

Система класса *Fragilariophyceae* Round emend. Gogorev et Stepanova (*Bacillariophyta*)

В. А. Степанова, Р. М. Гогорев

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, ул. Профессора Попова, д. 2,
Санкт-Петербург, 197376, Россия; vera.stepanova@binran.ru, rgogorev@binran.ru

Резюме. Представлен исторический обзор некоторых подходов к классификации диатомовых. Класс *Fragilariophyceae* был обнаружен F. Round с соавт. (1990) и включал в себя 54 рода бесшовных диатомовых. За последние 25 лет было описано 43 рода и два семейства, относимых к этому классу. В связи с рассмотрением семейства *Plagiogrammaceae* в составе бесшовных диатомовых на основании молекулярно-филогенетических исследований и вследствие его уникального набора признаков нами описан новый порядок *Plagiogrammales* ord. nov. с типовым родом *Plagiogramma*. Валидизировано название порядка *Protoraphidales* ord. nov. и предложено перевести род *Podocystis* из семейства *Fragilariaceae* в *Licmophoraceae*. Обсуждены вопросы систематики родов *Florella*, *Podocystis*, а также двух родов неясного таксономического положения, *Gato* и *Astrosyne*.

Ключевые слова: диатомовые водоросли, *Fragilariophyceae*, *Plagiogrammales*, *Protoraphidales*, классификация.

Emendation of *Fragilariophyceae* classification (*Bacillariophyta*)

V. A. Stepanova, R. M. Gogorev

Komarov Botanical Institute, Professora Popova Str., 2, St. Petersburg, 197376,
Russia; vera.stepanova@binran.ru, rgogorev@binran.ru

Abstract. An historical review of some approaches to the classification of diatoms is presented. The class *Fragilariophyceae* was described by F. Round *et al.* (1990) and consisted of 54 genera of araphid diatoms. Over the past 25 years, 43 genera and two families within the class have been described. The systematic position of the family *Plagiogrammaceae* in the class of araphid diatoms was based on phylogenetic molecular studies. According to these data and unique morphological features, we propose a new order, *Plagiogrammales* ord. nov., with the type genus *Plagiogramma*. The name of the order *Protoraphidales* ord. nov. is validated, and the genus *Podocystis* is transferred from the family *Fragilariaceae* to the family *Licmophoraceae*. The systematic position of the genera *Florella*, *Podocystis*, *Gato* and *Astrosyne* is discussed.

Keywords: diatoms, *Fragilariophyceae*, *Plagiogrammales*, *Protoraphidales*, classification.

Введение

На протяжении всей истории исследований диатомовых наибольшее внимание уделялось строению панцирей. Форма, симметрия створок и расположение структурных элементов на них — это то, на

что опирались исследователи в попытках систематизировать знания о диатомовых водорослях. С другой стороны, для классификации использовали и признаки свободного или прикрепленного существования клеток, способность образовывать слизистые колонии, как в системах С. Ehrenberg (1830) и W. Smith (1853). Последние сегодня представляют исключительно исторический интерес.

Ф. Kützing (1844) в своей классификации исходил из морфологических особенностей панциря и его структуры. Его система касалась только современных форм и включала три трибы: 1) *Diatomeae Striatae* (диатомовые с полосатой структурой панциря, нет подразделения внутренними перегородками); 2) *Diatomeae Vittatae* (внутренние перегородки неполные, и имеющие широкое отверстие); 3) *Diatomeae Areolatae* (формы с альвеолярной структурой). Автор снабдил все таксоны краткими описаниями и для многих видов привел рисунки.

В дальнейшем в системы стали включать и ископаемые формы. А. Grunow (1862) предложил разделить все известные виды на основании симметрии панциря на две группы: 1) с радиальным и 2) с билатеральным расположением структур на створке. Последующее развитие эта система получила в работе Н. Van Heurk (1880–1885). Более естественной системой с учетом ископаемых видов была классификация Ф. Schütt (1896), который первым начал рассматривать диатомовые в ранге отдела с двумя классами: центрические (*Centricae*) и пеннатные (*Pennatae*). В основу его системы были положены признаки симметрии панциря, створки и их структурных элементов. Таксоны высшего ранга автор выделял на основании сходства формы панциря. Ограничением системы было использование морфологических признаков, видимых в световой микроскоп. Его малая разрешающая способность позволяет рассмотреть ограниченное число признаков, в результате этого многие группы диатомовых водорослей оказались искусственными. Впоследствии существенный вклад в эту систему внес Ф. Hustedt (1927–1966), рассматривавший все диатомовые в объеме единственного класса *Diatomaceae* с двумя порядками: *Centrales* и *Pennales*. Эта система просуществовала довольно долго. Авторы «Диатомового анализа» (Diatomov..., 1949), принимая систему Hustedt, сочли необходимым добавить третий порядок — *Mediales*, который состоял в основном из древних ископаемых видов. R. Simonsen (1979), рассуждая о морфологических различиях, поддерживал мнение о двух самостоятельных классах диатомовых водорослей. Позже его взгляды претерпели изменения в результате новых данных о структуре панциря, полученных с помощью сканирующего и трансмиссионного электронных микроскопов. Новый уровень ис-

следований увеличил число признаков, которые можно использовать для классификации, а также показал, что отдельные признаки лишь формальны и не отображают родственные связи между таксонами. Система, основанная на изучении как современных диатомовых, так и ископаемых, была предложена З. И. Глезер (Glezer, 1981) и окончательно оформлена в 1988 г. (Diatomovye..., 1988). Отдел *Bacillariophyta* данной системы включает два класса: *Centrophyceae* и *Pennatophyceae*, которые представляют собой две самостоятельные группы, эволюционировавшие разными путями. Полноценная современная система диатомовых, основанная на признаках, выявляемых с помощью электронной микроскопии, и использующая данные цитологии, была предложена F. Round с соавт. (Round *et al.*, 1990). Ими диатомовые были разделены на три класса: *Coscinodiscophyceae* (центрические диатомовые), *Fragilariophyceae* (бесшовные пеннатные диатомовые) и *Bacillariophyceae* (шовные пеннатные диатомовые).

Современные исследования касаются молекулярно-генетических данных диатомовых, на основе новейшей информации предпринимаются попытки построить систему, отображающую филогенетические связи между организмами различных групп. Эти данные часто подтверждают родственные связи между родами в системах, основанных лишь на морфологии, но, конечно, вносят и свои коррективы. Последняя из систем, в которой диатомовые также разделены на три класса, предложена L. Medlin, I. Kaczmarska (2004). Эта система основана главным образом на филогенетическом анализе 18S рибосомальной РНК; также авторы используют данные о половом процессе и цитологических особенностях. В этой системе отдел *Bacillariophyta* разделен на два подотдела: монотипный *Coscinodiscophytina* (радиальные центрические) и *Bacillariophytina*, включающий два класса: *Mediophyceae* и *Bacillariophyceae*. В первый класс авторы поместили би- и мультиполярные центрические диатомовые, а также порядки *Thalassiosirales*, *Toxariales* и *Ardissoneales*. Представители пеннатных диатомовых расположены в классе *Bacillariophyceae*. Таким образом, авторы вернули старую концепцию Hustedt, когда бесшовные и шовные пеннатные диатомовые не имели самостоятельного статуса. Из последних изменений в системе следует упомянуть предложение E. Cox (2015, цит. по: Guiry, Guiry, 2015) рассматривать диатомовые в составе четырех классов: *Coscinodiscophyceae*, *Mediophyceae*, *Fragilariophyceae* и *Bacillariophyceae*.

Класс *Fragilariophyceae* sensu Round *et al.* (1990) включает в себя бесшовные пеннатные диатомовые, основными признаками которых являются: билатеральная симметрия, выраженное осевое поле без

шва, наличие римопортул. Диатомовые водоросли, входящие в состав класса, ведут преимущественно прикрепленный образ жизни, обрастая всевозможные субстраты (талломы макрофитов, скалы, искусственные сооружения и т. д.) и зачастую образуя массовые скопления, которые могут негативно влиять на развитие водорослей (иногда превосходя по биомассе субстрат), а также создавать значительные проблемы в хозяйственной деятельности человека. Таким образом, понимание систематического положения и филогенетических отношений между родами является важным моментом для диатомологии, четкая система необходима для работы исследователей, как диатомологов, так и ученых других областей.

Результаты

За последние десятилетия было произведено довольно большое число таксономических преобразований. На основании данных, полученных с помощью электронной микроскопии и молекулярно-генетических исследований, были описаны новые роды, семейства, а также проведены монографические обработки некоторых крупных родов. Количество родов, входящих в группу бесшовных диатомовых, выросло почти вдвое. В системе Round с соавт. (Round *et al.*, 1990) указано 54 рода, а на сегодняшний день по нашим подсчетам данная группа насчитывает 114 родов, из которых 43 были описаны после 1990 г., 4 было предложено перевести из класса *Coscinodiscophyceae*, 1 род был включен Round в центрические и 8 родов приведены им в Индексе названий родов, а таксономическое положение 10 родов до сих пор остается неясным. Таким образом, существует реальная необходимость в дополнении и исправлении имеющейся в настоящее время системы.

Поскольку для большинства исследователей основным источником информации для идентификации родов и видов по-прежнему остается структура панциря, упомянем его основные морфологические признаки. Таковыми являются: форма и симметрия панциря, структура цингулюма, количество и расположение штрихов, строение ареол, велума, осевого поля, количество и расположение римопортул, пор, различных щетинок, краевых выростов, способа соединения в колонии. Помимо признаков, общих для многих групп диатомовых, отдельное внимание следует уделить строению вальвокопулы, а также апикальному поровому полю и его разновидностям (мультициссуре). Биологические признаки, экология, география несут скорее вспомогательное значение для диагностики таксонов. Морфологические признаки являются ключевыми, и именно они ис-

пользовались в удобной для использования системе Round с соавт. (Round *et al.*, 1990).

В данной работе мы предлагаем дополнение к системе Round с соавторами. Таксоны, описанные после 1990 г. и/или не внесенные в их систему, отмечены подчеркиванием.

Класс **FRAGILARIOPHYCEAE** Round 1990

«Первично бесшовные пеннатные диатомовые (basal araphid diatoms)»

Порядок ARDISSONEALES Round 1990

Семейство **Ardissoneaceae** Round 1990

Ardissonea De Notaris 1870

Порядок Тохарiales Round 1990

Семейство **Toxariaceae** Round 1990

Toxarium Bailey 1854

Порядок CLIMACOSPHEINIALES Round 1990

Семейство **Climacospheniaceae** Round 1990

Climacosphenia Ehrenberg 1841, *Synedrosphenia* (H. Peragallo) A. Moros 1911

Порядок RHAPHONEIDALES Round 1990

Семейство **Rhaphoneidaceae** Forti 1912

Rhaphoneis Ehrenberg 1844, *Adoneis* Andrews et Rivera 1987, *Delphineis* Andrews 1977, *Dickensoniaforma* Scherer 1997, *Diplomenora* Blazé 1984, *Drewsandria* Sims et Ross 1996, *Lancineis* Andrews 1990, *Neodelphineis* Takano 1982, *Perissonoe* Andrews et Stoelzel 1984, *Sceptroneis* Ehrenberg 1844

Семейство **Psammodiscaceae** Round et Mann 1990

Psammodiscus Round et Mann 1980

Порядок PLAGIOGRAMMALES Gogorev et Stepanova, ord. nov. (с. 82)

Семейство **Plagiogrammaceae** De Toni 1890 emend. S. Sato, Kooistra et Medlin 2008a

Plagiogramma Greville 1859, *Dimerogramma* Schrader 1976, *Glyphodesmis* Greville 1862, *Neofragilaria* Desikachary, Prasad et Prema 1987, *Psammogramma* Sato et Medlin 2008, *Psammoneis* Sato, Kooistra et Medlin 2008, *Talaroneis* Kooistra et Stefano 2004

«Истинно бесшовные пеннатные диатомовые (core araphid diatoms)»

Порядок FRAGILARIALES Silva 1962

Семейство **Fragilariaceae** Greville 1833

Fragilaria Lyngbye 1819, *Andrewsiella* Jurkschat 1997, *Asterionella* Hassall 1850, *Asterionellopsis* Round 1990, *Asteroplanus*

Gardner et Crawford 1997, *Bleakeleya* Round 1990, *Brandinia* Fernandes 2007, *Brassierea* Hein et Winsborough 1999, *Catombas* Williams et Round 1986, *Centronella* Voigt 1902, *Creatinia* Olney 2009, *Ctenophora* (Grunow) Williams et Round 1986, *Desikaneis* Prasad 1993, *Diatoma* Bory de St-Vincent 1824, *Distrionella* Williams 1990, *Falcula* Voight 1960, *Fossula* Hasle, Syvertsen et Quillfeldt 1996, *Fragilariella* Hendey 1958, *Fragilariforma* Williams et Round 1988, *Grammonema* Agardh 1832, *Hannaea* Patrick 1966, *Hyalogramma* Garcia 2012, *Hyaloneis* Amspoker 2008, *Hyalosynedra* Williams et Round 1986, *Koernerella* Ashworth, Lobban et Theriot 2011, *Martyana* Round 1990, *Meridion* Agardh 1824, *Nanofrustulum* Round, Hallsteinsen et Paasche 1999, *Neosynedra* Williams et Round 1986, *Odontidium* Kützing 1844, nom. rej., *Opephora* Petit 1889, *Opephoropsis* Frenguelli 1945, *Perideraion* Lobban et Jordan 2011, *Plagiostriata* Sato et Medlin 2008, *Porannulus* Hamilton et Poulin 1997, *Pravifusus* Witkowski, Lange-Bertalot et Metzeltin 2000, *Psammosynedra* Round 1993, *Pseudo-eunotia* Grunow 1881, *Pseudostaurosira* Williams et Round 1988, *Pseudostaurosiropsis* Morales 2001, *Pteroncola* Holmes et Croll 1984, *Punctastriata* Williams et Round 1988, *Reimerothrix* Prasad 2001, *Rimoneis* Garcia 2010, *Saepitifera* Gogorev 2014, *Sarcophagodes* Morales 2002, *Stauroforma* Flower, Jones et Round 1996, *Staurosira* Ehrenberg 1843, *Staurosirella* Williams et Round 1988, *Subsilicea* Stosch et Reimann 1970, *Synedra* Ehrenberg 1830, *Synedrella* Round et Maidana 2001, nom. illeg., *Synedropsis* Hasle, Medlin et Syvertsen 1994, *Tabularia* (Kützing) Williams et Round 1986, *Tabulariopsis* Williams 1988, *Thalassioneis* Round 1990, *Tibetiella* Li, Williams et Metzeltin 2010, *Trachysphenia* Petit 1877, *Ulnaria* (Kützing) P. Compère 2001

Порядок TABELLARIALES Round 1990

Семейство **Tabellariaceae** Kützing 1844

Tabellaria Ehrenberg ex Kützing 1844, *Oxyneis* Round 1990, *Tetracyclus* Ralfs 1843

Порядок LICMOPHORALES Round 1990

Семейство **Licmophoraceae** Kützing 1844

Licmophora Agardh 1827, *Licmosoma* Round et Alexander 2002, *Licmosphenia* Mereschowsky 1902, *Podocystis* Bailey 1854, *Sceptronema* H. Takano 1983

Порядок THALASSIONEMATALES Round 1990

Семейство **Thalassionemataceae** Round 1990

Thalassionema Grunow ex Mereschkowsky 1902, *Lioloma* Hasle 1997, *Thalassiothrix* Cleve et Grunow 1880, *Trichotoxon* Reid et Round 1988

Порядок RHABDONEMATALES Round et Crawford 1990

Семейство **Rhabdonemataceae** Round et Crawford 1990

Rhabdonema Kützing 1844

Порядок STRIATELLALES Round 1990

Семейство **Striatellaceae** Kützing 1844

Striatella Agardh 1832, *Hyalosira* Kützing 1844, *Pseudostriatella* Sato, Mann et Medlin 2008

Семейство **Florellaceae** Navarro 1996

Florella Navarro 1982

Семейство **Grammatophoraceae** Lobban et Ashworth 2014

Grammatophora Ehrenberg 1840, *Hanicella* Lobban et Ashworth 2014, *Microtabella* Round 1990

Порядок CYCLOPHORALES Round et Crawford 1990

Семейство **Cyclophoraceae** Round et Crawford 1990

Cyclophora Castracane 1878

Семейство **Entopylaceae** Grunow 1862

Entopyla Ehrenberg 1848, *Gephyria* Arnott 1858

Порядок PROTORAPHIDALES Round 1990 ex Gogorev, ord. nov. (с. 83)

Семейство **Protoraphidaceae** Simonsen 1970

Protoraphis Simonsen 1970, *Pseudohimantidium* Hustedt et Krasske 1941

FRAGILARIOPHYCEAE ordo incertae sedis

Fragilariophyceae familia incertae sedis

Gato Lobban et Navarro 2013, *Helminthopsisidella* Silva 1970, *Hustedtiella* Simonsen 1960

BACILLARIOPHYCEAE ordo incertae sedis

Bacillariophyceae familia incertae sedis

Astrosyne Ashworth et Lobban 2012, *Sagittula* Komura 1997, *Sameioneis* Russell et Norris 1971, *Stoschiella* Gardner et Wenderoth 1995, *Streptomion* Komura 1997, *Tubulariella* Silva 1970, *Williamsella* Graeff, Kociolek et Rushforth 2013

Систематическое положение семейства *Plagiogrammaceae*

Действительное обнаружение названия и описание семейства принадлежит G. De Toni (1890), который включил семейство в сборную группу псевдошовных диатомовых («Ordo» *Pseudorhaphideae*). Позднее De Toni (1892: 710) указал, что приоритет названия семей-

ства принадлежит P. Petit (Pelletan *et al.*, 1889). Однако в работе Petit приведено только французское название «Tribu Plagiogrammées», что делает обнаружение недействительным, и таким образом автором названия семейства остается De Toni. В дальнейшем название семейства не использовалось, его представителей располагали среди бесшовных в составе фрагиляриевых в подсемействе *Fragilarioideae* (Schütt, 1896) или семействе *Fragilariaceae* (в двух подсемействах) (Diatomovy..., 1949), либо в сем. *Diatomaceae* (Simonsen, 1979). План строения и симметрия створок его представителей типично билатеральные, однако некоторые структуры, характерные для бесшовных диатомовых, отсутствуют. Вследствие отсутствия римопортул и наличия ярко выраженного осевого поля, Round и Crawford (Round *et al.*, 1990) признали самостоятельный статус сем. *Plagiogrammaceae* и поместили его в центрические диатомовые (пор. *Triceratiales*). На основании филогенетического исследования и критического анализа морфологических признаков было показано, что это семейство следует относить к бесшовным диатомовым (Kooistra *et al.*, 2004; Sato, 2008; Sato *et al.*, 2008a, b). По мнению D. Williams (2007: 512), в случае монофилетического происхождения данное семейство, по-видимому, наиболее близко к представителям пор. *Rhaphoneidales* или *Fragilariales*. Данные, подтверждающие родство семейства с этими порядками, отсутствуют. Поскольку данную группу бесшовных по ее характеристикам нельзя отнести к какому-либо существующему порядку, мы предлагаем рассматривать это семейство в ранге порядка *Plagiogrammales*¹ ord. nov. Порядок включает одно семейство и семь родов.

Порядок **PLAGIOGRAMMALES** Gogorev et Stepanova, ord. nov.²

Description: Cells rectangular in girdle view, often united in ribbon-like or zigzag colonies. Plastids granuliform or plate-like, sparse. Valves linear, lanceolate or elliptical, more or less elongated, with transverse uniseriate striae. Areolae large, elliptical or elongated, occluded by velum (cribra or rota). Apical pore fields (ocelli) or plates distinct. Sternum and

¹ Название *Plagiogramma* составлено из двух слов греческого происхождения (*plagio* — косой; *gramme* — линия, черта). Поскольку в греческом языке слово *gramme* женского рода, то и грамматический род *Plagiogramma* является женским. Окончания видовых эпитетов, которые в современной литературе и базах данных рассматриваются как соотносящиеся со средним родом, подлежат исправлению.

² После сдачи тома в печать оказалось, что название *Plagiogrammales* приведено Е. Сох (2015), однако самой работы мы не видели. Если в ней содержится валидизирующее описание порядка, то название, данное Сох, будет приоритетным.

linking spines often present. Rimoportulae absent. Copulae numerous, plain and open. Marine benthic or epiphytic habitat.

Diagnosis: *Plagiogrammales* differ from *Fragilariales* by areolae structure and absence of rimoportulae, from *Rhaphoneidales* by valve shape and absence of rimoportulae.

Type genus: *Plagiogramma* Greville (1859: 207).

Клетки прямоугольные с пояска, часто формируют лентовидные или зигзагообразные колонии. Пластиды зернистые или пластинчатые, немногочисленные. Створки линейные, ланцеолятные или эллиптические, более или менее вытянутые, с поперечными однорядными штрихами. Ареолы крупные, эллиптические или вытянутые, прикрытые велумом (типа крибрум или рота). Апикальное поровое поле или пластинка отчетливое. Часто присутствуют осевое поле и краевые шипы. Римопортула отсутствует. Копулы многочисленные, плоские, открытые. Виды морские, бентосные.

Валидизация названия порядка *Protoraphidales*

Предложив в составе *Fragilariophyceae* новый порядок *Protoraphidales*, Round с соавт. (Round *et al.*, 1990) не привели его описания или диагноза, что сделало его обнародование недействительным (McNeill *et al.*, 2012: Art. 38.1). Для валидизации названия порядка приводим его описание.

Порядок **PROTORAPHIDALES** Round ex Gogorev, ord. nov.

Protoraphidales Round in Round *et al.*, 1990, The Diatoms: 128, nom. nud.

Description: Cells rectangular or clavate in girdle view. Valves straight, falcate or clavate, lanceolate to linear-lanceolate. Sternum narrow, curvate on apices in opposite directions (S-shaped). Striae uniseriate, in transverse and longitudinal or only transverse rows. Apical slit fields distinct, on both apices. Rimoportulae not observed. Copulae few to numerous, open. Marine planktonic or epizoic (copepods) species.

Diagnosis: *Protoraphidales* differ from *Fragilariales* by valve and sternum shape and absence of rimoportulae.

Type genus: *Protoraphis* Simonsen (1970: 384).

Клетки с пояска прямоугольные или булавовидные, со створки прямые, серповидные или булавовидные. Створки от ланцетных до линейно-ланцетных. Осевое поле узкое, S-образно изогнутое на концах створки. Штрихи однорядные, в поперечных и продольных или только в поперечных рядах. Апикальное щелевидное поле от-

четливое, на каждом конце. Римопортулы не отмечены¹. Копулы от нескольких до многочисленных, открытые. Виды морские, планктонные или эпизоиды копепод.

Объем семейства *Licmophoraceae*

Отдельно следует отметить род *Podocystis*. Традиционно представителей этого рода относили к пор. *Fragilariales*, сем. *Fragilariaceae*. Однако многочисленные филогенетические исследования показывают, что виды этого рода скорее ближе к ликмофороидным, нежели к фрагиляриевым (Ashworth *et al.*, 2012; Lobban, Ashworth, 2014). Это подтверждается и данными морфологии: булавовидная форма створок, по одной римопортуле на каждом конце створки, серия округлых щелей на базальном конце, способ прикрепления к субстрату слизистыми ножками. Таким образом, предлагаем поместить данный род в пор. *Licmophorales*, сем. *Licmophoraceae*.

Объем порядка *Striatellales*

Таксономическое положение рода *Florella* долгое время оставалось неясным. В системе Round (Round *et al.*, 1990) данный род не приводится по неизвестной нам причине. По мнению автора рода, он не имеет близкородственных связей с другими родами (Navarro, 1996). На основании исследований бесшовных диатомовых автор предложил поместить род в новое семейство *Florellaceae*, отличительные особенности которого от сем. *Striatellaceae*: несколько римопортул на обоих концах створки, поровые поля отсутствуют, копулы с лигулами и антилигулами. С другой стороны, присутствуют признаки, характерные для порядка *Striatellales*: образование зигзагообразных колоний, створки ланцетные, эллиптические, узкое осевое поле, копулы с септами. Таким образом, характеристика семейства *Florellaceae* следующая: панцири соединяются в зигзагообразные колонии. Штрихи однорядные, ареолы простые. Апикальное поровое поле отсутствует. Несколько римопортул расположены на каждом конце створки. Несколько открытых, септированных копул, несущих

¹ При описании семейства *Protoraphidaceae* и рода *Protoraphis* Simonsen (1970: 383, 384) отметил в качестве отличительного признака наличие ряда крупных пор на концах створки (в нашем понимании это «апикальное щелевидное поле»). Позднее Simonsen (1979: 47) в определительном ключе для семейств указал для *Protoraphidaceae* в качестве признака наличие «одного ряда (часто спяных) римопортул у концов [створки] на противоположных сторонах». Однако доказательства достоверности этого признака (морфологические данные и/или иллюстрации, полученные с помощью электронной микроскопии) отсутствуют.

фимбрии и лигулу и антилигулу. Морские, эпифитные. Типовой род: *Florella*.

Немаловажный вклад внес С. Lobban, предложивший новое семейство *Grammatophoraceae* (Lobban, Ashworth, 2014). Морфологический анализ структур панциря и филогенетический анализ показали, что такие роды, как *Hanicella*, *Microtabella* и *Grammatophora*, являются близкородственными, но отличаются от представителей сем. *Striatellaceae*. Особого внимания заслуживает комплекс уникальных морфологических признаков: форма панциря и способ образования колоний, наличие и структура апикального порового поля, строение цингулюма и т. д. В данной работе авторы приводят описание нового семейства: панцири, как правило, прямоугольные, всей поверхностью створок соединенные в ленты или с помощью апикальных поровых полей в зигзагообразные цепочки; апикальные поровые поля не запавшие. Стенки створок и копулы образованы только базальным кремнистым слоем, неразвитым, без камер. Вальвокупула септированная, имеются многочисленные дополнительные септированные копулы и гиалиновые несептированные плевры или септированная вальвокупула и плевры с рядами пор. Септа часто продолжается более чем на половину или почти на всю копулу. Римопортулы две на створку. Типовой род: *Grammatophora*. Мы посчитали, что приведенные аргументы вполне обоснованны, и следует определить семейства *Grammatophoraceae*¹ и *Florellaceae* с указанными родами в группу бесшовных пеннатных диатомовых в составе пор. *Striatellales*.

Обсуждение

Согласно данным молекулярно-генетического анализа, проведенного различными авторами (Medlin, Kaczmarska, 2004; Sato, 2008), становится очевидным, что группа бесшовных диатомовых является парафилетической. Согласно работам S. Sato и L. Medlin, использовавшим молекулярные, сравнительно-морфологические данные и данные о структуре аукоспор, бесшовные диатомовые имеют две определенные ветви эволюции. Первая ветвь, «первично бесшовные диатомовые» (basal araphid diatoms), включает в себя группы родов, относящихся к семействам *Plagiogrammaceae*, *Rhaphoneidaceae* и *Psammodiscaceae*. Вторая ветвь, «истинно бесшовные диатомовые» (core araphid diatoms), включает все остальные, более сложно развитые роды бесшовных.

¹ Cox (2015, цит. по Guiry, Guiry, 2015) отнесла это семейство к пор. *Rhabdonematales*.

В систематике класса бесшовных диатомовых имеется ряд трудноразрешимых задач. К одной из таковых относится систематическое положение представителей родов *Ardissonea*, *Climacosphenia*, *Synedrosphenia* и *Toxarium*. Исследования морфологии *Toxarium undulatum* Bailey и молекулярно-генетические данные показали, что этот род, несмотря на форму створки и бентосный образ жизни, на основании чего его традиционно рассматривали среди бесшовных диатомовых, филогенетически ближе к представителям рода *Lampriscus* A. Schmidt (Kooistra *et al.*, 2003), а в целом к центрическим диатомовым. Далее Medlin с соавт. (Medlin *et al.*, 2008) привели молекулярные доказательства того, что *Ardissonea*, *Climacosphenia*, *Toxarium* и, по-видимому, *Synedrosphenia* — это роды, близкородственные центрическим. Кроме того, авторы провели сравнение этих родов между собой по форме центральной области, расположению штрихов, ауксоспорообразованию, а также по соотношению длины и ширины. Все вышеприведенные данные указывают на искусственность отнесения вышеперечисленных родов к бесшовным. Однако авторы, несмотря на проведенные исследования и подробный анализ, не стали выводить эти роды из группы бесшовных пеннатных диатомовых. Не стали и мы, поместив их, однако, в группу так называемых базальных бесшовных диатомовых.

Отдельного внимания требуют роды, систематическое положение которых на сегодняшний день остается неясным. Таким является род *Gato*, описанный С. Lobban, J. Navarго (2013): клетки образуют короткие слизистые колонии, иногда разветвленные; пластиды множественные, вытянутые; створки овальные, слегка суженные к базальному концу, 30–40 мкм дл. и 13–15 мкм шир.; транспикально вытянутые штрихи нежные, 60–70 в 10 мкм, параллельные, радиальные на апикальном конце и косые на базальном; римопортула на базальном конце располагается на загибе створки, на апикальном — на уровне или в конце осевого поля, рядом с краем створки. На основании морфологических данных авторы считают невозможным включить его в какое-либо известное семейство. Род имеет сходные черты с родами *Florella* и *Licmophora*, однако родства авторы не подразумевают.

Другим дискуссионным вопросом является положение рода *Astrosyne* (Ashworth *et al.*, 2012), который по данным молекулярного исследования имеет близкородственные связи с родом *Cyclophora*, относящимся к пеннатным диатомовым. Однако панцирь, очевидно, имеет радиальную симметрию, что ставит в тупик и самих авторов, которые предполагают, что билатеральная симметрия могла быть

вторично утрачена. Представители данного рода не имеют никаких признаков осевого поля, штрихи и римопортулы располагаются радиально, отходя от гиалинового поля в центре. Скорее всего, для какого-либо убедительного утверждения о положении рода *Astrosyne* среди центрических или пеннатных диатомовых следует провести дополнительные исследования, включающие изучение морфогенеза и аукоспорообразования. Таким образом, вопрос остается открытым.

Нельзя обойти вниманием ряд родов, имеющих неясное систематическое положение и относящихся в данный момент к группе бесшовных пеннатных диатомовых без уточнения семейства или порядка. Требуется дополнительные тщательные исследования. К группе таких родов относятся: *Sameioneis*, *Sagittula*, *Stochiella*, *Streptomion*, *Tubulariella*, *Williamsella*, *Helminthosidella*, а также *Hustedtiella* и упомянутые выше роды *Gato* и *Astrosyne*.

Род *Frankophila* Lange-Bertalot, относящийся, по мнению Lange-Bertalot (1997), к сем. *Fragilariaceae*, не включен здесь в систему бесшовных, поскольку занимает промежуточное положение между бесшовными (присутствуют такие признаки, как образование лентовидных колоний, наличие краевых соединительных шипов) и шовными навиколоидными диатомовыми (наличие короткого, менее 1 мкм, шва, отсутствие апикальных поровых полей). Отсутствие молекулярно-генетических данных не позволяет окончательно решить вопрос о систематическом положении рода *Frankophila*.

Работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН по теме «Региональные таксономические и флористические исследования водорослей морских и континентальных водоемов» (№ 0120125605).

Литература

- Ashworth M. P., Ruck E. C., Lobban C. S., Romanovicz D. K., Theriot E. C. 2012. A revision of the Cyclophora and description of *Astrosyne* gen. nov. (Bacillariophyta), two genera with the pyrenoids contained within pseudosepta. *Phycologia*. 51(6): 684–699. doi: 10.2216/12-004.1
- Cox E. J. 2015. Coscinodiscophyceae, Mediophyceae, Fragilariophyceae, Bacillariophyceae (Diatoms). *Syllabus of Plant Families. Adolf Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien. Part 2/1. Photoautotrophic eukaryotic Algae: Glaucocystophyta, Cryptophyta, Dinophyta/Dinzoa, Haptophyta, Heterokontophyta/Ochromphyta, Chlorarachniophyta/Cercozoa, Euglenophyta/Euglenozoa, Chlorophyta, Streptophyta* p.p. Berlin: 64–103.

- De Toni G. B. 1890. Osservazione sulla tassonomia delle Bacillariee (Diatomee) seguite da un prospetto dei generi delle medesime. *Notarisia*. 5: 885–922.
- De Toni G. B. 1892. *Sylloge algarum*. Vol. 2, sect. 2. Padova: 491–817.
- [Diatomou...] *Диатомовый анализ*. 1949. Кн. 2. *Определитель ископаемых и современных диатомовых водорослей*. Л.: 238 с.
- [Diatomou...] *Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные)*. 1988. Т. 2, вып. 1. Л.: 116 с.
- Ehrenberg C. G. 1830. Beiträge zur Kenntniss der Organisation der Infusorien und ihrer geographischen Verbreitung, besonders in Sibirien. *Abh. Königl. Akad. Wiss. Berlin*: 21–108.
- [Glezer] Глезер З. И. 1981. К разработке новой классификации диатомовых водорослей. *Систематика, эволюция, экология водорослей и их значение в практике геологических исследований*. Киев: 108–110.
- Grunow A. 1862. Die österreichischen Diatomaceen nebst Anschluss einiger neuen Arten von andern und einer kritischen Uebersicht der bisher bekannten Gattungen und Arten. 1e Folge. Epithemieae, Meridioneae, Diatomeae, Entopyleae, Surirelleae, Amphipleureae. 2e Folge. Familie Nitzschieae. *Verh. K. K. Zool.-Bot. Ges. Wien*. 12: 215–472, 545–585.
- Guiry M. D., Guiry G. M. 2015. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org> (Searched 07.09.2015).
- Hustedt F. 1927–1966. Die Kieselalgen Deutschlands, Österreichs und der Schweiz unter Berücksichtigung der übrigen Länder Europas sowie der angrenzender Meeresgebiete. Bd 7, Teil 2. *Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz*. Akademische Verlagsgesellschaft. Leipzig: 845 S.
- Kooistra W. H. C. F., De Stefano M., Mann D. G., Salma N., Medlin L. K. 2003. Phylogenetic position of *Toxarium*, a pennate-like lineage within centric diatoms (Bacillariophyceae). *J. Phycol.* 39: 185–197.
- Kooistra W. H. C. F., Forlani G., Sterrenburg F. A. S., De Stefano M. 2004. Molecular phylogeny and morphology of the marine diatom *Talaroneis posidoniae* gen. et sp. nov. (Bacillariophyta) advocate the return of the Plagiogrammaceae to the pinnate diatoms. *Phycologia*. 43: 58–67.
- Kützing F. T. 1844. *Die kieselschaligen Bacillarien oder Diatomeen*. Nordhausen: 152 S.
- Lange-Bertalot H. 1997. Frankophila, Mayamaea und Fistulifera: drei neue Gattungen der Klasse Bacillariophyceae. *Arch. Protistenk.* 148: 65–76.
- Lobban C. S., Ashworth M. P. 2014. *Hanicella moenia*, gen. et sp. nov., a ribbon-forming diatom (Bacillariophyta) with complex girdle bands, compared to *Microtabella interrupta* and *Rhabdonema cf. adriaticum*: implications for Striatellales, Rhabdonematales, and Grammatophoraceae, fam. nov. *J. Phycol.* 50: 860–884. doi: 10.1111/jpy.12217
- Lobban C. S., Navarro J. N. 2013. *Gato hyalinus* gen. et sp. nov., an unusual araphid tube-dwelling diatom from Western Pacific and Caribbean islands. *Phytotaxa*. 127(1): 22–31. doi: 10.11646/phytotaxa.127.1.6
- McNeill J., Barrie F. R., Buck W. R., Demoulin V., Greuter W., Hawkworth D. L., Herendeen P. S., Knapp S., Marhold K., Prado J., Prud'homme van Reine W. F., Smith G. F., Wiersema J. H., Turland N. J. 2012. International code of nomenclature for

- algae, fungi and plants (Melbourne Code) adopted by the Eighteenth International Botanical Congress Melbourne, Australia, July 2011. *Regnum Vegetabile*. 154. Koenigstein: 232 p.
- Medlin L. K., Kaczmarek I. 2004. Evolution of the diatoms: V. Morphological and cytological support for the major clades and taxonomic revision. *Phycologia*. 43(3): 245–270.
- Medlin L. K., Sato S., Kooistra W. H. C. F., Mann D. G. 2008. Molecular evidence confirms sister relationships of *Ardissonea*, *Climacosphenia* and *Toxarium* within the bipolar centric diatoms (Bacillariophyta, Mediophyceae) and cladistic analyses confirms that extremely elongated shape has arisen twice in the diatoms. *J. Phycol.* 44(5): 1340–1348. doi: 10.1111/j.1529-8817.2008.00560.x
- Pelletan J., Deby J., Petit P. C. M. 1889. *Les diatomées. Histoire naturelle, préparation, classification & description des principales espèces, par le Dr J. Pelletan, avec une introduction à l'étude des diatomées par m. J. Deby, et un exposé de la classification des diatomées par m. Paul Petit*. 2(1). Paris: 364 p.
- Round F. E., Crawford R. M., Mann D. G. 1990. *The diatoms. Biology and morphology of the genera*. Cambridge: 747 p.
- Sato S. 2008. *Phylogeny of araphid diatoms, inferred from morphological and molecular data*. Dissertation. Bremerhaven: 277 p.
- Sato S., Kooistra W. H. C. F., Watanabe T., Matsumoto S., Medlin L. K. 2008a. A new araphid diatom genus *Psammoneis* gen. nov. (Plagiogrammaceae, Bacillariophyta) with three new species based on SSU and LSU rDNA sequence data and morphology. *Phycologia*. 47(5): 510–528. doi: 10.2216/08-04.1
- Sato S., Watanabe T., Crawford R. M., Kooistra W. H. C. F., Matsumoto S., Medlin L. K. 2008b. Morphology of four plagiogrammacean diatoms; *Dimerogramma minor* var. *nana*, *Neofragilaria nicobarica*, *Plagiogramma atomus* and *Psammogramma vigoensis* gen. et sp. nov., and their phylogenetic relationship inferred from LSU rDNA. *Phycol. Res.* 56: 255–268. doi: 10.1111/j.1440-1835.2008.00507.x
- Schütt F. 1896. Peridiales und Bacillariales. *Die natürlichen Pflanzenfamilien*. P. 31–153.
- Simonsen R. 1970. Protoraphidaceae, eine neue familie der Diatomeen. *Diatomaceae II. Beih. Nova Hedwigia*. 31: 383–394.
- Simonsen R. 1979. The diatom system: Ideas on phylogeny. *Bacillaria*. 2: 9–71.
- Smith W. 1853. *A synopsis of the British Diatomaceae; with remarks on their structure, function and distribution; and instructions for collecting and preserving specimens*. Vol. I. London: 89 p.
- Van Heurck H. 1880–1885. *Synopsis des diatomées de Belgique*. Anvers: 235 p.
- Williams D. M. 2007. Diatom phylogeny: Fossils, molecules and the extinction of evidence. *Syst. Palaeontol. (Palaeobot.)*. 6: 505–514. doi: 10.1016/j.crpv.2007.09.016

References

- Ashworth M. P., Ruck E. C., Lobban C. S., Romanovicz D. K., Theriot E. C. 2012. A revision of the Cyclophora and description of *Astrosyne* gen. nov. (Bacillariophyta), two genera with the pyrenoids contained within pseudosepta. *Phycologia*. 51(6): 684–699. doi: 10.2216/12-004.1

- Cox E. J. 2015. Coscinodiscophyceae, Mediophyceae, Fragilariophyceae, Bacillariophyceae (Diatoms). *Syllabus of Plant Families. Adolf Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien. Part 2/1. Photoautotrophic eukaryotic Algae: Glaucocystophyta, Cryptophyta, Dinophyta/Dinozoa, Haptophyta, Heterokontophyta/Ochromytha, Chlorarachniophyta/Cercozoa, Euglenophyta/Euglenozoa, Chlorophyta, Streptophyta p.p.* Berlin: 64–103.
- De Toni G. B. 1890. Osservazione sulla tassonomia delle Bacillariee (Diatomee) seguite da un prospetto dei generi delle medesime. *Notarisia*. 5: 885–922.
- De Toni G. B. 1892. *Sylloge algarum*. Vol. 2, sect. 2. Padova: 491–817.
- Diatomovy analiz. Opredelitel iskopaemykh i sovremennykh diatomovykh vodorosley. Poryadki Centrales i Mediales* [Diatom analysis. Manual for identification of the fossil and recent diatoms. Orders Centrales and Mediales]. 1949. Vol. 2. Leningrad: 238 p. (in Russ.).
- Diatomovye vodorosli SSSR (iskopaemye i sovremennye)* [The diatoms of the USSR (fossil and recent)]. 1988. Vol. 2, iss. 1. Leningrad: 116 p. (in Russ.).
- Ehrenberg C. G. 1830. Beiträge zur Kenntniss der Organisation der Infusorien und ihrer geographischen Verbreitung, besonders in Sibirien. *Abh. Königl. Akad. Wiss. Berlin*: 21–108.
- Glezer Z. I. 1981. On the new classification of diatoms. *Taxonomy, evolution, ecology and their significance in geological studies*. Kiev: 108–110. (in Russ.).
- Grunow A. 1862. Die österreichischen Diatomaceen nebst Anschluss einiger neuen Arten von andern und einer kritischen Uebersicht der bisher bekannten Gattungen und Arten. 1e Folge. Epithemieae, Meridioneae, Diatomeae, Entopyleae, Surirelleae, Amphipleureae. 2e Folge. Familie Nitzschieae. *Verh. K. K. Zool.-Bot. Ges. Wien*. 12: 215–472, 545–585.
- Guiry M. D., Guiry G. M. 2015. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org> (Searched 07.09.2015).
- Hustedt F. 1927–1966. Die Kieselalgen Deutschlands, Österreichs und der Schweiz unter Berücksichtigung der übrigen Länder Europas sowie der angrenzender Meeresgebiete. Bd 7, Teil 2. *Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz. Akademische Verlagsgesellschaft*. Leipzig: 845 S.
- Kooistra W. H. C. F., De Stefano M., Mann D. G., Salma N., Medlin L. K. 2003. Phylogenetic position of *Toxarium*, a pennate-like lineage within centric diatoms (Bacillariophyceae). *J. Phycol.* 39: 185–197.
- Kooistra W. H. C. F., Forlani G., Sterrenburg F. A. S., De Stefano M. 2004. Molecular phylogeny and morphology of the marine diatom *Talaroneis posidoniae* gen. et sp. nov. (Bacillariophyta) advocate the return of the Plagiogrammaceae to the pinnate diatoms. *Phycologia*. 43: 58–67.
- Kützing F. T. 1844. *Die kieselschaligen Bacillarien oder Diatomeen*. Nordhausen: 152 S.
- Lange-Bertalot H. 1997. Frankophila, Mayamaea und Fistulifera: drei neue Gattungen der Klasse Bacillariophyceae. *Arch. Protistenk.* 148: 65–76.
- Lobban C. S., Ashworth M. P. 2014. *Hanicella moenia*, gen. et sp. nov., a ribbon-forming diatom (Bacillariophyta) with complex girdle bands, compared to *Microtabella interrupta* and *Rhabdonema* cf. *adriaticum*: implications for *Striatellales*, *Rhabdonematales*, and *Grammatophoraceae*, fam. nov. *J. Phycol.* 50: 860–884. doi: 10.1111/jpy.12217

- Lobban C. S., Navarro J. N. 2013. *Gato hyalinus* gen. et sp. nov., an unusual araphid tube-dwelling diatom from Western Pacific and Caribbean islands. *Phytotaxa*. 127(1): 22–31. doi: 10.11646/phytotaxa.127.1.6
- McNeill J., Barrie F. R., Buck W. R., Demoulin V., Greuter W., Hawkworth D. L., Herendeen P. S., Knapp S., Marhold K., Prado J., Prud'homme van Reine W. F., Smith G. F., Wiersema J. H., Turland N. J. 2012. International code of nomenclature for algae, fungi and plants (Melbourne Code) adopted by the Eighteenth International Botanical Congress Melbourne, Australia, July 2011. *Regnum Vegetabile*. 154. Koenigstein: 232 p.
- Medlin L. K., Kaczmarska I. 2004. Evolution of the diatoms: V. Morphological and cytological support for the major clades and taxonomic revision. *Phycologia*. 43(3): 245–270.
- Medlin L. K., Sato S., Kooistra W. H. C. F., Mann D. G. 2008. Molecular evidence confirms sister relationships of Ardissonaea, Climacosphenia and Toxarium within the bipolar centric diatoms (Bacillariophyta, Mediophyceae) and cladistic analyses confirms that extremely elongated shape has arisen twice in the diatoms. *J. Phycol.* 44(5): 1340–1348. doi: 10.1111/j.1529-8817.2008.00560.x
- Pelletan J., Deby J., Petit P. C. M. 1889. *Les diatomées. Histoire naturelle, préparation, classification & description des principales espèces, par le Dr J. Pelletan, avec une introduction à l'étude des diatomées par m. J. Deby, et un exposé de la classification des diatomées par m. Paul Petit*. 2(1). Paris: 364 p.
- Round F. E., Crawford R. M., Mann D. G. 1990. *The diatoms. Biology and morphology of the genera*. Cambridge, 747 p.
- Sato S. 2008. *Phylogeny of araphid diatoms, inferred from morphological and molecular data*. Dissertation. Bremerhaven. 277 p.
- Sato S., Kooistra W. H. C. F., Wataname T., Matsumoto S., Medlin L. K. 2008a. A new araphid diatom genus *Psammoneis* gen. nov. (Plagiogrammaceae, Bacillariophyta) with three new species based on SSU and LSU rDNA sequence data and morphology. *Phycologia*. 47(5): 510–528. doi: 10.2216/08-04.1
- Sato S., Wataname T., Crawford R. M., Kooistra W. H. C. F., Matsumoto S., Medlin L. K. 2008b. Morphology of four plagiogrammacean diatoms; *Dimerogramma minor* var. *nana*, *Neofragilaria nicobarica*, *Plagiogramma atomus* and *Psammogramma vigoensis* gen. et sp. nov., and their phylogenetic relationship inferred from LSU rDNA. *Phycol. Res.* 56: 255–268. doi: 10.1111/j.1440-1835.2008.00507.x
- Schütt F. 1896. Peridiales und Bacillariales. *Die natürlichen Pflanzenfamilien*. P. 31–153.
- Simonsen R. 1970. Protoraphidaceae, eine neue familie der Diatomeen. *Diatomaceae II. Beih. Nova Hedwigia*. 31: 383–394.
- Simonsen R. 1979. The diatom system: Ideas on phylogeny. *Bacillaria*. 2: 9–71.
- Smith W. 1853. *A synopsis of the British Diatomaceae; with remarks on their structure, function and distribution; and instructions for collecting and preserving specimens*. Vol. I. London: 89 p.
- Van Heurck H. 1880–1885. *Synopsis des diatomées de Belgique*. Anvers: 235 p.
- Williams D. M. 2007. Diatom phylogeny: Fossils, molecules and the extinction of evidence. *Syst. Palaeontol. (Palaeobot.)*. 6: 505–514. doi: 10.1016/j.crpv.2007.09.016