвивка ја обвиткува основата на влакното. Сите клетки на *Chaetosphaeridium* поседуваат едно или повеќе влакна, додека кај *Coleochaete scutata* само 3-5% од клетките продуцира влакна и тоа само едно по клетка. Сидот на влакната е составен од повеќе слоеви чија комплексна ултраструктура е доста слична на таа кај ризоидите на мововите. Хлоропластите на клетките кои имаат сети кај *Coleochaete* имаат карактеристична С-форма.

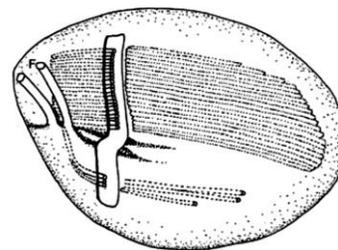


Поголемиот број на видови од *Coleochaete* се јавуваат како епифити или ендифити во плитките литорални води на езерата, а често се јавуваат на површината на различни потопени предмети во водата. Талусот е составен од разгранети филаменти кои се слободни кај едни видови, додека кај други гранките бочно се спојуваат и формираат *псеудопаренхиматичен диск* (слика 348).



Слика 348. Морфолошки диверзитет кај *Coleochaete*. (А) *Coleochaete orbicularis* со вегетативно тело со дебелина од една клетка. Алгата расте преку маргинален меристем. (Б) *Coleochaete soluta* има псеудопаренхиматичен талус составен од латерално споени филаменти во заедничка слузеста материја. (В) *Coleochaete pulvinata* е хетеротрихална форма со разгранети филаменти, со базален и апикален разгранет талус обвиткан со обилна мукозна материја.

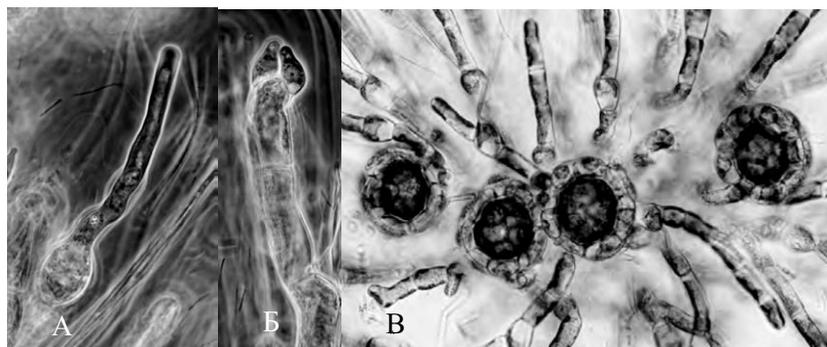
Во повеќето клетки на *Chaetosphaeridium* и *Coleochaete* постои само по еден пластид во клетките кои содржат еден или повеќе пиреноиди слични на останатите стрептофитни алги и мовови. Тилакоидите се организирани во *грana*, исто како и кај вишите растенија. Како дополнување на целулозата и ксилогуканите, *Coleochaete* продуцира и фенолни полимери слични на лигнинот и отпорни на вода во своите клеточни сидови. Се мисли дека ваквите отпорни полимери дозволуваат формирање на микробни асоцијации со намалена стапка на хидролитичко оштетување на сидовите на домаќинот, особина која го поткрепува преживувањето на раните терестични стрептофити, како и продонесува за развојот на клучните фенолни метаболитички патишта кај растенијата. Зооспорите и сперматозоидите кај *Coleochaete* (цртеж - слика десно) се асиметрични, прекриени со луспи и поседуваат повеќеслојни структури и микротубуларни корења слични на тие кај мововите. Флагелумите излегуваат супапикално на клетката и се протегаат на страна од нејзе. Флагелумите (F на сликата десно) се вкоренети преку микротубуларен коренски систем составен од единечен широк појас на микротубули, поврзани со повеќеслојна структура и секундарен микротубуларен корен.



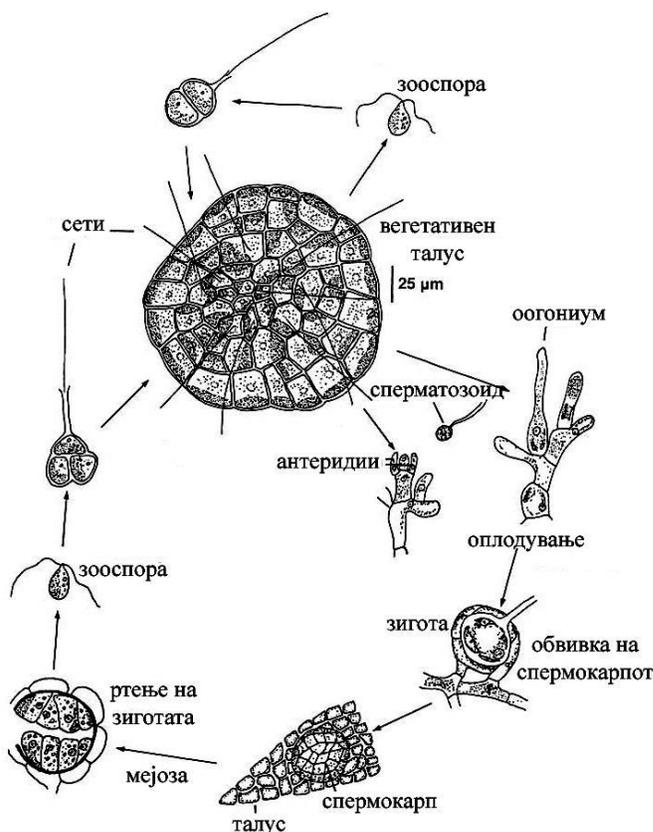
Бесполовото размножување се одвива преку бифлагелатни зооспори без стигма кои се формираат по една во клетката најчесто во пролет. Иницијацијата на продукцијата на зооспорите се одвива примарно преку температурата на водата; видовите од северната хемисфера започнуваат спорогенеза кога температурата изнесува 20°C во тек на неколку дена. Зооспорите пливаат, се исталожуваат на дното и се закачуваат за површината при што создаваат клеточен сид под слојот на лушпите. Потоа зооспората се дели напречно при што горната клетка се развива во сета, додека долната клетка продолжува со делби создавајќи маргинален меристем.

Половиот процес кај *Coleochaete* е оогамија, а алгите можат да бидат *хомо* или *хетероталични*, во зависност од видот. Антеридиумите се поставени на врвовите на бочните ограноци, а секој антеридиум создава само по еден сперматозоид. Оогониите се модифицирани едноклеточни гранки во форма на шише со долг безбоен „врат“ или **трихогин** (слика 349). При созревањето врвот на вратот се разградува со исфрлање на малку безбојна цитоплазма, додека преостанатата протоплазма се заокружува да формира единечна јајна клетка. Сперматозоидот плива кон оогониумот и ја оплодува јајната клетка. Зиготата останува во оогониумот, секретира дебел клеточен сид и значително се зголемува. Во исто време настанува разраснување на клетките под оогониумот и околу него, со што се формира псевдопаренхиматичен слој кој го обвиткува оогониумот. Со тоа, оогониумот со заштитниот слој на клетки станува црвеникав и се нарекува **спермокарп**; спермокарпите презимуваат преку зимата до појава на поволни услови за ртење. Зиготите ртат по пат на мејоза и формираат 8-32 бифлагелатни зооспори кои се ослободуваат

преку отвори на сидот на зиготата, пливаат извесно време пред да создадат нов талус на алгата.



Слика 349. *Coleochaete pulvinata* – (А) оогониум, (Б) антеридиум, (В) зиготи. (А) забележлив триогин на оогониумот, (Б) микро антеридии на развианиот антеридиум, (В) зиготи со заштитни клетки.



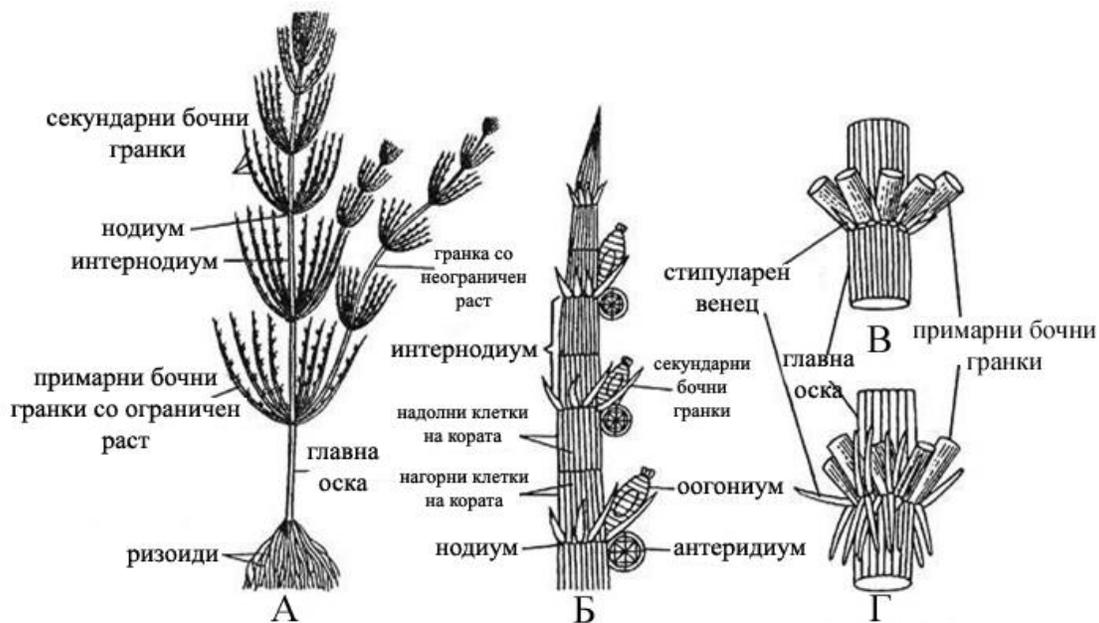
Слика 350. Животен циклус кај *Coleochaete scutata*.

Алгите на редот *Coleochaetales* се перифити, најчесто закачени за подводните делови на вишите растенија како *Scirpus* или *Potamogeton* како на опачината на листовите од водните лилјани. Тие, исто така, може да се најдат по камењата во близина на работ на олиготрофните слатководни езера и бари каде често се изложени на исушување поради повлекувањето на водата. *Coleochaete nitellarum*, главно ја населува површината на длабоководните хари, посебно на

редот *Nitella*. Алгите на овој ред се посебно осетливи на еутрофикацијата, поради што исчезнуваат од водните тела каде се забележува висок процент на хранителни материи – тие се олигосапробни индикатори. Досега нема податоци дека некои од нив се пронајдени во засолени (бракични) води или во екстремни живеалишта.

Ред Charales

Харите се слатководни повеќеклеточни крупни алги со сложена градба која наликува на градбата на вишите растенија. На талусот на харите разликуваме стебловиден дел (каулоид), листовидни делови (филоиди) и кореновидни изрastoци (ризоиди) (слика 351). На талусот се разликуваат главна и странични оски на каулоидот. Главната оска е изградена од **членчиња** (интернодиуми) и **коленица** (нодуси) кои наизменично се сменуваат, или типична членковидна градба. Со делба на клетките на нодусите се создаваат кусите бочни ограноци, наречени филоиди. На врвниот дел од талусот се развиваат фертилните бочни филоиди кои на себе развиваат репродуктивни органи, антеридиуми и оогониуми. Харите се населуваат во чисти пресни течечки или стагнантни пресни води, богати со карбонати; мал број видови се распространети во бракични води. Размножувањето е исклучиво вегетативно или оогамија, без смена на генерации.



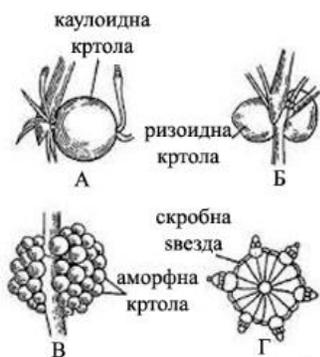
Слика 351. (А) *Chara* sp. – хабитус. (Б-Г) Шематски приказ на деловите на талусот на *Chara* sp. (Б) Гранка со ограничен раст или примарна бочна гранка. (В-Г) Изрastoци на нодиумот (коленица) со еднореден (В) или двореден (Г) стипуларен венец (според Veilby and Casanova 2014).

Како е прикажано на слика 351, **каулоидот** поседува членковидна градба со нодиуми и интернодиуми. Интернодиите се долги повеќе центиметри (до 15 cm), но нивната должина постепено се скратува кон врвот на алгата. Секоја интернодија е изградена од крупна повеќејадрена клетка која нема способност за делба. Интернодијалната клетка може да има и повеќе од 1.000 јадра кои се создаваат со репликација на единечно почетно јадро преку процес кој не вклучува типичен митотичен

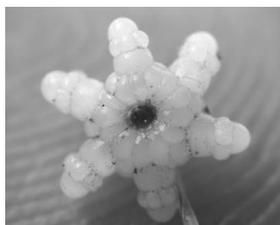
апарат. Интерфазните јадра кај младите *Chara* и *Nitella* можат да бидат подложни на процес наречен *ендоредупликација* или зголемување на ДНК над нивото на хаплоиден организам. Зголемениот број на јадра и ДНК најверојатно го балансираат интензивното зголемување на клеточниот волумен, што е последица на развојот на голема интерна вакуола во клетката. На периферијата во интернодијалната клетка поместена е цитоплазмата која содржи бројни дисковидни хлоропласти поставени во редови и кои поседуваат тилакоиди со *грana* структури, со зрна на скроб но без пиреноиди. Хлоропластите се бубреговидни по форма, содржат хлорофил *a* и *b*, како и скоро ист состав на каротеноиди, како и вишите растенија. Пластидите се создаваат со последователни делби на оригиналните пластиди. Присутни се и митохондрии, како и пероксизоми кои содржат кристали на каталаза. Исто така, можно е присуство на јасни инвагинации на клеточната мембрана, наречени *харазоми*, на периферијата на клетките; нивната функција не е позната. Клеточниот ѕид кај харите е составен од два дела – внатрешен *целулозен дел* и надворешен *калозен дел*. Надворешниот слој често е инкрустриран со карбонатни материи. Кај некои од претставителите на редот, како кај *Chara* sp. на пример, се јавува ‘кора’ околу интернодијалната клетка. Нодиумите, од друга страна, се изградени од повеќе ситни еднојадрени клетки кои се способни за делба. Со нивната делба се диференцираат филоидите од чии базални клетки со понатамошни делби создаваат клетки на кората и стипуларниот венец.

Филоидите (листовидните делови на талусот) распоредени се на нодусот, членковидни се и со ограничен раст. Од нивните нодуси потекнуваат бочните оски од втор ред или листенцата. Филоидите се негранати (кај *Chara*) или дихотомно се разгрануваат (кај *Nitella*). Од пазувите на еден филоид, на секој од нодусите, може да се развие по еден *долг изданок*. Долгиот изданок по градба е ист со каулоидот на талусот и преку нив талусот на харите обилно се разгранува. Од нодусите на филоидите се развиваат и органите за полово размножување – оогониуми и антеридиуми.

Талусот на харите за подлогата се прикрепува со бројни разгранети и безбојни **ризоиди**. Ризоидите се долги и содржат пластиди без пигменти како и 30-60 бариумови или сулфурни кристали; последните имаат геотропна функција. Ризоидите растат со врвовите и не се изделени на нодиуми и интернодиуми. На ризоидите кај определени видови хари се јавуваат **кртоли** (слика 352) со кои алгите вегетативно се размножуваат. Покрај ризоидите, кртолите можат да се развијат и на долните делови од каулоидот. Кртолите се богати со скроб и од нив, по период на презимување, се равиваат нови единки. Кртолите кај *Chara* се неправилни и различни по големина, додека тие кај *Nitellopsis* имаат правилна ѕвездовидна форма.

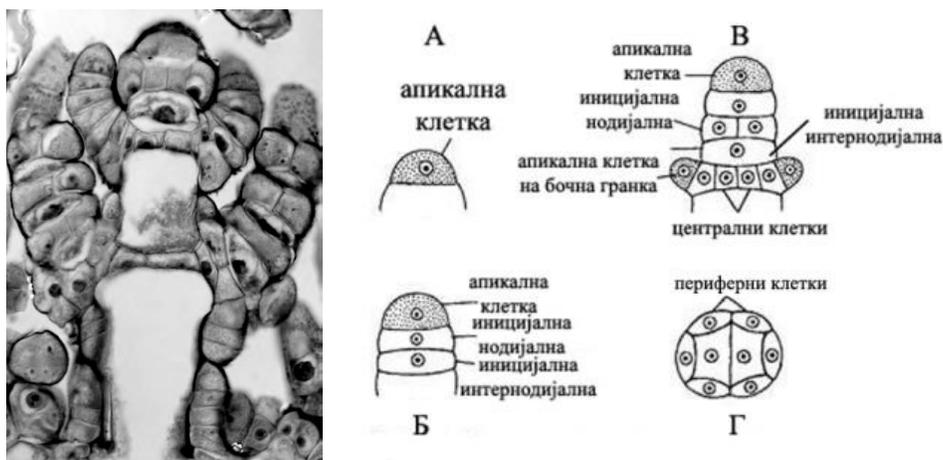


Слика 352. Видови кртоли кај харите. А – каулоидна кртола и Б – ризоидна кртола кај *Chara aspera*. В – Повеќеклеточни ризоидни кртоли кај *Chara fragifera*. Г – Каулоидни ѕвездовидни скробни кртоли кај *Nitellopsis obtusa*. Десно – фотографија на ѕвездовидна амилоидна кртола на *Nitellopsis obtusa*.



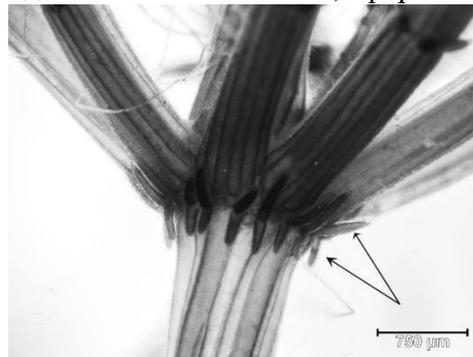
Растот на каулоидот на харите и долгите изданоци е неограничен и се спроведува со континуирана делба на единечна апикална (меристемска) клетка. При нејзината делба, горната клетка и понатаму останува на врвот и ја задржува својата полукружна форма. Долната клетка има цилиндрична форма. Со нејзината делба настануваат две клетки – горна конкавна и долна конвексна клетка. Значи, со иницијалната делба на апикалната меристемска клетка настанува низа од четири клетки кои претставуваат почетен стадиум на растот и диференцијацијата на талусот на харите. Конвексната клетка повеќе не се дели, туку само расте и од неа се формира интернодијата. Конкавната клетка повеќе пати надолжно се дели и од неа настанува нодусот (слика 353).

Клетките кои се наоѓаат во форма на венче непосредно под членковидно распоредените филоиди формираат **стипуларен венец** (слика 351). Стипуларен венец поседуваат сите видови на родот *Chara* како и некои претставители на другите родови. Формата, должината и распоредот на клетките на стипуларниот венец се важни таскономски одлики.



Слика 353. Раст и диференцијација на талусот кај харите. Лево – фотографија на пресек на врвниот дел на талусот кај *Chara*. Десно – шематски приказ на распоредот на клетките при издолжувањето на талусот кај харите.

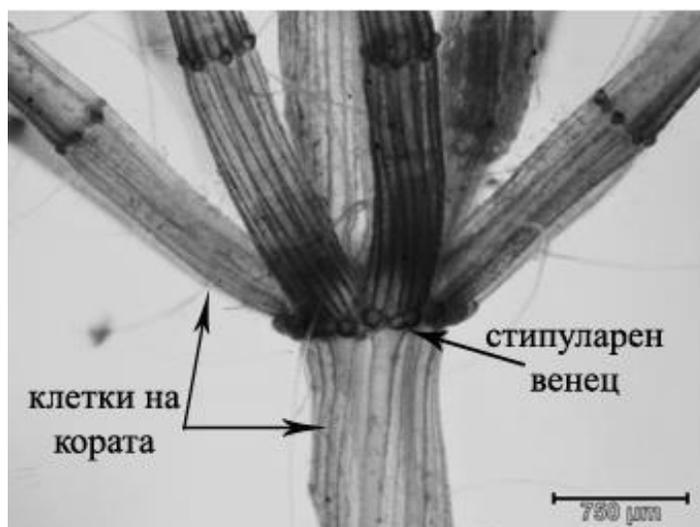
Клетките на стипуларниот венец се создаваат со делба на левата и десната клетка на нодијалните клетки. Во зависност од бројот на делби на тие клетки, формата, големината и распоредот на добиените клетки разликуваме неколку типови на стипуларен венец. При поделба на една од базалните нодијални клетки, настанува **еднореден стипуларен венец**, кој е редок и постои на пример кај *Chara braunii*. Почесто се делат и двете клетки, при што се создава **двореден едностран** или **двостран стипуларен венец** како на сликата десно (стрелки) на микрофотографијата од талусот на *Chara intermedia* f. *papillosa*. Освен



едноредниот и дворедниот, постои и трореден стипуларен венец, но тој е исклучително редок и се забележува единствено кај *Chara tomentosa*.

Интернодијалните клетки кај некои хари (*Nitella*, *Tolypella*) во текот на целиот живот остануваат едноклеточни. Сепак, многу видови, а посебно родот *Chara*, типично централната нодијална клетка ја обвиткуваат посебни клетки кои градат **кора**. Кората е изградена од клетки во надолжни низови кои се меѓусебно паралелни. Според постанокот разликуваме *примарни* и *секундарни* клетки на кората.

Примарните низови на клетки на кората настануваат со делба на двете периферни клетки на базалниот нодус на листот, од кои една се наоѓа под, а другата над листот. Секоја од овие клетки се дели и диференцира слично на темената клетка на каулоидот. Поради тоа, во примарниот низ на кората се сменуваат долги интернодијални и куси нодијални клетки. Бидејќи секој примарен низ на клетки на кората настанува од една клетка над и една клетка под листот, кората се формира така што едни низови на клетки растат нагоре низ интернодијата, а други надолу. Во средниот дел на интернодијата се среќаваат низовите кои растат нагоре и надолу низ интернодијата, зона која јасно се издвојува на микроскоп. Поради начинот на постанок, јасно е дека бројот на примарните низови на кората одговара на бројот на листови во прешленот (нодусот). Кората изградена само од примарни низови се нарекува *едноредна*, и таква кора е присутна само кај мал број на претставители.



Слика 354. *Chara fragilis* – микрофотографија на која јасно се забележуваат надолжни клетки на кората по каулоидот (интернодиумот) и филоидите (листенцата), а на нодусот е видлив двостран и двореден низ на топчести клетки на стипуларниот венец.

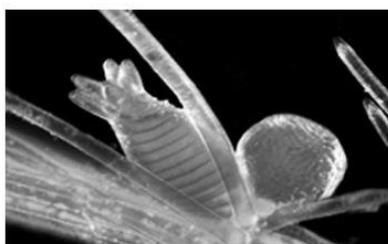
Харите се размножуваат само на два начина: вегетативно и полово. Вегетативното размножување се одвива преку **столони** или делови на талусот кои поседуваат вегетатиска купа, и преку веќе прикажаните (слика 352) каулоидни или ризоидни **кртоли**. Кртолите служат и како трајни делови на талусот преку кои алгите ги преживуваат неповолните услови во средината. Половиот процес кај харите е **оогамија** преку формирање на посебни репродуктивни органи – оогонии и антеридии (слика 355).



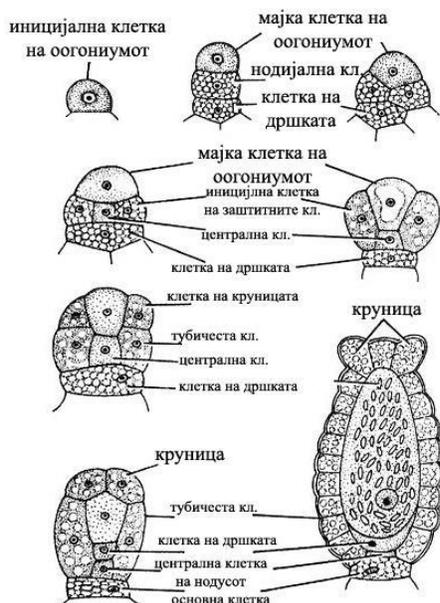
Слика 355. Оогониум и антеридиум кај *Chara*. Јајна клетка со видливи зрна на скроб со заштитините цилиндрични клетки и видливи клетки на круницата. Топчестиот антеридиум е поставен под оогониумот на десната долна страна.

Антеридиумите и оогониумите кај харите се повеќеклеточни и доста специфични по градба, која не се среќава кај други растенија. Тие се ррелативно крупни; антеридиумите во пречник се до половина милиметар, а оогониите се долги до 1 mm со што лесно се воочуваат и со голо око. Машките и женските полови органи најчесто се наоѓаат на иста единка (еднодомни видови), додека помал број на видови се дводомни.

Зрелата оогонија е јајцевидна, главно зелена по боја. Содржи јајна клетка која е поставена на куса дршка и поседува омотач од пет (или десет) лентовидни клетки кои се цврсто слепени со своите бочни страни (слика 356). Клетките на обвивката започнуваат од дршката на која се наоѓа јајната клетка, спирално се извиваат околу јајната клетка и на горниот дел создаваат **круница** од своите слободни краеви. Кај фамилијата *Characeae* круницата има 5 клетки, додека кај *Nitellaceae* 10 клетки.



Слика 356. Микрофотографија на оогониум и антеридиум кај *Chara* и шематски приказ на развојниот циклус на оогониумот.



Зрелите антеридии се топчести, најчесто црвени или жолти по боја и поставени се на куса едноклеточна дршка. Кај еднодомните видови антеридиите се во непосредна близина на оогониумите. Обвивката на антеридијата се состои од осум штитести клетки кои меѓусебе се цврсто споени со брановидни клеточни ѕидови. Од внатрешна страна на секоја од **штитестите клетки** расте по еден држач или **манубриум** кој расте кон центарот на антеридиумот. На врвот на манубриумот се наоѓа примарна главичеста клетка од прв ред, од која се распоредуваат по шест секундарни клетки од втор ред. Од секоја клетка од втор ред се формираат три до пет долги неразгранети сперматогени конци кои поседуваат 200 до 300 клетки. Во секоја од клетките на сперматогените конци се развива по еден

Кај харите е утврдена и *партеногенеза* како процес на размножување, кој е посебно добро проучен кај *Chara crinita*. Тоа е дводомна алга кај која машките и женските единки можат да се најдат на исто место, но почесто се раздвоени бидејќи женските единки имаат многу пошироко распространување. Во услови кога нема присутни машки единки, ооспорите кај *Chara crinita* се развиваат *апогамно*, односно без оплодување. Во тој случај, вегетативното тело на овие алги и нивните јајни клетки имаат диплоиден број на хромозоми. Партеноспорите `ртат без мејоза и создаваат диплоидни единки. Но во услови кога се присутни и машките единки, оплодувањето се одвива нормално и ооспората `рти во хаплоидна единка.

Харите се алги кои исклучиво се населуваат во бентосот. Главно се жители на пресните водни екосистеми, а мал број видови населува браќични води. Најчесто се среќаваат во езерата, малите застоени барички и рибниците, а чести се и во страничните спори делови на речните текови. Карактеристично е дека водите кои се населени од харите главно се чисти, просветлени и богати со карбонати, каде тие создаваат подводни ливади (слика 358), главно на милесто или глинесто дно, поретко песок. Харите, главно, населуваат длабочини до 5 метри, но нивното распространување често се поклопува со долната граница на населување на водните макрофити. *Chara tomentosa* и *Nitella opaca* се пронајдени на длабочини и од 40 метри на определени живеалишта. Поголемиот број на хари населува води со неутрална или слабо базна рН реакција, но *Chara fragilis* населува кисели води (рН 5,2), а *Chara coronata* базни (рН 9,8). Харите, главно, населуваат води со умерена температура. Во води со повисока температура (28-30°C) чести се *Chara fragilis*, *C. tomentosa*, *C. contraria*. Од друга страна, во зимски услови под мразот добро вегетираат *Nitellopsis obtusa*, *Chara rudis* и *Chara fragilis*, додека во еуритермни форми спаѓаат *Chara vulgaris* (слика 358), *C. fragilis* и *C. hispida*.



Слика 358. Подводна ливада од *Chara vulgaris* во плитка вода помеѓу листови од васкуларни водни растенија.

Харите се широкораспространети на сите континенти и многу острови во тропскиот и умерениот климатски појас, но забележени се многу мал број на заеднички видови на овој голем простор. Нивното распространување е главно во ниските рамничарски делови, но некои се пронајдени и во планинските екосистеми на Хималаите на надморска височина од над 4.700 метри. Од околу 680 таксони на хари само 6 се утврдени на сите континенти и тоа: *Chara vulgaris*, *C. globularis*, *C. braunii*, *Nitella furcata*, *N. gracilis* и *N. hyalina*. Од сите познати таксони се верува дека над 50% се

ендемични. Најголем ендемизам (67%) забележен е кај родовите *Nitellopsis* (67%) и *Nitella* (64%), додека *Chara* има само 33%, а *Tolypella* нема ендемични таксони.

Харите се значителна компонента на биоценозите во екосистемите кои ги населуваат. Бидејќи создаваат масовни *популации*, тие интензивно влијаат врз хидролошкиот режим на биотопот и неговите биолошки карактеристики. Со своите крупни и разгранети талуси претставуваат извонредна подлога за развиток на бројни епифитски форми кои се, пак, основа на синцирот на исхрана за другите хидробионти, риби, ракови и водни птици. Нивните густе популации создаваат квалитетна заштита на рибниот подмладок, а исто така служат како место за одмор и исхрана на водните птици кои се хранат со ооспорите богати со скроб и масни материи. Значењето на харите за човекот релативно е ограничено. Кај некои хумани заедници харите се собираат, сушат и се користат како минерално ѓубре, посебно на закиселените почви. Од друга страна, поради своите долги клетки харите интензивно се проучуваат во однос на фундаменталните биолошки процеси какви се пропустливост на цитоплазматичната мембрана, начините на движење на цитоплазмата, биопотенцијал на клетките или процесите на морфогенеза.



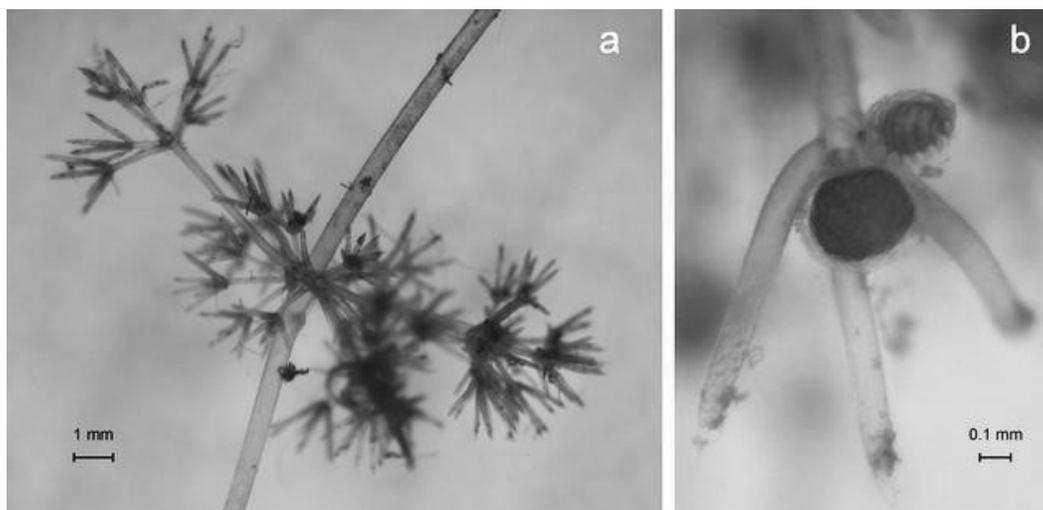
Според добросочуваните фосилни остатоци, пред сè, на окаменетите зиготи на харите, проценето е дека тие настануваат во периодот на Силур, а бројните податоци сведочат за нивно широко распространување во Мезозоикот (Тријас, Јура, Креда). Компаративната морфолошка анализа на фосилните и рецентни форми на харите до денес не го утврдува прецизно потеклото на харите. Поради нивната сличност со зелените алги (хлорофил *a* и *b*, градба со прешлени и скроб) јасно е дека претходници на харите се некои од високоразвиените зелени алги со членковидна градба. Според Wood и Imahori (1965), денес постојат само 6 живи родови на хари и тоа: *Chara*, *Lamprothamnium*, *Lychnothamnus*, *Nitellopsis*, *Nitella*, и *Tolypella*, распоредени во две главни (од вкупно 6) фамилии: Characeae и Feistiellaceae; во фамилијата Feistiellaceae поставен е само родот *Nitellopsis*.

Фамилија Characeae

Во рамките на фамилијата Characeae разликуваме две основни еволутивни линии на развој (трибуси): Nitelleae – кај кои не се создава кора на талусот и нема стипуларен венец, и Charaeae – кај кои се присутни и кора и стипуларен венец.

Кај Nitelleae, трибус во кој се поставени два рода – *Nitella* и *Tolypella*, филоидите се членковити и разгранети во форма на вила. Оогонијата има 10 клетки во круницата распоредени во два реда од 5 клетки. Видовите на родот *Nitella* (слика 359) имаат 6-8 правилно разгранети филоиди кои се разделуваат во форма на вили. Половите органи се

наоѓаат во основата на филоидите, оогониите се наоѓаат под антеридиите кај еднодомните видови. На Балканот позастапени се *N. gracilis*, *N. hyalina*, *N. syncarpa*.



Слика 359. *Nitella hyalina*: a) каулоид без кора со примарни и дополнителни разгранувања на филоидите, b) трето коленице од каулоидот со блиску поставени оогониум и антеридиум опколени со три терминални филоиди. (преземено од Csiky et al. 2014).

Видовите на родот *Tolypella* (слика 360) имаат неправилно разгранети филоиди, често во форма на издолжени изданци со многубројни листенца од членчињата на каулоидот. Полните органи се формираат на местото на разгранување на филоидите, при што антеридиумот е опколен со повеќе оогонии. На просторите на Балканот забележени се *T. prolifera*, *T. intricata*, *T. glomerata*.



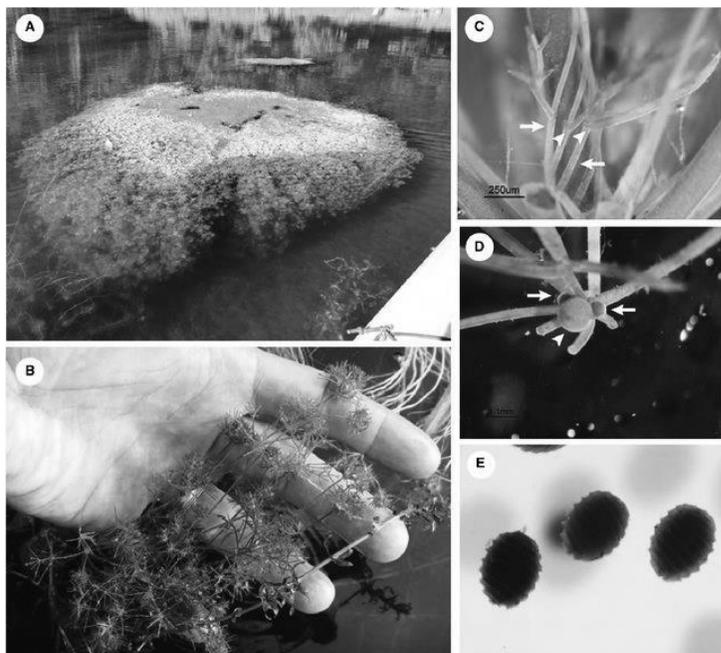
Слика 360. *Tolypella intricata* – хабитус.

Трибусот Chareae опфаќа таксони кои на својот каулоид и филоидите имаат кора. Филоидите се членковидни, линеарни. На нодусите на филоидите се развиваат снопови од

листенца. Круницата на оогониите е изградена од пет клетки. Во рамките на оваа група поместени се рецентните родови на харите - *Chara*, *Lamprothamnium*, *Lychnothamnus*.

Родот *Lamprothamnium* (слика десно – *L. papulosum*) најчесто е претставен со видот *L. alopecuroides* кој населува бракични води. Овие видови имаат добро развиен еднореден стипуларен венец. На талусот нема кора, а филоидите се со 4-7 членчиња. На нодусите се развиваат четири и повеќе филоиди. Оогонијата е поставена под антеридиумот.

Родот *Lychnothamnus* има само еден вид – *L. barbatus* (слика 361) кој живее во пресните води. Талусот на алгата е без кора или се непотполно развиена кора. Поседува еднореден и добро развиен стипуларен венец. Клетките на стипуларниот венец се игличести, а филоидите со 3-5 членчиња. На нодусите на филоидите постојат четири или повеќе мали листови. Оогонијата се наоѓа помеѓу два антеридиуми. Ова е многу редок вид (Karol et al. 2017).

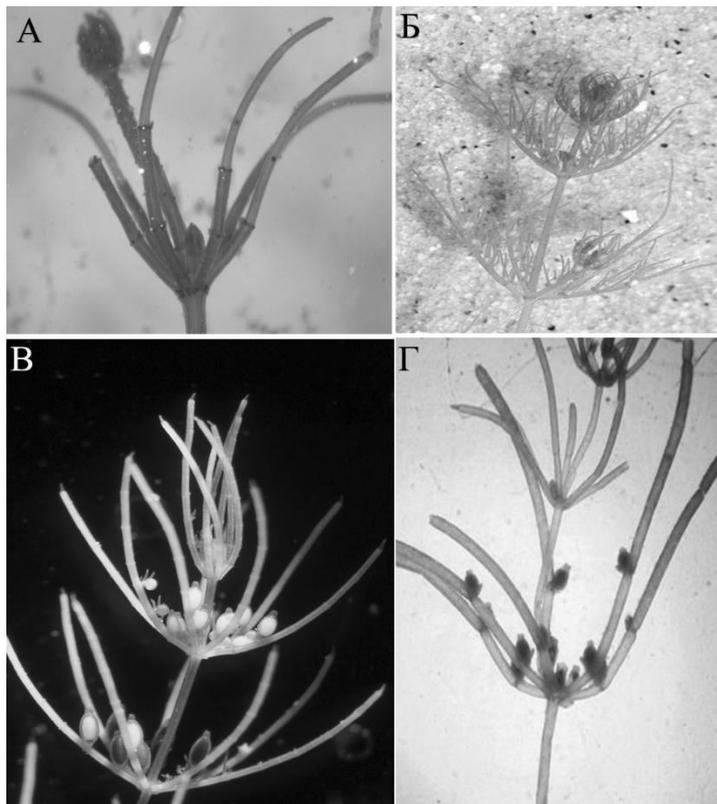


Слика 361. *Lychnothamnus barbatus* хабитус и морфолошки карактеристики. (A) *L. barbatus* масовен развој во езерото Wolf, Adams County, Wisconsin. (B) Општ хабитус. (C) Детали со приказ на рудоментарни клетки на кората (стрелки) со варијабилни игличести клетки (врвови на стрелки). (D) Гаметангиуми – антеридии (стрелки) и бочни оогонии (врвови на стрелки). (E) Ооспори со инкрустрации од карбонати. (според Karol et al. 2017)

Родот *Chara* е најбогат со видови во фамилијата. Поголемиот број на видови живее во пресни води, а по каулолот и филоидите имаат добро развиена кора. Стипуларниот венец може да биде еднореден или двореден, а филоидите се со поголем број на членчиња. На нодусите на филоиди се развиваат поголем број листенца. Харите можат да бидат еднородни или двородни: кај еднородните форми оогонијата е поставена над

антеридиумот. Од утврдените над 160 видови хари почесто се среќаваат *C. vulgaris*, *C. contraria* и *C. fragilis* (слика 362).

Слика 362. Хабитус на различни видови на родот *Chara*. А и Б – *C. vulgaris*, В – *C. fragilis*, Г – ендемична форма за Оридското Езеро *C. ohridana*.



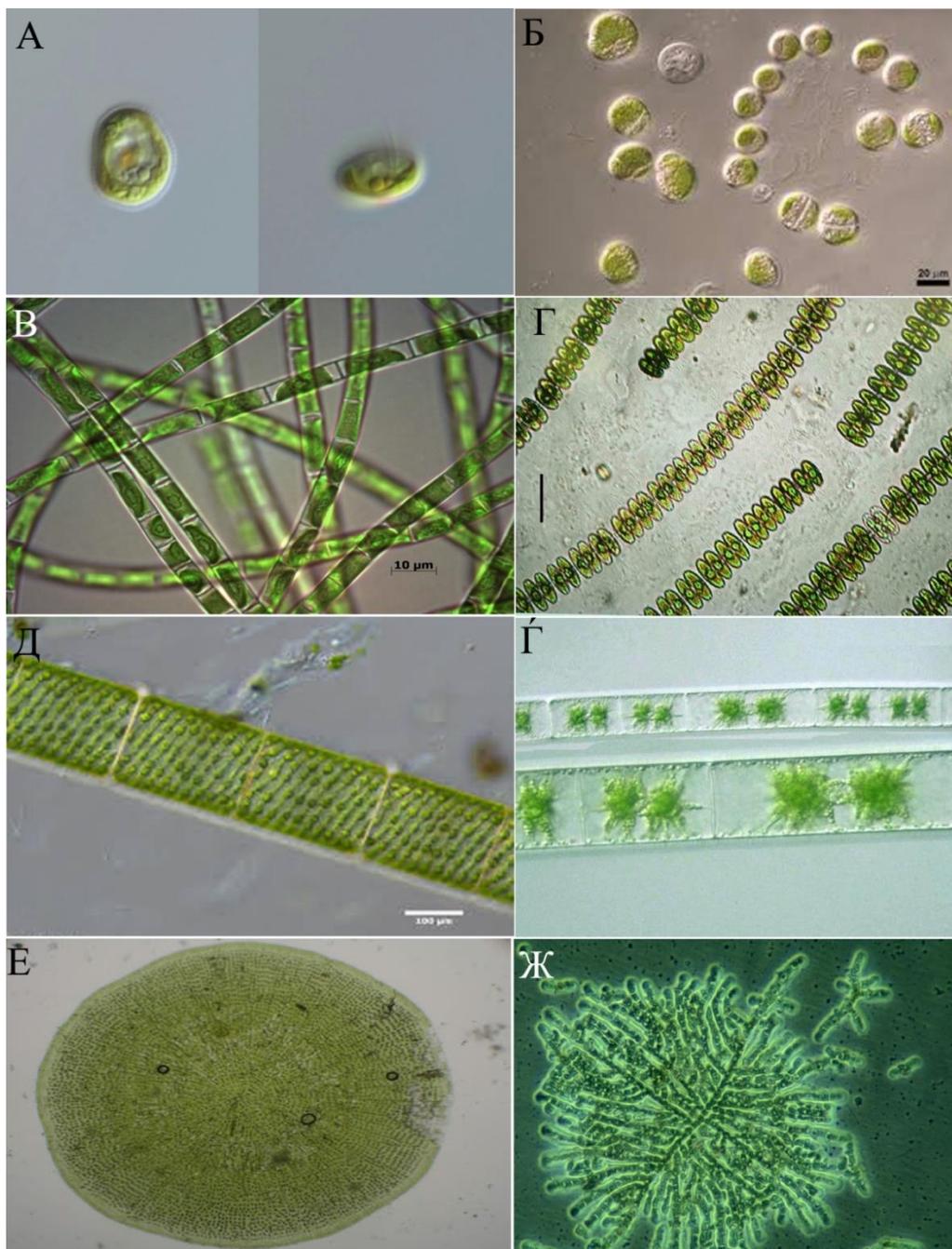
Фамилија Feistiellaceae

Во оваа фамилија се наоѓа единствениот род *Nitellopsis* со околу 20 видови. Карактеристично е дека нема кора по каулоидот и филоидите, како и тоа што стипуларниот венец е доста рудументиран. Филоидите се со 2-5 членчиња, а на нодусите се развиваат 1-3 листенца. Тоа се дводомни алги, а на долните делови на каулоидот и на ризоидите се развиваат карактеристични кртоли во форма на ѕвезди (слика 352). Најраспространет, но и доста редок вид е *Nitellopsis obtusa* (слика десно), кој е утврден во Скадарското Езеро.

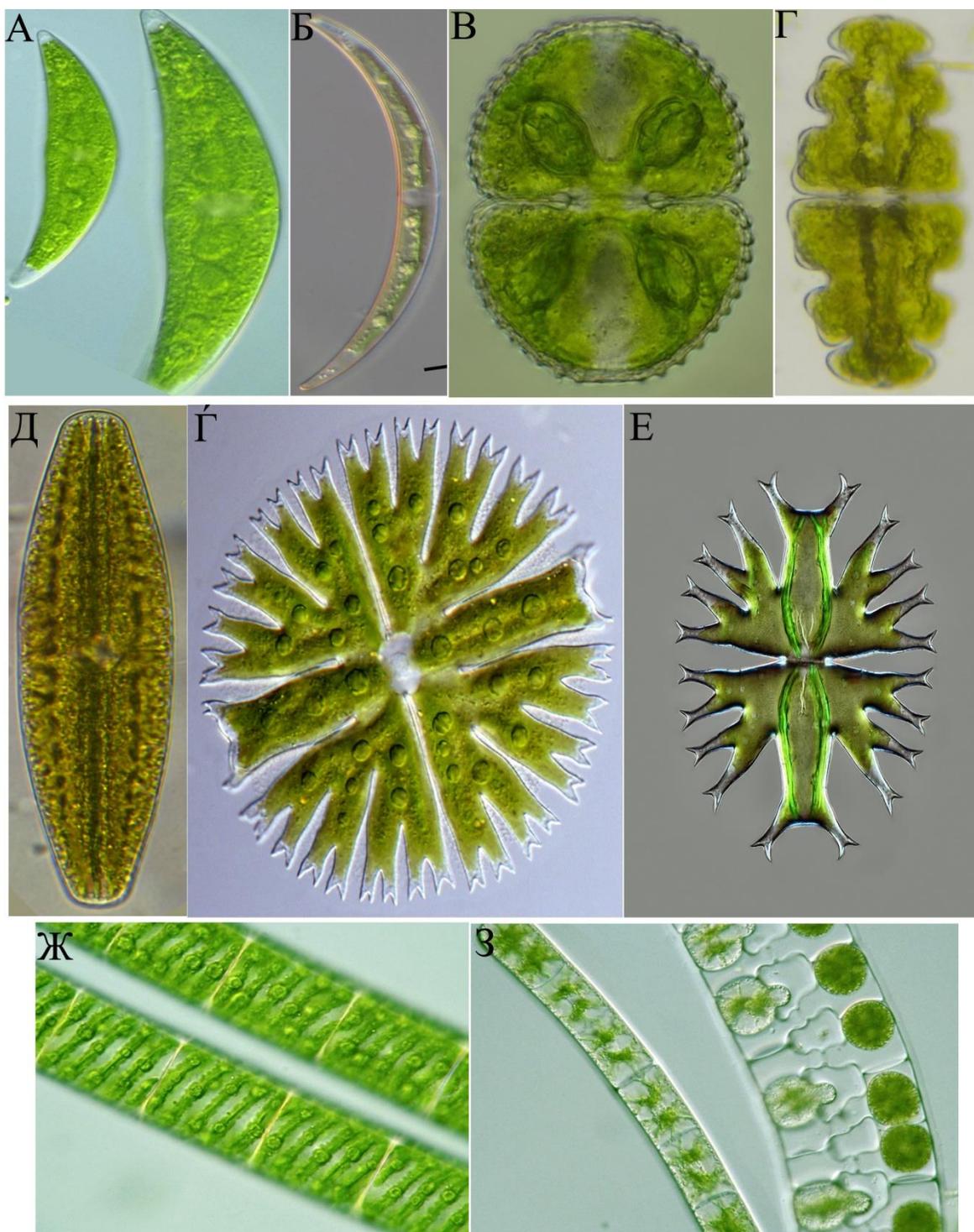


Резиме на основните карактеристики на стрептофитните алги

10. Стрептофитните алги имаат голем број на **заеднички особини со васкуларните растенија**; некои карактеристики се вообичаени за сите алги на овој тип, а други само за покомплексните форми;
11. Тоа се типични еукариотски алги организирани во четири морфолошки типа: монадни, кокални, трихални и хетеротрихални форми. Монадниот тип на морфолошка организација е доста редок, додека хетеротрихалната градба достигнува силен максимум кај Charales,
12. Градбата на локомоторниот апарат е карактеристична за овие алги. Камшиците се два по клетка, изоконтни и поставени субапикално. Сите поседуваат асиметрични „кореења“ на камшиците со присутна повеќеслојна структура наместо ризопластот. **Камшиците се спирално извиени** по што и целата група добила име,
13. Во клеточниот сид поседуваат специфичен тип на целулоза која создава мембрански честички организирани во розети во кои се наоѓа целулозо синтетаза – ензимски комплекс кој создава целулоза од UDP-глюкозни молекули,
14. Хлоропластите се со две мембрани, а тилакоидите во групи од 3-6, кај некои формираат грана. Во пластидите се присутни хлорофил *a* и *b*, β и γ каротен, како и лутеин. **Резервна материја е скроб**, кој се складира во хлоропластите,
15. Во пероксизомите содржат ензими за метаболизам на **гликолат**,
16. Делбеното вретено е од отворен и траен тип. Кај поразвиените форми клеточната делба е по пат на фрагмопласт, а комуникацијата помеѓу клетките се одвива преку плазмодезми,
17. Бесполовото размножување е со делба на клетките, фрагментација на талусите или со специјализирани органи – **кртоли**. Сепак, постојат и неподвижни и подвижни спори,
18. Половото размножување се одвива преку оогамија или коњугација,
19. Стрептофитните алги се исклучиво слатководни организми. Нивните предци припаѓаат на групата Proterozoa, кои се јавуваат пред повеќе од 2 милијарди години.



Слика 363. Морфологија и боја на талусот кај различни стрептофитни алги. А - *Mesostigma viride*, монадна алга со камшици; Б - *Chlorokybus atmophyticus*, пакети на кокоидни клетки во слузеста материја; В - *Klebsormidium flaccidum*, кончеста алга; Г - *Spherozosma vertebratum*, дезмидијална алга со поврзани клетки во кончеста формација; Д - *Spirogyra crassa*, кончеста коњугална алга со спирален хроматофор; Ѓ - *Zygnema pectinatum*, кончеста коњугална алга со ѕвездовиден хроматофор; Е - *Coleochaete orbicularis*, плочест еднослоен талус; Ж - *Coleochaete irregularis*, плочест талус со растресита форма.



Слика 364. Морфологија и боја на талусот кај различни стрептофитни алги Desmidiales и Zygnematales. А – *Closterium moniliferum*; Б - *Closterium parvulum*; В - *Cosmarium obtusatum*; Г - *Euastrum oblongum*; Д – *Natrium digitus*; Г – *Micrasterias radiosa*; Е - *Micrasterias furcata*; Ж – *Spyrogira* sp.; З - *Zygnema cruciatum*.



Слика 365. Морфологија и боја на талусот кај различни стрептофитни алги - Charales.
 A – *Chara braunii*; Б - *Chara virgata*; В - *Nitella capillaria*.

УЛОГА НА АЛГИТЕ ВО БИОСФЕРАТА – ШТЕТНИ АЛГИ

Алгите се комплексна, хетерогена и полифилетска група на организми (растенија) кои се *убиквисти* и *космополити*. Убиквисти се поради нивната екстремна физиолошка и генетска пластичност преку која се способни да населуваат најразлични живеалишта, од морски и слатководни екосистеми до почви и кора на дрвја, пештери и екстремни живеалишта (*екстремофили*). А космополити бидејќи се распространети на сите географски широчини, од највисоките планински масиви до длабоките морски води. Тие се чести како *криофили* на снег и мраз, *термофили* во термални извори, *халофили* во силно засолени живеалишта, *симбионти* со најразлични организми, *епизоични форми* на површината на животните, или *епифитски* (потопени предмети и растенија во вода), *епипелни* (на мил), *епипсамични* (на песок) и *епилитични* (на камен) организми. *Фитопланктон* и *фитобентос* се поими кои главно се однесуваат на алгите кои живеат во слободната вода на стагнантните екосистеми или се прикрупени за дното.

Оригиналната средина во која се создале алгите е водата. Поради тоа и денес утврдуваме најголем број на видови алги во водна средина, иако голем број форми со текот на еволуцијата населуваат живеалишта надвор од водата, каде светлината, влагата и температурата се поволни за нивниот развој. Разнообразноста и проученоста на алгите до денес создава нејасна слика за вистинскиот број видови; оценките се движат помеѓу 30.000 до над милион видови. Според прегледот преземен од Guiry (2012) познати се околу 72.500 видови алги.

Луѓето, главно, не се свесни за важноста на алгите во биосферата (Chapman 2013). Ова и не е случајно ако се има предвид дека алгите најчесто се нарекуваат со „лоши“ имиња како „езерско ѓубре“, „морски плевел“ или „жабокречина“. Допирот на луѓето со алгите најчесто е непријатен при нивно обилно развивање во езерата, рибниците или дури базените за рекреација. Често се јавуваат и големи маси на исфрлени макрофитски алги по брегот на морињата кои се распаѓаат и многу непријатно мирисаат. Логично е тогаш дека, освен едуцираните посетители на курсевите по филологија, мал дел на хуманата популација ги разбира „растенијата“ на кои се базира севкупниот живот на Земјата.

Потребно е да се разјасни и апострофот на терминот растенија кога се зборува за алгите. Постои голема научна дебата дека алгите не припаѓаат кон растенијата во вистинска смисла, и дека само васкуларните кормофитни растенија би го имале тој епитет. Од друга страна, молекуларните откритија јасно утврдуваат директна врска помеѓу зелените алги и терестичните растенија, па дури и јасна филогенетска поврзаност помеѓу црвените алги и другите растенија. Со тоа, само овие две групи на алги би можеле да се наречат растенија, но која било друга група на алгите, секако не. Статусот на сино-зелените алги (Cyanophyta) е уште повеќе проблематичен бидејќи огромен дел од научната јавност ги смета за бактерии, а со тоа не би имале статус на алги или уште помалку растенија. Со цел да се надмине оваа контраверзна ситуација се јавува потребата да се дефинира што се всушност растенијата. Доколку ја примениме основната дефиниција која укажува дека *организмите кои содржат хлорофил, а и спроведуваат фотосинтеза со*

породуција на кислород се растенија, вклучително и нивните безбојни сродници кои ги изгубиле хлоропластите (на пример *Astasia* која потекнува од *Euglena*), наведената конфузија станува малку појасна. Според овака прифатената дефиниција, сите алги (вклучително и сино-зелените алги) се дефинитивно растенија со варијабилен животен стил.

Пред околу 3,5 милијарди години започнува прокариотскиот живот на нашата планета без присуство на кислород. Сино-зелените алги (цијанобактериите) започнуваат со својата животна активност и ослободуваат кислород во средината како отпадна материја од процесот на фотосинтезата спроведен од страна на хлорофилот *a*. Сепак, нивото на кислород во атмосферата не се покачуваше во тек на милијарда години, поради тоа што изложените метали во земјината кора го трошат кислородот на оксидација, како и поради апсорпцијата на кислородот од океаните. Дури пред околу 2,45 милијарди години започнува растот на кислородот во атмосферата (Kump 2008), а со тоа и условите за развој на еукариотските организми и човекот. Со тоа сино-зелените алги се заслужни за измена на атмосферата на нашата планета и понатамошната еволуција на неа.

Се мисли дека денес алгите на нашата планета произведуваат околу половина од целиот кислород. Доколку се земе предвид дека биомасата на алгите е само 1% од севкупната биомаса на растенијата, тогаш станува јасно дека ефикасноста на алгите за фотосинтеза е импресивна.

Значи, алгите ја смениле атмосферата на нашата планета, довеле до развој на терестичните организми, обезбедуваат половина од целиот кислород на планетата и се директно одговорни за вкупниот синцир на исхрана и фиксирање на атмосферскиот азот. Тие се исто така одговорни за најголемиот дел на депозити на нафта и гас кои главно потекнуваат од алгални депозити од периодот на Креда. Различни алгални видови (а посебно од групите на сино-зелените, зелените, црвените и кафеавите алги) се извор на нови фармацевтски производи, посебно во однос на нови видови антибиотици во борба против вирусните инфекции (вклучително херпес и HIV-вирусот) и некои форми на канцер. Конечно, алгите имаат голем потенцијал за производство на обновливи извори на енергија, извор кој по многу карактеристики е далеку поатрактивен од терестичните растенија (како пченката или шеќерната репка). Тоа е резултат на фактот дека алгите се далеку поефикасни во конверзијата на сончевата светлина и не трошат енергија на дополнителни растителни органи (како цветови на пример). Тие можат да растат во бракични или солени води и не бараат посебни почвени површини за нивниот развој. Алгите се исто така исклучително ефикасни во отстранувањето на хранителни и токсични материи од отпадните води, а секако се и во акумулацијата на CO₂ од атмосферата, две карактеристики од непроценлива важност во услови на сè поголемо загадување на животната средина и глобалните климатски промени.

УЛОГА НА АЛГИТЕ ВО ВОДНИТЕ ЕКОСИСТЕМИ

Алгите заземаат единствена позиција помеѓу хидробионтите, бидејќи се способни да ја искористат сончевата светлина во процесот на редуција на CO_2 до клеточен јаглерод. Резултат е дека алгите се исклучително важна алка во синџирот на исхрана и се најчесто наречени *примарни продуценти* на акватичните екосистеми. Бидејќи алгите се единствен извор на клеточен јаглерод и хемиска енергија за другите организми, биолошката активност на акватичните екосистеми фундаментално зависи од примарната продукција. Од друга страна, севкупната биолошка активност во екосистемот се под влијание на физичката средина во која тој се наоѓа.

Енергијата која ја создаваат алгите како примарни продуценти доспева во синџирот на исхрана преку различни начини. Дел од создадената органска материја (енергија) се секретира во растворлива форма или се ослободува од талусите на мртвите алги како храна за хетеротрофните бактерии. Алгите, како и бактериите, секако се и храна за зоопланктонот и младите риби. Значи, основното значење на алгите во водните екосистеми е нивната способност да создадат големи количества на органска материја.

Во процесот на продукција на клеточен јаглерод преку енергијата обезбедена од страна на процесите на фотосинтеза, алгите имаат потреба од редуциска реакција во која водата е донор на електрони. Кислородот во тој процес е продуциран како страничен продукт на светлата фаза на фотосинтезата за време на дневните часови. Спротивно, респирацијата од страна на организмите продуцира CO_2 , а кислородот се искористува од средината. Поради тоа, нивоата на кислород и јаглерод диоксид во акватичната средина во голема мерка зависат од релативната стапка на фотосинтеза и респирација кои колективно се спроведуваат од акватичните организми. Исто така, во процесот на искористување на CO_2 од водата, алгите придонесуваат за зголемување на рН реакцијата на водата за време на дневната светлина; процесот е обратен во текот на ноќта.

За својот раст и развој, алгите имаат потреба од различни макро и микро хранителни материи кои ги обезбедуваат од својата акватична средина. Потребните макро хранителни материи се: *јаглерод, водород, кислород, азот, фосфор, сулфур, калиум, магнезиум и натриум*. За повеќето алги потребни се и следните микро хранителни материи: *железо, манган, бакар, калциум, цинк, молибден, ванадиум*. За искористувањето на азотот кај повеќето алгални форми потребни се *железо, калциум, бор и молибден*, додека кај азотофиксирачките сино-зелени алги овие елементи се важен дел на ензимскиот комплекс одговорен за фиксација на атмосферскиот азот. Во нормални услови, водните екосистеми ги содржат сите овие елементи во доволни количества поради хемиските реакции кои се јавуваат помеѓу атмосферата и водата како и седиментите и водната средина.

Јасно е дека водните екосистеми главно содржат многу родови на планктонски и бентосни алги. Нивното присуство во водната средина најчесто воопшто не се забележува, освен во однос на зелените прекривки на дното на водните екосистеми каде тие доминираат. Во такви услови алгите се само една компонента на акватичниот екосистем

која овозможува несметано одвивање на биогените процеси, како и целосен синџир на исхрана. Но, поради својата способност да искористуваат хранителни материи од водата (миксотрофна исхрана) и во присуство на нивно поголемо количество активно да ги внесуваат во своите клетки и интензивно се размножуваат, алгите можат да предизвикаат појава на масовен развој. Бентосните филаментозни алги создаваат големи подводни маси кои се откинуваат од бентосот, и носени од водните движења често се натрупуваат по бреговите на екосистемот каде се распаѓаат и предизвикуваат непожелни визуелни и олфакторни ефекти. Планктонските алги од друга страна при масовен развој предизвикуваат заматување на водата, нејзино интензивно обојување во различни бои (во зависност од тоа која алга или група алги масовно се развива) и појава на масовни површински слоеви од алги наречени „воден цвет“. Бројноста на алгите варира во зависност од количеството на хранителни материи, присуството на токсични материи, температурата, матноста на водата и серија на други параметри. Во такви услови кои се нарекуваат *еутрофикација* алгалните форми можат да досегнат преку 170.000 клетки во милилитар и секако претставуваат извор на различни еколошки проблеми за екосистемот и човекот.

ПРИЧИНИ И ПОСЛЕДИЦИ НА ЕУТРОФИКАЦИЈАТА

Еутрофикацијата е природен процес на стареење на еден воден екосистем, пред сè стагнантен систем какви се езерата. Овој термин беше оригинално искористен за да ја објасни природната еволуција на езерата кои од длабоки системи без многу хранителни материи, со текот на годините стануваат побогати со хранителни материи и генерално ја зголемуваат продукцијата, до конечен преод кон мочуриште со висока стапка на продукција (Wetzel 1983) (слика 366). Во скорешно време, поимот еутрофикација повеќе се употребува за опишување на културната (индуцирана од човекот) забрзана еутрофикација на езерата, реките, естуариите и морските екосистеми при која природната стапка на ‘стареење’ на екосистемот е забрзана за стотици или илјадници години преку хуманите активности и еномото збогатување на водните екосистеми со хранителни материи (Burkholder 2000). Според дефиницијата на Nixon (1995) еутрофикацијата е *процес на зголемено збогатување на екосистемот со органски материи, главно преку зголемен внес на хранителни материи.*

Хранителните материи се внесуваат во екосистемот од страна на човекот преку два типични извора: *точкасти* (единечни) и *дифузни* извори на загадување. Во точкасти извори припаѓаат испусти на канализациони непречистени води, испусти од пречистени отпадни води од домаќинствата доколку не ги исполнуваат стандардите за пречистување, испусти од различни индустриски постројки, рафинерии и електрани. Дифузните извори на хранителни материи се агрокултурните површини од кои се испираат хранителните материи во водните екосистеми, согорување на фосилните горива како и фармите за масовна култивација на животните. Генерално, дифузните извори на загадување се далеку

поголем и позначаен извор на хранителни материи кој доста тешко се контролира. Сепак, доколку не се контролираат, и точкастите извори на загадување можат да бидат голема закана за водните екосистеми.

Важно е да се направи и јасна разлика помеѓу двата термина (процеса) – еутрофикација и загадување (или полуција). Еутрофикација е процес на внес на хранителни материи за примарните продуценти (алгите) во кој постепено се менуваат еколошките услови во екосистемот, доаѓа до сукцесија на хидробионтите (квалитативна и квантитативна измена на биоценозите кон биолошките форми кои се поотпорни на новосоздадените услови) и создавање на екосистем кој има висока продукција. Загадувањето од друга страна претставува летално (смртно) делување на токсични материи поради кои осетливите организми веднаш исчезнуваат или изумираат од екосистемот. Според природата на своето делување, еутрофикацијата може да прерасне во загадување доколку е интензивна или долготрајна. Загадувањето или полуцијата никогаш не може да биде еутрофикација.



Слика 366. Природни фази на еволуција на езерата. Олиготрофна фаза – малку хранителни материи, ниска продукција, ниска биомаса на хидробионтите, длабоки и просирни езера (Охридско Езеро); Мезотрофна фаза – зголемена примарна продукција и биомаса, водата заматена со видлив развој на алгите по површината, раст на бентосни алги и макрофити (Преспанско Езеро); Еутрофна фаза – интензивна продукција на алги, ниска просирност на водата, појава на помори на хидробионтите (мекотели, риби, растенија), плитки екосистеми со многу органска мил на дното (Дојранско Езеро).

Разликата помеѓу природната и антропогената (културната) еутрофикација е значително побрзата стапка на измената на водниот екосистем која се мери дури и во илјадници години. Културната еутрофикација делува релативно брзо и го менува екосистемот интензивно во кус временски период преку внес на големи количества отпадни материи кои претставуваат храна за примарните продуценти. Од хранителните материи најчесто се спомнуваат како најважни азотните (N) и фосфорните (P) соединенија. Но во принцип која било хранителна материја (макро или микро) може да претставува лимитирачки фактор за раст на алгите. Во слатководните екосистеми фосфорот е најмалку застапена хранителна материја која е потребна во големи количества

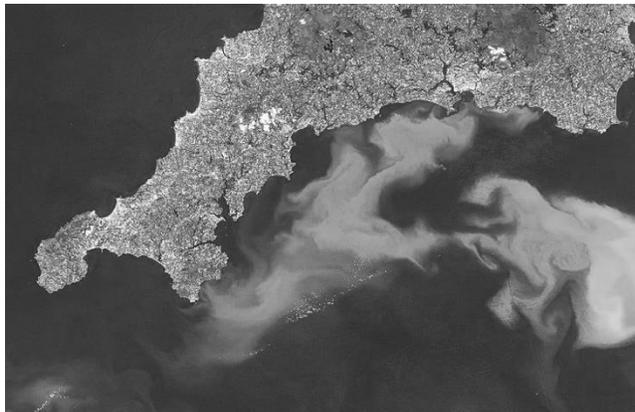
за примарните продуценти, поради што тој е основната хранителна материја која го ограничува нивниот раст. Фосфорот, исто така, може да биде лимитирачки хемиски фактор во естуариите и морските средини кои имаат висок внес на азот. Во морските екосистеми, сепак, лимитирачки фактор е азотот, а често и поединечни микро хранителни материи како железото или силициумот, за развојот на фитопланктонските видови.

Без разлика на начинот на внес на хранителни материи во водните екосистеми, процесот на еутрофикација има интензивни и драстични последици за екосистемот, во зависност од интензитетот и количеството на внес на хранителни материи. Во услови на големи и интензивни процеси на внес на хранителни материи воведен е поимот *забрзана еутрофикација*. Речните екосистеми покажуваат нешто поразлични ефекти во однос на езерските и морските живеалишта, но во основа крајниот резултат е секогаш ист – биолошки уништен (мртов) екосистем. Имено, при процесот на еутрофикација примарните продуценти – алгите и макрофити, максимално ја користат достапноста на вишок хранителни материи и почнуваат интензивно да се размножуваат; алгите при тој процес се далеку побрзи во создавање на голема биомаса. Во речните екосистеми се јавува интензивен развој на бентосните алги, смена на алгалните видови кон формите кои се отпорни на новите еколошки услови, се намалува биодиверзитетот, водата се заматува и се јавуваат дебели наслаги на натрупана мил и органска материја по дното во која доминираат бактериите. Поради испирањето на хемиските материи од екосистемот, оваа состојба може долго да се одржува во една еутрофна река, но, сепак, на крајот со екосистемот доминираат бактериите (секако и сино-зелените алги) кои се единствено способни да опстанат во таква средина.

Езерските и делови на морските екосистеми се однесуваат нешто поразлично од речните при процесот на еутрофикација. Фитопланктонот е првата компонента на тие екосистеми која реагира на вишок хранителни материи и интензивно се размножува. Секако сите елементи на фитопланктонот не се способни за ваква брза експанзија. Во процесот на еутрофикација доаѓа до сукцесивна смена на алгалните форми во фитопланктонот во правец хризофити и динофити-дијатомеи-зелени алги до конечно сино-зелени алги. Поединечните алгални видови од овие групи се способни за масовен развој во фитопланктонот, појава која е наречена „воден цвет“, поради кои водата во езерата и акумулациите може да има различна боја, од темнозелена, сина, црвена, жолта дури и црна. Во морските екосистеми каде главно во фитопланктонот доминираат хризофитните и динофитните алги, појавата на нивната масовна доминација во планктонот е наречена „црвена плима“, но и во морските екосистеми бојата на водата зависи од видот кој масовно доминира во фитопланктонот (слика 367).

Масовниот развој на алгите во фитопланктонот или „воден цвет“ започнува серија на негативни последици по екосистемот кои доведуваат до негово целосно изумирање. Имено, масовниот развој на алгите во планктонот доведува до значително намалување на продирањето на светлина во водата, поради што бентосните алги и макрофити започнуваат да изумираат. Од друга страна, огромниот број на

фитопланктонски клетки на површината на водата значи и дека голема маса на мртви алги паѓа на дното на екосистемот. Таква мртва органска материја на дното предизвикува интензивна деградација преку аеробните бактерии, процес кој од своја страна брзо го троши слободниот кислород во водата и доведува до анаеробни услови во екосистемот.



Слика 367. NASA фотографија на „воден цвет“ на алгите во Атлантикот, во близина на јужниот брег на Англија.

Анаеробните услови во еден природен екосистем доведуваат до драстични и летални последици по хидробионтите кои имаат потреба од кислород. Во такви услови често се забележуваат масовни помори на хидробионтите, мекотели и риби, како директна последица на долготрајните услови без кислород. Типичен пример на оваа појава се забележените помори на школките во Дојранското Езеро во текот на 1990-те години од минатиот век (слика 368).



Слика 368. Масовен помор на школките во Дојранско Езеро во 1993 година.

Анаеробната декомпозиција на органската материја е ограничен хемиски процес кој не може целосно да ги разложи молекулите до CO_2 и вода, туку се создаваат бројни интермедиерни соединенија. Поради тоа честа е појавата на емисија на CH_4 , SO_2 и H_2S во гасовита состојба од водата, додека на дното се создаваат серија на интермедиерни соединенија од редукцијата на мастите и протеините, како *кадаверин* и *путресцин*, со многу непријатна миризба. Дополнително, поради недоволните процеси на разградување на дното на екосистемот се натрупува мртва неразградена органска мас која може да биде и неколку метри длабока и која претставува постојан извор на нови органски (хранителни) материи. Дури и да се прекине со негативното влијание на внес на отпадни хранителни материи во водните екосистеми, нивната рехабилитација претставува долгорочен процес кој најчесто изнесува повеќе децении на самопочистување и достигнување на природниот еколошки баланс детерминиран од природниот *вкупен капацитет* (Svirčev et al. 2014) на екосистемот.

Извесно е дека еутрофикацијата, а уште повеќе забрзаната еутрофикација, доведува до драстични промени во екосистемот, исчезнување на видовите од флората и фауната, натрупување на неразградени органски материи и севкупно влошување на еколошките карактеристики на водните екосистеми. Алгите имаат клучна улога во овој процес само поради фактот дека се прва алка во синџирот на исхрана и поради способноста од својата средина да искористуваат вишок на хранителни материи во својот животен циклус. Но, тоа не е сè. Има уште една недоволно позната карактеристика на определените алгални видови која претставува уште поголема закана за хидробионтите во водните екосистеми, но и за животните и човекот. Поединечните алгални форми во текот на својата еволуција стекнуваат особина за синтеза на потентни токсини кои им овозможуваат уште поголема предност во борбата за опстанок. Таквите алги, чиј број во научната литература расте секојдневно, се наречени *штетни алги* (НА – Harmful Algae), а нивниот масовен развој во морските и слатководните екосистеми се наречени *цветање на штетни алги* (НАВс – Harmful Algae Blooms).

ШТЕТНИ АЛГИ

Морски екосистеми

Од 5.000 познати рецентни видови на морскиот фитопланктон околу 300 видови можат во определен момент да создадат масовни популации кои видливо ја обојуваат морската вода, феномен познат како „црвена плима“. Овој природен феномен е познат во хуманата историја па дури и опишан во Стариот Завет (Еходус 7:20-21) како: „Целата вода во реката се претвори во крв. Рибите во реката изумреа, а самата река стана толку загадена што Египјаните не можеа да ја пијат водата“ (Hallegraeff 1995).

Во денешно време се користи терминот НАВ преку кој се дефинираат токсичните или штетни ефекти на масовниот развој на фитопланктонските видови според дефиницијата: пролиферација на алги во морските или бракичните води кои можат да

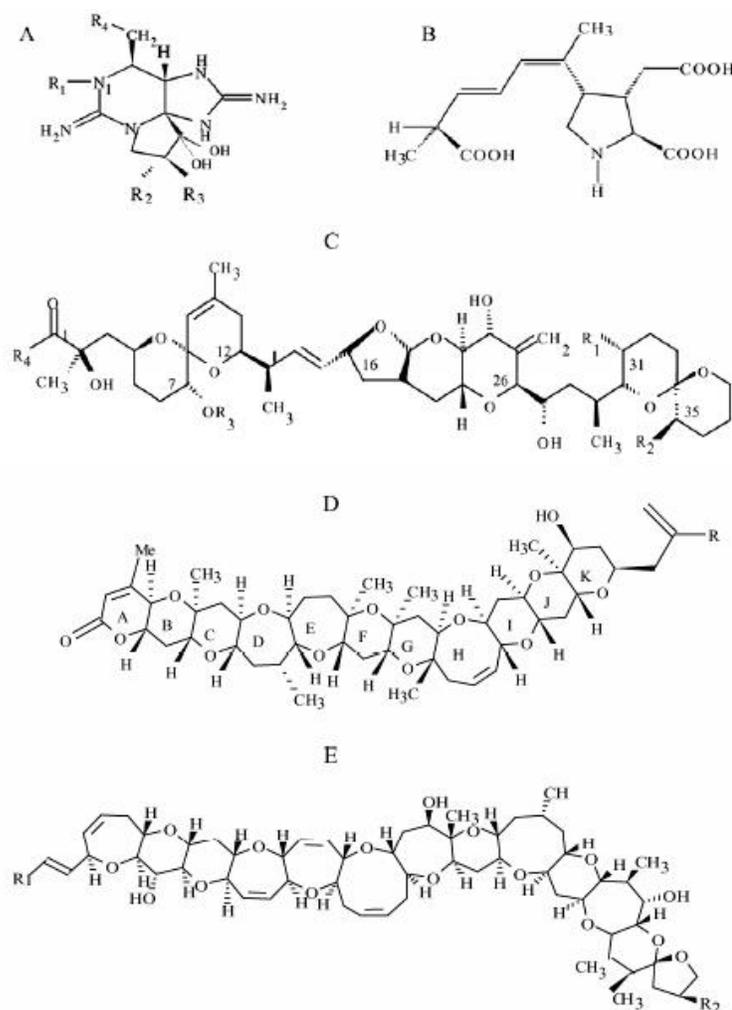
предизвикаат масовен помор на риби, да ја контаминираат морската храна со токсини и да ги изменат екосистемите на начин кој претставува штетни последици за човекот. Во овој процес се вклучени поголем број различни организми, динофлагелати, други флагелати, сино-зелени алги, дијатомеи, како други претставници на фитопланктонот.

Токсичните и штетни цветања на алгите предизвикуваат негативни ефекти и економски штети во многу делови на светот. Утврдени се следните категории на штетни влијанија: ризик по здравјето на човекот, губиток на природните или култивирани ресурси на морска храна, негативни ефекти по туризмот и рекреативните активности, како и штети врз некомерцијалните морски ресурси и дивиот свет (животната средина) (ГЕОНАВ 2001).

Во општиот термин НАВ вклучени се и фитопланктонските видови кои продуцираат токсини. Од 300 познати фитопланктонски видови кои се способни за масовна пролиферација во морските екосистеми, само околу 80 (главно, динофлагелати и дијатомеи) видови се познати како продуценти на токсини. Поради ризикот по човековото здравје, овие планктонски форми се подобро проучени од останатите. Основниот механизам на делување на овие токсини е преку синџирот на исхрана, бидејќи тие се акумулираат во мекотелите и рибите кои служат за исхрана на човекот. Доколку се ингестираат од човекот овие токсини можат да предизвикаат неуролошки и дијаретички симптоми. Познати се пет главни категории на симптоми предизвикани од труење со мекотели кај човекот: *паралитичко труење со мекотели (PSP)*, *дијаретично труење со мекотели (DSP)*, *амнезиско труење со мекотели (ASP)*, *неуротоксично труење со мекотели (NSP)* и *цигуатера труење со риби (CFP)*. Базичната хемиска структура на токсините предизвикувачи на овие состојби прикажана е на слика 369.

- Паралитично труење со мекотели (PSP - Paralytic Shellfish Poisoning) – откриени се повеќе од 20 соединенија на *сакситоксините* растворливи во вода кои предизвикуваат PSP, а се продуцирани од видовите на *Alexandrium*, *Gymnodinium*, и *Pyrodinium* динофлагелати. Првиот случај на труење со сакситоксини забележен е во 1793 кога еден член на бродот *Капетан Џорџ Ванкувер* почина по јадење на школки. PSP може да биде фатален за човекот поради блокирање на респирацијата при ингестија во мали дози. Симптомите опфаќаат неуролошка обамреност, треперење и „горење“ на кожата и усните, вртоглавица, атаксија и грозница. Силните труења можат да доведат до општа мускулна некоординација и застој во дишењето (Rodrigue 1990). Сакситоксините се врзуваат со висок афинитет за позицијата 1 на волтажностависниот натриумов канал, ја спречуваат спроводливоста на каналот и со тоа предизвикуваат блокада на невронската активност.
- Дијаретично труење со мекотели (DSP - Diarrhetic Shellfish Poisoning) – ова труење генерално се припишува на *окадична киселина* и нејзините аналози, вклучително и токсините на *Dinophysis* DTX-1, 2 и 3. Овие токсини кои се растворливи во масла продуцирани се од страна *Dinophysis* sp. и *Prorocentrum lima*. Окадичната киселина и DTX токсините предизвикуваат повреди на мукозата на цревата, а постојат докази и за

нивна тумор-промоторна улога (Fujiki 1988). Првиот случај на труење поради ингестија на мекотели утврден е во Јапонија во доцните 1970-ти години, а главниот симптом беше дијареја којај често е погрешно дијагностицирана како бактериска дијареја.



Слика 369. Базична структура на токсините на морските алги. А – Сакситоксин, В – Домоична киселина, С – Окадична киселина, D – Бреветоксин, Е – Цигуатоксин (Yan and Zhou 2004).

- Амнезиско труење со мекотели (ASP – Amnesic Shellfish Poisoning) – ASP труењето е предизвикано од **домоична киселина** која се продуцира од страна на дијатомеа *Pseudo-nitzschia multiseries*. Првиот регистриран случај на труење беше на островот Принц Едвард, Канада во 1987 кога околу 100 луѓе се разболеа, а неколку починаа, по јадење на мекотели. Симптомите вклучуваа губење на баланс, гадење, главоболки, дезориентација, и повраќање. Забележено е и губење на краткорочната меморија. Докажано е дека домоичната киселина која е растворлива во вода е одговорна за смртта на морските лавови во Калифорнија. Домоичната киселина е аминокиселина со три

атома јаглород која делува како хемиски аналог на неуротрансмитерот глутамат со што е многу силен антагонист за глутамат рецепторите.

- Неуротоксично труење со мекотели (NSP – Neurotoxic Shellfish Poisoning) – Вакво труење предизвикуваат десетина идентифицирани **бреветоксини** растворливи во масла, кои се продуцирани од страна на динофлагелатот *Karenia breve* (= *Gymnodinium breve*). Бреветоксинот се врзува со висок афинитет за позицијата 5 на волтажностависниот натриумов канал што резултира со трајна активација и пролонгирана отвореност на каналот. Масовен развој на *Karenia breve* често се забележува во заливот Флорида, САД, каде предизвикува помор на риби и водни крави (Bossart et al. 1998). Не се регистрирани хумани жртви поради NSP, но докажаните симптоми вклучуваат гадење, тикови и умртвеност на усната регија, губиток на моторната контрола и силна мускулна болка. Инхалација на аеросоли кои содржат токсин ги иритираат очите и носните патишта, доведувајќи до кашлање и симптоми слични на астма (Baden et al. 1982).
- Цигуатера труење со риби (CFP - Ciguatera Fish Poisoning) – Овој вид на труење настанува поради липофилните **цигуатоксини** кои се продуцираат од бентосната алга *Gambierdiscus toxicus*. Хербиворните суптропски и тропски коскени риби, ракови и морски полжави го акумулираат овој токсин. Интоксикацијата со цигуатоксини може да биде фатална со симптоми слични на неуротоксините, но во овој случај симптомите се многу поизразени со повраќање и дијареја. Структурно цигуатоксините се слични на бреветоксинот и имаат исто дејство врз натриумовите канали.

Дали се токсичните алги единствени во однос на другите претставници на фитопланктонот? Тие секако се истакнуваат во поглед на претходно опишаните влијанија од интерес за човекот, но покрај способноста за продукција на токсини и други опасни хемиски соединенија, дали тие значително се разликуваат од останатиот фитопланктон? Најверојатно не, бидејќи и токсичните алги како и останатите фитопланктонери имаат своја аутоколошка прилагоденост и сите заедно ја сочинуваат синекологијата на заедницата. Дополнително, тие се само мал дел од вкупниот број на фитопланктонски видови.

Зошто определени видови на фитопланктонот се токсични? Најчесто се претпоставува дека продукцијата на токсините се создала во еволуцијата за да ги одбие нападите на зоопланктонот кој се исхранува со алгите. Но, бидејќи алгалните токсини примарно ги трујат консументите како мекотелите, или повисоките алки во синцирот на исхрана како птиците, морските цицачи и човекот, дали вака создадените токсини можат да се сметаат за ефикасни блокатори на зоопланктонот и школките? Алгалните токсини евидентно имаат улога примарно во **алелопатијата** (продукција на хемиски материи кои влијаат на растот, репродукција и опстанок на другите организми) пришто се испуштаат во околната вода и имаат уништувачко дејство врз другите фитопланктонски видови (Legrand et al. 2003). Токсините на штетните алги се најчесто секундарни метаболити кои се само случајно токсични, а нивната примарна улога е во процесите на складирање на резервни азотни материи, биосинтеза на нуклеински киселини, биолуминисценција,

структурна организација на хромозомите, транспорт на јони преку каналите на мембраните, бактериска ендосимбиоза или индуцирање на полов процес преку феромони за време на опаѓањето на водниот цвет (Cembella 1998).

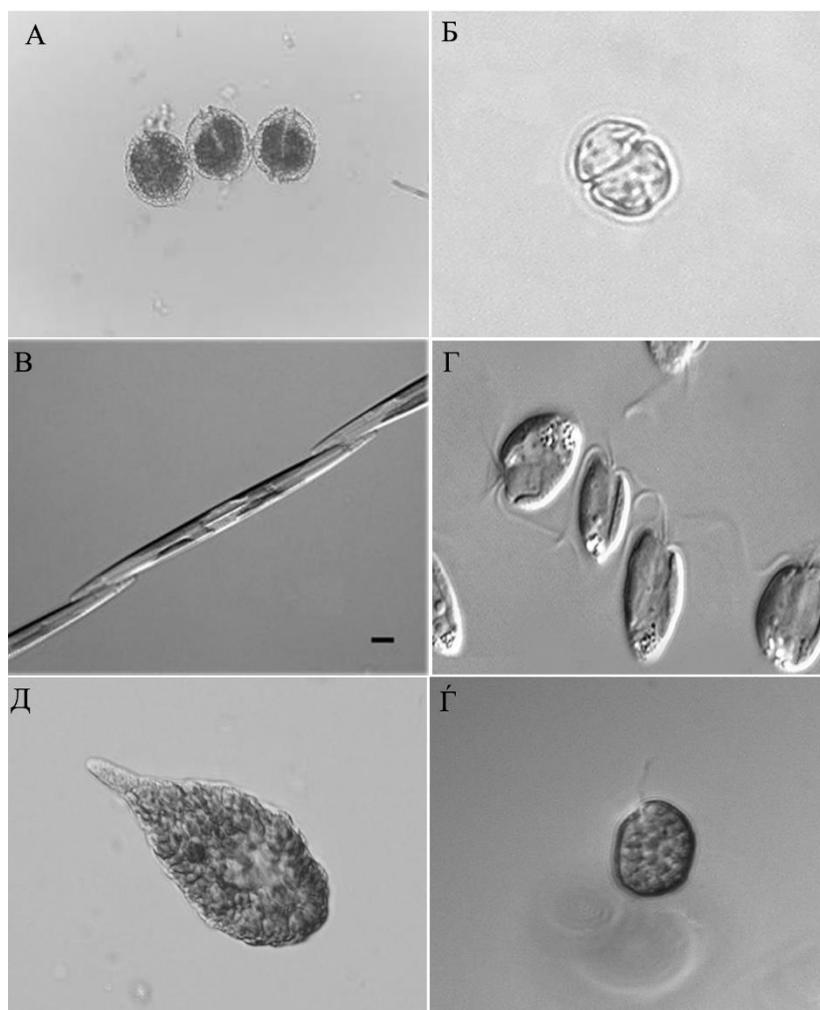
Проценката на распространувањето на токсичните видови алги во светските океани и мориња донекаде е отежната, не само поради несигурната дефиниција на видот (или концепт на вид) поради што видовите погрешно се класифицираат, но секако и поради недостиг на релевантни податоци од оддалечените региони. Исто така, биогеографијата на видовите секако не е фиксна бидејќи постојат бројни начини на нивно глобално распространување (баластни води на бродовите, птици, аеро дисперзија и сл.). Сепак, покрај сите нејаснотии, за некои видови постојат определени докази дека се космополитски, како на пример динофлагелатот *Alexandrium ostenfeldii*, додека токсичната форма *Alexandrium tamiyavanichii* е ограничена на тропските води на Јужноисточна Азија. Неколкуче видови на криофилниот дијатомејски род *Fragilariopsis* покажуваат униполарна дистрибуција кон половите на планетата, при што топлите тропски мориња претставуваат бариера за нивно распространување.

Некои позастапени видови на токсични морски алги припаѓаат кон следните групи:

- Dinophyta (Dinoflagellata) – динофлагелати – три типични рода кои припаѓаат на оваа група се *Dinophysis*, *Alexandrium* и *Gymnodinium*. Морфогрупата која ги сочинува видовите *Alexandrium catenella*, *A. tamarensense* и *A. fundyense* поседува токсични и нетоксични форми, а распространета е од Тасманија до Италија и Северна Европа. Големият род *Gymnodinium* вклучува група карактеристична по цисти обвиткани со микро мрежичка. Еден од видовите *Gymnodinium catenatum* (космополитски распространет по топлите мориња) е силен продуцент сакситоксини предизвикувачи на PSP-троење, додека двата други вида *G. nolleri* и *G. microreticulatum* се најверојатно нетоксични, и се ограничени на Медитеранот.
- Bacillariophyta – дијатомеи – родот *Pseudo-nitzschia* е најпроучуваниот род кој го сочинуваат најголем број на токсични дијатомеи. До денес се познати 11 токсични вида на овој род: *P. australis*, *P. calliantha*, *P. delicatissima*, *P. fraudulenta*, *P. galaxiae*, *P. multiseriata*, *P. multistriata*, *P. pungens*, *P. seriata*, *P. turgidula* и *P. cuspidata*. Видовите од топлите мориња вклучуваат *P. brasiliiana*, *P. subpacifica*, и *P. subfraudulenta*, додека *P. pungens* е веројатно космополитски. Покрај ограничените наоди на *P. australis*, *P. delicatissima*, *P. fraudulenta*, *P. multiseriata*, *P. americana*, и *P. calliantha* и за овие видови се смета дека се космополитски (Lundholm and Moestrup 2006).
- Chrysophyta (Haptophyta) – златни алги – на глобално ниво родот *Prymnesium* е сериозно опасен род. Го сочинуваат шест потврдени вида од кои 5 *P. calathiferum*, *P. faveolatum*, *P. parvum*, *P. patelliferum* и *P. zebrinum* се интензивни продуценти на ихтиотоксини. *Prymnesium parvum* е широкораспространет и како екстермно еурихалофилен и термотолерантен вид

најчесто создава воден цвет во бракични и крајбрежни води со висока концентрација на хранителни материи. Биогеографијата на вториот токсичен род *Chrysochromulina* е слабо позната, но докажано е дека штетната *C. polylepis* живее во постудени води.

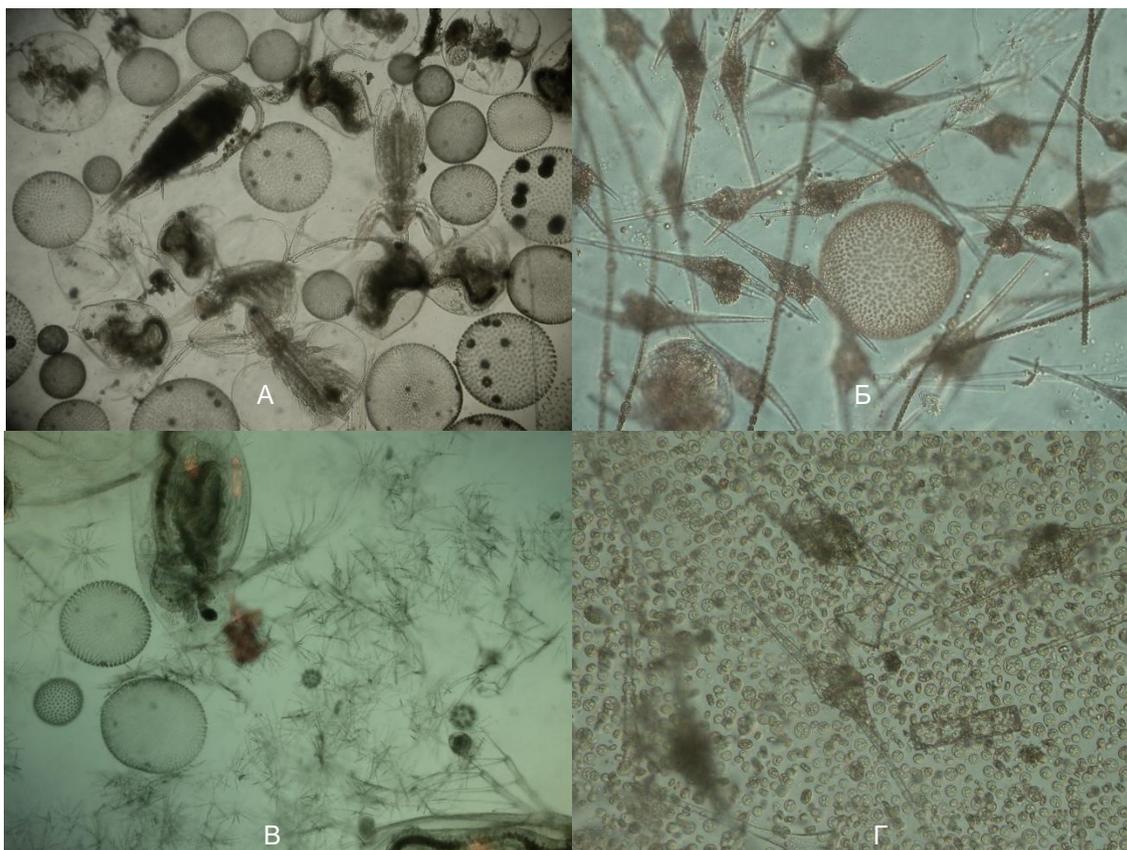
- Xanthophyta (Raphidiphyta) – жолто-зелени алги – оваа група на алги опфаќа околу осум токсични вида: *Chattonella antiqua*, *C. globosa*, *C. marina*, *C. ovata*, *C. subsalsa*, *C. verruculosa*, *Fibrocapsa japonica* и *Heterosigma akashiwo* кои се тешки за идентификација. Различните претставници опасно ја загрозуваат рибната економија во Јапонија, а често се наведуваат и како космополитски форми во топлите мориња.



Слика 370. Почести и широко распространети морски токсични алги. А - *Alexandrium catenella* (Dinophyta); Б - *Gymnodinium catenatum* (Dinophyta); В - *Pseudo-nitzschia multiseriata* (Bacillariophyta); Г - *Prymnesium parvum* (Chrysophyta - Haptophyta); Д - *Chattonella antiqua* (Xanthophyta - Raphidiphyta); Ѓ - *Heterosigma akashiwo* (Xanthophyta - Raphidiphyta).

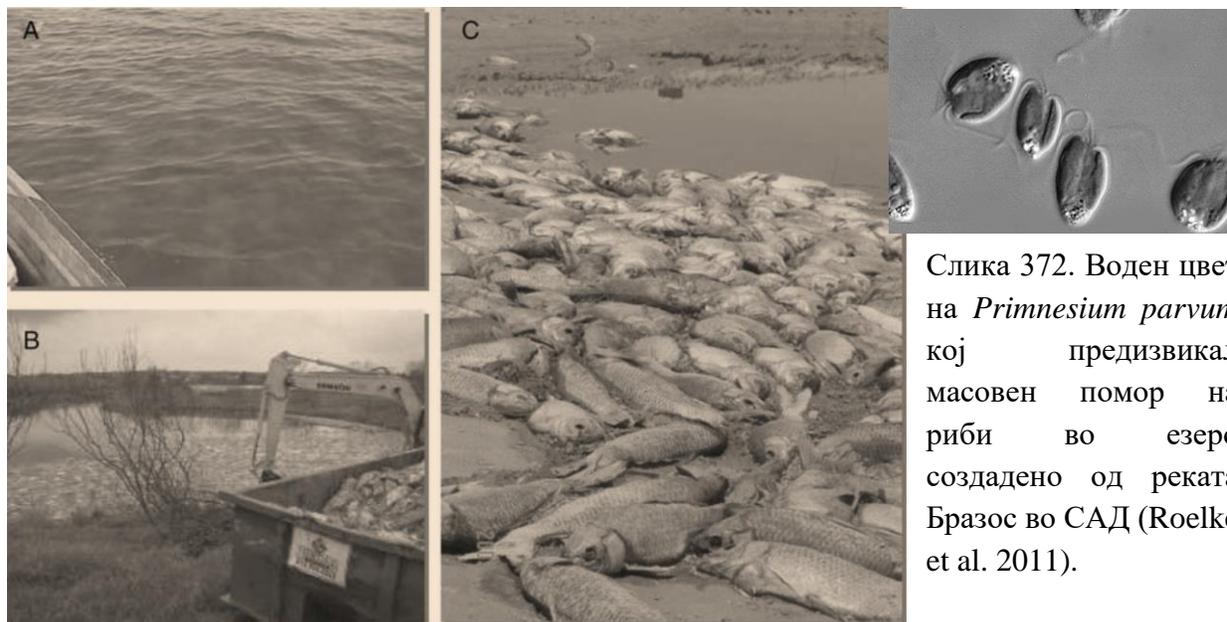
Слатководни екосистеми

Бројни алгални форми можат да доминираат со слатководни екосистеми, како во бентосот, така и во планктонот. Во бентосот и перифитонот на речните и езерските екосистеми при забрзана еутрофикација се јавуваат масовни популации на кончести зелени алги, како *Cladophora* sp., *Stigeoclonium* sp. или *Spirogyra* sp., кои често се откинуваат од дното и се појавуваат на површината на екосистемите како дебели алгални наслаги по брегот. Планктонот на акумулациите (слика 371) и езерата при различните степени на еутрофикација на екосистемот е доминиран од масовен развој или „воден цвет“ на претставници од различни алгални групи, како зелени, огнени, златни, дијатомеи или сино-зелени алги. Сите масовни појави на алгите, секако се јасна индикација за еутрофикацијата. Со својот масовен развој алгите ги менуваат состојбите во екосистемите, ја намалуваат просирноста на водата, предизвикуваат различна миризба во зависност од видот и степенот на декомпозиција на натрупаната органска материја, делуваат врз другите хидробионти и секако се проблематични за екосистемите во целост.



Слика 371. „Воден цвет“ предизвикан од различни алгални видови во акумулациите на сливот на Река Брегалница: (А) *Volvox aureus* – Ратевска Река; (Б) *Ceratium hirundinella* – Градче; (В) *Asterionella formosa* – Кнежево; (Г) *Cyclotella ocellata* – Мавровица (Крстиќ 2014).

Ваквиот развиток на алгите во слатководните екосистеми се смета за непожелна појава која ја менува еколошката состојба на екосистемот и дополнително ја засилува еутрофикацијата. Но, тоа сè уште не е развој на штетни алги во вистинска смисла на зборот. Како вистински штетни алги се јавуваат мал број на видови од златните алги (*Primnesium parvum* слика 372), дијатомеи (*Didimosphenia geminata*) и поголема група на сино-зелените алги кои се потентни продуценти на токсини и кои предизвикуваат или масовни помори на хидробионтите (рибите), се сметаат за инвазивни видови или претставуваат закана по животот на животните и човекот.



Слика 372. Воден цвет на *Primnesium parvum* кој предизвикал масовен помор на риби во езеро создадено од реката Бразос во САД (Roelke et al. 2011).

Поради фактот дека во нашите слатководни екосистеми доминантни штетни алги се секако сино-зелените алги (цијанобактерии), во продолжение на овој текст ќе бидат прикажани основните принципи на развитокот и делувањето на сино-зелените алги и нивните токсини – *цијанотоксини*.

Сино-зелените алги (Cyanophyta, Cyanobacteria) се група на убикуистички прокариоти кои ја создале Земјината аеробна биосфера преку процесот на оксидативна фотосинтеза (Cardona et al. 2018). Тие се чести жители на слатководните езера, реки, акумулации, но и морски живеалишта, како осветлените површини на карпите и почвите низ целата планета. Овие алги се способните да толерираат екстремни измени на температурата, соленоста, исушувањето и осветлувањето што им овозможува силна конкурентивна предност во тие екосистеми. Дополнително, поради својата способност за продукција на широк опсег на секундарни метаболити (на пример, пигменти за заштита од УВ-зрачење, како аминокиселини слично на *сцитонемин* и *микоспорин*), овие прокариоти многу успешно населуваат екстремни живеалишта. При поволни услови сино-зелените алги можат да постигнат висока стапка на репродукција и масовен развој, со што

создаваат воден цвет на површината (посебно во еутрофни води езера и акумулации) или видливи наслаги по бреговите на плитките води и реките (Huisman et al. 2018). Во последно време интензивните процеси на антропогена еутрофикација доведуваат до забрзан развој на сино-зелените алги во светот. Исто така, глобалните климатски промени имаат за последица зголемување на големината, пролонгирање на периодот на раст и развојот на популациите на сино-зелените алги.

Бојата и миризбата која ја продуцираат масовните наслаги на сино-зелените алги како и забележените труења на животните (цицачи, птици, риби) несомнено го привлекувале вниманието на човекот во минатото. Забележени се разни записи далеку пред пронаоѓањето на микроскопот кои јасно укажуваат на масовни алгални популации во водите, како на пример алузијата на „барска мувла“ на површината спомната во Шекспировата драма „Венецијански трговец“ (Fogg et al. 1973). Со текот на времето човекот успева да ги поврзе случките на труења на животните и различните хумани инциденти со масовната појава на сино-зелени алги во слатководните екосистеми. Најстариот познат запис на можно хумано труење со цијанотоксини забележено е од генералот Жу Ге Лианг пред околу 1.000 години кога се случила смрт на војници кои пиеле зелена вода од река во Јужна Кина (Chorus and Bartram 1999). Првиот случај на општохумано труење (5.000-8.000 луѓе) може да е забележан во Charleston, West Virginia во 1931 година кога преземените процеси на прочистување на водата за пиење не беа ефикасни во однос на водниот цвет на сино-зелените алги (Miller and Tisdale 1931). Исто така, позната е епизодата на труење во Австралија во 1979 година кога 149 луѓе биле хоспитализирани, а во Бразил во 1988 година од 2.000 случаи 88 луѓе починаа по пиење вода од новоизградена акумулација контаминирана со цијанотоксини (Metcalf and Codd 2004).

Евидентно е дека пролонгираната појава на планктонски или бентосни популации на сино-зелени во еден воден екосистем јасно укажува на засилена еутрофикација. Веќе опишните базични принципи на еутрофикацијата секако важат и за сино-зелените алги, но со определени отстапувања поради генетските и биохемиските адаптации на овие алги. Имено, од макронутриентите секако азотот и фосфорот се клучни за нивниот развој, при што кај повеќето слатководни екосистеми интензивниот внес на фосфор е поврзан со еутрофикацијата. Во случај на вишок од фосфор, стимулиран е раст и развојот на азот фиксирачки или нефиксирачки сино-зелени алги, посебно ако се работи за стагнантни водни тела со долго ретенционио време (водата се задржува во екосистемот во подолг временски период), висока температура на површината на водата ($>20^{\circ}\text{C}$) и јасна вертикална стратификација на водниот столб (Paerl 1988). Во услови кога во екосистемот има вишок и на азот и на фосфор, фактори различни од достапноста на овие хранителни материи (како осветленост, вертикално мешање на водата, ретенционото време, соленоста, микро хранителните материи и слично) ја диктираат динамиката на алгалните заедници. Во вакви услови, фиксирањето на азот не дава никаква еколошка предност, поради што со екосистемот доминираат сино-зелените алги кои немаат способност за азотофикација.

Железото и другите метални микро хранителни материи се есенцијални за растот на сино-зелените алги. Железото е кофактор на ензимите вклучени во фотосинтезата, транспортот на електрони, трансфер на енергијата, асимилацијата на азотни соединенија (нитрати и нитрити) како и азотна фиксација. Лимитирачката улога на железото за растот на сино-зелените алги докажана е во слатководните (Paerl 1990) и морските екосистеми (Paerl and Zehr 2000). Исто така, сино зелените алги имаат потреба од цела низа на метали во траги за својот метаболизам, раст и репродукција. Најчесто се спомнуваат *манганот, кобалтот, бакарот, молибденот и цинкот*. Фотосинтезата и азото-фиксирањето имаат потреба од овие метали во трагови за синтеза на ензимите и нивна правилна функција.

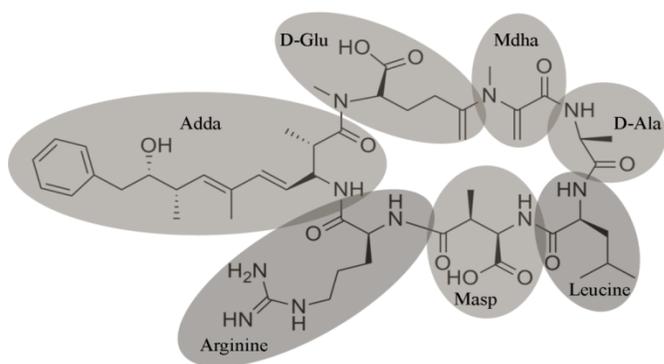
Масовниот развиток на сино-зелените алги, покрај сите наброени ефекти врз екосистемите, имаат и една уште поопасна карактеристика, а тоа е продукција на секундарни метаболити. Проценето е дека отприлика 75% од водните екосистеми кој содржат цијанобактерии исто така содржат и токсични цијанобактериски метаболити (Ernst et al. 2005). Секундарните метаболити на сино-зелените алги поседуваат различни биолошки својства, а некои од нив се идентифицирани како цијанотоксини. Цијанотоксините се разновидни во однос на нивната хемиска структура и токсичност. Во зависност од тоа на кој орган делуваат, истите се класифицирани како хепатотоксини (*микроцистини, нодуларин, цилиндроспермопсин*), невротоксини (*сакситоксини, анатоксин-а, анатоксин-а(s), хомоанатоксин-а*), цитотоксини (*аплазијатоксин, дебромоеаплазијатоксин, лингбиатоксин, липополисахаридни ендотоксини*) и кожни иританти (Kaebnick и Neilan, 2001). Цијанотоксините можат да предизвикаат многу штетни последици за човекот, терестичните и акватичните животни, како и за животната средина (Janssen 2019). Токсичноста на овие соединенија не е воопшто за занемарување, бидејќи одредени цијанотоксини поседуваат силна токсичност прикажана на табелата подолу.

Табела 10. Споредбена токсичност на различните токсини од сино-зелените алги во однос на познатите токсини.

Цијанобактериски токсини	LD ₅₀ (µg/kg)	Познати токсини од не-алгално потекло	LD ₅₀ (µg/kg)
Сакситоксин	9	Рицин	0.02
Анатоксин-а(s)	20	Токсин од кобра	20
Микроцистин LR	50	Кураре	500
Анатоксин-а	50	Стрихнин	2000

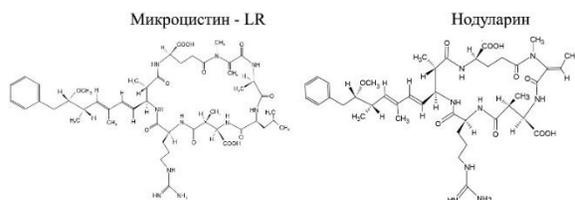
Во однос на нивната хемиска структура, сите микроцистини се моноциклични хептапептиди, составени од D-аланин на првата позиција, две аминокиселини кои може да варираат на позициите 2 и 4, D-глутаминска киселина на шестата позиција и три

невообичаени аминокиселини: D-еритро-b-метиласпарагинска киселина (MeAsp) на третата позиција, (2S,3S,8S,9S)-3-амино-9-метокси-2,6,8-триметил-10-фенилдека-4,6-диенска киселина (Adda) на петата позиција и N-метил дехидроаланин (MDha) на седмата позиција. Тие се секундарни метаболити и се продуцирани од претставниците на синозелените алги *Microcystis*, *Anabaena (Dolichospermum)*, *Planktothrix*, *Aphanizomenon*, *Nostoc*, но оваа листа секојдневно расте. Досега, детектирани се повеќе од 100 изоформи на микроцистини, меѓу кои изоформата микроцистин-леуцин-аргинин (MC-LR) претставува најчестата и најтоксичната варијанта, поради што најчесто е во фокусот на екотоксиколошките истражувања (слика 373).



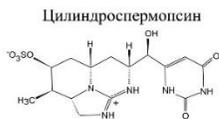
Слика 373. Хемиска структура на микроцистин-LR.

ХЕПАТОТОКСИНИ

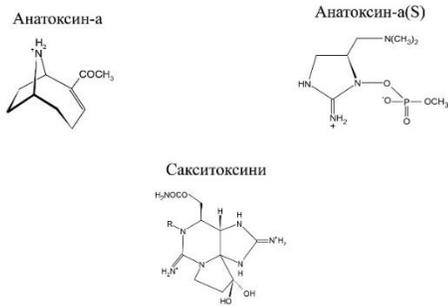


Слика 374. Хемиска структура на главните групи цијанотоксини (Svirčev et al., 2019).

ЦИТОТОКСИНИ И ГЕНОТОКСИНИ



НЕУРОТОКСИНИ



Од молекуларен аспект, синтезата на микроцистини претставува уникатен механизам кој вклучува екстра рибозомска синтеза. Ова е резултат на присуството на голем бактериски генски кластер (mсу кластер) од 10 гени означени со буквите mсуA-J, кои кодираат молекулски ензимски комплекс од нерибозомски пептидни синтетизи и поликетил синтетизи. Тие во спрега синтетизираат пептиди независно од mRNA молекулите.

Во однос на механизмите на нивното дејство, микроцистините се потентни инхибитори на серин/треонин протеин фосфатазите 1 и 2A (PP1 и PP2A). Тие ковалентно се врзуваат за каталитичките субединици на овие ензими (градејќи ковалентни адукти) и на тој начин влијаат на регулацијата на балансот меѓу фосфорилацијата и дефосфорилацијата на клеточните протеини. Протеин фосфатазите регулираат цела плејада на клеточни процеси во мамалиските клетки како што се нивната пролиферација, делба, сигнална трансдукција и генска експресија. PP2A, особено е инволвиран во дефосфорилацијата на бројни протеини инволвирани во тумор супресија. Така на пример, по инхибицијата на PP2A, настанува активација на суперфамилијата од митоген-активирани протеин кинази (МАРК) и фосфорилација на p53, што води до тумор промоција и апоптоза. Микроцистините можат да ги оштетат клетките и преку дисорганизација на цитоплазматичните микротубули, цитокератин интермедијарните филаменти и актин микрофиламентите. Исто така, покажано е дека пролонгираната (хронична) сублетална експозиција кон МСs резултира со оксидативен стрес, продукција на ROS, апоптоза и некроза на хепатичното ткиво *in vivo* и *in vitro*. Зголемениот оксидативен стрес може да доведе до хемиска канцерогенеза па затоа, во Лион, Франција, Интернационалната агенција за истражувања на канцерот (IARC), изврши проценка на канцерогеноста на МС-LR, заклучувајќи дека МС-LR евозможен канцероген за хуманата популација, класифицирајќи го како канцероген од групата 2B (IARC 2010). Заканите по хуманото здравје предизвикани од микроцистините доведоа Светската здравствена организација (WHO) да дефинира толерабилен дневен внес на микроцистин од 0,04 µg/kg телесна тежина и провизорен водич за максимална концентрација на МС-LR во водата за пиење од 1,0 µg/L (WHO 1998).

Иако хемиската структура на поголемиот број цијанотоксини е позната во последните 30-40 години, првите забележени инциденти на можни и докажани труења со овие токсини се далеку постари. Различните токсични метаболити на сино-зелените алги имаат силен потенцијал да предизвикаат екотоксиколошки проблеми и закани по здравјето на човекот (Codd 2012). Патиштата на експозиција на токсични водни цветови од сино-зелени алги може да бидат преку ингестија на контаминирана вода за пиење, исхрана со контаминирана храна (риби и мекотели), додатоци во исхраната, рекреационо користење на езера и реки, инхалација на аеросоли од контаминирани екосистеми, наводнување на хранителни продукти со контаминирана вода, терестични синцири на

исхрана, инхалација на честички од терестични сино-зелени алги и хемодијализа (Svirčev et al. 2019).

Микроцистините и анатоксините се најчесто доведувани во врска со интоксикација на човекот и животните, главно поради нивната широка распространетост и вклученост во определените детекции на токсини од сино-зелените алги. Случките на хумани и анимални интоксикации по пиење и експозиција на вода со цијанотоксини документирано се ширум светот, пришто најчести симптоми се гастроентеричните, но, исто така, се јавуваат и симптоми на треска и дермални иритации. Токсичноста изразена врз црниот дроб и неуротоксичноста се најчести синдроми предизвикани од проголтани или инхалирани сино-зелени алги. Потанцијалните последици од изложеноста на токсините на сино-зелените алги се движат од обично гадење до сериозни здравствени проблеми кај човекот и животните, вклучително и летални исходи. Поединечните случаи на труење кај човекот најчесто се предизвикани од **рекреативните активности на реките и езерата погодени со воден цвет на сино-зелени алги**. Исто така, цијанотоксините може да бидат испарени од водата и по завршувањето на водниот цвет со што предизвикуваат хронично влијание на човекот. Додека утврдените труења на животните се случувале накусо по ингестијата на контаминирана вода со воден цвет, забележени се пролонгирани заболувања со одложена смрт кај животните отруени со *Microcystis aeruginosa*. Друга главна причина за смрт на животните предизвикана од цијанотоксини е акутна неуротоксичност која доведува до прекин на дишењето.

Популациите на сино-зелените алги можат да бидат доминирани од единечен вид или да се составени од различни видови, од кои некои можат да не се токсични. Дури и при воден цвет од еден вид може да постојат популации на соеви кои се токсични или не. Некои соеви се многу потоксични од другите, понекогаш и за стотици пати. Ова значи дека и при мешана популација во еден воден цвет, дури и мала концентрација на токсичниот сој може да доведе до негативни последици.

Токсичните и нетоксичните соеви на сино-зелените алги не можат да се разликуваат со микроскопска идентификација. За прецизно утврдување на токсичниот сој и неговиот потенцијал потребни се молекуларни анализи, изолација на чисти култури и прочистување на определениот токсин. Бројот на токсични соеви најверојатно ќе расте во иднина поради развивањето на методите за детекција и нивно усовршување. Сепак, за утврдување на присутноста на токсини во водата доволни се и тестови кои ги детектираат (како ELISA или HPLC), без разлика на тоа кој е причинителот за утврдениот токсичен состав.

Microcystis sp., а главно *Microcystis aeruginosa*, се најчесто поврзувани хепатотоксични водени цветови во светот. *Microcystis viridis* и *Microcystis botrys* се исто докажани продуценти на **микроцистини**. Во Канада, Данска, Финска, Франција и Норвешка утврдени се видови на родот *Anabaena (Dolichospermum)* кои продуцираат микроцистини. *Planktothrix agardhii* и *Planktothrix rubescens* се исто така чести продуценти на микроцистини во Северната хемисфера каде беа изолирани токсични соеви, како и во

Кина. Исто така, *Oscillatoria limosa*, која е бентосна сино-зелена алга, докажана е како продуцент на микроцистини.

Хепатотоксинот **цилиндроспермопсин** е детектиран кај *Cylindrospermopsis raciborskii* од Австралија и Унгарија, кај *Umezakia natans* од Јапонија и *Aphanizomenon ovalisporum* од Израел, иако нови продуценти се детектираат скоро секојдневно. Покрај нивната појава во Европа, се чини дека родовите кои продуцираат цилиндроспермопсин се најчести во токсичните цветови од екосистемите во суптропските, тропските и аридните зони.

Неуротоксинот **анатоксин-а** за првпат е утврден кај *Dolichospermum flos-aquae* соевите од Канада, како и кај различни соеви на родовите *Oscillatoria*, *Aphanizomenon* и *Cylindrospermum* и бентосните *Oscillatoria* од Шкотска. Исто така, утврден е и кај *Dolichospermum planctonica* цветови од Сардинија, *Dolichospermum* и *Aphanizomenon* цветања од Германија. **Хомоанатоксин-а** е утврден од соевите на видот *Phormidium formosum* од Норвешка.

Неуротоксинот **анатоксин-а(S)** е пронајден од видовите на родот *Dolichospermum (Anabaena)*: *A. flos-aquae* од САД и Шкотска, како и *A. lemmermannii* од Данска.

Aphanizomenon flos-aquae цветови и соеви утврдени се како продуценти на **сакситоксини** во САД. Во поново време како продуценти на сакситоксините се утврдени и *Anabaena circinalis* во Австралија, *Lyngbya wollei* во САД како и *Cylindrospermopsis raciborskii* во Бразил.

Последните сознанија за бројот на форми на сино-зелени алги кои се докажани како продуценти на цијанотоксини, видот на токсин кои тие го создаваат, механизам на делување на токсинот и целни органи, како и ефекти по здравјето на човекот и LD₅₀ (Летална доза 50, потребна количина на токсинот за да убие 50% од тест популацијата) тестирана на глувци, прикажани се на следната табела (Svirčev et al. 2019).

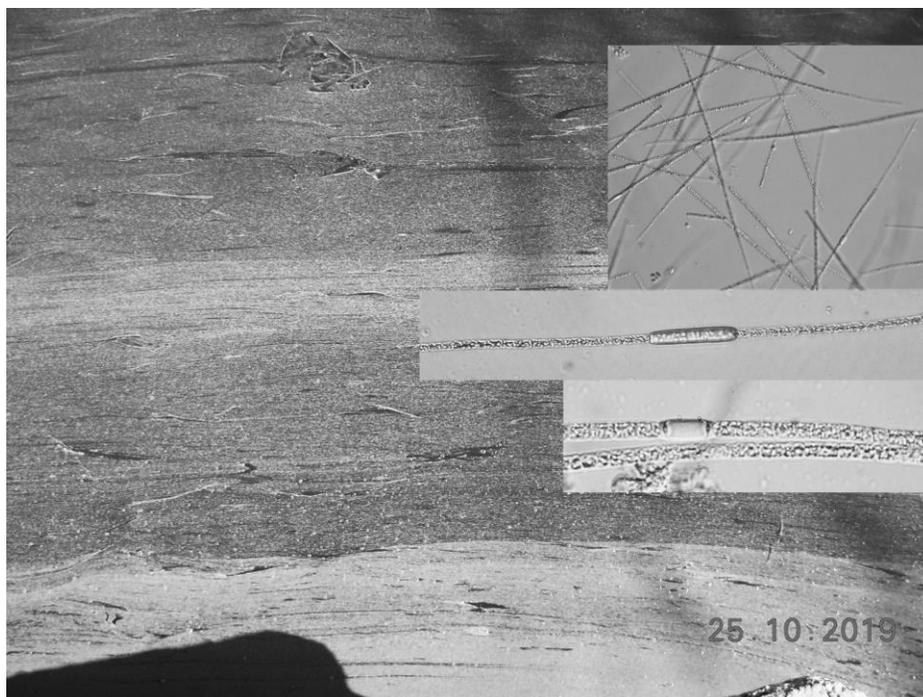
Табела 11. Сино-зелени алги продуценти на токсини, механизам на акцијата на токсинот, ефектите по хуманото здравје и LD₅₀ на токсините.

Токсин/Структура (број познати аналози)	Механизам на акција и целен орган	Ефекти по здравјето	Пример на токсични родови/видови	LD ₅₀ (i.p. глушец, µg/kg т.т.)
Хепатотоксини				
Микроцистини/Циклични хептапептиди (~250)	Ирверзибилна инхибиција на протеин фосфатазите (PP1, PP2A, PPP4, PPP5), оштетување на интегритетот на мембраните и спроводливоста; <i>орган на делување:</i> хепар (но влијае и врз други ткива – бубрези, гонади, дебело црево, мозок)	Гадење, повраќање, дијареја, оштетување на бубрези, хепатотоксичност, туморни промотори; смрт во некои случаи веднаш или по 24 часа	<i>Microcystis</i> , <i>Anabaena</i> , <i>Nostoc</i> , <i>Planktothrix</i> , <i>Anabaenopsis</i> , <i>Aphanocapsa</i> , <i>Hapalosiphon</i> , <i>Aphanizomenon</i> , <i>Merismopedia</i> , <i>Oscillatoria</i> , <i>Phormidium</i> , <i>Synechococcus</i> , <i>Snowella</i> ,	MC-LR-50; MC-LA-50; MC-YR-70; MC-RR-300-600; ((6Z)-Adda)MC-RR)-1000

			<i>Arthrospira, Pleurocapsalean, Gloeotrichia, Fischerella, Radiocystis, Woronichinia</i>	
Нодуларини/ Циклични пентапептиди (10)	Инхибиција на протеин фосфатази (PP1 и PP2A); примарен орган на делување: хепар	Хепатотоксични, туморни промотори, карциногени	<i>Nodularia, Nostoc</i>	30-60
Цитотоксини				
Цилиндроспермопсини/ Гуанидин алкалоиди (3)	Ирверзибилни инхибитори на биосинтезата на протеини, генотоксичност; примарен орган на делување: хепар (но, исто така и бубрези, панкреас, бели дробови, срце, црева, штитна жлезда, кожа)	Гадење, повраќање, крвава дијареја, оштетување на бубрезите, главоболка, дехидратација, генотоксичност во тек на една недела.	<i>Cylindrospermopsis, Anabaena, Aphanizomenon (ovalisporum), Raphidiopsis (curvata), Umezakia (natans), Oscillatoria, Sphaerospermopsis, Lyngbya (wollei), Chrysochlorum (bergii), Anabaena (lapponica)</i>	200 (6 дена)-2100 (24 h)
Неуротоксини				
Анатоксин-а / Алкалоиди (8)	Постсинаптички, деполаризирачки неуромускуларни блокатори, ирверзибилно се врзуваат за никотин ацетилхолин рецептори; примарно место на делување: нервни синапси	Трнење на прсти; вртоглавици, грчеви, парализа, гушење, смрт (во некои случаи)/ Веднаш до 1-2 часа	<i>Aphanizomenon, Anabaena, Raphidiopsis, Microcystis, Oscillatoria, Planktothrix, Cylindrospermum, Arthrospira, Tychonema (bourrellyi)</i>	200-375
Хомоанатоксин-а / Алкалоиди (1)	Слично на анатоксин-а предизвикува силна неуромускуларна блокада, примарно место на делување: нервни синапси	Нервна конвулзија, гушење, конвулзии, кома, цијаноза, хиперсаливација, смрт.	<i>Phormidium (Oscillatoria) formosa, Raphidiopsis mediterranea</i>	250-330
Анатоксин-а(S)/ Гванидин метил фосфат естер (1)	Ирверзибилно инхибира ацетилхолинестераза, хиперактивација на нервите; примарно место на делување: периферен нервен систем	Хиперсаливација, дијареја, парализа, асфикција, успорени движења, засилено стомачно дишење, цијаноза, конвулзии, крајно смрт. Време на преживување 10-30 min	<i>Anabaena lemmermannii, A. flos-aquae, A. spiroides</i>	20-40
Сакситоксини / Карбамат алкалоиди (56)	Се врзува и ги блокира натриумовите канали, ги инхибира спроводливоста на аксоните, примарно место на делување: аксони	Вкочанетост околу усните која се шири на рацете и нозете, парализа на респираторни мускули, смрт веднаш или по 24 h	<i>Aphanizomenon (gracile), Lyngbya (wollei), D. (circinale), Planktothrix, Phormidiumuncinatum, Scytonema, Geitlerinema spp., Raphidiopsis (brookii), Cuspidothrix (issatschenkoii), Cylindrospermopsis</i>	5-30

				(<i>raciborskii</i>)
Дерматотоксини (иританти на кожа)				
Лингбиатоксин /модифициран цикличен дипептид (3)	Активатори на протеин киназа С; <i>примарно место на делување: кожа</i>	Инфламаторни агенси на гасторинтестина; дерматитис, некроза, пликови, дерматоксини, туморни промотори	<i>Lyngbya, Schizotrix, Oscillatoria</i>	250µg/kg (LD ₁₀₀)
Аплазиатоксин/ Фенолни бис лактони (>2)	Активатори на протеин киназа С; <i>примарно место на делување: кожа</i>	Инфламаторни агенси; дерматитис, некроза; пликови, дерматоксини, туморни промотори	<i>Lyngbya, Schizotrix, Oscillatoria</i>	300
Дебромаплисиатоксин/ Фенолни бис лактони	Инфламаторни токсини кои делуваат преку механизам сличен на форбол естерите; <i>примарно место на делување: кожа</i>	Инфламаторни агенси, дерматитис, пликови, некроза кај цицачи	<i>Lyngbya, Schizotrix, Oscillatoria</i>	107–117µg/kg
Ендотоксини (иританти)				
Липополисахариди (3)	Липополисахаридите формираат комплекси со протеините и фосфолипидите; <i>примарно место на делување: кожа влијае на која било експонирана површина на кожа или мукоза.</i>	Инфламаторни агенси, главоболки, грозница, иритација на кожа, гастроинтестинални, алергиски и респираторни реакции	Сите сино-зелени алги	40000-190000
Други токсини				
Не протеински аминокиселини како на пример β-N methylamino-L-alanine (ВМАА)	Иницирање и забрзување на смрт на моторни неурони; антагонист на <i>N метил-D-аспартам</i> и <i>M-глутамат R5</i> рецепторите; оксидативен стрес	Потенцијални неуродегенеративни агенси, неуротоксични	<i>Aphanizomemon, Cyndrospermopsis, Dolichospermum, Planktothrix (Oscillatoria), Microcystis, Nodularia, Synechococcus, Synechocystis</i>	

Според сите изнесени сознанија јасно е дека масовната појава на сино-зелените алги и нивна доминација во еден воден екосистем директно укажува на негова напредна фаза во еутрофикацијата и потенцијален ризик по здравјето на човекот и животните. Во нашето Дојранско Езеро пронајдени се дури 9 вида на родот *Microcystis* кои заедно коегзистираат во ист екосистем (слика 53). Ваква појава, дотогаш не е регистрирана во ниту еден слатководен екосистем во светот. Засилената еутрофикација се забележува и преку карактеристична сукцесија на една форма на сино-зелени алги со друга, како е забележано, исто така во Дојранското Езеро, кога на масовната доминација на видовите од родот *Microcystis* се надоврзува воден цвет од друг, исто така потенцијален продуцент на бројни цијанотоксини, каков е *Aphanizomenon flos-aquae* пред крај на вегативната сезона (слика 374).



Слика 374. Масовна доминација на *Aphanizomenon flos-aquae* (мали слики) во приобалниот дел на Дојранското Езеро во октомври 2019 година (Крстиќ 2020).

Микрофлорната (или алгалната) сукцесија во некој воден екосистем е последица на природните процеси или интензивната еутрофикација. Природниот биолошки состав на алгите, кој во чистите олиготрофни води опфаќа многу видови со мала бројност, се менува во правец на доминација на најотпорните алгални форми како сино-зелените алги кои почнуваат да доминираат со екосистемот во текот на целата година. При таква доминација најчесто се продуцираат бројни цијанотоксини и тоа различни форми на токсини од ист род. На пример, видовите на родот *Microcystis* докажани се продуценти на *микроцистини*, *анатоксин-а*, *липополисахариди* како и *ВМАА*. Во Дојранското Езеро измерени се 270 $\mu\text{g/L}$ микроцистини во 2010 година (Krstić 2011). Доколку водниот цвет е формиран од повеќе видови и родови на сино-зелените алги, во тој случај очекуваните цијанотоксини се многубројни и во различни концентрации. Поради тоа, јасно е дека водниот цвет составен од штетни алги претставува директна опасност по здравјето на човекот, животот на животните во и вонводниот екосистем, како и за еколошката состојба на целото подрачје. Таквата состојба императивно налага значителни интервенции за спречување на причините за еутрофикација на водните екосистеми и нивна рехабилитација до добар статус и воспоставување на природниот баланс во екосистемот. Во спротивно, водните екосистеми забрзано ќе преминуваат во загадени и/или мртви живеалишта кои нема да бидат употребливи за сегашните и идните генерации.

ЛИТЕРАТУРА

- Adams D (2001) Symbiotic Interactions. In: Whitton B and Potts M (eds.) *The Ecology of Cyanobacteria - Their Diversity in Time and Space*, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, 553-552.
- Ahmadjian V. (1993) *The Lichen Symbiosis*. John Wiley and Sons, New York.
- Ahmadjian V. and Jacobs J. B. (1981) Relationship between fungus and alga in the lichen *Cladonia cristatella* Tuck. *Nature* 289:169–72.
- Arillo A., Bavestrello G., Burlando B. and Sara M. (1993) Metabolic integration between symbiotic cyanobacteria and sponges - a possible mechanism. *Marine Biol.* 117: 159-162.
- Asensi A., Gall E.A., Marie D., Billot C., Dion P. and Kloareg B. (2001) Clonal propagation of *Laminaria digitata* (Phaeophyceae) sporophytes through a diploid cell-filament suspension. *J. Phycol.* 37:411-417.
- Bacon L. E. and Vadas R. L. (1991) A model for gamete release in *Ascophyllum nodosum* (Phaeophyta). *J. Phycol.* 27:166–73.
- Baden D. G., Mende T. J., Bikhazi G. and Leung I. (1982) Bronchoconstriction caused by Florida Red Tide Toxins. *Toxicon* 20, 929-932.
- Baker A.L. et al. (2012) Phycokey - an image based key to Algae (PS Protista), Cyanobacteria, and other aquatic objects. University of New Hampshire Center for Freshwater Biology. <http://cfb.unh.edu/phycokey/phycokey.htm> 10 Feb 2017.
- Baker E.R., McLaughlin J.J.A., Hutner S., DeAngelis B., Feingold S., Frank O. and Baker H. (1981) Water-soluble vitamins in cells and spent culture supernatants of *Poterochromonas stipitata*, *Euglena gracilis*, and *Tetrahymena thermophila*. *Archives of Microbiology* 129:310–313.
- Balakrishnan M.S. and Chaugule B. (1980) Cytology and life history of *Batrachospermum mahabaleshwariensis*. *Cryptogamie: Algologie* 1:83-97.
- Banker P.D., Carmeli S., Hadas O., Teilsch B., Porat R. and Sukenik A. (1997) Identification of cylindrospermopsin in *Aphanizomenon ovalisporum* (Cyanophyceae) isolated from Lake Kinneret, Israel. *J. Phycol.* 33: 613-616.
- Barchi J.J. Jr, Moore R.E. and Patterson G.M.L. (1984) Acutiphycin and 20,21-didehydroacutiphycin, new antineoplastic agents from the cyanophyte *Oscillatoria acutissima*. *J. Am. Chem. Soc.* 106: 8193-8197.
- Becker B., Perasso L., Kammer A., Salzburg M., and Melkonian M. (1996) Scale-associated glycoproteins of *Scherffelia dubia* (Chlorophyta) form high-molecular-weight complexes between the scale layers and the flagellar membrane. *Planta* 199:503–10.
- Baurain D., Brinkmann H., Petersen J., Rodriguez-Ezpeleta N., Stechmann A., Demoulin V., Roger A. J., Burger G., Lang B. F. and Philippe H. (2010) Phylogenomic evidence for separate acquisition of plastids in cryptophytes, haptophytes, and stramenopiles. *Mol. Biol. Evol.* 27: 1698–1709.

- Bazin M.J. (1968) Sexuality in a blue-green alga: genetic recombination in *Anacystis nidulans*. *Nature* 218:282-283.
- Bell G. (1997) The evolution of the life cycle of brown seaweeds. *Biol. J. Linnean Soc.* 60:21–38.
- Berger S., Fetweiss U., Gleissberg S. (2003) 18S rDNA phylogeny and evolution of cap development in Polyphysaceae (formerly Acetabulariaceae; Dasycladales, Chlorophyta). *Phycologia* 42:506-61.
- Bhaya D., Watanabe N., Ogawa T. and Grossman A. R. (1999) The role of an alternative sigma factor in motility and pilus formation in the cyanobacterium *Synechocystis* sp. strain PCC6803. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 96:3188–93.
- Black W. A. P. (1954) The seasonal variation in the combined L-fucose content of the common British Laminariaceae and Fucaceae. *J. Sci. Food Agric.* 5:445–54.
- Beilby M. and Casanova M. (2014) The Characean plant. In *The Physiology of Characean Cells*, Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 44 pp.
- Blaženčić J. (1990) *Sistematika algi*. Naučna knjiga, Beograd.
- Boney, A. D. (1966) *A Biology of Marine Algae*. London: Hutchinson.
- Bossart G. D., Baden D. G., Ewing R. Y., Roberts B. and Wright S. D. (1998) Brevetoxicosis in Manatees (*Trichechus manatus latirostris*) from the 1996 Epizootic: Gross, Histologic, and Immunohistochemical Features. *Toxicologic Pathology* 26, 276-282.
- Braun A. (1851) *Betrachtungen über die Erscheinung der Verjungung in der Natur.*, Leipzig.
- Broadly P. A., Flint E. A., Nelson W. A., Cassie C. V., De Winton M. D. & Novis P. M. (2012) Phylum Chlorophyta and Charophyta: green algae. In: D. P. Gordon (eds.). *New Zealand inventory of biodiversity. Volume Three. Kingdoms Bacteria, Protozoa, Chromista, Plantae, Fungi*, pp. 347-381. Christchurch, Canterbury University Press.
- Brodie J. and Lewis J. (2007) Unravelling the algae – the past, present and future of algal systematics. *The systematics association special volume 75*, CRC Press, 414 pp.
- Brooks F., Rindi F., Suto Y., Ohtani S. and Green M. (2015) The Trentepohliales (Ulvophyceae, Chlorophyta): An Unusual Algal Order with a Novel Plant Pathogen—Cephaleuros. *Plant Disease* 99(6), 741-753.
- Brown R.M., Johnson C., and Bold H. C. (1968) Electron and phase-contrast microscopy of sexual reproduction in *Chlamydomonas moewusii*. *J. Phycol.* 4:100–20.
- Brock T.D. (1973) Lower pH limit for the existence of blue-green algae: evolutionary and ecological implications. *Science* 179: 480-483.
- Brock T.D. and Darland G.K. (1970) Limits of microbial existence: temperature and pH. *Science* 169: 1316-1318.
- Brock T.D., Brock M.L., Bott T.L. and Edwards M.R. (1971) Microbial life at 90°C: the sulfur bacteria of Boulder Spring. *J.Bacter.* 107: 303-314.
- Burger-Wiersma T. and Mur L.R. (1989) Genus 'Prochlorothrix'. In: *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology*, Vol.3, Section 19: 1805-1806.

- Burkholder J.M. (2000) Eutrophication and oligotrophication, p. 649–670. In S. Levin (ed.), *Encyclopedia of Biodiversity*, Volume 2. Academic Press, New York.
- Butterfield N.J. (2000) *Bangiomorpha pubescens* n. gen., n. sp.: implications for the evolution of sex, multicellularity, the Mesoproterozoic/Neoproterozoic radiation of eukaryotes. *Paleobiology* 26:386-404.
- Butterfield N.J. (2009) Modes of pre-Ediacaran multicellularity. *Precambrian Res.* 173: 201–211.
- Carmichael W.W. (1992) Cyanobacteria secondary metabolites - the cyanotoxins. *J. Appl. Bacteriol.* 72: 445-459.
- Carmichael W.W. (1994 a) Toxins of cyanobacteria. *Sci. Am.* 270: 64-70
- Carmichael W.W. (1994 b) Detection Methods for Cyanobacterial Toxins. In: Codd GA, Jeffries TM, Keevil CW, and Potter E (eds): *Proceedings of the First International Symposium on Detection Methods for Cyanobacterial Toxins*, September 1993. The Royal Society of Chemistry, Cambridge.
- Carmichael W.W., Mahmood N.A. and Hyde E.G. (1990) Natural toxins from cyanobacteria (blue-green algae). In: Hall S and Strichartz G (eds) *Marine Toxins, Origin, Structure and Molecular Pharmacology*, 418: 87-106. American Chemical Society, Washington DC.
- Carmichael W.W., Drapeau C. and Anderson D.M. (2000) Harvesting of *Aphanizomenon flos-aquae* (Cyanobacteria) from Klamath Lake for humane dietary use. *J. App. Phycol.* 12: 585-595.
- Cabioch J. and Mendoza M.L. (1998). *Mesophyllum alternans* (Foslie) comb. nov. (Corallinales, Rhodophyta). A mediterraneo-atlantic species, and new considerations on the *Lithothamnion philippi* Foslie complex. *Phycologia* 37:208-2011.
- Calvin M. and Benson A.A. (1948) The path of carbon in photosynthesis. *Science* 107: 476–480.
- Castenholz R.W. (1992) Species usage, concept, and evolution in the cyanobacteria (blue-green algae). *J. Phycol.* 28: 737-745.
- Castenholz R.W. and Waterbury J.B. (1989) Cyanobacteria. In: Staley JT, Bryant MP, Pfennig N and Holt JG (eds) - *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology Volume 3*. Williams and Wilkins, Baltimore: 1710-27.
- Cavalier-Smith T. (1986) The kingdoms of organisms. *Nature* 324:416-417.
- Cavalier-Smith T. (2006) Cell evolution and earth history: stasis and revolution. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 361: 969–1006.
- Cembella A.D. (2003) Chemical ecology of eukaryotic microalgae in marine ecosystems. *Phycologia* 42:420–44.
- Chapman A.R.O. (1995) Functional ecology of fucoid algae: twenty-three years of progress. *Phycologia* 34:1-32.
- Chapman R.L. (2013) Algae: the world’s most important “plants” – an introduction. *Mitig Adapt Strateg Glob Change* 18:5–12.

- Chiang I.Z., Huang W.Y. and Wu J.T. (2004) Allelochemicals of *Botryococcus braunii* (Chlorophyceae). *J. Phycol.* 40:474–80.
- Chihara M. (1969). *Ulva arasakii*, a new species of green algae: its life history and taxonomy. *Bull. Nat. Sci. Mus.(Japan)* 12:849–62.
- Chiovitti A., Liao M-L., Kraft G.T., Munro S.L.A., Craik D.J. and Bacic A. (1995) Cell wall poly-saccharides from Australian red algae of the family Solieriaceae (Gigartinales, Rhodophyta): iota/kappa/beta-carrageenans from *Melanema dumosum*. *Phycologia* 34:522-7.
- Chisholm S.W., Olsen R.J., Zettler E.R., Goericke R., Waterbury J.B. and Welschmeyer N.A. (1988) A novel free-living prochlorophyte abundant in the oceanic euphotic zone. *Nature* 334: 340-343.
- Choi B., Son M., Kim J. and Shin W. (2013) Taxonomy and phylogeny of the genus *Cryptomonas* (Cryptophyceae, Cryptophyta) from Korea. *Algae* (28)4:307-330.
- Chorus I. and Fastner J. (2001) Recreational exposure to cyanotoxins. In: I. Chorus (ed.): Cyanotoxins - occurrence, causes, consequences, Springer-Verlag, Berlin, 190-199.
- Chorus I. and Bartram J. (eds) (1999) Toxic cyanobacteria in water: a guide to their public health consequences, monitoring and management. E&FN Spon on Behalf of WHO, London.
- Cskiy J., Purger D. and Blaženčić J. (2014) New occurrence and distribution of *Nitella hyalina* (DC.) Agardh (Characeae) and the first report on *Nitelletum hyalinae* Corillion 1957, in Croatia. *Archives of Biological Sciences* 66(1):203-208.
- Cohen Y., Jorgensen B.B., Revsbeck N.P. and Poplawski R. (1986) Adaptation to hydrogen sulfide of oxygenic and anoxygenic photosynthesis among cyanobacteria. *Appl. Environ. Microbiol.* 51: 398-407.
- Codd G.A. and Bell S.G. (1985) Eutrophication and toxic cyanobacteria in water. *Sci. Technol.* 21: 1-13.
- Colt L.C. (1985) *Vaucheria undulata* Jao again in New England. *Rhodora* 87:597-599.
- Darling R.B., Friedmann E.I. and Broady P.A. (1987) *Heterococcus endolithicus* sp.nov. (Xanthophyceae) and other terrestrial *Heterococcus* species from Antarctica: morphological changes during life history and response to temperature. *J. of Phycol.* 23:598-607.
- David H.M. (1943) Studies in the autecology of *Ascophyllum nodosum* Le Jol. *J. Ecol.* 31:178-98.
- de Nys R., Steinberg P.D., Willemsen P., Dworjanyyn S.A., Gabelish C.L. and King R.J. (1995) Broad spectrum effects of secondary metabolites from the red alga *Delisea pulchra* in antifouling assays. *Biofouling* 8:259-71.
- De P.K. (1939) The role of blue-green algae in nitrogen fixation in rice fields. *Proc. Roy. Soc. London, Series B* 127: 121-139.
- De Reviere B., Rousseau F. and Draisma G.A. (2007) Classification of the Phaeophyceae from past to present and current challenges. In: J.Brodie and J.Lewis (eds): Unravelling the

- algae – the past, present, and future of algal systematics, The Systematics Association Special Volume Series 75, CRC Press, London, 267-285.
- DeYoe H.R., Lowe R.L. and Marks J.C. (1992) Effects of nitrogen and phosphorus on the endosymbiont load of *Rhopalodia gibba* and *Epithemia turgida* (Bacillariophyceae). *J. Phycol.* 28: 773-777.
- DeVries S.E., Galey F.D., Namikoshi M. and Woo J.C. (1993) Clinical and pathologic findings of blue-green algae (*Microcystis aeruginosa*) intoxication in a dog. *J. Vet.Diagn.Inv.*5: 403-408.
- Dixon P.S. (1973) Biology of the Rhodophyta. Oliver and Boyd, Edinburgh, Scotland.
- Dodds W.K., Gudder D.A. and Mollenhauer D. (1995) The ecology of *Nostoc*. *J. Phycol.* 31: 2-18.
- Dodge J.D. (1984) Dinoflagellate taxonomy. In: Dinoflagellates, ed. DL Spector, Academic Press, Orlando, 17-42.
- Doemel W. and Brock T. (1971) Physiological ecology of *Cyanidium caldarium*. *J. Gen. Microb.*, 67: 17-32.
- Dop A.J. (1979) *Porterinema fluviatile* (Porter) Waern (Phaeophyceae) in the Netherlands. *Acta Botanica Netherlandica* 28:449–458.
- Dow C. and Swoboda U. (2001) Cyanotoxins. In: Whitton B and Potts M (eds.)The Ecology of Cyanobacteria - Their Diversity in Time and Space. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- Draisma S., Prud'homme R., Stam W.T. and Olsen J.L. (2001) A reassessment of phylogenetic relationships within the Phaeophyceae based on Rubisco large subunit and ribosomal DNA sequences. *J. Phycol.* 37:586-603.
- Dubreuil R.R. and Bouck G.B. (1985). The membrane skeleton of a unicellular organism consists of bridged, articulating strips. *J. Cell Biol.* 101:1884–96.
- Duong T.P. and Tiedje J.M. (1985) Nitrogen fixation by naturally occurring duckweed-cyanobacterial associations. *Can.J.Microbiol* 31: 327-330.
- Estes J.A. and Steinberg P.D. (1988) Predation, herbivory, and kelp evolution. *Paleobiology* 14:19-36.
- Ettl H. (1978) Xanthophyceae. I, in: Ettl, H., Gerloff, J., and Heynig, H., Eds., Süßwasserflora von Mitteleuropa, Vol. 3, Gustav Fischer Verlag Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, 1978, pp. 58–508.
- Falconer I.R. (1991) Tumor promotion and liver-injury caused by oral consumption of cyanobacteria. *J. Environ. Toxicol. Water. Qual.* 6: 511-574.
- Fan K.C. (1961) Studies on *Hypneocolax*, with a discussion on the origin of parasitic red algae. *Nova Hedwigia* 3:119-28.
- Fawley M.W., Yun Y. and Qin M. (2000) Phylogenetic analyses of 18S rDNA sequences reveal a new coccoid lineage of the Prasinophyceae (Chlorophyta). *J. Phycol.* 36:387–93.
- Floch J.Y. and Penot M. (1972) Transport du 32P et du 86Rb chez quelques algues brunes: Orientation des migrations et voies de conduction. *Physiologie Vegetale* 10:677-686.

- Fogg G.E. (1987) Marine planktonic Cyanobacteria. In: The Cyanobacteria, ed. Fey and Van Baalen, Elsevier, Amsterdam, 393-414.
- Fott B. (1959) Algenkunde. 2nd edition, VEB, Fischer, Jena.
- Francis G. (1878) Poisonous Australian Lake. *Nature* (London) 18: 11-12.
- Friedmann I. (1959). Structure, life history and sex determination of *Prasiola stipitata*. *Suhr. Ann. Bot. N. S.* 23:571-94.
- Fries L. (1967). The sporophyte of *Nemalion multifidum* (Weber et J. Ag.). *Sven. Bot. Tidskr.* 61:457-62.
- Fritsch F.E. (1907) A general consideration of subaerial and fresh-water algal flora of Ceylon. A contribution to the study of tropical algal ecology. Part I. - Subaerial algae and algae of the inland fresh-waters. *Proc. Roy. Soc. London, Series B* 11: 197-254.
- Fritsch, F.E. (1935) The Structure and Reproduction of the Algae, Vol. I. Cambridge University Press, London.
- Fott B. (1971) Algenkunde [Phycology] (2nd edition). VEB Fischer, Jena, Germany.
- Fučíková K., Leliaert F., Cooper E., Škaloud P., Hondt S., DeClerck O., Gurgel C., Lewis L., Lewis P., Lopez-Bautista J., Delwiche C. and Verbruggen H. (2014) New phylogenetic hypotheses for the core Chlorophyta based on chloroplast sequence data. *Frontiers in Ecology and Evolution* 2(63): 1-12.
- Fujiki H., Sugimura T. and Moore R. (1983) New classes of environmental tumor promoters: indole alkaloids and polyacetates. *Environ Health Perspect.* 50: 85-90.
- Fujiki H., Sukanuma M., Suguri H., Yoshizawa S., Takagi K., Uda N., Wakamatsu K., Yamada K., Murata M. and Yasumoto, T. (1988) Diarrhetic Shellfish Toxin, Dinophysistoxin-1, is a Potent Tumor Promoter on Mouse Skin. *Japanese Journal of Cancer Research* 79, 1089-1093.
- Gabrielson P.W., Garbary D.J. and Scagel, R.F. (1985) The nature of the ancestral red alga: inferences from a cladistic analysis. *Biosystems* 18: 335-346.
- Gabrielson P.W., Garbary D.J., Sommerfeld M.R., Townsend R.A. and Tyler P.L. (1990) Phylum Rhodophyta, In: L. Margulis, J.O. Corliss, M. Melkonian and D.J. Chapman (eds.) Handbook of Protoctista: The Structure, Cultivation, Habitats and Life Histories of the Eukaryotic Microorganisms and Their Descendants Exclusive of Animals, Plants and Fungi. Jones & Bartlett, Boston, MA, pp. 914
- Gallon J.R. (1992) Tansley Review No. 44. Reconciling the incompatible: N₂ fixation and O₂. *New Phytol.* 122: 571-609.
- Gantt E. and Conti S.F. (1965) The ultra-structure of *Porphyridium cruentum*. *J. Cell Biol.* 26:365-81.
- Gantar M., Kerby N.W., Rowell P. and Obreht Z. (1991a) Colonization of wheat (*Triticum vulgare* L.) by N₂-fixing cyanobacteria: I. A survey of soil cyanobacterial isolates forming associations with roots. *New Phytol.* 118: 477-483.
- Gantar M., Kerby N.W. and Rowell P. (1991b) Colonization of wheat (*Triticum vulgare* L.) by N₂-fixing cyanobacteria: II. An ultrastructural study. *New Phytol.* 118: 485-492.

- Garcia-Pichel F. and Castenholz R.W. (1990) Comparative anoxygenic photosynthetic capacity in 7 strains of a thermophilic cyanobacterium. *Arch. Microbiol.* 153: 344-351.
- Gargiulo G.M., Genovese M., Morabito M., Culosa F. and de Mase E. (2001) Sexual and asexual reproduction in a freshwater population of *Bangia atropurpurea* (Bangiales, Rhodophyta) from eastern Sicily (Italy). *Phycologia* 40:88-96.
- Geng S., Miyagi A. and Umen J. (2018) Evolutionary divergence of the sex-determining gene MID uncoupled from the transition to anisogamy in volvocine algae. *Development* 145, 1-12.
- GEOHAB (2001) Global Ecology and Oceanography of Harmful Algal Blooms. Science plan. P. Glibert and G. Pitcher (Eds.). SCOR and IOC, Baltimore and Paris, pp.86.
- Gerwick W.H., Roberts P.J., Proteau P.J. and Chen J.L. (1994) Screening cultured marine microalgae for anticancer-type activity. *J. Appl. Phycol.* 6: 143-149.
- Gleason F.K. and Paulson J.P. (1984) Site of action of the natural algicide, cyanobacterin in the blue-green alga, *Synchococcus* sp. *Arch. Microbiol.* 138: 273-277.
- Gilbert S. and Barresi M. (2016) Developmental Biology, 11th Edition. Chapter 25.2 Volvox: When Heat Brings Out Sex. Oxford University Press, 7 pp.
- Gilroy D.J., Kauffman K.W., Hall R., Huang X. and Chu F. (2000) Assessing potential health risk from microcystin toxins in blue-green algae dietary supplements. *Env. Health Per.* 108(5):435-439.
- Gockel G., Hachtel W., Baier S., Fliss C., Henke M. (1994) Genes for components of the chloroplast translational apparatus are conserved in the reduced 73-kb plastid DNA of the nonphotosynthetic euglenoid flagellate *Astasia longa*. *Current Genetics*, 26 (3): 256–62.
- Gontcharov A. and Melkonian M. (2004) Unusual position of the genus *Spirotaenia* (Zygnematophyceae) among streptophytes revealed by SSU rDNA and rbcL sequence comparisons. *Phycologia* 43:105–113.
- Gontcharov A. and Melkonian M. (2005) Molecular phylogeny of *Staurostrum* Meyen ex Ralfs and related genera (Zygnematophyceae, Streptophyta) based on coding and noncoding rDNA sequence comparisons. *Journal of Phycology* 41:887–899.
- Graham L., Graham J., Wilcox L. and Cook M. (2016) Algae – III Edition. LJLM Press, London, 689 pp.
- Granhall U. (1975) Nitrogen fixation by blue-green algae in temperate soils, p. 189-198. In: Stewart WDP (ed.) Nitrogen Fixation by Free-living Microorganisms, 189-198. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.
- Gravila L. (1996) Light and electron microscope studies of euglenoid nuclei. In *Cytology, Genetics and Molecular Biology of Algae*, ed. B. R. Chaudhary, and S. B. Agrawal, pp. 193–213. Amsterdam, The Netherlands: SPB Academic Pub.
- Gross W., Heilmann I., Lenze D. and Schnarrenberger C. (2001) Biogeography of the Cyanidiaceae (Rhodophyta) based on 18S ribosomal RNA sequence data. *Eur. J. Phycol.* 36: 275-280.

- Grossman A., Schaffer M., Chiang G. and Collier J. (1993) The phycobilisome, a light harvesting complex response to environmental conditions. *Microbiol. Rev.* 57:725–749.
- Guillou L., Eikrem W., Chretiennot-Dinet M.J., Le Gall F., Massana R., Romari K., Pedro'slio' C., Vaillot D. (2004) Diversity of picoplanktonic prasinophytes assessed by direct nuclear SSU rDNA sequencing of environmental samples and novel isolates retrieved from oceanic and coastal marine ecosystems. *Protist* 155:193–214.
- Guiry M.D. (2012) How many species of algae are there? *Journal of Phycology*, 48(5).
- Guiry M.D. (2018) *Algae Base*. In Guiry, M.D. and Guiry, G.M. - World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>.
- Hallegraeff G.M. (1995) Harmful algal blooms: a global overview. In: Hallegraeff, G. M., Anderson, D.M., Cembella, A.D. (eds) Manual on Harmful Marine Microalgae. IOC Manuals and Guides. No.33 UNESCO, 1-18.
- Hallman A. (2006) Morphogenesis in the Family Volvocaceae: Different Tactics for Turning an Embryo Right-side Out. *Protist*, Vol. 157, 445—461.
- Hallman A. (2011) Evolution of reproductive development in the volvocine algae. *Sexual plant reproduction* 24(2), 97-112.
- Hämmerling J. (1953) Nucleo-cytoplasmic relationships in the development of Acetabularia. *Int. Rev. Cytol.* 2: 475–498.
- Hawkes M.W. (1978). Sexual reproduction in *Porphyra gardneri* (Smith et Hollenberg) Hawkes (Bangiales, Rhodophyta). *Phycologia* 17:329-53.
- Henry E.C. (1987) Primitive reproductive characters and a photoperiodic response in *Saccorhiza dermatodea* (Laminariales, Phaeophyceae). *Br. Phycol. J.* 22:23-31.
- Henry B.E. and Van Alstyne K.L. (2004) Effects of UV radiation on growth and phorotannins in *Fucus gardneri* (Phaeophyceae) juveniles and embryos. *J. Phycol.* 40:527–33.
- Herdman M. and Rippka R. (1988) Hormogonia and baeocytes. *Methods in Enzymology* 167: 232-242.
- Herron M.D., Hackett J.D., Aylward F.O. and Michod R.E. (2009) Triassic origin and early radiation of multicellular volvocine algae. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 106: 3254–3258.
- Hoffman L. R. and Buchheim M. A. (1989) Zygote appendages (cirri), a new structural feature in the Sphaeropleaceae (Chlorophyceae). *J. Phycol.* 25:149–59.
- Hoffmann L., Komarek J. and Kastovsky J. (2005) System of cyanoprokaryotes (cyanobacteria) – state in 2004. *Algological Studies* 117:95-115.
- Hohn S. and Hallmann A. (2011) There is more than one way to turn a spherical cellular monolayer inside out: type B embryo inversion in *Volvox globator*. *BMC Biology* 9:89, 1-26.
- Holmes M.J. and Brodie J. (2004) Morphology, seasonal phenology and observations on some aspects of the life history in culture of *Porphyra dioica* (Bangiales, Rhodophyta) from Devon, U.K. *Phycologia* 43:176-88.

- Holzinger A., Herburger K., Blaas K., Lewis L. and Karsten U. (2017). The terrestrial green macroalga *Prasiola calophylla* (Trebouxiophyceae, Chlorophyta): ecophysiological performance under water-limiting conditions. *Protoplasma* 254:1755–1767.
- Howarth R.W., Marino R., Lane J. and Cole J.J. (1988) Nitrogen fixation in freshwater, estuarine, and marine ecosystems. 1. Rates and importance. *Limnol. Oceanogr.* 33: 669-687.
- Hunter P.R. (1995) Cyanobacterial toxins and their potential risk to drinking water supplies. *Microbiology Europe* 3: 8-10.
- Hurd C.L., Galvin R.S., Norton T.A. and Dring M.J. (1993) Production of hylaine hairs by intertidal species of *Fucus* (Fucales) and their role in phosphate uptake. *J. Phycol.* 29:160–165.
- IARC (2010) IARC Monographs on the Evaluation of Carcinogenic Risks to Humans. VOLUME 94 Ingested Nitrate and Nitrite, and Cyanobacterial Peptide Toxins.
- Janssen E.M.L. (2019) Cyanobacterial peptides beyond microcystins - A review on co-occurrence, toxicity, and challenges for risk assessment. *Water Res.* 151:488-499
- Janson S., Rai A.N. and Bergman B. (1995) Intracellular cyanobiont *Richelia intracellularis* - Ultrastructure and immuno-localization of phycoerythrin, nitrogenase, Rubisco and glutamine synthetase. *Marine Biol.* 124: 1-8.
- Jeffrey S.W., Sielicki M. and Haxo F.T. (1976) Chloroplast pigment patterns in Dinoflagellates. *J. Phycol.* 11: 374-384.
- Jorgensen B.B. and Nelson D.C. (1988) Bacterial zonation, photosynthesis, and spectral light distribution in hot spring microbial mats of Iceland. *Microb. Ecol.* 16: 133-147.
- Kallmann A. (2006) Morphogenesis in the family Volvocaceae: different tactics for turning the embryo right-side out. *Protist* 157:445-461.
- Karol K., Skawinski P., Mccourt R., Nault M., Evans R., Barton M., Berg M., Perleberg D. and Hall J. (2017) First discovery of the charophycean green alga *Lychnothamnus barbatus* (Charophyceae) extant in the New World. *American Journal of Botany* 104(7): 1-9.
- Karsten U., West J.A., Zuccarello G.C. (2003) Low molecular weight carbohydrates of the Bangiophycidae (Rhodophyta). *J. Phycol.* 39:548-9.
- Kawai H., Kubota M., Kondo T. and Watanabe M. (1991) Action spectra for phototaxis in zoospores of the brown alga *Pseudochorda gracilis*. *Protoplasma* 161:17–22.
- Kenrick P. and Crane P.R. (1997) The origin and early evolution of plants on land. *Nature* 389: 33–39.
- Keeling P.J. (2010) The endosymbiotic origin, diversification and fate of plastids. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 365: 729–748.
- Keevil CW (1991) Toxicology and detection of cyanobacterial (blue-green algal) toxins. In: Codd GA and Roberts C (eds) Public Health Aspects of Cyanobacteria (blue-green algae). PHLS Microbiology Digest Supplement 8: 91-95.
- Kim M.S., Maggs C.A., McIvor L. and Guiry M.D. (2000) Reappraisal of the type species of *Polysiphonia* (Rhodomelaceae, Rhodophyta). *Eur. J. Phycol.* 35:83-92.

- Klein B., Wibberg D. and Hallmann A. (2017) Whole transcriptome RNA-Seq analysis reveals extensive cell type-specific compartmentalization in *Volvox carteri*. *BMC Biology* 15:111, 1-22.
- Klyver F.D. (1929) Notes on the life history of *Tetraspora gelatinosa* (Vauch.)Desv. *Arch. Protistenk* 66:290–296.
- Klochkova T., Kang S., Cho G., Pueshel K., West J. and Kim G. (2006) Biology of a terrestrial green alga, *Chlorococcum* sp. (Chlorococcales, Chlorophyta), collected from the Miruksazi stupa in Korea. *Phycologia* 45 (3):349–358.
- Klajić Ž., Kovačević E., Milosavljević J., Papić P., Lazić M. and Subakov-Šimić G. (2014) Diversity of Chrysophyceae (Heterokontophyta) in the Zasavica River (Serbia). *Arch. Biol. Sci.*, 66 (3), 1195-1204.
- Kosmala-Grzechnik S., Bereza M., Milanowski R. and Zakrys B. (2007) Morphological and molecular examination of relationships and epitype establishment of *Phacus pleuronectes*, *Phacus orbicularis* and *Phacus hamelii*. *Journal of Phycology* 43(5):1071 – 1082.
- Komarek J., Kastovsky J., Mares J. and Johansen J. (2014) Taxonomic classification of cyanoprokaryotes (cyanobacterial genera) 2014, using a polyphasic approach. *Preslia* 86:295-335.
- Krishna P., Lijo J., Cherampillil S. and Koyadan V. (2012) Phenotypic and genetic characterization of *Dunaliella* (Chlorophyta) from Indian salinas and their diversity. *Aquatic Biosystems* 8:27, 1-16.
- Krstić S. (1995) Saprobiological characteristics of River Vardar microflora as indicator of the intensity of anthropogenic influence. PhD Thesis, Faculty of Natural Sciences, Skopje, 345 pp.
- Krstić S., Duma A., Janevska B., Levkov Z., Nikolova K. and Noveska M. (2002) Diatoms in forensic expertise of drowning - a Macedonian experience. *Forensic Science International* 127(3): 198-203.
- Krstić S., Svircev Z., Levkov Z. and Nakov T. (2007) Selecting appropriate bioindicator regarding the WFD guidelines for freshwaters - a Macedonian experience. *International Journal on Algae* 9(1), 41-63.
- Krstić S. (2011) First records of cyanobacterial blooms, mcy gene cluster presence and cyanotoxins in several freshwater ecosystems in Macedonia". *16th Studenica Academy Scientific Meeting "Cyanobacteria and Human Health"*, July 1-3, 2011, Novi Sad, Serbia.
- Krstić S., Zech W., Obreht I., Svirčev Z. and Marković S. (2012) Late Quaternary environmental changes in Helambu Himal, Central Nepal, recorded in the diatom flora assemblage composition and geochemistry of Lake Panch Pokhari. *Journal of Paleolimnology* 47:113-124.
- Krstić S., Pavlov A., Levkov Z. and Jüttner I. (2013) New *Eunotia* taxa in core samples from Lake Panch Pokhari in the Nepalese Himalaya. *Diatom Research*, 28:2, 203-217.

- Крстиќ С. (2014) Алголошки анализи. Завршен извештај по проект “Еколошки мониторинг во сливот на Реката Брегланица“, Erns-Bastler SECO, 22 pp.
- Krstić S. and Aleksovski B. (2016) Dominance of *Microcystis* spp. in Lake Dojran – a consequence of 30 years of accelerated eutrophication. *Botanica Serbica* 40(2): 119-128.
- Krstić S., Aleksovski B & Komárek J. (2016) Rare occurrence of nine *Microcystis* species in a single lake – Lake Dojran Macedonia. *Advances in Oceanography and Limnology*, Vol.8, No.1, 5-23.
- Крстиќ С. (2020) Историски аспекти за биодиверзитетот и екологијата на Дојранското Езеро. Проектен извештај, проект *Enhancing Dojran Lake Unique Biodiversity through Engagement of all Stakeholders and Implementation of Ecosystem-Based Approaches*, CEPF-Milleukontakt 2019, 34 pp.
- Kugrens, P. (1974) Light and electron microscope studies on the development and liberation of *Janczewskia gardneri* Setch. spermatia (Rhodophyta). *Phycologia* 13:295–306.
- Kuiper-Goodman T., Falconer I. and Fitzgerald J. (1999) Human health aspects. In: Chorus I and Bartram J (eds) (1999) *Toxic Cyanobacteria in Water. A Guide to Their Public Health Consequences, Monitoring and Management*. 113-153. E & FN Spon, London & New York.
- Kuhlbrandt W., Wang D. N. and Fujiyoshi Y. (1994) Atomic model of plant light-harvesting complex by electron crystallography. *Nature* 367:614–21.
- Kump L.R. (2008) The rise of atmospheric oxygen. *Nature* 451:277–278.
- Kupper F.C., Schweigert N., Gall E.A., Legendre J.M., Vilter H. and Kloareg B. (1998) Iodine uptake in Laminariales involves extracellular, haloperoxidase-mediated oxidation of iodide. *Planta* 207:163-171.
- Kurihara A., Arai S., Shimada S. and Masuda M. (2005) The conspecificity of *Galaxura apiculata* and *G. hystix* (Nemaliales, Rhodophyta) inferred from comparative morphology and rbcL and ITS1 sequences. *Eur. J. Phycol.* 40:39-52.
- Kusel-Fetzmann E.L. (1996) New records of freshwater Phaeophyceae from lower Austria. *Nova Hedwigia* 62:79-89.
- Kylin H. (1924) Bemerkungen uber einige Ceramium-Arten . Bot. Not., 443–52.
- Kylin H. (1928) Entwicklungsgeschichtliche Florideen studien. Lunds Univ. Arsskr. N.F. II 24, No 4.
- Kylin H. (1930) Uber die Entwicklungsgeschichtliche der Florideen. Lunds Univ. Arsskr. N.F. II 26, No 6.
- Kylin H. (1956) Die Gattungen der Rhodophyceen. Gleeerups, Lund.
- Ladah L., Bermudez R., Pearson G. and Serrao E. (2003) Fertilization success and recruitment of dioecious and hermaphroditic furoid seaweeds with contrasting distributions near their southern limit. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 262:173-183.
- Lahaye M. (2001) Developments on gelling algal galatans, their structure and physico-chemistry. *J. Appl. Phycol.* 13:173-84.

- Lambert G., Lambert C.C. and Waaland J.R. (1996) Algal symbionts in the tunics of six New Zealand Ascidians (Chordata, Ascidiacea). *Invertebrate Biol.* 115: 67-78.
- Leander B.S. and Farmer M.A. (2001) Comparative morphology of the euglenoid pellicle. II. Diversity of strip substructure. *J. Eukary. Microbiol.* 48:202-17.
- Lee R.E. (1971) The pit connections of some lower red algae: Ultrastructure and phylogenetic significance. *Br. Phycol. J.* 6:29-38.
- Lee J. (2000) An Illustrated Guide to the Protozoa: organisms traditionally referred to as protozoa, or newly discovered groups. 2 (2nd ed.). Lawrence, Kansas: Society of Protozoologists. p.1137.
- Lee R.E. (2008) Phycology. Cambridge Univ Press, Cambridge, U.K.
- Leedale G.F. (1967) Euglenoid Flagellates. Englewood Cliffs, NJ: Prentice Hall.
- Legrand C., Rengefors K., Fistarol G.O. and Graneli E. (2003) Allelopathy in phytoplankton—biochemical, ecological and evolutionary aspects. *Phycologia* 42:406-419.
- Leliaert F., Smith D., Moreau H., Herron M., Verbruggen H., Delwiche C. and De Clerck O. (2012) Phylogeny and molecular evolution of the green algae. *Critical Reviews in Plant Sciences* 31: 1-46.
- Lemieux C., Otis C. and Turmel M. (2007) A clade uniting the green algae *Mesostigma viride* and *Chlorokybus atmophyticus* represents the deepest branch of the Streptophyta in chloroplast genome-based phylogenies. *BMC Biology* 5: art no. 2.
- Lewin R.A. and Withers N.W. (1975) Extraordinary pigment composition of a prokaryotic alga. *Nature* 256: 735-737.
- Linton E., Hittner D., Lewandowski C., Auld T. and Triemer R. (1999) A molecular study of euglenoid phylogeny using small subunit rDNA. *The Journal of Eukaryotic Microbiology* 46 (2): 217-223.
- Littler M.M., Littler D.S., Blair S.M. and Norris J.N. (1985) Deepest known plant life discovered on an uncharted seamount. *Science* 227:57-69.
- Lokhorst G.M. and Star W. (2003) The flagellar apparatus in *Tribonema* (Xanthophyceae) reinvestigated. *Phycologia* 42:31-43.
- Lukac M. and Aegerter R. (1993) Influence of trace metals on growth and toxin production of *Microcystis aeruginosa*. *Toxicon* 31: 293-305.
- Lund J.W.G. (1950) Studies on *Asterionella formosa* Hass. 2. Nutrient depletion and the spring maximum. *Journal of Ecology* 38: 15-35.
- Lundholm M. and Moestrup Ø. (2006) The Biogeography of Harmful Algae. In E. Graneli J.T. Turner (Eds.) Ecology of Harmful Algae, *Ecological Studies*, Vol. 189, Springer, 23-32.
- Lüning K., Wagner A. and Buchholz C. (2000) Evidence for inhibitors of sporangium formation in *Laminaria digitata* (Phaeophyceae) during the season of rapid growth. *J. Phycol.* 36:1129-1134.
- MacKintosh C., Beattie K.A., Klumpp S., Cohen P. and Codd G.A. (1990) Cyanobacterial microcystin-LR is a potent and specific inhibitor of protein phosphatases 1 and 2A from both mammals and higher plants. *Fed Eur Biochem Soc Lett* 264: 187-192.

- Madsen T.V. and Maberly S.C. (1990). A comparison of air and water as environments for photosynthesis by the intertidal alga *Fucus spiralis* (Phaeophyta). *J. Phycol.* 26:24-30.
- Magne F. (1990) Reproduction sexuée chez *Erythrotrichia carnea* (Rhodophyceae, Erythropeltidales). *Cryptogamie, Algol.* 11:157-170.
- Maier L., Müller D.G., Gassmann G., Boland W., Marner F.J. and Jaenicke L. (1984) Pheromone triggered gamete release in *Chorda tomentosa*. *Naturwissenschaften* 71:48-49.
- Maier I. (1997). The fine structure of the male gamete of *Ectocarpus siliculosus* (Ectocarpales, Phaeophyceae). II. The flagellar apparatus. *Eur. J. Phycol.* 32:255–66.
- Maistro S., Broady P.A., Andreoli C., Negrisolo E. (August 2009). Phylogeny and taxonomy of Xanthophyceae (Stramenopiles, Chromalveolata). *Protist* 160 (3): 412–26.
- Malm T., and Kautsky L. (2003) Differences in life history characteristics are consistent with the vertical distribution pattern of *Fucus serratus* and *Fucus vesiculosus* (Fucales, Phaeophyceae) in the central Baltic Sea. *J. Phycol.* 39:880-7.
- Manhart J.R. and McCourt R.M. (1992) Molecular data and species concepts in the algae. *J. Phycol.* 28:730–7.
- Mann K.H. and Chapman A.R.O. (1975) Primary production of marine macrophytes. In *Photosynthesis and Productivity in Different Environments*, ed. J. P. Cooper, Int. Biol. Prog. 3:307–33. Cambridge: Cambridge University Press.
- Mann N.H. and Carr N.G. (1974) Control of macromolecular composition and cell division in the blue-green alga, *Anacystis nidulans*. *J. Gen. Microbiol.* 83: 399-405.
- Mattox K.R. and Stewart K.D. (1973). Observations on the zoospores of *Pseudodendroclonium basilense* and *Trichosarcina polymorpha* (Chlorophyceae). *Can. J. Bot.* 51:1425–30.
- Margulis L. and Schwartz K. (1982) *Five Kingdoms. An Illustrated Guide to the Phyla of Life on Earth.* Freeman, San Francisco.
- Mariani P., Tolomio C. and Braghetta P. (1985) An ultrastructural approach to the adaptive role of the cell wall in the intertidal alga *Fucus virsoides*. *Protoplasma* 128:208-217.
- Marin B. (2004) Origin and fate of chloroplasts in the Euglenoida. *Protist* 155:13–14.
- Marin B. and Melkonian M. (1999) Mesostigmatophyceae, a new class of streptophyte green algae revealed by SSU rRNA sequence comparisons. *Protist* 150:399-417.
- Marquardt J., Schultze A., Rosenkrau V. and Wehrmeyer W. (1999) Ultrastructure and photosynthetic apparatus of *Rhodella violaceae* (Porphyridiales, Rhodophyta) grown under iron-deficient conditions. *Phycologia* 38:418–27.
- Matsunaga H., Harada K.I., Senma M., Ito Y., Yasuda N., Ushida S. and Kimura Y. (1999) Possible cause of unnatural mass death of wild birds in a pond in Nishinomiya, Japan: sudden appearance of toxic cyanobacteria. *Natural Toxins* 7:81-84.
- Matsuzaki M., and 41 other authors (2004) Genome sequence of the ultra-small unicellular red alga *Cyanidioschyzon merolae* 10D. *Nature* 428:653–7.
- Matviyenko A.M. (1972) Epizoic algae in sewage. *Hydrobiological Journal* 8(2):41–45.

- McMullan B., Pollett S., Biswas C. and Packham D. (2016) Successful treatment of cutaneous protothecosis with liposomal amphotericin and oral itraconazole. *Medical Mycology Case Reports* 12: 21-23.
- Meeks J.C. (1990) Cyanobacterial-bryophyte associations. In: Rai AN (ed) CRC Handbook of Symbiotic Cyanobacteria, pp 43-63. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Metcalf J.S. and Codd G.A. (2004) Cyanobacterial toxins (cyanotoxins) in water. Foundation for Water Res Allen House, The Listons, Liston Road, Marlow, Bucks SL 7 1FD, U.K.
- Mereschkowsky C. (1905) Über Natur und Ursprung der Chromatophoren im Pflanzenreiche. *Biol.Zbl.* 25: 593-604.
- Mignot J.P. (1966) Structure et ultrastructure de quelques Euglenomonadines. *Protistologica* 2:51-117.
- Michel G., Tonon T., Scornet D., Cock J. and Kloareg B. (2010) The cell wall polysaccharide metabolism of the brown alga *Ectocarpus siliculosus*. Insights into the evolution of extracellular matrix polysaccharides in Eukaryotes. *New Phytologist* 188(1):82-97.
- Miller A.P. and Tisdale E.S. (1931) Epidemic of intestinal disorders in Charleston, West Virginia occurring simultaneously with unprecedented water supply conditions. *Am. J. Public Health Res.* 21:198-200
- Mine I., Menzel D. and Okuda K. (2008) Morphogenesis in giant-celled algae. *Int. Rev. Cell Mol. Biol.* 266:37-83.
- Mitchell D. R. (2000) *Chlamydomonas* flagella. *J. Phycol.* 36:261-273.
- Monty C. (1977) Evolving concepts on the nature and ecological significance of stromatolites. In: Fossil Algae, ed. E.Flugel, Springer-Verlag, 15-35.
- Moore R., Cheuk C., Yang X.G. and Patterson G. (1984) Hapalindoles: new alkaloids from the blue-green alga *Hapalosiphon fontinalis*. *J. Am. Chem. Soc.* 106: 6456-6457.
- Moestrup O. (1982) Flagellar structure in algae. *Phycologia* 21:427-528.
- Moss B. (1967) The apical meristem of *Fucus*. *New Phytol.* 66:67-74.
- Murakami A., Miyashita H., Iseki M., Adachi K. and Mimuro M. (2004) Chlorophyll d in an epiphytic cyanobacterium of red algae. *Science* 303:1633.
- Müller D. (1982) Sexuality and sex attraction. In *The Biology of Seaweeds* eds. C. S. Sobban and M. J. Wynne, pp. 661-74. Los Angeles and Berkeley: Univ. Calif. Press.
- Müller D. and Jaenicke L. (1973) Fucoserraten, the female sex attractant of *Fucus serratus* L. (Phaeophyta). *FEBS Lett.* 30:137-139.
- Nagasato C. and Motomura T. (2002) New pyrenoid formation in the brown alga, *Scytosiphon lomentaria* (Scytosiphonales, Phaeophyceae). *J. Phycol.* 38:800-6.
- Necchi O. and Jimenez J.C. (2002) Somatic meiosis and development of the juvenile gametophyte in members of the Batrachospermales *sensu lato* (Rhodophyta). *Phycologia* 41:340-7.
- NHK World (2015) Rising, June 26, 2015.
- Nienow J.A. and Friedmann E.I. (1993) Terrestrial lithophytic (rock) communities. In: Friedmann EI (ed.) *Antarctic Microbiology*, pp 353-412. Wiley-Liss, New York.

- Nishiwaki-Matsushima R., Nishiwaki S., Sugawama M., Kohyama K., Ishikawa T., Carmichael W.W. and Fujiki H. (1992) Liver-tumour promotion by the cyanobacterial cyclic peptide toxin microcystin-LR. *J. Cancer Res. Clin. Oncol.* 118: 420-424.
- Nitecki M.H. (1971) *Ischadites abbottae*, a new North American Silurian species (Dasycladales). *Phycologia* 10:263–75.
- Nixon S.W. (1995) Coastal marine eutrophication: A definition, social causes, and future concerns. *Ophelia* 41:199–219.
- Nowicka-Krawczyk P. and Żelazna-Wieczorek J. (2017) The genus *Woronichinia* (Cyanobacteria) in natural lakes of Drawa National Park (Poland). *Polish Botanical Journal* 62(2): 253–263.
- Nudelman A.A., Rossa M.S., Conforti V. and Triemer R.E. (2003) Phylogeny of Euglenophyceae based on small subunit rDNA sequences: taxonomic implications. *J. Phycol.* 39:226–35.
- Ohta N., Sato N., Ueda K. and Kuroiwa T. (1997) Analysis of a plastid gene cluster reveals a close relationship between *Cyanidioschyzon* and *Cyanidium*. *J. Plant Res.* 110:235-45.
- Oliveira M.C. and Bhattacharya D. (2000) Phylogeny of the Bangiophycidae (Rhodophyta) and the secondary endosymbiotic origin of algal plastids. *Amer. J. Bot.* 87:482–92.
- Oltmanns F. (1889) Beitrage zur Kenntniss der Fucaceen. *Bibl. Bot.* 3(14):1-100.
- Ott D.W. and Brown R.M.Jr. (1974) Developmental cytology of the genus *Vaucheria*. I. Organization of the vegetative filament. *Br. Phycol. J.* 9:111-126.
- Palmer C.M. (1969) A composite rating of algae tolerating organic pollution. *Journal of Phycology* 5:78-82.
- Pascher A. (1914) Über Flagellaten und Algen. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 32: 136–160.
- Pascher A. (1939) Heterokonten. In: *Rabenhorsts Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz*. Aufl. 2 Bd. XI. Leipzig: Akad. Verlagsges.
- Patterson D.J. and Hausmann K. (1981) The behavior of contractile vacuole complexes of cryptophycean flagellates. *Br. Phycol. J.* 16:429–39.
- Palmer C.M. (1980) *Algae and water pollution*. Castle House Publ., UK, 123 pp.
- Papenfuss G.F. (1966). A review of the present system of classification of the Florideophycidae. *Phycologia* 5:247–55.
- Patterson G.M.L., Larsen L.K. and Moore R.E. (1994) Bioactive natural products from blue-green algae. *J. Appl. Phycol.* 6: 151-157.
- Paerl H.W. (1988) Nuisance phytoplankton blooms in coastal, estuarine, and inland waters. *Limnol. Oceanogr.* 33:823–847.
- Paerl H.W. (1990) Physiological ecology and regulation of N₂ fixation in natural waters. *Adv. Microbiol. Ecol.* 11:305–344.
- Paerl H.W. and Zehr J.P. (2000) Nitrogen fixation. In: Kirchman D (ed) *Microbial ecology of the oceans*. Academic Press, New York, pp 387–426.
- Percival E. and McDowell R.H. (1967) *Chemistry and enzymology of marine algal polysaccharides*. London Academic Press.

- Pereira R.C., Cavalcanti D. N. and Teixeira V.L. (2000) Effects of secondary metabolites from the tropical Brazilian brown alga *Dictyota menstrualis* on the amphipod *Parhyale hawaiiensis*. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 205:95-100.
- Peters G.A. (1991) *Azolla* and other plant-cyanobacteria symbioses: Aspects of form and function. *Plant Soil* 137:25-36.
- Петровска Љ. (1997) Модрозалени алги (Суанопхита) на Република Македонија. МАНУ – Флора на Република Македонија – алги, 143 стр.
- Phillips J.A. and Clayton M.N. (1993) Comparative flagellar morphology of spermatozoids of the Dictyotales (Pheophyceae). *Eur. J. Phycol.* 28:123-127.
- Pickett-Heaps J.D. (1970) Some ultrastructural features of *Volvox* with particular reference to the phenomenon of inversion. *Planta* 90:174-90.
- Pickett-Heaps J.D. (1973) Cell division and wall structure in Microspora. *New Phytol.* 72:347–55.
- Pickett-Heaps J.D., West J.A., Wilson S.M. and McBride D.L. (2001) Time-lapse video-microscopy of *Grateloupia* (Halymeniaceae, Rhodophyta). *J. Phycol.* 40:887–94.
- Pinto G., Albertano P., Ciniglia C., Cozzolino S., Pollio A., Yoon H.S. and Bhattacharya D. (2003) Comparative approaches to the taxonomy of the genus *Galdieria* Merola (Cyanidiales, Rhodophyta). *Cryptogamie Algol.* 24: 13-32.
- Pinto G., Ciniglia C., Cascone C. and Pollio A. (2007) Species composition of Cyanidiales assemblages in Pisciarelli (Campi Flegrei, Italy) and description of *Galdieria phlegrea* sp. nov., In: J. Seckbach (ed.) *Algae and Cyanobacteria in Extreme Environments*. Springer, The Netherlands, pp. 387-397.
- Potin P., Bouarab K., Kupper F. and Kloareg B. (1999) Oligosaccharide recognition signals and defense reactions in marine plant-microbe interactions. *Curr.Opin. Microbiol.* 2:276–83.
- Prescott G.W. (1962) *Algae of the western Great Lakes area*, revised ed. Brown, Dubuque, IA, 977 pp.
- Prescott G.W. (1978) *How to know the freshwater algae*. Brown, Dubuque, IA.
- Preisig HR (1989) The flagellar base ultrastructure and phylogeny of chromophytes. In: Green JC, Leadbeater BSC and Diver WL (1989) *The Chromophyte Algae*, Clarendon Press, Oxford, 167-187.
- Pringsheim E.G. (1948) Taxonomic Problems in the Euglenineae. *Biological Reviews* 23(1):46–61.
- Pringsheim E.G. (1956) Contributions towards a monograph of the genus *Euglena*. *Nova Acta Leopoldina* 18:1–168.
- Proskauer J. (1950) On Prasinocladus. *Am. J. Bot.* 37:59–66.
- Pueschel C.M. and Korb R.E. (2001) Storage of nitrogen in the form of protein bodies in the kelp *Laminaria solidungula*. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 218:107-114.
- Puschner B., Galey F.D., Johnson B., Dickie C.W., Vondy M., Francis T., Holstege D.M. (1998) Blue-green algae toxicosis in cattle. *J.Am.Vet.Med. Ass.* 213: 1605-7, 1571.

- Rai A.N. (1990) Cyanobacteria in Symbiosis. In: Rai AN (ed) CRC Handbook of Symbiotic Cyanobacteria, pp 1-7. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Rai C.K. and Misra P.K. (2012): Taxonomy and Diversity of genus *Pediastrum* Meyen (Chlorophyceae, Algae) in East Nepal. *Our nature* 10: 167-175.
- Rawlence D.J. (1972) An ultra-structural study of the relationship between rhizoids of *Polysiphonia lanosa* (L.) Tandy (Rhodophyceae) and the tissue of *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis (Phaeophyceae). *Phycologia* 11:279-90.
- Rawlence D.J. (1973) Some aspects of the ultrastructure of *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis (Phaeophyceae, Fucales) including observations on cell plate formation. *Phycologia* 12:17-28.
- Ray S.M. and Wilson W.B. (1957) Effects of unialgal and bacteria-free cultures of *Gymnodinium breve* on fish. *Fish Wildlife Serv.*, 57: 469-496.
- Reynolds C.S. and Walsby A.E. (1975) Water-blooms. *Biological Reviews* 50: 437-481.
- Reynolds C.S. (1984) Phytoplankton periodicity: the interactions of form, function and environmental variability. *Freshwater Biol.*, 14: 111-142.
- Richmond A. (1983) Phototrophic microalgae. In: Rehm and Feed (eds): Biotechnology, Vol.3, Verlag Chemie, Weinheim, p.109.
- Rodrigue D.C., Etzel R.A., Hall S., de Porras E., Velasquez O.H., Tauxe R.V., Kilbourne E.M. and Blake P.A. (1990) Lethal paralytic shellfish poisoning in Guatemala. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene* 42, 267-271.
- Roelke D., Grover J., Rower B., Brooks W., Glass J., Buzan D., Southard G., Efries L., Gable G., Wade L., Byrd M. and Elson J. (2011) A decade of fish-killing *Prymnesium parvum* blooms in Texas: roles of inflow and salinity. *Journal of Plankton Research* 33(2), 243-253.
- Roger P.A. and Kulasooriya S.A. (1980) Blue-green Algae and Rice. International Rice Research Institute, PO Box 933, Manila, Philippines.
- Ronning K., Beliveau E., McCaffery E., Omlor S. and Rosenblum E. (2013) Defining phylogenetic relationships of Ochrophyta using 18S rRNA: Existence of three major clades in which Bacillariophyta is basal. *Euglena* 2013: 52-59.
- Rother J.A., Aziz A., Karim N.H. and Whitton B.A. (1988) Ecology of deep-water rice-fields in Bangladesh. 4. Nitrogen fixation by blue-green algal communities. *Hydrobiologia* 169: 43-56.
- Round F.E. (1971) The growth and succession of algal populations in freshwaters. *Mitt. Intern. Verein Limnol.*, 19: 70-99.
- Round F.E. (1981) The ecology of algae. Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK.
- Round F.E. (1984) The systematics of the Chlorophyta: an historical review leading to some modern concepts [the taxonomy of the Chlorophyta III]. In: Systematics of the Green Algae, pp. 1–28. Irvine, D. E. G. and John, D. M., Eds., Academic Press, London.
- Round F.E., Crawford R.M. and Mann D.G. (1990) The Diatoms. Biology and Morphology of the Genera. *Cambridge University Press, Cambridge*, 747 pp.

- Round F.E. and Crawford R.M. (1990) Phylum Bacillariophyta. In: Margulis, Corliss, Melkonian and Chapman (eds): Handbook of Protocista, Jones & Bartlett, Boston, 574-596.
- Ruetzler K. (1988) Mangrove sponge disease induced by cyanobacterial symbionts: Failure of a primitive immune system? *Dis. Aquat. Org.* 5: 143-149.
- Runnegar M., Berndt N. and Kaplowitz N. (1995) Microcystin uptake and inhibition of protein phosphatase - effects of chemoprotectants and self-inhibition in relation to known hepatic transporters. *Toxicol. Appl. Pharmacol.* 134: 264-272.
- Sacramento A.T., Garcia-Jimenez P., Alcazar R., Tiburcio A.F. and Robaina R.R. (2004) Influence of polyamines on the sporulation of *Grateloupia* (Halymeniaceae, Rhodophyta). *J. Phycol.* 40:887-94.
- Saito A., Suetomo Y., Arikawa M., et al. (2003) Gliding movement in *Peranema trichophorum* is powered by flagellar surface motility. *Cell Motil. Cytoskel.* 55:244-53.
- Santore U.J. (1982) Comparative ultrastructure of two members of the Cryptophyceae assigned to the genus *Chroomonas* - with comments on their taxonomy. *Arch. Protistenk.* 125: 5-29.
- Sandgren C.D. (1981) The ecology of chrysophyte flagellates: their growth and perennation strategies as freshwater phytoplankton. In: Sandgren CD (ed) (1981) Growth and Reproductive Strategies of Freshwater Phytoplankton, Cambridge University Press, 9-104.
- Saunders G.W. and Druehl L.D. (1992) Nucleotide sequences of the small-subunit ribosomal RNA genes from selected Laminariales (Phaeophyta). Implications for kelp evolution. *J. Phycol.* 28:544-549.
- Satpati G. and Pal R. (2016) New and rare records of filamentous green algae from Indian Sundarbans Biosphere Reserve. *J. Algal Biomass Utiln.* 7(2):159-175.
- Sarojini Y. (1994) Composition, abundance and distribution of phytoplankton in sewage and receiving harbor water at Visakhapatnam. *Phykos* 33:137-146.
- Saw J.H.W., Schatz M., Brown M.V., Kunkel D.D. and Foster J.S. (2013) Cultivation and complete genome sequencing of *Gloeobacter kilaueensis* sp. nov., from a Lava Cave in Kilauea Caldera, Hawaii. *PLoS ONE* 8(10):e76376.
- Scheffer M., Rinaldi S., Gragnani A., Mur L. and Nes S. (1997) On the dominance of filamentous cyanobacteria in shallow, turbid lakes. *Ecology* 78:72-282.
- Schloesser R.E. and Blum J.L. (1980) *Sphacelaria lacustris* sp. nov., a freshwater brown alga from Lake Michigan. *J. Phycol.* 16:201-7.
- Scott J., Bosco C., Schornstein K. and Thomas J. (1980) Ultrastructure of cell division and reproductive differentiation of male plants in the Florideophycidae (Rhodophyta): Cell division in Polysiphonia. *J. Phycol.* 16:507-24.
- Schwartz A. (2007) F. E. Fritsch, the Structure and Reproduction of the Algae Vol. I/II. XIII und 791, XIV und 939 S., 245 und 336 Abb., 2 und 2 Karten.
- Schwimmer M. and Schwimmer D. (1962) The role of algae and plankton in Medicine. Grune and Stratton.

- Sekiguchi H., Moriya M., Nakayama T. and Inouye I. (2002) Vestigial chloroplasts in heterotrophic stramenopiles *Pteridomonas danica* and *Ciliophrys infusionum* (Dictyochophyceae). *Protist* 153:157–67.
- Serrao E.A., Pearson G., Kautsky M. L. and Brawley S.H. (1996) Successful external fertilization in turbulent environments. *Proc. Natl. Acad. Sci., USA* 93:5286-90.
- Shakhmatov A., Pavlovskiy E. and Paukov A. (2018) Desmid algae (Charophyta: Conjugatophyceae) of Ekaterinburg, Middle Urals, Russia. *Folia Cryptog. Estonica*, Fasc. 55:7–15.
- Sheath R.G. and Hambrook J.A. (1988) Mechanical adaptation to flow in fresh water algae. *J. Phycol.* 24:106-11.
- Sheath R.G. and Wehr J.D. (2015) Introduction to freshwater algae. In: Freshwater algae of North America (Wehr, Sheath and Kociolek eds), Academic Press, 1-11.
- Shelef G. and Soeder C. (1980) Algae Biomass: Production and Use. Elsevier, Amsterdam.
- Silva F. and Felisberto S. (2015) *Euastrum* and *Micrasterias* (family Desmidiaceae) in lentic tropical ecosystem, Brazil. *Biota Neotropica* 15(1): 1-12.
- Simons A., Van Beem A. and De Vries P. (1986) Morphology of the prostrate thallus of *Stigeoclonium* (Chlorophyceae, Chaetophorales) and its taxonomic implications. *Phycologia* 25(2):210-220.
- Sjotun K. and Schoschina E.V. (2002) Gametophytic development of *Laminaria* spp. (Laminariales, Phaeophyta) at low temperature. *Phycologia* 41:147–152.
- Skuja H. (1938) Comments on fresh-water Rhodophyceae. *Bot. Rev.* 4:665-76.
- Smit A.J. (2004) Medicinal and pharmaceutical uses of seaweed natural products: a review. *J. Appl. Phycol.* 16:245-62.
- Smith G.M. (1938) *Cryptogamic Botany*, Vol. 1. New York: McGraw-Hill.
- Smith G.M. (1969) *Marine Algae of the Monterey Peninsula, California*. 2nd edn. Stanford, Calif.: Stanford University Press.
- Smith M.J., Eaglesham G.K., Shaw G.R., Chiswell R.K., Norris R.L., Seawright A.A. and Moore M.R. (1998) The cyanotoxin cylindrospermopsin, produced by *Aphanizomenon ovalisporum* in Australia. In: Carmichael WW and Paerl HW (eds) (1998) Abstracts, 4th International Conference on Toxic Cyanobacteria, Beaufort, North Carolina: 48.
- Soeder C.J. (1980) The scope of microalgae for food and feed. In: Shelef and Soeder (eds): Algae Biomass, Elsevier, Amsterdam, 9-20.
- Sorokovikova E., Tikhonova I., Belykh O., Klimenkov I. and Likhoshwai E. (2008) Identification of two cyanobacterial strains isolated from the Kotelnikovskii Hot Spring of the Baikal Rift. *Microbiology* 77(3): 365-372.
- Spaulding S., McKnight M., Smith R. and Dufford R. (1994) Phytoplankton population dynamics in perennially ice-covered Lake Fryxell, Antarctica. *Journal of Plankton Research* 16:527–541.
- Spero H.J. (1982) Phagotrophy in *Gymnodinium fungiforme* (Pyrrophyta): the peduncle as an organelle of ingestion. *J. of Phycology* 18: 356-360.

- Stancheva R., Hall J., McCourt R. and Sheath R. (2013) Identity and phylogenetic placement of *Spirogyra* species (Zygnematophyceae, Charophyta) from California streams and elsewhere. *J. of Phycology* 49, 588-607.
- Stanley S.M. (1979) *Macroevolution*. San Francisco: W. H. Freeman.
- Stein J.R. (1975) Freshwater algae of British Columbia: The lower Fraser Valley. *Syesis* 8:119–184.
- Steinberg C.E.W., Schafer H., Beisker W. and Bruggemann R. (1998) Deriving restoration goals for acidified lakes from a taxonomic phytoplankton studies. *Restoration Ecology* 6: 327-335.
- Stratmann J., Paputsoglu G. and Oertel W. (1996) Differentiation of *Ulva mutabilis* (Chlorophyta) gametangia and gamete release are controlled by extracellular inhibitors. *J. Phycol.* 32:1009–21.
- Sturch H. H. (1926) *Choreocolax polysiphoniae* Reinsch. *Ann. Bot.* 40:585-605.
- Sunesson S. (1937) Studien uber die Entwicklungsgeschichte der Corallinaceen. *Lunds Univ. Arsskr. N.F. II* 33, No. 2:1-132.
- Svirčev Z. (2005) Mikroalge i cijanobakterije u biotehnologiji. PMF Novi Sad, Alfa '94, 221 pp.
- Svirčev Z, Krstić S, Miladinov-Mikov M, Baltić V and Vidović M (2009) Freshwater cyanobacterial blooms and primary liver cancer epidemiological studies in Serbia. *Journal of Environmental Science and Health, Part C*, 27, 1-20.
- Svirčev Z., Krstić S. and Važić T. (2014): The philosophy and applicability of ecoremediations for the protection of water ecosystems. *Acta geographica Slovenica*, 54-1, 179–188.
- Svirčev Z., Lalić D., Savić G., Tokodi N., Drobac D., Chen L., Meriluoto J. and Codd G.A. (2019) Global geographical and historical overview of cyanotoxin distribution and cyanobacterial poisonings. *Archives of Toxicology* 93:2429-2481.
- Swale EMF and Belcher JH (1963) Morphological observations on wild and cultured material of *Rhodochorton investiens* (Lenormand) nov. comb. (*Balbiana investiens* (Lenorm.) Sirodot). *Ann. Bot.* 27:281-90.
- Tafresh A.H. and Shariati M. (2009) *Dunaliella* biotechnology: methods and applications. *J. Appl. Microbiol.* 107: 14–35.
- Tappan H. (1980) *The Paleobiology of Plant Protists*. W.H. Freeman and Company, San Francisco, U.S.A., 1028pp. 3
- Taylor W. R. (1960) *Marine Algae of the Eastern Tropical and Subtropical Coasts of the Americas*. Ann Arbor: University of Michigan Press.
- Trainor F. R. (1970) Survival of algae in a desiccated soil. *Phycologia* 9:111-113.
- Trench R.K. and Blank R.J. (1987) *Symbiodinium microadriaticum* Freudentahl, *S.goreauii*, sp.nov., *S.kawagutii* sp.nov. and *S.pilosum* sp.nov.: gymnodinioid dinoflagellate symbionts of marine invertebrates. *J.Phycol.*, 23: 469-481.
- Tseng C.K. (1981) Commercial cultivation. In *The Biology of Seaweeds*, ed. C. S. Lobban, and M. J. Wynne, pp. 680–725. Berkeley and Los Angeles: Univ. Calif. Press.

- Turmel M., Otis C., Lemieux C. (2009) 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.* 26:2317–2331.
- Yoon H.S. and Golden J.W. (1998) Heterocyst pattern formation controlled by a diffusible peptide. *Science* 282:935-938.
- Unson M.D. and Faulkner D.J. (1993) Cyanobacterial symbiont biosynthesis of chlorinated metabolites from *Dysidea herbacea*. *Experimentia* 49:349-353.
- Van den Hoek C., Mann D.G. and Jahns H.M. (1995) *Algae - an Introduction to Phycology*. Cambridge University Press, California, 622 pp.
- Van den Hoek C., Stam W.T. and Olsen J.L. (1988) The emergence of a new chlorophyten system, and Dr. Kornmann's contribution thereto. *Helgol. Meeresunters.* 42: 339–383.
- Van Liere L. and Walsby A.E. (1982) Interactions of cyanobacteria with light. In: Carr NG and Whitton BA (eds) *The Biology of Cyanobacteria*, 9-45. Blackwell, Oxford, and Univ. California Press, Berkeley.
- Verbruggen H., Ashworth M., LoDuca S.T., Vlaeminck C., Cocquyt E., Sauvage T., Zechman F.W., Littler D.S., Littler M.M., Leliaert F. and De Clerck O. (2009) A multi-locus time-calibrated phylogeny of the siphonous green algae. *Mol. Phylogenet. Evol.* 50: 642–653.
- Vincent W.F. (2000) Cyanobacterial dominance in the polar regions. In: Whitton, B.A., and M. Potts (eds.), *The Ecology of Cyanobacteria: Their Diversity in Time and Space*, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, pp. 321–340.
- Ward D. and Castenholz R. (2001) Cyanobacteria in Geothermal Habitats. In: Whitton B. and Potts M. (eds.) *The Ecology of Cyanobacteria - Their Diversity in Time and Space*, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- Watanabe S., Kuroda N. and Maiwa F. (2001) Phylogenetic status of *Helicodictyon planctonicum* and *Desmochloris halophila* gen. et comb. nov. and the definition of the class Ulvophyceae (Chlorophyta). *Phycologia* 40:421–34.
- Wehr J. and Heath R. (eds.) (2003) *Freshwater algae of North America*. Academic Press, Elsevier, New York, 935 pp.
- Werner D. (1977) Introduction with a note on taxonomy. In: Werner (ed). *The Biology of Diatoms*, Blackwell, Oxford, 1-17.
- Wetzel R.G. (1983) *Limnology*. Saunders College Publishing, Philadelphia, Pennsylvania.
- WFD (2000) *Water Framework Directive 2000/60/EC - "Directive of the European Parliament and of the Council establishing a framework for the Community action in the field of water policy"*, Geneva.
- White H.H. (1979) Dinoflagellate luminescence and ingestion rates of herbivorous zooplankton. *J.Exp.Mar.Biol.Ecol.*, 36: 217-224.
- Whitton B.A. (1992) Diversity, ecology, and taxonomy of the cyanobacteria. In: Mann NH and Carr NG (eds) *Photosynthetic Prokaryotes*, pp 1-51. Plenum, New York.
- Whitton B. and Potts M. (eds.) (2001) *The Ecology of Cyanobacteria - Their Diversity in Time and Space*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.

- Whitton B.A. and Roger P.A. (1989) Use of blue-green algae and *Azolla* in rice culture. In: Campbell R and Macdonald RM (eds) *Microbial Inoculation of Crop Plants*. Special Publication of the Society for General Microbiology 25, 89-100. IRL Press at Oxford U.P., Oxford, N.Y., Tokyo.
- World Health Organization (WHO). *Guidelines for drinking water quality*. 2nd ed. Addendum to Vol. 2. Geneva: WHO; 1998.
- Wilkinson C.R. (1992) Symbiotic interactions between marine sponges and algae. In: Reisser W (ed) *Algae and Symbioses: Plants, Animals, Fungi, Viruses. Interactions Explored* pp 112-151. Biopress Ltd., Bristol.
- Wilson S.M., West J.A. and Pickett-Heaps J.D. (2003) Time-lapse video microscopy of fertilization and the actin cytoskeleton in *Murrayella pericladus* (Rhodomelaceae, Rhodophyta). *Phycologia* 42:638-45.
- Winands A. and Wagner G. (1996) Phytochrome of the green alga *Mougeotia*: cDNA sequence, autoregulation and phylogenetic position. *Plant Mol. Biol.* 32:589–597.
- Wolk C.P., Ernst A. and Elhai J. (1994) Heterocyst metabolism and development. In: Bryant DA (ed.) *The Molecular Biology of Cyanobacteria*, pp 769-823. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- Wood R.D. and Imahori K. (1965) *A Revision of the Characeae*, vol. 1, Cramer, Weinheim, Germany.
- Wray J.L. (1977) *Calcareous Algae*. Amsterdam: Elsevier.
- Wustman B., Melkonian M. and Becker B. (2004) A study of cell wall and flagella formation during cell division in the scaly green alga *Scherffelia dubia* (Chlorophyta). *Journal of Phycology* 40, 895-910.
- Yan T. and Zhou M. (2004) Environmental and health effects associated with Harmful Algal Bloom and Marine Algal Toxins in China. *Biomedical and Environmental Sciences* 17, 165-176.
- Yamaguchi H., Suda S., Nakayama T., Pienaar R., Chihara M., Inouye I. (2011) Taxonomy of *Nephroselmis viridis* sp. nov. (Nephroselmidophyceae, Chlorophyta), a sister marine species to freshwater *N. olivacea*. *J. Plant Res.* 124:49–62.
- Yamaguchi A., Yubuki N. and Leander B. (2012) Morphostasis in a novel eukaryote illuminates the evolutionary transition from phagotrophy to phototrophy: description of *Rapaza viridis* n.gen. et sp. (Euglenozoa, Euglenida). *BMC Evolutionary Biology* 12:29, 16pp.
- Yoon H.S., Hackett J.D., Ciniglia C., Pinto G. and Bhattacharya D. (2004) A molecular timeline for the origin of photosynthetic eukaryotes. *Mol. Biol. Evol.* 21:809-18.
- Yoon H.S., Hackett J.D., Ciniglia C., Pinto G. and Bhattacharya D. (2004) A molecular timeline for the origin of photosynthetic eukaryotes. *Mol. Biol. Evol.* 21: 809–818.
- Yoon H.S., Muller K.M., Sheath R.G., Ott F.D. and Bhattacharya D. (2006) Defining the major lineages of red algae (Rhodophyta). *J. Phycol.* 42: 482-492.

- Yoshii Y., Takaichi S., Maoka T. and Inouye I. (2003) Photosynthetic pigment composition in the primitive green alga *Mesostigma viride* (Prasinophyceae): phylogenetic and evolutionary implications. *J. Phycol.* 39:570-6.
- Zakrys B. and Walne P.L. (1994) Floristic, taxonomic and phytogeographic studies of green Euglenophyta from the Southeastern United States, with emphasis on new and rare species. *Algol. Studies* 72:71–114.
- Zimmerman W., Metting B. and Rayburn W. (1980) The occurrence of blue-green algae in silt loams of Whitman County, Washington. *Soil Sci.* 130:11-18.

СОДРЖИНА

ВОВЕД ВО СИСТЕМАТИКА	1
Таксони и таксономски категории	4
Општи карактеристики на алгите	9
Исхрана на алгите	12
Градба на клетките кај алгите	18
Морфолошка организација на алгите	28
Размножување и циклуси на развој кај алгите	33
Потекло, еволуција и филогенија на алгите	39
Филогенетски врски помеѓу алгите и вишите (васкуларни) растенија	43
ТИП СУАНОРФУТА (сино-зелени алги)	44
Општи карактеристики	44
Еколошки и биолошки одлики	56
Филогенија, еволуција и значење	70
Класификација	75
Поткласа Cyanophycidae	76
Ред Chroococcales	76
Поткласа Gloeobacteriophycidae	80
Поткласа Synechococcophycidae	81
Ред Synechococcales	81
Ред Pseudanabaenales	83
Поткласа Nostocophycidae	85
Ред Nostocales	85
Поткласа Oscillatoriophycidae	91
Ред Oscillatoriales	91
Ред Spirulinales	95
ТИП PROCHLOROPHYTA (примитивни зелени алги)	99
ТИП GLAUCOPHYTA (глаукофитни алги)	101
ТИП DINOPHYTA (PYRROPHYTA – огнени алги)	104
Општи карактеристики	104
Еколошки и биолошки одлики	111
Филогенија, еволуција и значење	113
Класификација	114
Класа Cryptophyceae	115
Класа Dinophyceae (динофлагелати)	116
Ред Gymnodiniales	117
Ред Peridinales	118
Ред Phytodiniales (Dinococcales)	121
Ред Dinamoebidales	122
Тип CHRYSOPHYTA (златни алги)	124
Општи карактеристики	124
Еколошки и биолошки одлики	130
Филогенија и еволуција	131
Класификација	131

Класа Chryomonadophyceae	131
Поткласа Chryomonadophycidae	131
Поткласа Coccolithophoridae - коколити	133
Поткласа Silicoflagellatophycidae - силикофлагелати	134
Класа Chrisopodophyceae	134
Класа Chrisocapsophyceae	135
Класа Chrysosphaerophyceae	136
Класа Chrysotrichophyceae	136
Тип BACILLARIOPHYTA (силикатни алги, дијатомеи)	139
Општи карактеристики	139
Еколошки и биолошки одлики	152
Филогенија и еволуција	153
Класификација	154
Класа Centrophyceae	155
Поткласа Thalassiosirophycidae	155
Ред Thalassiosirales	155
Поткласа Coscinodiscophycidae	156
Ред Coscinodicales	156
Поткласа Biddulphiophycidae	157
Ред Biddulphiales	157
Поткласа Rhizosoleniophycidae	158
Поткласа Chaetocerotophycidae	158
Класа Pennatophyceae	159
Поткласа Fragilariophycidae (Araphales)	159
Ред Fragilariales	160
Ред Tabelariales	162
Поткласа Eunotiophycidae (Monoraphales)	162
Ред Eunotiales	162
Поткласа Bacillariophycidae	163
Ред Achnanthales (Monoraphales)	163
Поткласа Bacillariophycidae (Diraphales)	165
Ред Symbellales	165
Ред Naviculales	167
Ред Bacillariales (Aulonoraphales)	170
Тип RHAEOPHYTA (кафеави алги)	180
Општи карактеристики	180
Еколошки и биолошки одлики	186
Филогенија и еволуција	187
Класификација	188
Класа Ectocarpophyceae	188
Ред Ectocarpales	188
Ред Sphacerialiales	190
Ред Cutleriales	190
Ред Dictyotales	192
Класа Laminariophyceae	193
Ред Chordariales	194

Ред Desmarestiales	194
Ред Laminariales	195
Класа Fucophyceae	199
Ред Fucales	199
Тип RHODOPHYTA (црвени алги)	209
Општи карактеристики	209
Еколошки и биолошки одлики	217
Филогенија и еволуција	221
Класификација	222
Поттип Cyanidiophytina	222
Класа Cyanidiophyceae	222
Ред Cyanidiales	222
Поттип Rhodophytina	223
Класа Bangiophyceae	223
Ред Bangiales	223
Класа Compsorogonophyceae	226
Ред Compsorogonales	226
Класа Florideophyceae	227
Поткласа Ahnfeltiophycidae	228
Ред Acrochaetales	228
Поткласа Nemaliophycidae	229
Ред Nemaliales	229
Ред Batrachospermales	231
Ред Corallinales	233
Ред Gelidiales	236
Ред Ceramiales	237
Тип XANTHOPHYTA (жолто-зелени алги)	243
Општи карактеристики	243
Еколошки и биолошки одлики	248
Филогенија и еволуција	249
Класификација	250
Класа Xanthomonadophyceae	251
Ред Chloroamoebales	251
Класа Xanthopodophyceae	252
Ред Rhizochloridales	252
Класа Xanthocapsophyceae	253
Ред Heterogloaeales	253
Класа Xanthococcophyceae	254
Ред Mischococcales	254
Фамилија Pleurochloridaceae	254
Фамилија Characiopsidaceae	255
Фамилии Gloeopodiaceae, Mischococcaceae, Chloropodiaceae, Centrtractaceae, Ophiocytaceae	256
Класа Xanthotrichophyceae	256
Ред Tribonematales	257
Фамилии Tribonemataceae, Heteropodiaceae	257

Класа Xanthosiphonophyceae	258
Ред Botrydiales	258
Ред Vaucheriales	259
Тип EUGLENOPHYTA (еуглени)	264
Општи карактеристики	264
Еколошки и биолошки одлики	271
Филогенија и еволуција	272
Класификација	274
Класа Euglenophyceae	274
Ред Heteronematales	274
Ред Eutreptiales	275
Ред Euglenales	275
Тип CHLOROPHYTA (зелени алги)	281
Општи карактеристики	281
Еколошки и биолошки одлики	295
Употреба на зелените алги	297
Филогенија и еволуција	298
Класификација	300
Тип Chlorophyta	301
Класа Prasinophyceae	301
Класа Chlorophyceae	305
Ред Volvocales	306
Фамилија Chlamydomonadaceae	307
Фамилија Volvocaceae	310
Ред Tetrasporales	315
Фамилија Tetrasporaceae	316
Фамилија Palmellaceae	317
Ред Prasiolales	317
Ред Chlorellales	319
Ред Trebouxiales	325
Ред Sphaeropleales	326
Ред Chlorosarcinales	328
Ред Chaetophorales	328
Ред Oedogoniales	332
Класа Ulvophyceae	337
Ред Ulotrichales	338
Ред Ulvales	340
Ред Trentepohliales	343
Ред Cladophorales (Siphonocladales)	345
Ред Dasycladales	349
Ред Caulerpales	351
Фамилија Caulerpaceae	356
Тип STREPTOPHYTA (стрептофитни алги)	363
Општи карактеристики	363
Класа Charophyceae	364
Ред Mesostigmales	364

Ред Chlorokybales	365
Ред Klebsormidales	366
Ред Zygnematales	367
Фамилија Zygnemataceae	368
Фамилија Mesotaeniaceae	372
Фамилија Desmidiaceae	373
Ред Coleochaetales	378
Ред Charales	382
Фамилија Characeae	389
Фамилија Feistiellaceae	392
УЛОГА НА АЛГИТЕ ВО БИОСФЕРАТА – ШТЕТНИ АЛГИ	397
УЛОГА НА АЛГИТЕ ВО ВОДЕНИТЕ ЕКОСИСТЕМИ	399
ПРИЧИНИ И ПОСЛЕДИЦИ НА ЕУТРОФИКАЦИЈАТА	400
ШТЕТНИ АЛГИ	404
Морски екосистеми	404
Пресноводни екосистеми	410
ЛИТЕРАТУРА	421



За авторот

Светислав Крстиќ е роден на 7.8.1961 година во Скопје.

Студиите по Биологија ги завршува во 1985 година како најдобар студент на Институтот за биологија при Природно-математичкиот факултет во Скопје. Во 1987 година избран е за асистент на катедрата за Систематика на нижи растенија. Магистрира во 1992 година со темата: „Промените во алгалната микрофлора како индикатор на загадувањето на Анска Река“, додека докторскиот труд под наслов: „Сапробиолошки карактеристики на микрофлората на Река Вардар како индикатор на интензитетот на антропогеното влијание“ успешно го брани во 1995 година. Во 1994 година ја освојува стипендијата на Британскиот Совет и престојува на научна едукација во Институтот за пресноводна екологија во Амблесиде, Обединето Кралство.

Како асистент ја спроведува практичната настава по предметите *Систематика на нижи растенија* и *Биотехнологија* за студентите на Институтот за Биологија, сè до изборот во звањето *доцент*, кога ја презема теориската настава по предметите *Систематика на растенијата* и *Биотехнологија*. Во звањето *редовен професор* е избран во 2005 година.

Автор и коавтор е на повеќе од 100 научни трудови, книги и делови на книги, стручни публикации и извештаи. Долгогодишен претседател на *Друштвото на Биолозите на Македонија*, претседател на *Друштвото на Алгологите на Македонија*, раководител на *Ботаничкиот завод со ботаничка градина* при Институтот за биологија. Областите на истражување опфаќаат: таксономија на алгите (дијатомеи и сино-зелени алги), хидробиологија, биомониторинг, еутрофикација и опасни алги.

Во научната и пошироката јавност познат е како беспопштеден борец за научната вистина и животната средина. Национален координатор на COST акција, член на бројни комисији, работни и кризни групи.

Се служи со македонски, српски и англиски јазик.

Ниту еден дел од оваа публикација не смее да биде репродуциран на било кој начин без претходна писмена согласност на авторот

Е-издание: http://www.ukim.edu.mk/mk_content.php?meni=53&glavno=41