

АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
БОТАНИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ им. В. Л. КОМАРОВА

---

ACADEMIA SCIENTIARUM URSS  
INSTITUTUM BOTANICUM NOMINE V. L. KOMAROVII

НОВОСТИ СИСТЕМАТИКИ  
НИЗШИХ РАСТЕНИЙ

1974

Том 11

NOVITATES SYSTEMATICAE  
PLANTARUM NON VASCULARIUM

MCMLXXIV

Tomus XI



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»  
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ  
ЛЕНИНГРАД (LENINGRAD) · 1974

И. В. Макарова

I. V. Makarova

О ЖИЗНЕННЫХ ФОРМАХ  
У МОРСКИХ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ  
DE BIOMORPHIS BACILLARIOPHYTORUM  
IN MARIBUS VIVENTIIUM NOTULA

Понятие о жизненных формах организмов, или биологических группах, было впервые употреблено для высших растений с целью классифицировать их по наиболее существенным признакам. В основу любой классификации жизненных форм должны быть положены наиболее важные признаки, а именно связи организма со средой. Совокупность окружающих условий оказывает значительное влияние на создание видов, которые, группируясь в определенном местообитании, производят жизненные формы согласно их внутренним потребностям и постепенно вырабатывают свои приспособления. Но так как наши знания в отношении жизненных требований растений и той связи, которая существует между морфологическими особенностями растений и условиями окружающей среды, до сих пор недостаточны, создано чрезвычайное разнообразие систем жизненных форм растений. Существующая флористическая классификация, базирующаяся на систематике растений, проста, но и трудна, так как требует точных знаний систематики. Экологическая классификация не имеет определенных критериев, на основании которых растения объединяются в однородные типы — жизненные формы. Объединение это происходит на чисто внешнем сходстве растений, связанных одним или несколькими морфологическими признаками.

Учение о жизненных формах и их системах появилось в прошлом веке (Kerner, 1863; Warming, 1884; Drude, 1887). Авторы этих систем учитывали только категорию приспособительных признаков и исключали организационные, внешне не связанные

с факторами окружающей среды. Эти исследователи использовали в качестве критериев продолжительность жизни индивидуумов, сроки сохранения листьев, периоды цветения, длину вегетационного периода и т. д.

Эти системы имели эколого-физиономическое направление. Кернер (Kerner, 1863) выделил 12 основных форм для растений умеренных широт, и среди них грибы и лишайники были отнесены к самостоятельным группам. В отличие от Гумбольдта (1936) он не использовал систематических названий.

Гризебах (1877) выделил 7 основных групп, 1 из них представлена бессосудистыми растениями с 2 растительными формами (мхи и лишайники).

Друде (Drude, 1887) разработал свою систему и выделил также 7 основных групп, 1 из которых представлена гапаксантами растениями: 1 — наземными, 2 — пресноводными и морскими. Автор считал, что жизненные формы растений — это физиологические приспособления, которые в процессе эволюции становятся морфологическими.

Своеобразна система Дю Рие (Du Rietz, 1931), наименее экологичная по сравнению с предыдущими. Он скептически относился к адаптивной оценке жизненных форм и вместо этого термина употреблял термин «основные формы». Дю Рие считал, что в зависимости от преследуемых целей может быть создано несколько параллельных систем жизненных форм: 1) система, основанная на общей физиономии растений; 2) система форм роста; 3) система жизненных форм по периодичности развития; 4) система жизненных форм по высоте расположения почек возобновления во время неблагоприятного периода; 5) по типам защиты почек; 6) по характеру листьев. Автор предлагал также ввести систему жизненных форм по структуре корневых систем.

Детальную систему жизненных форм для степной растительности разработал В. В. Алехин (1936), выделивший 3 крупные категории растений. К одной из них — однолетникам — он отнес и водоросли.

Другие системы имели морфолого-биологическое направление. Одной из первых классификаций в этом плане была система Де Кандоля (De Candolle, 1818), учитывающая длительность жизни растений. Он выделил 8 групп. Большое влияние на развитие этого направления в изучении жизненных форм оказали исследования Т. Ирмиша и А. Брауна. В начале XX в. появилась серия работ датского ботаника Раункиера (Raunkiaer, 1904, 1905, 1907), посвященных учению о жизненных формах наземных сосудистых растений. Жизненные формы Раункиер рассматривал как результат приспособления растений к климатическим условиям в процессе исторического развития. Его система основана на приспособлениях растений к перенесению неблаго-

приятных для жизни условий, а именно зимнего и засушливого периодов года, или способов защиты их почек. Раункиер выделил 10 типов, или классов, жизненных форм (фанерофиты, хамефиты, гемикриптофиты, гидрофиты и т. д.). Его система оказалась наиболее популярной, особенно после ее изменения в 1916 г., и способствовала созданию новых систем.

Позднее системы жизненных форм были созданы и для животных (Кашкаров, 1938; Бей-Биенко и Мищенко, 1951; Сыроечковский, 1960), в основу их были положены принципы, выработанные ботаниками.

Что же известно в литературе о жизненных формах у водорослей? Они менее выявлены, чем у высших наземных растений, так как классификация биологических типов у морских водорослей основана на более сложных принципах по сравнению с высшими растениями. Намного труднее выявить сходство при сравнении родов *Ullothrix* и *Ceratium* или *Fucus* и любой род *Bacillariophyta*. Поэтому первые классификации жизненных форм у водорослей основывались на морфологических признаках и были неполноценными, а вследствие этого, мало кем использовались.

Наиболее ранней из этих систем была система, предложенная Ольтмансом (Oltmanns, 1905), в которой диатомовые водоросли вошли в группу студенистых кустарниковых форм. Кроме того, были выделены группы: эпифиты, эндофиты и паразиты, а также планктон, куда, вероятно, также следует причислить диатомовые водоросли.

В системе Гамса (Gams, 1918) учитывались характер местобитания, способ питания, способность к передвижению. В его систему были помещены и водоросли, отнесенные к типу подвижных автотрофных организмов — подкласс фитопланктон.

Позже Функ (Funk, 1927), а за ним Гизлен (Gislén, 1930) предложили новые классификации, применимые только для макрофитов. Они базировались на морфологических признаках без учета биологических требований водорослей.

Затем появилась классификация, основанная на продолжительности жизни водорослей, которая сходна с системой Раункиера для высших растений (Knight a. Parke, 1934). Авторы выделили 4 группы: многолетние, ложномноголетние, однолетние и случайно однолетние. Вслед за ними Фельдманн (Feldmann, 1937), также используя систему Раункиера, разделил морские водоросли на 2 основные группы, характеризующиеся длительностью жизни: однолетние и многолетние. Внутри этих групп водоросли классифицировались по тому состоянию, в котором они переживают неблагоприятный период времени. Но так как биология многих видов еще недостаточно изучена, нет возможности разместить все водоросли среди биологических категорий, предложенных Фельдманном.

С учетом экологических факторов (природы субстрата, освещения, турбулентности воды и т. д.) была создана классификация Сетчелла (Setchell, 1924, 1926) для морских водорослей тропических вод у о-вов Самоа и Таити. Его система, хотя и ограничена определенным районом, интересна и более совершенна, так как характеризует экологически каждую водоросль: по природе субстрата — водоросли, прикрепленные к камням, живущие на песках, иле, на живом субстрате; по температурным требованиям — эвритермные, стенотермные; в зависимости от освещения — эврифотические, стенофотические; по отношению к солености воды — эвригалинные, стеногалинные и т. д.

Есть еще одна схема жизненных форм, в основу которой положена природа среды и субстрата (Cedergren, 1939, цит. по: Charman, 1941). По этой схеме выделены 3 серии водорослей: 1 — воздушные, 2 — почвенные, 3 — водные, которые распадаются на 7 групп по типу местообитания, в том числе на планктон, плейстон, нейстон, эпифиты и эндофиты.

Широкий круг растений охватывает более поздняя система Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1951), в которую включены и водоросли, отнесенные к первой группе — фитопланктону. По своей направленности и подразделениям на классы его система сходна с таковой Гамса (Gams, 1948).

Отражая структуру растительных сообществ, можно использовать и другую систему, где водоросли также нашли свое место в группе бриоидов (Dansereau, 1951).

Накопленные в литературе материалы по жизненным формам растений позволяют, как считает И. Г. Серебряков (1962), строить системы для отдельных систематических групп или даже порядков и семейств с учетом основных путей эволюции жизненных форм и их филогенетических связей. Такая попытка в литературе известна (Артюшенко, 1967). Однако эта проблема актуальна и по сей день, хотя в этом отношении и достигнуты определенные успехи. В статье Е. М. Лавренко и Ал. А. Федорова (1970) обращено особое внимание на необходимость всестороннего изучения морфологии жизненных форм растений и их эволюции для отдельных таксономических групп, например родов и семейств.

Все классификации жизненных форм растений вообще, и водорослей в частности, являются в какой-то мере условными, так как, к сожалению, не накоплено достаточно знаний о жизненных требованиях растений и связи, существующей между условиями окружающей среды и морфологическими особенностями растительных организмов. В этом нам отчасти помогают сами растения, указывая своими приспособительными признаками на сходство экологических условий в различных местообитаниях.

Г. М. Зозулиным (1961, 1968, 1970) предложена новая система жизненных форм растений, на основе которой можно выявить

пути эволюции жизненных форм, что дает возможность причислить виды к какой-либо определенной свите растительности.

Помимо многочисленных систем жизненных форм, созданных разными авторами по различным признакам растений, также существует множество разнообразных понятий жизненной формы растений и соответственно его определений у разных авторов. Впервые этот термин был предложен Вармингом (Warming, 1884), который понимал под жизненной формой внешний облик растения, сложившийся в силу тех или иных особенностей роста или вегетации растений в его единстве с окружающей средой, от первого момента до последнего, т. е. от прорастания до образования зрелых семян. Это состояние единства растения с окружающей средой Вёске (Vesque, 1882) назвал эфармонией, представляющей собой лишь проявление приспособления. Важно то, что не все морфологические признаки какого-то растения, а только часть их проявляют гармонию с окружающей средой, так как каждое растение имеет ряд организационных признаков, внешне не связанных с факторами окружающей среды. Поэтому к одной жизненной форме могут принадлежать различные виды или даже какие-то этапы их развития, приспособленные к одинаковым условиям жизни. Эти приспособления у одного и того же вида могут изменяться в зависимости от его местообитания.

Часто жизненные формы выделяют по одному экологическому или биологическому признаку, что подменяет жизненные формы экологическими группами, т. е. приводит к замене общего частным (Серебряков, 1962). Некоторые авторы проводили связь между экологическими приспособлениями и систематическим положением растений, но такое совпадение совсем не обязательно. Наиболее удачным является определение В. В. Алехина (1944), считающего, что жизненная форма есть результат длительного приспособления растения к местным условиям существования, выраженного в его внешнем облике. А. П. Шенников (1950) под жизненной формой признает растения, имеющие сходные приспособления ко всему комплексу их среды. М. В. Культиасов (1950) к жизненной форме относит группу растений, объединенных исторически сложившимися приспособлениями к условиям существования, при помощи которых они живут и прогрессируют. В этих определениях превалирует исторический момент, а также экологическая трактовка жизненных форм. Поэтому вполне очевидно, что жизненные формы, как и виды, имеют различный геологический возраст, длительность существования, а также расцвет или период наибольшего развития. Это можно наглядно проследить на примере эволюции диатомовых водорослей.

Жизненные формы представляют собой результат всей жизнедеятельности растения не только в онтогенезе, но и в развитии по сезонам (оптимальные или неблагоприятные условия для роста и развития). Поэтому рассматривать экологические особенности

каждого вида, понимая под этим жизненную форму, не имеет смысла (Мазинг, 1958). Это приведет к узкому пониманию жизненной формы и не будет способствовать выявлению основных направлений эволюции, которыми обладают многие виды в одинаковых условиях существования.

Что касается классификационных единиц, их рангов и объемов в системе жизненных форм, то они устанавливаются по разному. Самой высокой единицей некоторые авторы считают отдел (Высоцкий, 1915; Серебряков, 1962), другие — тип (Gams, 1948; Du Rietz, 1931; Прозоровский, 1936; Зозулин, 1961, 1968) или класс (Warming, 1923), которые внутри уже делятся на более мелкие группы: подотделы, подтипы, подклассы и пр. В эволюционном отношении наивысшие единицы жизненных форм, а именно отделы или типы соответствуют этапам основного пути эволюции жизненных форм растений. Следующие подразделения — классы — выделяются на основании экологических признаков. Более мелкие классификационные единицы определяются по частным экологическим признакам.

Как уже говорилось выше, жизненные формы водорослей можно выделять по различным признакам, но в основу каждой группировки должны быть положены самые существенные признаки — взаимосвязь со средой, т. е. температура, соленость, освещенность, вязкость, плотность воды и пр. До сих пор в литературе отсутствует какая-либо система жизненных форм для морских микроскопических водорослей. В связи с этим мною предпринята попытка создать систему для этой интересной и своеобразной в морфологическом и филогенетическом отношении группы водорослей (см. стр. 15). Морские диатомовые водоросли можно отнести к известным растительным группировкам: фитопланктону и фитобентосу, что уже было предложено Ольтмансом и Цедергреном, Гамсом и Сетчеллом для водорослей в целом.

Диатомовые водоросли, на мой взгляд, следует отнести к самостоятельному отделу — водоросли. Но так как среди этого крупного отдела жизненных форм существует многообразие различных групп водорослей, диатомей составляют подотдел, обладающий своим особым признаком — наличием перфорированной структуры в панцире. Перфорации (поры и ареолы), представляющие собой отверстия, пронизывающие стенку панциря, обеспечивают обмен веществ между внешней средой и протопластом клетки. Кроме того, приуроченность морских диатомовых водорослей к определенным условиям существования и тесная связь структуры и формы их панциря со средой выделяют эту группу водорослей в самостоятельный подотдел жизненных форм со своими резко выраженными признаками.

Классы выделены с учетом эволюции (Зозулин, 1970), по экологическим признакам, нашедшим свое отражение в структуре

панциря и образе жизни. Морфологические особенности клетки и структура панциря придают жизненным формам каждого класса отчетливое своеобразие и показывают направление экологической эволюции в пределах подотдела, а также разную древность классов. Секции и сами жизненные формы выделены нами по отдельным частным экологическим признакам, связанным с местообитанием, хотя они и имеют свое эволюционное значение. Каждый класс включает 2 секции (перитические и пелагические), каждая из которых делится на более мелкие группы (см. схему на стр. 15).

К I классу отнесены 4 группы жизненных форм: 1) одноклеточные перитические планктофикофиты, 2) колониальные перитические планктофикофиты, 3) одноклеточные пелагические планктофикофиты, 4) колониальные пелагические планктофикофиты. Это как древние, так и более молодые планктонные одиночные и колониальные диатомеи, для которых характерно наличие различных морфологических и физиологических приспособлений для парения в толще воды. Последнее обстоятельство, т. е. независимость водорослей от твердого субстрата, является специфическим признаком, связанным как с биологией организмов, так и с их морфологическими особенностями, при помощи которых они находят оптимальные условия для существования. Этот круг жизненных форм включает диатомеи с тонким и легким панцирем, снабженным мелкой и нежной структурой, небольшим количеством хроматофоров в виде мелких зерен, обилием масла и клеточного сока. Все это, а также возникновение различных образований, как щетинки, шипики, выросты, слизь и распластанные колонии, увеличивающих поверхность клетки и сопротивление к погружению, способствуют уменьшению удельного веса клетки. Мелкие клетки (до 20 мкм) также лучше приспособлены к парению и поглощению питательных веществ, но они менее жизнены в борьбе за существование, так как выедаются беспозвоночными. Более крупные одиночные клетки лучше защищены от выедания, а поэтому более жизнеустойчивы. Виды этого класса жизненных форм, как в древние геологические эпохи, так и в современную, являются доминирующими в планктоне морей и океанов. Первая группа жизненных форм из 1-й секции (см. стр. 15) представлена одноклеточными диатомеями листоватого и волосовидного типа (Gran, 1912), имеющими низкоцилиндрический панцирь, диаметр которого обычно во много раз превышает его высоту или, наоборот, высокоцилиндрический, длина клеток в несколько десятков раз превышает ширину. Это роды *Coscinodiscus* Ehr., *Actinocyclus* Ehr., *Cyclotella* Kütz., *Rhizosolenia* (Ehr.) Brightw. и др. Кроме того, у клеток одиночно живущих диатомей этой "жизненной" формы есть и другие приспособления в виде длинных щетинок и выростов, как у некоторых *Chaetoceros*, *Corethron* Castr., образующих ветвистый тип.

К второй группе жизненных форм этой секции (см. стр. 15) относятся колониальные организмы с большим видовым разнообразием. Колонии, образованные как мелкими, так и крупными клетками, жизнеспособнее и обладают большим сопротивлением при погружении. К этой группе относятся планктонные диатомеи из родов *Thalassiosira* Cl., *Chaetoceros* Ehr., *Leptocylindrus* Cl., *Skeletonema* Grev., *Detonula* Schütt, *Cerataulina* Perag., *Hemiaulus* Ehr., *Stephanopyxis* Ehr. и др.

Для этой группы жизненных форм характерны 2 типа колоний: нитчатые и цепочковидные. У нитчатых колоний смежные клетки соединяются друг с другом створками при помощи слизи или трубковидными выростами (роды *Detonula*, *Leptocylindrus*, *Lauderia* Cl.), реже смежные клетки у вытянутых форм соединены концами (род *Nitzschia* Hass.). Другой тип колоний — цепочковидный — является наиболее распространенным и представлен большим количеством диатомей. Этот тип колоний включает цепочки, состоящие из клеток, соединенных длинным студенистым тяжем (род *Thalassiosira*) или длинными щетинками (роды *Chaetoceros*, *Bacteriastrum* Schadb., *Skeletonema* и др.), а также довольно длинными рогами (роды *Biddulphia* Gray, *Hemiaulus*). Колонии этого типа являются наиболее распространенными и характерными для этих жизненных форм. Кроме того, цепочковидные колонии образуют зигзаговидные и звездчатые колонии, когда смежные клетки в колонии соединяются своими углами при помощи выделяемой ими слизи (роды *Thalassionema* Grun., *Thalassiothrix* Cl., *Diatoma* DC., *Asterionella* Hass.). Клетки в цепочках имеют довольно плотное соединение, когда они соединены щетинками или всей поверхностью створок, и рыхлое — при соединении клеток слизистыми тяжами или слизистыми подушками.

Среди этого типа колоний наиболее совершенной К. В. Беклемишев (Beklemishev, 1959) считает колонию у рода *Thalassiosira* Cl., клетки которой соединены гибким тяжем, что не уменьшает свободной поверхности. Кроме того, отмечен и слизистый тип колоний, когда клетки погружены в слизь, как например у *Th. subtilis* (Ostf.) Gran.

Жизненные формы 1-й секции значительно богаче представителями как качественно, так и количественно по сравнению с жизненными формами 2-й секции, что несомненно связано с богатством биогенов в прибрежной полосе моря, поднимающихся со дна, а также поступающих с речными стоками. Но главное отличие состоит в том, что у организмов первой группы жизненных форм наблюдается спорообразование, т. е. стадия покоя, связанная часто с резким изменением условий среды (температуры, света, биогенов и пр.), которым подвержена перитическая зона моря. В результате неблагоприятный период эти виды переживают в покоящемся состоянии и могут пребывать в нем месяцы

и годы. Иногда спорообразование является следствием массового развития вида, завершающего вегетационный период.

Две следующие группы жизненных форм (см. схему на стр. 15) из 2-й секции по общему морфологическому типу водорослей мало отличаются от вышеназванных жизненных форм, и резкой границы между ними провести невозможно. Однако характерная особенность этой жизненной формы состоит в том, что виды не образуют покоящихся спор. Это связано с тем, что гидрологические условия океанической области более однообразны и постоянны. Что касается качественного состава видов фитопланктона и особенно их обилия, то несмотря на огромные площади, занимаемые пелагиалью морей и океанов в различных географических широтах, он в количественном отношении беднее по сравнению с неритическим. Пелагические виды обитают над большими глубинами, но в основном в поверхностном (0—50 м) слое воды. Есть данные (Вуд, 1966) о максимальном скоплении планктона на глубине до 100 м в тропических и субтропических районах.

К этой группе жизненных форм относятся пелагические колониальные виды уже приводимых выше родов: *Chaetoceros*, *Fragilariopsis* Hust., а из одиночных — *Coscinodiscus*, *Planktoniella* Schütt, *Rhizosolenia*, *Asteromphalus* Ehr.

Жизнь и географическое распространение водорослей зависят от ряда факторов, сочетание или изменение которых приводят к изменчивости видов и приспособлению их к измененным условиям среды, что способствует возникновению в природе новых видов или сохранению старых, реликтовых форм.

Помимо приспособлений, выработавшихся у организмов к окружающей среде, в этой группе жизненных форм есть еще приспособления, связанные с географическим распределением. Так, планктонные диатомей, обитающие в теплых водах, имеют более тонкий панцирь с большей поверхностью, обитающие в холодной воде — более окрепшие панцири с меньшей поверхностью (Hendey, 1937). Это связано с приспособлением планктонных организмов к меняющейся вязкости воды, влияющей на скорость погружения, и обеспечением их жизни в состоянии парения, т. е. вне связи с твердым субстратом. Размеры клеток даже у одного и того же вида в теплых водах, особенно тропических, меньше, а в холодных водах, особенно арктических, они гораздо крупнее. Уменьшение клеток в тропических водах — также результат приспособления к меньшей плотности воды и более быстрого деления клеток при высокой температуре.

Таким образом, для этого класса жизненных форм — планктофикофитов, представители которого приспособились обитать в толще воды, характерны не только морфологические, но и физиологические признаки, способствующие ориентации диатомей в водной толще.

Альгофлора морей и океанов всех широт состоит преимущественно из диатомовых водорослей, в фитопланктоне морей они достигают 80—100% от общего состава. Морской микрофитобентос почти целиком состоит из бентосных диатомей, составляющих II класс жизненных форм, включающий также 4 группы жизненных форм: 1) одноклеточные неподвижные бентофикофиты, 2) колониальные неподвижные бентофикофиты, 3) одноклеточные подвижные бентофикофиты, 4) колониальные подвижные бентофикофиты.

Жизненные формы диатомей II класса включают большее число видов по сравнению с I классом. Ко II классу жизненных форм принадлежат более молодые диатомей, возникшие в конце третичного периода и составляющие ныне большинство в морях и океанах. В отличие от I класса жизненных форм бентосные водоросли обладают своими морфологическими и физиологическими приспособлениями для прикрепленного или свободного подвижного образа жизни, но обязательно связанного с субстратом. Таким образом, зависимость от субстрата у них резко выражена и является специфичной. Сюда относятся бентосные одиночные и колониальные прикрепленные и подвижные формы, которые характеризуются часто толстостенным панцирем, защищающим их при ударах о подводные предметы и при перекатах, грубой или тонкой структурой, образованием вставочных ободков с камерами и септами, обуславливающих рост клетки и увеличивающих ее объем. Наличие крупных пластинчатых и лопастных хроматофоров, насыщенных пигментами, как приспособление к незначительному количеству света на глубине, разнообразие морфологических особенностей панциря и его структуры, а также разнообразие в строении колоний и способов прикрепления клеток к субстрату или движению по нему и определяют в целом этот круг жизненных форм.

В эволюционном отношении развитие жизненных форм в этом классе шло 2 направлениями: 1) возникновение разных способов прикрепления диатомей к субстрату и образование различного типа колоний; 2) возникновение подвижных форм за счет морфологического усовершенствования, связанного с усложнением в строении шва от щелевидного до каналовидного, что привело к доминированию (свыше 70%) подвижных форм бентоса.

Первая группа жизненных форм из 1-й секции II класса, включающая одиночно живущие прикрепленные бентосные диатомей, не столь велика и имеет ограниченное распространение, преимущественно в супралиторали морей и в зоне сильного прибое, где не обитают колониальные формы. К ней принадлежат виды родов *Cocconeis* Ehr., *Achnanthes* Bory, *Mastogloia* Thw., *Epithemia* Gréb., *Rhopalodia* O. Müll., *Amphora* Ehr. Среди них одношовные организмы, прикрепляющиеся всей поверхностью шовной створки, являются наиболее примитивными. Шов служит

им только для разъединения клеток после деления или перехода на смежное свободное пространство, где они и прикрепляются на всю свою жизнь. Однако существует мнение, что одношовность у эпифитных диатомей не означает эволюционную примитивность (Топачевский, 1962). Одношовность следует рассматривать как явление, связанное с редукцией шва на одной створке по причине его ненужности как органа движения вследствие прикрепленного образа жизни. Другие диатомеи, имеющие шов на обеих створках, прикрепляются или всей поверхностью створки (*Mastogloia*), или одной стороной пояска, имея при этом дорсовентральное строение клетки (некоторые виды родов *Rhopalodia*, *Amphora* и др.). Однако неподвижный образ жизни у этих форм, возможно, следует рассматривать как вторичное явление, так как их ближайшие родственники ведут подвижный образ жизни.

Большое биологическое значение для организмов этой группы жизненных форм имеет слизь, выделяемая ими в процессе жизнедеятельности. Слизь благоприятствует прочному прикреплению клеток к субстрату, защищает их от воздействия прибоя, от высушивания, а также предохраняет при неблагоприятных условиях: резком изменении солености и температуры воды.

Вторая группа жизненных форм этой же секции, включающая колониальные прикрепленные бентосные диатомеи, также немногочисленна, как и первая, но доминирует по обилию на различных субстратах сублиторальной зоны морей. К этой группе принадлежат бесшовные организмы и редко представители с одним швом на створке из родов *Synedra* Ehr., *Fragilaria* Lyngb., *Licmophora* Ag., *Rhoicosphenia* Grun., *Grammatophora* Ehr., *Rhabdonema* Kütz., *Striatella* Ag., *Achnanthes* и др. У диатомовых водорослей этой группы жизненных форм наблюдается необычайное разнообразие в строении колоний, морфологии панциря и его структуры, что несомненно является отражением связи с разнообразными экологическими условиями сублиторали.

Развитие колоний среди жизненных форм этой группы водорослей шло от примитивных к более сложным, имеющим определенную форму: пучковидным, включающим сложнопучковидные, веерообразные и кустиковидные (роды *Synedra*, *Licmophora*, *Rhoicosphenia*); нитчатым, включающим лентовидные и цепочковидные, в том числе и зигзаговидные колонии (роды *Melosira* Ag., *Fragilaria*, *Achnanthes*, *Biddulphia*, *Grammatophora*, *Rhabdonema*, *Striatella*, *Diatoma* и др.). Смежные клетки в колониях этой группы соединяются при помощи слизи всей поверхностью створок, образуя лентовидные колонии, или шипиками, имеющимися по краям створок, или углами клеток.

Эта группа более жизнenna в борьбе за существование по сравнению с первой, так как занимает большее жизненное пространство и лучше использует условия, как например свет, для своего суще-

ствования. Светолюбивые формы обитают в верхних ярусах, образуя кустистые колонии на длинных студенистых ножках.

Третью группу в этом классе представляют одиночные бентосные подвижные организмы, составляющие большинство населения (до 70%) в сублиторали морей. К этой группе принадлежат высокоорганизованные диатомей, клетки которых обладают двумя щелевидными или 2—4 каналовидными швами. Движение клеток вперед и назад осуществляется благодаря наличию шва, обеспечивающего также переворачивание и вращательное движение вокруг своей оси. У подвижных форм активизируется и фотосинтез, особенно во время деления клеток. К этой группе принадлежит наибольшее число видов из родов *Diploneis* Ehr., *Caloneis* Cl., *Navicula* Bory, *Gyrosigma* Hass., *Pleurosigma* W. Sm., *Trachyneis* Cl., *Amphiprora* Ehr., *Amphora*, *Nitzschia*, *Surirella* Turp., *Campylodiscus* Ehr. и др.

Подвижность организмов этой жизненной формы способствует вала и способствует их широкому расселению и использованию разнообразных условий местообитания, а также помогает избегать неблагоприятных внешних условий среды — недостаточное освещение, заиливание и пр., что дает им явное преимущество перед двумя вышеназванными группами жизненных форм этого класса. Диатомей этой группы обитают в поверхностной иловой пленке различных глубин (до 30 м, иногда и более) и благодаря подвижности и положительной фототаксичности не поддаются заиливанию. Многие из них обитают также среди обрастаний в различных зонах сублиторали и особенно в зонах, где не влияет сила прибой.

Четвертую группу составляют колониальные бентосные подвижные диатомей, обладающие также щелевидным и каналовидным швом, обеспечивающим их движение. Характерным признаком этой группы является то, что клетки диатомей полностью погружены в слизь, в которой они свободно двигаются, и не соединены друг с другом, а сами колонии неподвижны и обычно прикреплены к субстрату. Сюда относится небольшое число видов из родов *Navicula*, *Amphipleura*, *Nitzschia*. Эти колонии разнообразны по форме, а слизь их имеет различную консистенцию.

Бесформенная слизистая колония в виде слизистой пленки на каменистом или илистом субстрате является наиболее примитивной среди этого типа. Клетки обычно расположены беспорядочно или тесными рядами и находятся в постоянном движении. Отдельные клетки, выходя из общей слизи, способны существовать самостоятельно, а в дальнейшем давать новую колонию. Другие колонии имеют более совершенную форму в виде простых (нитчатых) или ветвистых трубок. Их оболочка довольно плотная и внутри наполнена слизью, в которую погружены клетки, расположенные там тесными рядами. Ветвистые колонии, разрастаясь в виде кустиков, могут достигнуть макроскопических

размеров (нескольких сантиметров), а количество клеток в них — 1 000 000. Трубочатые колонии большей частью прикреплены к субстрату одним концом, а другой конец трубки открытый, через него выходят подвижные клетки, в изобилии встречающиеся в местах скопления этих водорослей. Каждая клетка, осев, может дать начало новой колонии.

Местообитание подобных колоний различное: на каменистом субстрате или макрофитах, а также среди обрастаний и в илах. Некоторые виды этой группы жизненных форм, как *Amphipleura rutilans* (Trent.) Cl., образует в тихих местах прибрежной зоны густые «заросли» близ поверхности воды или на глубине до 5 м (Прошкина-Лавренко, 1963; Бондарчук, 1970). Эта группа жизненных форм наиболее подвинута в эволюционном отношении, так как ее организмы обладают хорошими защитными свойствами и находятся в постоянном движении, что помогает им находить благоприятные условия для существования.

Подводя итог сказанному, предложенную классификацию жизненных форм морских диатомовых водорослей можно представить в виде следующей схемы.

## Отдел. ВОДРОСЛИ

### Подотдел. ДИАТОМЕИ



Таким образом, понятие «жизненная форма» — не систематическая, а эколого-морфологическая, точнее, биологическая категория. Это раздел экологической морфологии растений. В связи с этим можно предложить следующее определение: жизненная форма у диатомовых водорослей — это прежде всего морфологический тип, сформировавшийся в результате единства (эффармонии) между ростом (вегетацией) водорослей и средой (комплексом местных условий), в которой они обитают от образования клетки до ее гибели. Это приспособление, или соответствие, между водорослями и средой, приобретенное в течение длительной эволюции, или совокупность морфологических, физиологических, биологических и биохимических признаков диатомовых водорослей, соответствующих условиям окружающей среды в процессе исторического развития.

Таким образом, типичные планктонные и бентосные диатомей обладают достаточно совершенными биологическими приспособлениями к среде обитания, поэтому возможность перехода их в иные условия почти исключена. Однако есть виды, которые на первом этапе своей жизни обитают в бентосе, а впоследствии ведут себя как типичные планктонные: *Chaetoceros sessilis* Grøntved (Grøntved, 1951), *Ch. karianus* Grun. (Прошкина-Лавренко, 1961). Хотя есть и такие виды бентосных диатомей, которые по причине легкости их панцирей или активности их движения попадают в толщу воды. В прибрежном неритическом планктоне многих морей, и особенно в Аральском море, присутствуют бентосные виды, способные обитать и в сублиторали, и в планктоне. Примесь этих видов в аральском планктоне достигает более 80% от общего числа видов, причем преобладают подвижные виды. Возможно, это связано не только с физико-химическим и гидрологическим режимом Арала, но отчасти и с эволюцией и биологией диатомовых водорослей. А. И. Прошкина-Лавренко (1960) отмечала, что подвижным диатомеям принадлежит большая будущность и даже высказала мысль о несомненном господстве в планктоне всех водоемов земного шара подвижных бентосных диатомей и угасании планктонных.

Касаясь вопроса о происхождении жизненных форм морских диатомовых водорослей, имеющих кремнеземный панцирь, сохраняющийся длительное геологическое время, можно установить время их возникновения. Как известно, это относительно молодая группа водорослей. С достоверностью находки панцирей диатомей обнаружены в отложениях юрского периода, а в меловом периоде они были представлены уже 30 родами (Стрельникова, 1966). Несмотря на то что панцири в отложениях не всегда имеют хорошую сохранность, можно установить, что древние организмы принадлежали к первым двум группам 1-й секции жизненных форм I класса. Все это в основном одиночные или колониальные планктонные организмы неритической зоны с примитивным строением панциря, имеющего часто форму цилиндра или шара, с округлыми створками. Расположение пор на створках беспорядочное с постепенным образованием рядов: линейно-радиальных и кольцевых. Усложнялись не только форма клетки от наиболее примитивной шаровидной (род *Stephanopyxis*) до цилиндрической, но и оболочка клетки, и ее структура.

Как свидетельствуют палеоботанические находки, самой древней жизненной формой у морских диатомей следует считать планктонные неритические колониальные формы, сохранившиеся в виде целых клеток или их спор. Что касается 2-й секции жизненных форм, включающей планктонные пелагические виды, то их существование в те древние времена вполне возможно, но не подтверждается из-за отсутствия их в отложениях вследствие тонкого панциря, растворяющегося при отмирании в толще воды.

Меловая диатомовая флора характеризуется обилием и разнообразием видов, многие из которых вымерли в меловое и палеоценовое время, другие позже, а некоторые известны и в наше время.

В последующие геологические эпохи, а именно в палеогене (палеоцен—олигоцен), жизненные формы диатомей мало изменились и продолжали прогрессировать жизненные формы двух первых групп I класса. Для того периода отмечено возникновение большого количества не только новых видов, но и новых родов, некоторые из них просуществовали недолго и вымерли, а многие роды и даже отдельные виды известны в современных морях. Однако для палеогена уже характерно формирование новой жизненной формы из II класса.

Для первой и самой древней жизненной формы организмов II класса, возникшей в палеогене, характерны примитивные представители с гетеропольной формой панциря, клетки одиночные, прикрепленные к субстрату (роды *Rhaphoneis* Ehrh., *Opephora* Petit). Позднее, в среднем миоцене, появились более жизненные организмы, ведущие также прикрепленный образ жизни, но их клетки уже соединены в колонию. Эта группа жизненных форм, возникнув, стала быстро развиваться и заселять как морские, так и пресноводные водоемы. К ней относятся роды *Fragilaria*, *Synedra*, *Diatoma*, *Rhabdonema*, *Grammatophora*, *Licmophora*. Однако любая колония, независимо от ее размеров и сложности, ведет свое начало от одной клетки, которая благодаря делению способна образовать колонии того или иного типа.

В позднем миоцене произошло возникновение и интенсивное развитие новых родов диатомей, что привело к утверждению новых жизненных форм 2-й секции II класса, обладающих более прогрессивными и жизнеспособными признаками, как разнообразие формы клеток и, главное, их способность к активному движению. Необыкновенно бурное развитие родов и разнообразие видов этой группы жизненных форм среди диатомей, начавшееся еще в неогене, привело к изменению общего облика морской диатомовой флоры и преобладанию жизненных форм II класса, способных обитать в различных экологических условиях сублиторали, вытесняя тем самым более древние жизненные формы и осваивая свободные экологические ниши.

Таким образом, жизненные формы II класса — не только более молодые в эволюционном отношении и высокоорганизованные диатомеи, но и находящиеся в полном расцвете своего развития. Что касается морского фитопланктона, то он представлен древними жизненными формами I класса, сложившимися в третичное время. Среди них много родов, виды которых обильно развиваются в современном морском планктоне, а некоторые виды, известные из палеоцена, сохранились до наших дней, претерпев лишь незначительные изменения морфологического порядка.

## Л и т е р а т у р а

- А л е х и н В. В. Растительность СССР в основных зонах. В кн.: Г. Вальтер и В. Алехин. Основы ботанической географии. М., 1936. — А л е х и н В. В. География растений. (Основы фитогеографии, экологии и фитоценологии). М., 1944. — А р т ю ш е н к о З. Т. Амариллисовые СССР. Автореф. докт. дисс. Л., 1967. — Б е й - Б и е н к о Г. Я. и Л. Л. Мищенко. Саранчовые фауны СССР и сопредельных стран. М.—Л., 1951. — Б о и д а р ч у к Л. Л. Бентосные диатомы Кандалакшского залива Белого моря. Автореф. канд. дисс. М., 1970. — В у д Е. Дж. Ф. Изучение фитопланктона восточной части Индийского океана. В кн.: Второй Международный океанографический конгресс (тезисы докладов). М., 1966. — В ы с о ц к и й Г. Н. Ергеня. Культурно-фитологический очерк. Тр. по прикл. бот., V, М., 1915. — Г р и з е б а х А. Растительность земного шара, 1, 2. М., 1874, 1877. — Г у м б о л ь д т А. Идеи о физиономичности растений. М., 1936. — З о з у л и н Г. М. Система жизненных форм высших растений. Бот. журн., 46, 1, 1961. — З о з у л и н Г. М. Схема основных направлений и путей эволюции жизненных форм семенных растений. Бот. журн., 53, 2, 1968. — З о з у л и н Г. М. Исторические свиты растительности. Бот. журн., 55, 1, 1970. — К а ш к а р о в Д. Н. Основы экологии животных. М.—Л., 1938. — К у л ь т и а с о в М. В. Проблема становления жизненных форм у растений. В кн.: Проблемы ботаники, I. М.—Л., 1950. — Л а в р е н к о Е. М. и Ал. А. Ф е д о р о в. Состояние и перспективы развития ботанической науки в СССР. Бот. журн., 55, 3, 1970. — М а з и н г В. О понятии «жизненная форма» в экологии высших растений. Уч. зап. Тартуск. гос. ун-в., 64, 1958. — П р о з о р о в с к и й А. В. О биологических типах растений пустыни. Бот. журн., 21, 5, 1936. — П р о ш к и н а - Л а в р е н к о А. И. К эволюции диатомовых водорослей. Булл. МОИП, отд. биол., 65, 5, 1960. — П р о ш к и н а - Л а в р е н к о А. И. О тождестве *Chaetoceros septentrionalis* Østr. и *Ch. karianus* Grun. Бот. матер. Отд. спор. раст. БИН АН СССР, 14, 1961. — П р о ш к и н а - Л а в р е н к о А. И. Диатомовые водоросли бентоса Черного моря. М.—Л., 1963. — С е р е б р я к о в И. Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. — С т р е л ь н и к о в а Н. И. Позднемеловые диатомовые водоросли севера Западно-Сибирской низменности. Автореф. канд. дисс. Л., 1966. — С ы р о е ч к о в с к и й Е. Е. Биологические группы животных пустыни, закономерности их размещения и биогеографическое картирование. В кн.: Вопросы географии, 48. М., 1960. — Т о н а ч е в с к и й А. В. Вопросы цитологии, морфологии, биологии и филогении водорослей. Киев, 1962. — Ш е н н и к о в А. П. Экология растений. М., 1950. — В е к л е м и ш е в С. W. Sur la colonialité des diatomées planctoniques. Internat. Rev. ges. Hydrobiol. und Hydrogr., 44, 1, 1959. — В r a u n - B l a n q u e t J. Pflanzensoziologie. Wien, 1951. — С h a r m a n V. J. An introduction to the study of algae. N. J., 1941. — D a n s e r e a u P. Description and recording of vegetation upon a structural basis. Ecology, 32, 2, 1951. — D e C a n d o l l e A. P. Regni vegetabilis systema naturalis. I. Parisiis, 1818. — D r u d e O. Die systematische und geographische Anordnung der Phanerogamen. Schenk. Handbuch Bot., III, 2, Breslau, 1887. — D u r i e t z G. E. Life-forms of terrestrial flowering plants. Uppsala, 1931. — F e l d m a n n J. Recherches sur la végétation marine de la Méditerranée. La côte des Albères. Rev. algol., 10, 1937. — F u n k G. Die Algenvegetation des Golf von Neapel (Nach neueren ökologischen Untersuchungen). Pubbl. Staz. zool. Napoli, 7, 1927. — G a m s H. Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Ein Beitrag zur Begriffsklärung und Methodik der Biocoenologie. Vierteljahrsh. Naturforsch. Ges. in Zürich, 63, 1918. — G i s l è n T. Epibioses of the Gullmar Fjord. Skr. K. Svensk. Vetensk., nos. 3, 4, 1930. — G r a n H. H. The pelagic plant life. In: J. Murray a. J. Hjort. The depths of the ocean. London, 1912. — G r o n t v e d J. Phytoplankton studies. 2. A new biological type within the genus *Chaetoceros*, *Chaetoceros sessilis* sp. nov. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. biol. Meddel., 18, 17, 1951. —

H e n d e y N. I. The plankton diatoms of the southern seas. Discovery reports, 16, 1937. — K e r n e r A. Das Pflanzenleben der Donauländer. Innsbruck, 1863. — K n i g h t M. and M. W. P a r k e. Manx Algae. An algal survey of the South end of the isle of Man. Mem. Liverpool Marine Biol. Comm., 30, 1931. — O l t m a n n s F. Morphologie und Biologie der Algen, 2. Jena, 1905. — R a u n k i a e r C. Om biologiske Typer, med Hensyn til Planternes Tilpasning til at overleve ugunstige Aarstider. Bot. Tidsskrift, 26, 1904. — R a u n k i a e r C. Types biologiques pour la géographie botanique. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Forhandl., 5, 1905. — R a u n k i a e r C. Planteriget's Vivsformer og deres Betydning for Geografien. Koebenhavn og Kristiania, 1907. — R a u n k i a e r C. Om Bladstoerelsens Anvendelse i den biologiske Plantengeographie. Bot. Tidsskrift, 34, 1916. — S e t c h e l l W. A. American Samoa. Carnegie Inst. Washington Publ., N 341, 1924. — S e t c h e l l W. A. Phytogeographical notes on Tahiti. II. Marine vegetation. Univ. Calif. Publ. Bot., 12, 1926. — V e s q u e J. L'espèce végétale. Ann. Sci. Nat., 6, ser. 13, 1882. — W a r m i n g E. Über perenne Gewächse. Bot. Centralbl., 18, 19, 1884. — W a r m i n g E. Økologiens Grundformer. Udkast til en systematisk Ordning. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skr. Nat. Mat. Afd., 8, Raekke, IV, 2, 1923.

Ю. Е. Петров

Ju. E. Petrov

## ПРИНЦИПЫ ВЫДЕЛЕНИЯ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ У МОРСКИХ ВОДОРΟΣЛЕЙ

### DE BIOMORPHIS ALGARUM IN MARIBUS VIVENTIIUM SEJUNGENDIS NOTULA

Под жизненными формами обычно принято понимать совокупности морфологически и экологически сходных организмов. Водоросли являются сборным понятием, объединяющим 10—11 отделов растительного мира. Эволюция их по отдельным филумам во многих отношениях сопровождалась экологической специализацией. Достаточно вспомнить, что почти все отделы водорослей различаются по набору пигментов, запасным продуктам и т. д. В ряде случаев водоросли, относящиеся к одному отделу, сходны морфологически и экологически (например, эвгленовые, харовые). То же самое можно сказать и о таксонах более низкого ранга (десмидиевых, ламинариевых).

В альгологических флористических, а также гидробиологических работах для отдельных акваторий авторы часто приводят соотношения различных таксономических групп водорослей. Такие сведения в какой-то мере несут информацию, аналогичную спектрам жизненных форм наземных растений.

Однако подсчет лишь соотношения таксономических групп не дает полного представления об экологических особенностях акватории, поскольку в некоторых отделах водорослей наблю-