

BOTANIKAI KÖZLEMÉNYEK 103(1): 153–171 (2016)

DOI: 10.17716/BotKozlem.2016.103.1.153

SZEMLE

A *Chlamydomonas* zöldalga nemzetség algáinak szerepe a biotechnológiában és helyük a zöldalgák rendszerébenKATONA Szabina¹, MOLNÁR Zoltán¹ és ÖRDÖG Vince^{1,2}

¹Nyugat-magyarországi Egyetem, Mezőgazdaság- és Élelmiszertudományi Kar,
Növénybiológiai Intézet, 9200 Mosonmagyaróvár, Lucsony u. 15–17.;
szabina.katona@gmail.com

²University of KwaZulu-Natal, School of Biological Sciences, Pietermaritzburg Campus,
3209 Scottsville, Private Bag X 01, South African Republic

Elfogadva: 2016. február 25.

Kulcsszavak: biotechnológia, *Chlamydomonas*, filogenetika, polifázikus megközelítés, taxonómia, zöldalgák.

Összefoglalás: A *Chlamydomonas* az egyik legnagyobb zöldalga nemzetség több mint 800 leírt fajjal. Megközelítőleg 400 törzsük áll rendelkezésre törzsgyűjteményekben és alkalmazható kutatási célokra. A *Chlamydomonas* nemzetség sokoldalú gyakorlati jelentőségére utal, hogy modellszervezetként olyan tudományterületeken alkalmazzák, mint a fotoszintézis kutatás, a genetika, az UV-rezisztencia kérdései, a biogáz- és biodízel-termelés lehetőségei, a hormonkutatás, a mezőgazdaság és a gyógyszerkutatás. A *Chlamydomonas* taxonokat hagyományosan életciklusuk vegetatív szakaszában, morfológiai jellemzőik szerint osztályozzák. Az egysejtű szervezeteket magába foglaló nemzetség alapvető jellemzője a két egyenlő hosszúságú ostor és a sejt térfogatának mintegy felét kitevő kloroplasztisz, amely egy vagy több pirenoidot tartalmaz. Az 1990-es évek óta, a molekuláris markerek filogenetikai elemzésben való alkalmazása bebizonyította, hogy a morfológiai megközelítés nem kielégítő a legtöbb zöldalga, így a *Chlamydomonas* nemzetség esetében sem. Napjainkra kiderült, hogy a nemzetség polifiletikus, ezért alapos felülvizsgálatra van szükség, amelyre a legújabb irányvonal, a polifázikus megközelítés kínál lehetőséget. Utóbbi olyan különböző eljárásokat egyesít magában, mint a morfológiai, citológiai, ultrastrukturális és molekuláris biológiai elemzések. A hagyományos taxonómiát alkalmazó morfológusok több mint 800 *Chlamydomonas* fajt jegyeznek, de a polifázikus megközelítés alkalmazásával ez a szám minden bizonnyal a töredékére, 100–150 taxonra fog csökkenni.

Bevezetés

A zöldalgák az eukarióta fotoautotróf élőlények nagy és sokszínű csoportját alkotják, kezdve az egysejtűektől a többsejtű formáig (BELLINGER és

SIGEE 2010). Zöldalgákat a világon mindenütt találhatunk beleértve olyan élőhelyeket is, mint az északi-sarki és az antarktiszi régiók, az óceánok és az édesvizű tavak, az örök jég és hó felszíne, valamint a különféle talajok a mérsékelt nedves területektől egészen a száraz területekig (PRÖSCHOLD és LELIAERT 2007). Zöldalgák olyan életközösségekben is megtalálhatóak, mint a zuzmók, az egysejtűek és likacsoshéjúak, vagy parazitákként a trópusi növényeken. Egyes becslések szerint legalább 600 nemzetségük és 10 000 fajuk létezik (NORTON et al. 1996).

Alapvető ökológiai funkciójuk a napenergia kémiai energiává való átalakítása. Számos tulajdonságuk van, mely a víz-, talaj- és növényrendszereket befolyásolja és lehetővé teszi gyakorlati felhasználásukat. Extracelluláris poliszacharidok (EPS), például alginátok, agarok, karragének, fukodiánok termelése révén az élelmiszer- és gyógyszeriparban, de más iparágakban is elterjedt a használatuk (MISURCOVA et al. 2012). További gyakorlati jelentőségük, hogy növényi növekedést szabályozó (PGR: Plant Growth Regulator, BARSANTI 2006), illetve antimikrobiális anyagokat is kiválasztanak a környezetbe (PRAKASH et al. 2011).

A *Chlamydomonas* az egyik legnagyobb zöldalga nemzetség több mint 800 leírt fajjal. Megközelítőleg 400 törzs áll rendelkezésre törzsgyűjteményekben és alkalmazható kutatási célokra (PRÖSCHOLD et al. 2001). Hagyományosan a *Chlamydomonas* nemzetség tartalmazza az összes, két azonos hosszúságú és egymás szomszédságában található ostoros egysejtű zöldalgát. A nemzetség képviselői egyetlen kloroplasztiszt tartalmaznak, egy vagy több pirenoiddal (ETTL 1976). A *Chlamydomonas* nemzetség sokoldalú gyakorlati jelentőségére utal, hogy modellszervezetként olyan tudományterületeken alkalmazzák, mint a genetika, a fotoszintézis kutatás, az UV-rezisztencia kérdései, a biogáz- és biodízel-termelés lehetőségei, a hormonkutatás, a mezőgazdaság és a gyógyszerkutatás. A jelen szemleciikk célja ezen algacsoport szerepének és felhasználási lehetőségeinek áttekintése a természettudományos alapkutatás és a biotechnológia területén, valamint taxonómiai helyük bemutatása a rendszertani kutatások legfrissebb eredményei alapján.

A *Chlamydomonas* nemzetség algáinak biotechnológiai kutatása

A Chlamydomonas reinhardtii Dangeard, mint modellorganizmus

A *Chlamydomonas reinhardtii* Dangeard széles körben használt laboratóriumi zöldalga. A hajtásos növényekkel összehasonlítva jelentős előnye, hogy egysejtű, haploid és szervesetlen sókból álló tápközegben is szaporodik, továbbá alternatív szénforrásként acetátot felhasználva, sötétben is képes szaporodni (FUNES et al. 2007). Mint modellszervezet, intenzíven használták és használják a fo-

toszintézis, a légzés, a nitrogén anyagcsere és a csillómozgás tanulmányozására. Rövid életciklusa lehetővé teszi, hogy a genetikai elemzések hatékony eszköze legyen. Az elmúlt 25 évben jelentősen megnövekedett a molekuláris genetikai kutatások száma az algák esetében is. Ennek kiemelkedő példája a *Chlamydomonas* genom projekt, ami a *C. reinhardtii* molekuláris feltérképezéséből, így a teljes génállományának megismeréséből állt (PRÖSCHOLD és LELIAERT 2007).

A *C. reinhardtii* a növényi és állati sejtekben lejátszódó folyamatok vizsgálatához egyaránt modellként szolgál. Kiválóan alkalmas az algaszaporodás, a fotoszintetikus pigmentek és klorofill fluoreszcencia változásainak, valamint az oxidatív stressz hatásainak tanulmányozására. A *C. reinhardtii*-t a lipidanyagcsere-kutatás területén is modellként tartják számon (FAN et al. 2011). A zsírsav-bioszintézis az algasejt kloroplasztiszában és az endoplazmatikus retikulumban (ER) megy végbe, épp úgy, mint a hajtásos növényeknél (ZHANG et al. 2011). BERTALAN et al. (2007) űrkutatási kísérletekben a *C. reinhardtii* II. fotokémiai rendszerének stressztűrését vizsgálta. LEÓN és GALVÁN (1997) kimutatták, hogy a *C. reinhardtii* magas sókoncentrációjú környezetben (200 mM NaCl) glicerint termel, ami ozmószabályozó másodlagos anyagcseretermék.

A *C. reinhardtii* vizsgálata alapjaiban véve mozdította elő tudásunkat a fotoszintézis területén (kloroplasztisz-biogenezis, szerkezeti és funkciós kapcsolatok a fotoszintetikus komplexekben, környezeti szabályozás). A nemzetiség törzsei jó választásnak bizonyultak a hajtásos növényekben lezajló fotoszintézisért felelős gének százainak megértéséhez is (DENT et al. 2001). Ezek egyike például a *Tla1* gén, amely TETALI et al. (2007) vizsgálatai szerint a *C. reinhardtii* fénygyűjtő klorofillantennájának kialakításáért felelős.

Az ultraibolya sugárzás okozta stresszt számos egysejtű alga és vízi élőlény-együttes esetében vizsgálták. Egyes eredmények azt mutatják, hogy a legkülönbözőbb eukarióta élőlényekhez hasonlóan, az algákban is működik egy olyan jelátviteli útvonal, amelyen keresztül ún. ellenőrzési pontok aktiválásával képesek DNS-károsodás esetén a sejtciklus továbbhaladásának megakadályozására. Elsősorban a *C. reinhardtii* UV-sugárzás okozta DNS-károsodásra érzékeny *uvs11* mutáns törzsével folytatott vizsgálatok engednek erre következtetni (SLANINOVÁ et al. 2003).

Élettani kutatások *Chlamydomonas* fajokkal

A *Chlamydomonas eugametos* Moewus és *C. moewusii* Gerloff fajok a DNS-analízis alapján távoli kapcsolatban állnak a *C. reinhardtii* fajjal (BUCHHEIM et al. 1990). Genetikai feltérképezésük már a kezdeti szakaszban abbamaradt, ugyanis a két faj a *C. reinhardtii* fajhoz képest csak korlátozott számú mutánsal rendelkezik (HARRIS 2009). Mindkét faj kloroplasztiszát LEMIEUX et al.

(1985) kiterjedten vizsgálták mind genetikai, mind molekuláris biológiai tekintetben. GOWANS (1976) a *Chlamydomonas eugametos* auxotróf mutánsait vizsgálta. Ezek olyan mutánsok voltak, amelyek fejlődésre csak bizonyos készen kapott anyagok (aminosavak, vitaminok) felvételével képesek (GOWANS 1976).

A *Chlamydomonas monoica* Strehlow homotallikus, azaz magával vagy egy hasonló törzsszel kereszteződni képes szervezet. Ezzel szemben heterotallikus élőlény az, amely önsteril és kompatibilis partnert kíván a reprodukcióhoz. VANWINKLE-SWIFT et al. (1998) e faj szexualitásának genetikai kontrollját, a zoospórák képződését és azok falának szerkezetét vizsgálták. A *Chlamydomonas geitleri* Ettl és *C. noctigama* Korschikoff szintén homotallikus fajok. FRANCOIS és ROBINSON (1988) ezek életciklusát, szaporodását (NECAS et al. 1986) és herbicidekre adott válaszát tanulmányozták.

REMIAS (2010) vizsgálatai a hó vagy jég felszínén is tömegesen elszaporodni képes és vörös elszíneződést okozó *Chlamydomonas nivalis* Wille pigmentösszetételére és fotoszintézisére irányultak megnövekedett UV-sugárzás mellett. Kimutatta, hogy képes tolerálni a rövid időtartamú, ismétlődő UV-B besugárzást. Fotoszintézise egy időre ugyan gyengül, de sejtválaszként karotinoidokat termel, ami pajzsként védi a zöld színtesteket. DUVAL et al. (2000) vizsgálatai fenol vegyületeket, illetve antioxidáns anyagokat mutattak ki a *C. nivalis* fajban UV-sugárzás hatására. A *C. nivalis* kiemelkedően magas karotinoid tartalma nagyban hozzájárul a káros napsugárzással szembeni védekezéshez (BIDIGARE et al. 1993), szükségtelemnévé téve UV-abszorbeáló vegyületek szintézisét. Említésre méltó a „zöld hó” jelenség is, amelyet a sarkkörüli *C. balleniana* Kol et Flint és a Yellowstone Nemzeti Parkból izolált *C. yellowstonensis* Kol idéz elő. Ez utóbbi előfordul a Kaukázusban is, ahol fagypony alatt tenyészik és mozogni is képes (KOL és FLINT 1968). DOLHI et al. (2013) szerint a sarkkörüli *C. raudensis* Ettl jó modell a hidegben, szélsőséges körülmények között végbemenő fotoszintézis megértéséhez. A *C. altera* Skuja szintén kriotoleráns (fagyűrő) faj (HARRIS 2009).

A környezet savasodása miatt olyan fajok kerültek előtérbe, mint a *Chlamydomonas acidophila* Negoro vagy a *C. sphagnophila* Pascher. Ezek az algák képesek belső pH-szintjüket közel semleges szinten tartani, míg a közeg pH-ja, amelyben növekednek, 1,7 és 2,5 között változik (VISVIKI és PALLADINO 2001). VISVIKI és SANTIKUL (2000) a *Chlamydomonas applanata* Pringsheim fajt vizsgálták, amely 3,4 és 8,0 pH-érték között tolerálja környezete kémhatásának változását, növekedési optimuma pedig 7,4 pH-nál van.

Említést érdemelnek a halotoleráns (sótűrő) fajok is, mint például a *Chlamydomonas reginae* Ettl et Green, a *C. pulsatilla* Wollenweber, a *C. angulosa* Dill vagy a *C. provasolii* Lee. Ezeknek a fajoknak a génexpresszióját úgy vizsgálták, hogy közben ozmotikus folyamatoknak és metabolikus stressznek vetették alá őket (TAKEDA et al. 2003, TAMOI et al. 2005, TANAKA et al. 2004).

A biodízel-, a biogáz- és a hidrogéntermelés lehetőségei

Ma már széles körben ismert az a tény, hogy algákból bioüzemanyagokat lehet előállítani. Jelenleg a legtöbb becslés, ami az algák bioüzemanyag-termelési potenciáljára vonatkozik kisléptékű kísérleti adatokból ered. A nagyobb méretű szabad-téri létesítmények vizsgálata is megkezdődött, ahol az algákkal foglalkozó cégek elsősorban a biodízel-termelés hatékonyságát elemzik. Mindemellett, több alapkutatásra volna szükség, hogy jobban megértsük a lipidtermelés biológiai hátterét, és szert tegyünk az optimalizált bioüzemanyag-előállítás képességére (DUBINI 2011).

A mikroalga-termesztést a megvilágítás költségei korlátozzák, ugyanis ez a legdrágább eleme a tenyésztésnek, különösen, ha az zárt foto-bioreaktorban történik. KIM et al. (2014) egy *Chlamydomonas* törzssel végzett kísérleteik során periodikus (villanófényes) megvilágítást alkalmaztak, amivel 63%-os energiamegtakarítást értek el, anélkül, hogy ez a szaporodás vagy a lipidtermelés rovására ment volna. Bár a napfény lényegében ingyenes fényforrás a nyílt algatermesztő rendszerekben, a foto-bioreaktorok messze felülmúlják a nyílt tavi rendszerek termelékenységét, és a tenyészetek szennyeződése is könnyebben elkerülhető (UGWU et al. 2008). Azonban a mikroalgák tömegtermesztésének széles körben történő elterjedését jelentősen korlátozzák olyan problémák, mint a sűrű sejtszuszpenzió okozta fénylimitáció, a monokultúra nehéz fenntartása (vírusok, gombák okozta fertőzés), és más környezeti tényezők szabályozásának hiánya (CHISTI 2007, HU et al. 2008). A heterotróf módon, sötétben is szaporodó *Chlamydomonas* kultúrák költséghatékony, nagy léptékű alternatív termesztési módszert jelenthetnek, mert egyedüli szén- és energiaforrásként hasznosítják a szerves szénvegyületeket. Ezzel a termesztési eljárással kiküszöbölhető a leggyakoribb, fotoautotróf rendszerekben előforduló problémák, de nagyobb sejtsűrűség és termelékenység is jellemzi (RODOLFI et al. 2009).

A mikroalgák által termelt lipidek/zsírsavak a biodízel alapanyagai (olyan vegyületek, amelyekből biokémiai folyamatok során jön létre a végtermék). A mikroalgákból származó nyereséges biodízel-termeléshez ismernünk kell a lipid-bioszintézis folyamatát. Emiatt kezdték vizsgálni a *C. reinhardtii* lipidanyagcserejét (CAGNON et al. 2013). Az algákból előállított biomassza három fontos komponenset tartalmaz: szénhidrátokat, fehérjéket és lipideket/természetes olajokat. Ez utóbbi miatt kerültek a zöldalgák a bioüzemanyag-termelés látókörébe (CHISTI 2007). Gyorsan szaporodnak, általában 24 óránként megduplázzák tömegüket, de egyes képviselőik akár 3,5 óránként is osztódhatnak (SPOLAORE et al. 2006). DENG et al. (2014) kutatásai rámutattak arra, hogy az algasejtek olajtartalmát a *CrPEPCI* gén szabályozza.

A mikroalga-biomasszával való biogáztermelésre vonatkozóan kevés kísérleti adat van, pedig története több mint 50 évre nyúlik vissza, amikor *Scenedesmus*

sp. és *Chlorella* sp. zöldalgák keverékét használták anaerob fermentorok táplálására (WIRTH 2014). A legjobb biogázhozamot a *Chlamydomonas reinhardtii* szubsztrátként való felhasználásakor sikerült elérni (MUSSGNUG et al. 2010). Megfigyelték, hogy a biogázhozam összefüggésben van az alga sejtfalának vastagságával, valamint a szubsztrát minőségével. Az algabiomassza szárítása 20%-al csökkentette a gázhozamot.

A *Chlamydomonas* törzsek képesek hidrogén termelésére. Számos kutató dolgozott a fotobiológiai hidrogénprodukción tanulmányozásán (MELIS et al. 2000, GHIRARDI et al. 2005), a végbemenő folyamatok és enzimek jellemzésén (GREENBAUM 1982, GHIRARDI et al. 2009). Laboratóriumban, tartós fotobiológiai hidrogéntermelést csak a fotoszintetikus O_2 -termelés folyamatos gátlásával sikerült elérni, például a kén megvonásával. Ez a módszer lehetővé tette a folyamatos hidrogéntermelést négy napon keresztül (GREENBAUM 1988). A *Chlamydomonas* törzsek hidrogéntermelésre sötét fermentáción keresztül is képesek (GFELLER és GIBBS 1984). Anaerob fermentációs körülmények között a piruvát oxidációja a piruvát-ferredoxin-oxidoreduktázokkal (PFR) történik. Ez CO_2 -ot, acetyl-CoA-t és redukált ferredoxint (FDX) eredményez, ami elektront szállít a hidrogenáz enzimnek, hogy hidrogént termeljen (GHIRARDI et al. 2009).

A gyógyászati alkalmazás lehetőségei

A *Chlamydomonas reinhardtii* tenyészetekre „fehérje-bioreaktor”-ként is tekinthetünk, ugyanis az általuk termelt rekombináns fehérjék gyógyászati célokat szolgálhatnak (MANUEL et al. 2007). A rekombináns DNS-technológia kidolgozása megteremtette az alapjait annak, hogy a terápiás célra használandó fehérjéket egyszerű mikroorganizmusok által, a fermentáció jól ismert alapelveit alkalmazva termeltessék (MAYFIELD és FRANKLIN 2005). A rekombináns fehérjéket három csoportra oszthatjuk: monoklonális antitestek, vakcinákhoz használt antigének és terapeutikus fehérjék. A monoklonális antitesteknek a rákkutatás területén van jelentős szerepük (TRAN et al. 2009). Az antigéntartalmú vakcinák antitest termelésére serkentik a szervezetet, amely fokozza az immunrendszer működését. A terapeutikus fehérjék betegségek kezelésére szolgálnak (ilyen fehérje például az inzulin a cukorbetegség esetében) (SOLÍS et al. 2011).

A mezőgazdasági alkalmazás lehetőségei

A víz mellett a talaj a legfontosabb élőhely az algák, így a *Chlamydomonas* taxonok számára is (ZENOVA et al. 1995). Mezőgazdasági területeken azért fontosak, mert potenciális nitrogén- és szénforrásként szolgálnak más élőlényeknek. A talaj termőképessége általában javul a talajalgák által termelt szerves anyagoktól. A hajtásos növények számára növekedést elősegítő anyagokat vá-

lasztnak ki, például hormonokat, vitaminokat, aminosavakat és szerves savakat. Jelenlétük stabilizálja a talaj felszínét, és ebből adódóan csökkentik az eróziót (EVANS és JOHANSEN 1999, HU et al. 2004). Néhány talajalga által előállított poliszacharid növeli a talaj aggregációját és vízmegtartó képességét. A talajokon és vízi élőhelyeken kívül, *Chlamydomonas* törzseket izoláltak még szennyvíztározókból, hóból, erdőkből, sivatagokból, tőzegtelepekről, nyirkos falakról, sérült szilfa nedvéből, vulkanikus szigetek mesterséges tavaiból, ágymatracban lévő porból, tetőcserepekről, vaddisznódagonyákból és levegőből 1 km-es magasságból (HARRIS 2009).

A *Chlamydomonas* zöldalga ostorai segítségével vizes közegben úszó, a talajban pedig kúszó mozgásra képes. Amikor ostorai szilárd közeggel érintkeznek (például talajszemcsével), az ostorvégekkel odatapad (BLOODGOOD 1990). Az Egyesült Államokban sikerrel alkalmaztak zselés állagú zöldalgákat (*Chlamydomonas*, *Asterococcus*) mezőgazdasági talajok szerkezetjavítására (METTING és RAYBURN 1983, BARCLAY és LEWIN 1985, METTING 1987). A felszíni talajréteg poliszacharid-tartalma jelentősen nőtt, és bár szabadföldi körülmények között az algaszaporodás csak megfelelő vízellátottság mellett tartható fenn, a zselés állagú zöldalgák és cianobaktériumok talajkondicionálóként történő felhasználása ígéretesnek bizonyult (METTING 1988, ZIMMERMAN 1992, FALCHINI et al. 1996).

A gyorsan szaporodó talajalgák poliszacharidjai fontos talajmegkötő és nedvességátoló hatásuk mellett a foszfát-ionok és mikroelemek hozzáférhetőségének javításával, továbbá a nitrogén tárolásával és lassú felszabadításával járulnak hozzá a talajok biotrágyázásához (PAINTER 1993). Az évenkénti talajoltás a *Chlamydomonas mexicana* Lewin zöldalgával enyhén növelte a talajok szénhidráttartalmát az USA-ban (METTING és RAYBURN 1983). VISVIKI és PALLADINO (2001) a *C. acidophila* Negoro fajon végzett szaporodási és sejttani vizsgálatokat savas körülmények között, ugyanis ez pH 2,0 körül is szaporodik, így elképzelhető savas talajokon történő alkalmazása.

Analitikai mérések eredményei alapján napjainkra nyilvánvalóvá vált, hogy a zöldalgák növényi hormonokat termelnek (ÖRDÖG et al. 2006), amelyek biológiai hatásuk miatt speciális növénykezelésekre használhatók. Alkalmask a transzspiráció csökkentésére, fokozzák a terméskötődést, növelik a levelek klorofilltartalmát, a termés fehérjetartalmát, valamint serkentik a gyökér- és hajtásfejlődést (STIRK et al. 2013a, 2013b). A hormontermelő algák szuszpenziójával kezelt növényeknél javul a termés minősége, nő a termés hozama, sőt növényvédelmi problémákat orvosolhatunk vele (ÖRDÖG et al. 2006). JÄGER et al. (2010) kukorica (*Zea mays* L.) biotesztekkel igazolta a mikroalgák citokinin- és auxinszerű hatását. STIRK et al. (2013a) endogén auxinok és citokininek mennyiségét határozták meg 24 axenikus mikroalga törzsből. STIRK et al. (2013a) két auxin alakot, IAA-t és az IAM-et mérték az említett mikroalga törzsekben.

Tizenkilenc törzsben az IAA akár tízszer nagyobb koncentrációban volt jelen, mint az IAM. Néhány törzsben, pl. az MACC-772 *C. reinhardtii*-ban az IAA nagyon nagy koncentrációban (közel 40 nM g⁻¹ szárazanyag) fordult elő, és az IAA:IAM aránya (214:1) is nagyon magas volt. STIRK et al. (2013b) endogén gibberellinokat és brassinoszteroidokat is kimutattak ugyanennek a 24 zöldalga törzsnek a 4 napos tenyésztéseiben. Ez utóbbi az első közlemény az endogén gibberellinokról, amelyeket sikeresen detektáltak mikroalgákban. A vizsgált törzsekből 18–20 gibberellint mutattak ki. Két brassinoszteroidot, a brassinolidot és a kasztaszteront az összes törzsben megtalálták. Általában a brassinolid a kasztaszteronnál magasabb koncentrációban fordult elő.

A *Chlamydomonas* nemzetség helye az algák rendszerében

A Chlorophyta divízió legnagyobb csoportja a Chlorophyceae osztály, amely körülbelül 350 nemzetséget, köztük a *Chlamydomonas* genust, és mintegy 2500 fajt foglal magába. (PULZ és GROSS 2004). A *Chlamydomonas* nemzetséget (görögül: *chlamys* vagyis köpeny, palást, illetve *monas*, ami magányosat jelent) Ehrenberg nevezte el (EHRENBERG 1833, 1838), amely valószínűleg egyezik az 1786-ban leírt ostoros *Monas*-szal (ETTL 1976).

A *Chlamydomonas* nemzetség a Chlamydomonaceae családba tartozik (UMEN et al. 2011). A nemzetség több mint 800 fajt foglal magában, de mára felismerték, hogy polifiletikus (jellemvonásaik hasonlóak, azok több ősrre vezethetők vissza, a hasonló tulajdonságok egymástól teljesen függetlenül jöttek létre a párhuzamos evolúció során), így a nemzetségnek alapos felülvizsgálatra van szüksége (STERN et al. 2009). A nemzetség jellegzetes és legjobban tanulmányozott képviselőjének, a *C. reinhardtii*-nak a rendszertani helye FREY (2015) szerint a következő:

Birodalom: Eukaryota
 Ország: Viridiplantae
 Törzs: Chlorophyta
 Osztály: Chlorophyceae
 Rend: Chlamydomonadales
 Család: Chlamydomonadaceae
 Nemzetség: *Chlamydomonas*

A *Chlamydomonas* nemzetség rövid jellemzése

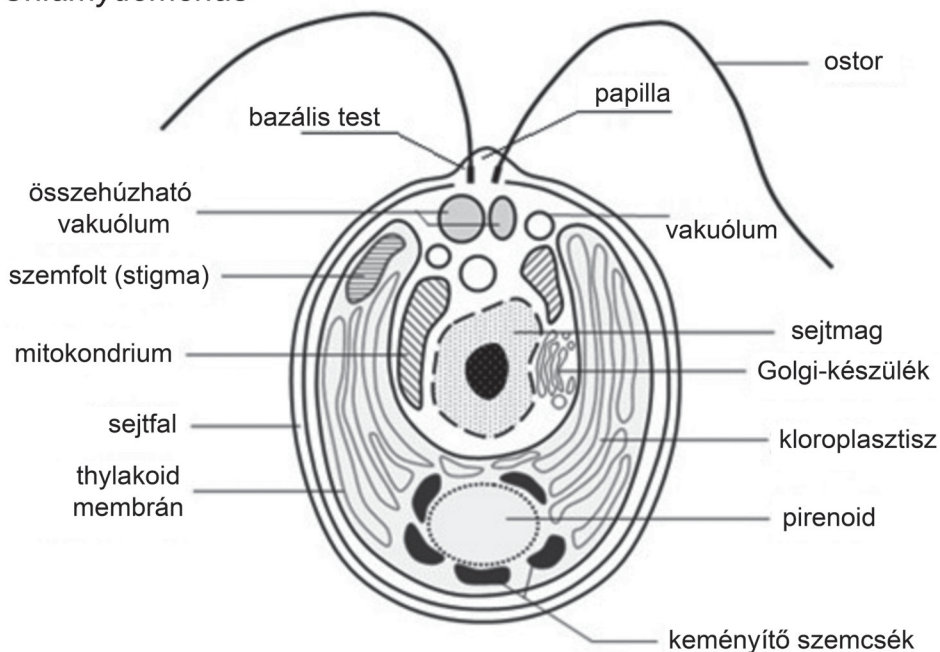
A *Chlamydomonas* taxonok rendszertani besorolására irányuló kezdeti próbálkozások a sejtek színét és fénymikroszkópos morfológiáját vették alapul. Bár ezek továbbra is fontos jellemzők, más szempontok, mint például a fénygyűjtő

pigmentek típusai, sejtfal alkotóelemek és a raktározó anyagok kémiai jellege jobb áttekintést ad a csoportról, ahová a vizsgált minta tartozhat (RICHMOND 2008).

DILL 1895-ben 15 *Chlamydomonas* fajt tartott számon, amelyből hat újnak számított. 1927-re a lista 146 fajra gyarapodott, amelyekre Közép-Európában bukkantak. PASCHER (1927) fajleírásait a szintest alakjára és számára, illetve a pirenoidok elhelyezkedésére alapozta. GERLOFF (1940) további fajokat határozott meg, ezzel az ismert *Chlamydomonas* taxonok száma 321-re emelkedett. ETTL átfogó tanulmánya a „Die Gattung *Chlamydomonas*” (ETTL 1976) már 459 *Chlamydomonas* fajról tesz említést, miközben a *Chloromonas* alnemzetséget külön nemzetséggé nyilvánította. A fennmaradó fajokat 9 csoportba sorolta, amelyeket az alnemzetség helyett Hauptgruppen elnevezéssel illetett, de ez utóbbi elnevezés nem kapott hivatalos taxonómiai rangot (PRÖSCHOLD és SILVA 2007).

A *Chlamydomonas* nemzetség tagjai egysejtű szervezetek két egyenlő hosszúságú elülső ostorral, a papilla (kúp alakú nyúlvány) hiányozhat. Fontos határozójegy még a csésze alakú szintest, amely egy vagy több pirenoidot tartalmaz (1. ábra).

Chlamydomonas



1. ábra. A *Chlamydomonas* morfológiája (Dent et al. 2001)

Fig. 1. Morphology of *Chlamydomonas* (Dent et al. 2001)

A sejtek többnyire 5–10 μm átmérőjűek és körte vagy tojásdad alakúak. A plazmamembránt körülvevő sejtfa glikoprotein-rétegekből áll (STERN et al. 2009). A flagellumok és a bazális testek szerkezetileg és funkcionálisan homológok az állati sejtek csillószőreivel és bazális testeivel, így a *Chlamydomonas* nemzetség kiváló modellként szolgál a sejtstruktúra tanulmányozására (PEDERSEN és ROSENBAUM 2008). A sejt a bazális testek alatt helyezkedik el, míg a sejt dorzális részét egy nagy, csésze alakú kloroplasztisz alkotja, amely a teljes térfogatnak több mint a felét teszi ki. Az ostorok a sejt méretével megegyező hosszúságúak, vagy annál hosszabbak, ritkán rövidebbek, csúcsi helyzetűek. A szemfolt általában középen vagy elől helyezkedik el (ÁCS és KISS 2004). A palmella állapot, mint jellemvonás, szintén említést érdemel. Kedvezőtlen körülmények között a *Chlamydomonas* taxonok elvesztik ostoraikat, és egy zselés anyaggal veszik magukat körül. Ezt követően többszörös osztódással zselés telepet képeznek. A kedvező körülmények beálltával a palmella állapot sejtjei visszanyerik tipikus mozgó alakjukat (SHARMA 1986).

A *Chlamydomonas* egy hatalmas nemzetség nagyszámú leírt fajjal, de sok közülük valószínűleg nem igazi faj (VUUREN et al. 2006). A nemzetség fajait nehéz azonosítani (HARRIS 1989). A *Carteria* nemzetség hasonlít a *Chlamydomonas*-hoz, de négy ostorral rendelkezik. A *Dunaliella* szintén hasonlít a *Chlamydomonas*-hoz, de sejtfa nem erős szerkezetű, és általában a sós tavak rózsaszínes vagy vöröses elszíneződését okozza (BROOK és JOHNSON 2002).

A *Chlamydomonas* taxonok filogenetikai kutatása

Genetikai markernek tekintünk általában minden olyan tulajdonságot, amely felhasználható egy fajra, populációra, illetve egyedre jellemző DNS-bázis-sorrend (szekvencia) azonosítására (mark = megjelöl). Ez a tulajdonság lehet morfológiai bélyeg, köztes anyagcseretermék vagy közvetlenül a DNS bizonyos szakaszai. Ez utóbbi az ún. molekuláris marker (HAJÓSNÉ 1999). A molekuláris markerek alkalmazását a *Chlamydomonas* nemzetség taxonómiájába az 1990-es években vezették be (LEWIS és MCCOURT 2004). Tipikus genetikai markerek a nukleáris riboszóma gének, számos kloroplasztisz gén és a mitokondriális gének (NECAS et al. 1986). A riboszómális DNS kis alegységének (SSU rDNS) filogenetikai elemzése például alátámasztotta az ultrastrukturális adatokon alapuló eredeti feltételezést, amely szerint két fő leszármazási vonal van a zöld növények között (FRIEDL 1997). Ez azt jelenti, hogy körülbelül 700 millió évvel ezelőtt a ma élő összes zöld növény közös őse két fő csoportban fejlődött tovább: az egyik a Chlorophyta törzs (ide tartoznak a *Chlamydomonas* fajok is) a másik pedig a Streptophyta törzs (ide pedig egyebek mellett a szárazföldi növények tartoznak). Mindkét csoport egymástól elkülöníthető számos alaktani, élettani és molekuláris jellemző alapján (BECKER 2013).

A *Chlamydomonas reinhardtii* genomszekvenciáit 2007-ben publikálták (MERCHANT et al. 2007), amely még több ismeretet nyújtott az ostoros zöldalgák rendszerével kapcsolatban. A *Chlamydomonas* nemzetségen elvégzendő genetikai kutatások a közeljövőben is az érdeklődés középpontjában lesznek, mivel betekintést nyújtanak az egysejtű eukarióták rendkívül komplex evolúciójába (PROCHNIK et al. 2010).

Kihívások a *Chlamydomonas* taxonok rendszerezésében

Általánosságban elmondható, hogy a 18S rDNS szekvenálás megkérdőjelezte a *Chlamydomonas* nemzetség morfológiai alapú besorolását. Ugyanakkor számos korábban létrehozott leszármazási vonal határainak felülvizsgálatát is előmozdította (MCCOURT 1995). Tehát, míg az egyetlen génen alapuló összehasonlító tanulmányok elfogadhatóak, azok csak részben valósították meg a legfontosabb zöldalgák közötti leszármazási kapcsolatok megismerését (KIRK 2005). Ezért a közeljövőben olyan vizsgálatokat kell elvégezni, amelyek több fajtól származó több gén bevonásával készülnek, így megbízható filogenetikai eredményt kapunk (LELIAERT et al. 2012).

A nemzetségbe tartozó több száz faj mind egysejtű és két egyenlő hosszúságú ostorral rendelkezik (HARRIS 2009). Ezzel a leírással az a probléma, hogy ezek a jellemzők megtalálhatók sok más taxonban is (PRÖSCHOLD et al. 2001). A közelmúltban az rRNS szekvenanciaanalízist használták, hogy egyértelmű monofiletikus taxonokat határozzanak meg a *Chlamydomonas* nemzetségben belül. A vizsgálat 132 fajt foglalt magában a Chlorophyceae osztályból, és két új nemzetség (*Oogamochlamys* és *Lobochlamys*) elkülönítését eredményezte (PRÖSCHOLD et al. 2001). Fajmeghatározáshoz, a taxonok azonosításához napjainkban a polifázikus (multidiszciplináris) megközelítést említik arany középútként, mivel az a morfológiai, szekvenancia-, illetve ökológiai adatok mellett fiziológiai jellemvonásokat is kombinál (SKALOUD 2008). Másik fontos kérdés a vizsgált minták baktériummentessége, ugyanis a DNS-kivonás, majd a sikeres szekvenanciaanalízis csak axenikus (idegen mikrobáktól mentes) tenyészetek esetében lehetséges (PATRICIO 2013). Az agarlemezes szélesztés célja olyan „vonáskultúra” készítése, melynek eredményeként az inkubálást követően elkülönült telepeket is kapunk. Az ilyen telepek vélhetően egy algasejtből létrejött klóntenyészetek, így azokon már eredményesen elvégezhetőek a molekuláris biológiai vizsgálatok (BLACK 2008).

A polifázikus megközelítés

Egy nemzetség vagy faj taxonómiai revíziójának legfontosabb feladata, hogy figyelembe vegye az alaktani változatosságot eltérő laboratóriumi és környezeti fel-

tételek mellett. Éppen ezért javasolt a polifázikus megközelítés használata, amelynek része a fenotípusos sokféleség és a különböző életszakaszok vizsgálata eltérő laboratóriumi feltételek mellett, továbbá a biokémiai és fiziológiai megközelítések, a filogenetikai koncepciók és a fajkonceptiók összehasonlítása, illetve a multi-gén megközelítés. A polifázikus megközelítés használata választ adhat a taxonómiai kérdésekre, legalábbis nemzetségi és faji szinten. Természetesen nem minden koncepció és módszer megfelelő taxonómiai vizsgálatokra az összes zöldalga esetében (MATSUO et al. 2005). A polifázikus megközelítés képes fajokat és nemzetségeket megkülönböztetni és meghatározni. Ez egyrészt az eddig leírt fajok számának csökkenéséhez vezet, másrészt több, morfológiailag azonosnak tűnő biológiai faj megkülönböztetéséhez járul hozzá. Például a polifázikus megközelítés használatával a korábban meghatározott megközelítőleg 800 *Chlamydomonas* faj száma körülbelül 100–150-re csökkenthető (PRÖSCHOLD és LELIAERT 2007). FAWLEY et al. (2004) rámutattak azonban arra, hogy a zöld mikroalgák biológiai sokfélesége jóval nagyobb a vártnál. Munkájukban 273 törzset izoláltak 93 SSU rDNS szekvenciával négy különböző helyszínről (Észak-Dakota és Minnesota, USA), amelyek közül mindössze négy illeszkedett GenBank-ban közzétett szekvenciákhoz. Ezért ezeket az újonnan izolált törzseket be kell sorolni a rendszerbe a polifázikus megközelítés alkalmazásával. A korábban besorolt élőlényeket szintén (ahogyan és amikor az szükséges) az említett módszerrel újra lehet osztályozni annak érdekében, hogy információt szerezzünk azok aktuális pozíciójáról a mikrobiális világban. Így a jelenlegi technikák lehetővé teszik, hogy a mikrobiológusok megfejték a mikrobák között fennálló természetes filogenetikai kapcsolatokat (PRAKASH et al. 2007).

Köszönetnyilvánítás

Köszönettel tartozom dr. Vörös Lajos professzornak az áttekintés elkészítéséhez nyújtott sokoldalú segítségéért, kritikai észrevételeiért és javaslataiért, amelyek jelentősen hozzájárultak a közlemény minőségének a javításához. A munka a TÁMOP-4.2.2.A-11/1/KONV-2012-0003 „Mikroalga biotechnológia a fenntartható mezőgazdaságban” projekt keretében készült. A projekt az Európai Unió támogatásával, az Európai Szociális Alap társfinanszírozásával valósul meg.

Irodalomjegyzék

- ÁCS É., KISS K. T. (szerk.) 2004: Algológiai praktikum. Eötvös Kiadó, Budapest, 361 pp.
- BARCLAY W. R., LEWIN R. A. 1985: Microalgal polysaccharide production for the conditioning of agricultural soils. *Plant and Soil* 88(2): 159–169. <http://dx.doi.org/10.1007/BF02182443>
- BARSANTI L., GUALTIERI P. 2006: *Algae anatomy, biochemistry, and biotechnology*. CRC Press, Boca Raton, FL, USA.
- BECKER B. 2013: Snow ball earth and the split of Streptophyta and Chlorophyta. *Trends in Plant Science* 18(4): 180–183. <http://dx.doi.org/10.1016/j.tplants.2012.09.010>

- BELLINGER E. G., SIGEE D. C. 2010: Freshwater algae, identification and use as bioindicators. John Wiley & Sons, West Sussex, UK.
- BERTALAN I., ESPOSITO D., TORZILLO G., FARALONI C., JOHANNINGMEIER U., GIARDI M. T. 2007: Photosystem II stress tolerance in the unicellular green alga *Chlamydomonas reinhardtii* under space conditions. *Microgravity Science and Technology* 19(5): 122–127. <http://dx.doi.org/10.1007/BF02919466>
- BIDIGARE R. R., ONDRUSEK M. E., KENNICUTT M. C., ITURRIAGA R. H., HARVEY R., HOHAM H. W., MACKO S. A. 1993: Evidence for a photoprotective function for secondary carotenoids of snow algae. *Journal of Phycology* 29(4): 427–434. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1529-8817>
- BLACK J. G. 2008: Microbiology: principles and explorations. Wiley.
- BLOODGOOD R. A. 1990: Gliding motility and flagellar glycoprotein dynamics in *Chlamydomonas*. In: BLOODGOOD R. A. (ed.) Ciliary and flagellar membranes. Plenum Press, New York and London, pp. 91–128.
- BROOK A. J., JOHNSON L. R. 2002: Order Zygnematales. In: JOHN D. M., WHITTON B. A., BROOK A. J. (eds.) The freshwater algal flora of the British Isles. An identification guide to freshwater and terrestrial algae. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 479–593.
- BUCHHEIM M. A., TURMEL M., ZIMMER, E. A., CHAPMAN R. L. 1990: Phylogeny of *Chlamydomonas* (Chlorophyta) based on cladistic analysis of 18s rRNA sequence data. *Journal of Phycology* 26(4): 689–699. <http://dx.doi.org/10.1111/j.0022-3646.1990.00689.x>
- CAGNON C., MIRABELLA B., NGUYEN H. M., BEYLY-ADRIANO A., BOUVET B., CUINÉ S., BEISSON F., PELTIER G., LI-BEISSON Y. 2013: Development of a forward genetic screen to isolate oil mutants in the green microalga *Chlamydomonas reinhardtii*. *Biotechnology for Biofuels* 6: 178. <http://dx.doi.org/10.1186/1754-6834-6-178>
- CHISTI Y. 2007: Biodiesel from microalgae. *Biotechnology Advances* 25(3): 294–306. <http://dx.doi.org/10.1016/j.biotechadv.2007.02.001>
- DENG X., CAI J., LI Y., FEI X. 2014: Expression and knockdown of the *PEPC1* gene affect carbon flux in the biosynthesis of triacylglycerols by the green alga *Chlamydomonas reinhardtii*. *Biotechnology Letters* 36(11): 2199–2208. <http://dx.doi.org/10.1007/s10529-014-1593-3>
- DENT R., HAN M., NIYOGI K. K. 2001: Functional genomics of plant photosynthesis in the fast lane using *Chlamydomonas reinhardtii*. *Trends in Plant Science* 6(8): 364–371. [http://dx.doi.org/10.1016/S1360-1385\(01\)02018-0](http://dx.doi.org/10.1016/S1360-1385(01)02018-0)
- DILL O. 1895: Die Gattung *Chlamydomonas* und ihre nächsten Verwandten. *Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik* 28: 323–358. pl. 5.
- DOLHI J. M., MAXWELL D. P., MORGAN-KISS R. M. 2013: Review: the Antarctic *Chlamydomonas raudensis*: an emerging model for cold adaptation of photosynthesis. *Extremophiles* 17(5): 711–722. <http://dx.doi.org/10.1007/s00792-013-0571-3>
- DUBINI A. 2011: Green energy: biofuel production from *Chlamydomonas reinhardtii*. *The Biochemical Society* 33(2): 20–23.
- DUVAL B., SHETTY K., THOMAS W. H. 2000: Phenolic compounds and antioxidant properties in the snow alga *Chlamydomonas nivalis* after exposure to UV light. *Journal of Applied Phycology* 11(6): 559–566. <http://dx.doi.org/10.1023/A:1008178208949>
- EHRENBERG C. G. 1833: Dritter Beitrag zur Erkenntnis großer Organisation in der Richtung des kleinsten Raumes. *Abh. Königl. Akad. Wiss. Berlin*: 145–336.
- EHRENBERG C. G. 1838: Die Infusionstierchen als vollkommene Organismen. L. Voss, Leipzig.
- ETTL H. 1976: Die Gattung *Chlamydomonas* Ehrenberg (*Chlamydomonas* und die nächstverwandten Gattungen II). *Beih. Nova Hedwigia* 60: 1–1122.
- EVANS R. D., JOHANSEN J. R. 1999: Microbiotic crusts and ecosystem processes. *Critical Reviews in Plant Sciences* 18(2): 183–225. <http://dx.doi.org/10.1080/07352689991309199>

- FALCHINI L., SPARVOLI E., TOMASELLI L. 1996: Effect of *Nostoc* (Cyanobacteria) inoculation on the structure and stability of clay soils. *Biology and Fertility of Soils* 23(3): 346–352. <http://dx.doi.org/10.1007/BF00335965>
- FAN J., ANDRE C., XU C. 2011: A chloroplast pathway for the de novo biosynthesis of triacylglycerol in *Chlamydomonas reinhardtii*. *FEBS Letters* 585(12): 1985–1991. <http://dx.doi.org/10.1016/j.febslet.2011.05.018>
- FAWLEY M. W., FAWLEY K. P., BUCHHEIM M. A. 2004: Molecular diversity among communities of freshwater microchlorophytes. *Microbial Ecology* 48(4): 489–499. <http://dx.doi.org/10.1007/s00248-004-0214-4>
- FRANCOIS D. L., ROBINSON G. G. C. 1988: Indices of triazine toxicity in *Chlamydomonas geitleri* Ettl. *Aquatic Toxicology* 16(3): 205–227. [http://dx.doi.org/10.1016/0166-445X\(90\)90038-Q](http://dx.doi.org/10.1016/0166-445X(90)90038-Q)
- FREY W. (ed.) 2015: Syllabus of Plant Families – A. Engler’s Syllabus der Pflanzenfamilien Part 2/1: Photoautotrophic eukaryotic Algae Glaucocystophyta, Cryptophyta, Dinophyta/Dinozoa, Haptophyta, Heterokontophyta/Ochrophyta, Chlorarachniophyta/Cercozoa, Euglenophyta/Euglenozoa, Chlorophyta, Streptophyta p.p. J. Cramer in der Gebr. Borntraeger Verlagsbuchhandlung, Stuttgart, Germany, 324 pp.
- FRIEDL T. 1997: The evolution of the green algae. *Plant Systematics and Evolution* 11(suppl.): 87–101. http://dx.doi.org/10.1007/978-3-7091-6542-3_4
- FUNES S., LARS-GUNNAR F., GONZÁLEZ-HALPHEN D. 2007: *Chlamydomonas reinhardtii*: the model of choice to study mitochondria from unicellular photosynthetic organisms. *Methods in Molecular Biology* 372: 137–149. http://dx.doi.org/10.1007/978-1-59745-365-3_10
- GERLOFF J. 1940: Beiträge zur Kenntnis der Variabilität und Systematik der Gattung *Chlamydomonas*. *Archiv für Protistenkunde* 94: 311–502.
- GFELLER R. P., GIBBS M. 1984: Fermentative metabolism of *Chlamydomonas reinhardtii*. *Plant Physiology* 75(1): 212–218. <http://dx.doi.org/10.1104/pp.75.1.212>
- GHIRARDI M. L., DUBINI A., YU J., MANESS P. C. 2009: Photobiological hydrogen-producing systems. *Chemical Society Reviews* 38: 52–61. <http://dx.doi.org/10.1039/B718939G>
- GHIRARDI M. L., KING P. W., POSEWITZ M. C., MANESS P. C., FEDOROV A., KIM K., COHEN J., SCHULTEN K., SEIBERT M. 2005: Approaches to developing biological H₂-photoproducing organisms and processes. *Biochemical Society Transactions* 33(1): 70–72. <http://dx.doi.org/10.1042/BST0330070>
- GOWANS C. S. 1976: Genetics of *Chlamydomonas moewusii* and *Chlamydomonas eugametos*. In: LEWIN R. A. (ed.) *The genetics of algae*. Blackwell Scientific, Oxford, pp. 145–173.
- GREENBAUM E. 1982: Photosynthetic hydrogen and oxygen production: kinetic studies. *Science* 215: 291–293. <http://dx.doi.org/10.1126/science.215.4530.291>
- GREENBAUM E. 1988: Energetic efficiency of hydrogen photoevolution by algal water splitting. *Biophysical Journal* 54(2): 365–368. [http://dx.doi.org/10.1016%2FS0006-3495\(88\)82968-0](http://dx.doi.org/10.1016%2FS0006-3495(88)82968-0)
- HAJÓSNE DR. NOVÁK M. 1999: Genetikai variabilitás a növénynevelésben. *Mezőgazda Kiadó, Budapest*.
- HARRIS E. H. 1989: *The Chlamydomonas sourcebook*. Academic Press, San Diego, California.
- HARRIS E. H. 2009: *The Chlamydomonas sourcebook* (second edition). Introduction to *Chlamydomonas* and its laboratory use, vol. 1. Academic Press, San Diego.
- HU C. X., ZHANG D. L., LIU Y. D. 2004: Research progress on algae of the microbial crusts in arid and semiarid regions. *Progress in Natural Science* 14(4): 289–295. <http://dx.doi.org/10.1080/10020070412331343501>
- HU Q., SOMMERFELD M., JARVIS E., GHIRARDI M., POSEWITZ M., SEIBERT M., DAZRINS A. 2008: Microalgal triacylglycerols as feedstocks for biofuel production: perspectives and advances. *The Plant Journal* 54(4): 621–639. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-313X.2008.03492.x>

- JÄGER K., BARTÓK T., ÖRDÖG V., BARNABÁS B. 2010: Improvement of maize (*Zea mays* L.) anther culture responses by algae-derived natural substances. *South African Journal of Botany* 76(3): 511–516. <http://dx.doi.org/10.1016/j.sajb.2010.03.009>
- KIM C. W., MOON M., PARK W., YOO G., CHOI Y., YANG J. 2014: Energy-efficient cultivation of *Chlamydomonas reinhardtii* for lipid accumulation under flashing illumination conditions. *Biotechnology and Bioprocess Engineering* 19(1): 150–158. <http://dx.doi.org/10.1007/s12257-013-0468-0>
- KIRK D. L. 2005: A twelve-step program for evolving multicellularity and a division of labor. *Bioessays* 27(3): 299–310. <http://dx.doi.org/10.1002/bies.20197>
- KOL E., FLINT E. A. 1968: Algae in green ice from the Balleny Islands, Antarctica. *New Zealand Journal of Botany* 6(3): 249–261. <http://dx.doi.org/10.1080/0028825X.1968.10428810>
- LELIAERT F., SMITH D. R., MOREAU H., HERRON M. D., VERBRUGGEN H., DELWICHE C. F., DE CLERCK O. 2012: Phylogeny and molecular evolution of the green algae. *Critical Reviews in Plant Sciences* 31(1): 1–46. <http://dx.doi.org/10.1080/07352689.2011.615705>
- LEMIEUX B., TURMEL M., LEMIEUX C. 1985: Chloroplast DNA variation in *Chlamydomonas* and its potential application to the systematics of this genus. *BioSystems* 18(3–4): 293–298. [http://dx.doi.org/10.1016/0303-2647\(85\)90029-2](http://dx.doi.org/10.1016/0303-2647(85)90029-2)
- LEÓN R., GALVÁN F. 1997: Analysis of effective light in different photobioreactors: its influence on growth, photosynthetic activity and glycerol production by the freshwater green alga *Chlamydomonas reinhardtii*. *World Journal of Microbiology and Biotechnology* 13(2): 237–239. <http://dx.doi.org/10.1023/A:1018506317991>
- LEWIS A. L., MCCOURT R. M. 2004: Green algae and the origin of land plants. *American Journal of Botany* 91(10): 1535–1556. <http://dx.doi.org/10.3732/ajb.91.10.1535>
- MANUEL A., BELIGNI M., ELDER J., STEFKER D., TRAN M., WEBBER A., McDONALD T., MAYFIELD S. 2007: Robust expression of a bioactive mammalian protein in *Chlamydomonas* chloroplast. *Plant Biotechnology Journal* 5(3): 402–412. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1467-7652.2007.00249.x>
- MATSUO Y., IMAGAWA H., NISHIZAWA M., SHIZURI Y. 2005: Isolation of an algal morphogenesis inducer from a marine bacterium. *Science* 307: 1598. <http://dx.doi.org/10.1126/science.1105486>
- MAYFIELD S., FRANKLIN S. 2005: Expression of human antibodies in eukaryotic micro-algae. *Vaccine* 23(15): 1828–1832. <http://dx.doi.org/10.1016/j.vaccine.2004.11.013>
- MCCOURT R. M. 1995: Green algal phylogeny. *Trends in Ecology and Evolution* 10(4): 159–163. [http://dx.doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)89027-8](http://dx.doi.org/10.1016/S0169-5347(00)89027-8)
- MELIS A., ZHANG L., FORESTIER M., HIRARDI M. L., SEIBERT M. 2000: Sustained photobiological hydrogen gas production upon reversible inactivation of oxygen evolution in the green alga *Chlamydomonas reinhardtii*. *Plant Physiology* 122(1): 127–136. <http://dx.doi.org/10.1104/pp.122.1.127>
- MERCHANT S. S., PROCHNIK S. E., VALLON O., HARRIS E. H., KARPOWICZ S. J., WITMAN G. B. et al. 2007: The *Chlamydomonas* genome reveals the evolution of key animal and plant functions. *Science* 318: 245–250. <http://dx.doi.org/10.1126/science.1143609>
- METTING B. 1987: Dynamics of wet and dry aggregate stability from a three-year microalgal soil conditioning experiment in the field. *Soil Science* 143(2): 139–143. <http://dx.doi.org/10.1097/00010694-198702000-00009>
- METTING B. 1988: Micro-algae in agriculture. In: BOROWITZKA M. A., BOROWITZKA L. J. (eds.) *Microalgal biotechnology*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 288–304.
- METTING B., RAYBURN W. R. 1983: The influence of a microalgal conditioner on selected Washington soils: an empirical study. *Soil Science Society of America Journal* 47(4): 682–685. <http://dx.doi.org/10.2136/sssaj1983.03615995004700040015x>

- MISURCOVA L., SKROVANKOVA S., SAMEK D., AMBROZOVA J., MACHU L. 2012: Health benefits of algal polysaccharides in human nutrition. *Advances in Food and Nutrition Research* 66: 75–145. <http://dx.doi.org/10.1016/b978-0-12-394597-6.00003-3>
- MUSSGNUG J. H., KLASSEN V., SCHLÜTER A., KRUSE O. 2010: Microalgae as a substrates for fermentative biogas production in a combined biorefinery concept. *Journal of Biotechnology* 150(1): 51–56. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jbiotec.2010.07.030>
- NECAS J., TETIK K., SULEK J. 1986: Mutation process induced by MNNG in different phases of the cell cycle in *Chlamydomonas geitleri* VI. Dependence of the induction of mutagenesis on the mutagen dose in the course of the cell cycle. *Archiv für Hydrobiologie, Suppl.* 44: 393–404.
- NORTON T. A., MELKONIAN M., ANDERSEN R. A. 1996: Algal biodiversity. *Phycologia* 35(4): 308–326. <http://dx.doi.org/10.2216/i0031-8884-35-4-308.1>
- ÖRDÖG V., POCSAI K., GERGELY I., BÁLINT P., NÉMETH L., MOLNÁR Z. 2006: Microalgae in plant production and protection. 3rd Symposium on Microalgae and Seaweed Products in Agriculture, Mosonmagyaróvár (Hungary), 21–23 June, p. 1.
- PAINTER T. 1993: Carbohydrate polymers in desert reclamation: the potential of microalgal biofertilizers. *Carbohydrate Polymers* 20(2): 77–86. [http://dx.doi.org/10.1016/0144-8617\(93\)90081-E](http://dx.doi.org/10.1016/0144-8617(93)90081-E)
- PASCHER A. 1927: Eine Chrysonomade mit gestielten und verweigten Kolonien. *Archiv für Protistenkunde* 57: 319–330.
- PATRICIO A. L. 2013: Isolation, characterization and identification of microalgae from the Red Sea. Thesis. King Abdullah University of Science and Technology, Thuwal, Kingdom of Saudi Arabia.
- PEDERSEN L. B., ROSENBAUM J. L. 2008: Intraflagellar transport (IFT): role in ciliary assembly, resorption and signalling. *Current Topics in Developmental Biology* 85: 23–61. [http://dx.doi.org/10.1016/S0070-2153\(08\)00802-8](http://dx.doi.org/10.1016/S0070-2153(08)00802-8)
- PRAKASH J. W., MARIMUTHU J., JEEVA S. 2011: Antimicrobial activity of certain fresh water microalgae from Thamirabarani River, Tamil Nadu, South India. *Asian Pacific Journal of Tropical Biomedicine*: 1(2): S170–S173. [http://dx.doi.org/10.1016/S2221-1691\(11\)60149-4](http://dx.doi.org/10.1016/S2221-1691(11)60149-4)
- PRAKASH O., VERMA M., SHARMA P., KUMAR M., KUMARI K., SINGH A., KUMARI H., JIT S., GUPTA S. K., KHANNA M., LAL R. 2007: Polyphasic approach of bacterial classification – an overview of recent advances. *Indian Journal of Microbiology* 47(2): 98–108. <http://dx.doi.org/10.1007/s12088-007-0022-x>
- PROCHNIK S. E., UMEN J., NEDELCO A. M., HALLMANN A., MILLER S. M., NISHII I. et al. 2010: Genomic analysis of organismal complexity in the multicellular green alga *Volvox carterii*. *Science* 329: 223–226. <http://dx.doi.org/10.1126/science.1188800>
- PRÖSCHOLD T., MARINA B., SCHLÖSSER U. G., MELKONIANA M. 2001: Molecular phylogeny and taxonomic revision of *Chlamydomonas* (Chlorophyta). I. Emendation of *Chlamydomonas* Ehrenberg and *Chloromonas* Gobi, and description of *Oogamochlamys* gen. nov. and *Lobochlamys* gen. nov. *Protist* 152(4): 265–300. <http://dx.doi.org/10.1078/1434-4610-00068>
- PRÖSCHOLD T., LELIAERT F. 2007: Systematics of the green algae: conflict of classic and modern approaches. In: BRODIE J., LEWIS J., (eds.) *Unravelling the algae: The past, present, and future of algal systematics*, CRC Press, Boca Raton, FL, pp. 123–153. <http://dx.doi.org/10.1201/9780849379901.ch7>
- PRÖSCHOLD T., SILVA, P. C. 2007: Proposal to change the listed type of *Chlamydomonas* Ehrenb., nom. cons. (Chlorophyta). *Taxon* 56(2): 595–596.
- PULZ O., GROSS W. 2004: Valuable products from biotechnology of microalgae. *Applied Microbiology and Biotechnology* 65(6): 635–648. <http://dx.doi.org/10.1007/s00253-004-1647-x>
- REMIAS D., LUTZ U., LUTZ C. 2010: Photosynthesis, pigments and ultrastructure of the alpine snow alga *Chlamydomonas nivalis*. *European Journal of Phycology* 40(3): 259–268. <http://dx.doi.org/10.1080/09670260500202148>

- RICHMOND A. 2008: Handbook of microalgal culture: biotechnology and applied phycology. Wiley, Blackwell.
- RODOLFI L., ZITTELLI C. G., BASSI N., PADOVANI G., BIONDI N., BONINI G., TREDICI M. R. 2009: Microalgae for oil: strain selection, induction of lipid synthesis and outdoor mass cultivation in a low-cost photobioreactor. *Biotechnology and Bioengineering* 102(1): 100–112. <http://dx.doi.org/10.1002/bit.22033>
- SHARMA O. P. 1986: Textbook of Algae. Tata McGraw-Hill, New Delhi.
- SKALOUD P. 2008: Polyphasic approaches in the taxonomy of green aerophytic algae. Ph. D. thesis. Charles University in Prague, Faculty of Science, Department of Botany.
- SLANINOVÁ M., NAGYOVÁ B., GÁLOVÁ E., HENDRYCHOVÁ J., BIŠOVÁ K., ZACHLEDER V., VLČEK D. 2003: The alga *Chlamydomonas reinhardtii* *UVS11* gene is responsible for cell division delay and temporal decrease in histone H1 kinase activity caused by UV irradiation. *DNA Repair* 2(6): 737–750. [http://dx.doi.org/10.1016/s1568-7864\(03\)00047-8](http://dx.doi.org/10.1016/s1568-7864(03)00047-8)
- SOLÍS R. A. R., ECHEVERRÍA S. P., VALENCIA V. A. H. 2011: La microalga verde *Chlamydomonas reinhardtii*: nueva alternativa para la producción de proteínas recombinantes de interés médico. *Revista Ciencia*, Octubre-Diciembre 2011, pp. 2–9.
- SPOLAORE P., JOANNIS-CASSAN C., DURAN E., ISAMBERT A. 2006: Commercial applications of microalgae. *Journal of Bioscience and Bioengineering* 101(2): 87–96. <http://dx.doi.org/10.1263/jbb.101.87>
- STERN D. B., WITMAN G., HARRIS E. H. (eds.) 2009: The *Chlamydomonas* sourcebook. Second edition. Academic Press, Oxford.
- STIRK W. A., ÖRDÖG V., NOVÁK O., ROLCIK J., STRNAD M., BÁLINT P., VAN STADEN J. 2013a: Auxin and cytokinin relationships in 24 microalgal strains. *Journal of Phycology* 49(3): 459–467. <http://dx.doi.org/10.1111/jpy.12061>
- STIRK W. A., BÁLINT P., TARKOWSKÁ D., NOVÁK O., STRNAD M., ÖRDÖG V., VAN STADEN J. 2013b: Hormone profiles in microalgae: gibberellins and brassinosteroids. *Plant Physiology and Biochemistry* 70: 348–353. <http://dx.doi.org/10.1016/j.plaphy.2013.05.037>
- TAKEDA T., MIYAO K., TAMOI M., KANABOSHI H., MIYASAKA H., SHIGEOKA S. 2003: Molecular characterization of glutathione peroxidase-like protein in halotolerant *Chlamydomonas* sp. W80. *Physiologia Plantarum* 117(4): 467–475. <http://dx.doi.org/10.1034/j.1399-3054.2003.00075.x>
- TAMOI M., NAGAOKA M., SHIGEOKA S. 2005: Immunological properties of sedoheptulose-1,7-bisphosphatase from *Chlamydomonas* sp. W80. *Bioscience, Biotechnology and Biochemistry* 69(4): 848–851. <http://dx.doi.org/10.1271/bbb.69.848>
- TANAKA S., IKEDA K., MIYASAKA H. 2004: Isolation of a new member of group 3 late embryogenesis abundant protein gene from a halotolerant green alga by a functional expression screening with cyanobacterial cells. *FEMS Microbiology Letters* 236: 41–45. [http://dx.doi.org/10.1016/s0378-1097\(04\)00357-x](http://dx.doi.org/10.1016/s0378-1097(04)00357-x)
- TETALI S. D., MITRA M., MELIS A. 2007: Development of the light-harvesting chlorophyll antenna in the green alga *Chlamydomonas reinhardtii* is regulated by the novel *Tla1* gene. *Planta* 225(4): 813–829. <http://dx.doi.org/10.1007/s00425-006-0392-z>
- TRAN M., ZHON B., PETERSON P., GONZÁLEZ M., MAYFIELD S. 2009: Synthesis and assembly of a full-length human monoclonal antibody in algal chloroplasts. *Biotechnology and Bioengineering* 104(4): 663–673. <http://dx.doi.org/10.1002/bit.22446>
- UGWU C. U., AOYAGI H., UCHIYAMA H. 2008: Photobioreactors for mass cultivation of algae. *Bioresource Technology* 99(10): 4021–4028. <http://dx.doi.org/10.1016/j.biortech.2007.01.046>
- UMEN J. G. 2011: Evolution of sex and mating loci: an expanded view from *Volvocine* algae. *Current Opinion in Microbiology* 14(6): 634–641. <http://dx.doi.org/10.1016/j.mib.2011.10.005>

- VANWINKLE-SWIFT K., BARON K., MCNAMARA A., MINKE P., BURRASCANO C., MADDOCK J. 1998: The *Chlamydomonas* zygospore: mutant strains of *Chlamydomonas monoica* blocked in zygospore morphogenesis comprise 46 complementation groups. *Genetics* 148(1): 131–137.
- VISVIKI I., PALLADINO J. 2001: Growth and cytology of *Chlamydomonas acidophila* under acidic stress. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology* 66(5): 623–630.
<http://dx.doi.org/10.1007/s001280054>
- VISVIKI I., SANTIKUL D. 2000: The pH tolerance of *Chlamydomonas applanata* (Volvocales, Chlorophyta). *Archives of Environmental Contamination and Toxicology* 38(2): 147–151.
<http://dx.doi.org/10.1007/s002449910018>
- VUUREN S. J., TAYLOR J., VAN GINKEL C., GERBER A. 2006: Easy identification of the most common freshwater algae. North-West University, Potchefstroom.
- WIRTH R. 2014: Biogáz termelő mikroorganizmus közösségek vizsgálatá metagenomikai megközelítéssel. Doktori értekezés. SZTE és MTA-SZBK.
- ZENOVA G. M., SHTINA E. A., DEDYSH S. N., GLAGOLEVA O. B., LIKHACHEVA A. A., GRACHEVA T. A. 1995: Ecological relations of algae in biocenoses. *Mikrobiologiya* 64: 121–133.
- ZHANG P., LIU S., CONG B., WU G., LIU C., LIN X., SHEN J., HUANG X. 2011: A novel omega-3 fatty acid desaturase involved in acclimation processes of polar condition from Antarctic ice algae *Chlamydomonas* sp. ICE-L. *Marine Biotechnology* 13(3): 393–401.
<http://dx.doi.org/10.1007/s10126-010-9309-8>
- ZIMMERMAN W. J. 1992: Microalgal biotechnology and applications in agriculture. In: METTING F. B. (ed.) *Soil microbial ecology*. Marcel Dekker, New York, pp. 457–479.

REVIEW

The role of *Chlamydomonas* green alga genus in biotechnology and its place in the system of green algae

Sz. KATONA¹, Z. MOLNÁR¹ and V. ÖRDÖG^{1,2}

¹Institute of Plant Biology, Faculty of Agricultural and Food Sciences, University of West Hungary, H-9200 Mosonmagyaróvár, Lucsony str. 15–17; szabina.katona@gmail.com

²University of KwaZulu-Natal, School of Biological Sciences, Pietermaritzburg Campus, 3209 Scottsville, Private Bag X 01, South African Republic

Accepted: 25 February 2016

Key words: biotechnology, *Chlamydomonas*, green algae, phylogenetics, polyphasic approach, taxonomy.

Chlamydomonas is one of the biggest green algal genera with more than 800 described species. Approximately 400 strains are available in collections and applicable for research purposes. Referring to the versatility of genus *Chlamydomonas*, it is applied on scientific fields such as genetics, photosynthesis research, UV-

resistance issues, possibilities of biogas and biodiesel production, hormone research, agriculture and medicine. The green alga genus *Chlamydomonas* is traditionally classified according to morphological characteristics in the vegetative stage of the life cycle. Essential features of the genus are the two anterior flagella of equal length and the single chloroplast containing one or more pyrenoids. Since the 1990s, the use of molecular markers for phylogenetic analysis demonstrated that the morphological approach is appropriate neither for most green algae, nor for the genus *Chlamydomonas*. Most green alga genera are polyphyletic, so their status and species number require further revision. The latest trend is the polyphasic approach which combines different methods like morphology, cytology, ultrastructural and molecular biological studies. Morphologists on the side of traditional taxonomy register more than 800 *Chlamydomonas* species, however this amount will likely decrease to 100–150 *Chlamydomonas* species by using a polyphasic approach.