

УДК 582.26

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

Ин-т ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины,

01001 Киев, ул. Терещенковская, 2, Украина

КОНЦЕПЦИЯ ВИДА И СОВРЕМЕННЫЕ ЗАДАЧИ СИСТЕМАТИКИ ВОДОРΟΣЛЕЙ

Обсуждена концепция вида у водорослей. Дана краткая история развития понятия вида в альгологии. Рассматриваются морфологическая, биологическая и филогенетическая концепции вида, значение экспериментальных и молекулярно-генетических исследований в познании вида у водорослей-эвкариотов хлорофитной линии эволюции. Определены основные задачи систематики водорослей в связи с применением новейших методов познания вида.

Ключевые слова: вид, водоросли, систематика, морфология, филогения, эволюция, молекулярно-генетические исследования.

Введение

В центре интересов каждого систематика стоит вид, который представляет собой не только основную таксономическую единицу, но и «один из важнейших уровней интеграции в органическом мире» (Майр, 1968, с. 24). Вопрос о том, что такое вид, с давних пор волнует биологов, особенно систематиков. В разное время ответ на этот вопрос был разным в зависимости от уровня общих представлений о природе организмов.

Технологическая революция в конце XX в., переход к новому этапу научно-технического прогресса революционизировали науку и производство во всех отраслях знаний. Использование электронных и трансмиссионных микроскопов, генетико-молекулярные исследования организмов, компьютерная техника, математические методы обработки данных привели к стремительному росту объема информации, дали новые знания о природе организмов и значительно прояснили концепцию вида.

Водоросли (Algae) представляют собой искусственную группу низших автотрофных растений. Они объединяют несколько самостоятельных по своему происхождению групп организмов, обладающих огромным морфологическим, цитологическим, молекулярным и репродуктивным разнообразием. В настоящее время (John, Maggs, 1997) установлено семь эволюционных линий эвкариотных водорослей: 1) хлорофиты, 2) хромофиты, 3) родофиты, 4) динофиты, 5) эвгленофиты, 6) криптофиты и 7) глаукофиты. Синезеленые водоросли, которые также называются цианобактериями (*Cyanobacteria*), представляют прокариотную линию эволюции (Castenholz, 1992). В связи с таким разнообразием вполне очевидно, что решение проблемы вида у водорослей вызывает большие затруднения.

Цель данной работы – подвести итоги современного понимания вида у водорослей-эвкариотов и наметить дальнейшие шаги в работе систематиков водорослей в связи с применением новейших методов познания вида.

© Г.М. Паламарь-Мордовинцева, П.М. Царенко, 2007

1. Основные этапы становления концепции вида как реального явления природы

Прежде чем перейти к анализу развития идеи вида у водорослей как реального явления природы, рассмотрим основные исторические этапы становления этой идеи в биологии.

Термин «вид» перешел в биологию из логики. **Вид** в логическом смысле – выражение сходства или одинаковой сущности у группы единичных предметов. В логике Аристотеля (324-322 до н.э.) видом называется известное множество в том случае, если его удается подчинить, как часть, множеству более высокого ранга – роду (Аристотель, 1934).

Само понятие вида и рода не ново. Например, швейцарский ботаник Каспар Баугин (1560-1624), описавший более 6000 видов растений, применял эти термины. Большой его заслугой были короткие, точные и одновременно полные диагнозы видов, которые он объединил в роды, что очень облегчало определение растений. Каждый вид Баугин описал под двойным названием: первое – родовое, а второе – видовое. Этим он положил начало бинарной номенклатуры, впоследствии использованной К. Линнеем.

До конца XVII в. слово «вид» (species) употреблялось в неопределенном смысле, не имея научного обозначения, а явление вида лишь смутно угадывалось.

Основателем учения о виде был английский ботаник Джон Рей (1627-1705), который понимал вид как совокупность особей, подобных друг другу в той мере, как дети походят на родителей. Как особое явление природы вид стал объектом научного познания после публикации выдающегося труда Дж. Рея «История растений» (Ray, 1686-1704) В этой работе было предложено именовать видом наиболее мелкие совокупности организмов, сходных между собой (тождественных морфологически), совместно размножающихся и дающих потомство, сохраняющее это сходство. Постоянство морфологических признаков в поколениях – основная мысль в трактовке вида Реем. Такое понимание вида удерживалось в биологии более ста лет (Завадский, 1968).

В этом же смысле понимал вид и Карл Линней (1707-1778). Он эмпирически выяснил, что вид – это явление природы, которое универсально для органического мира. Согласно Линнею, вид, как явление природы, – это множество родственных, сходных по строению организмов, при размножении непрерывно воспроизводящих себе подобных. Линней также пытался решить вопрос о сущности вида. Сущность вида Линней искал в устойчивости формы, которая истолковывалась им как полная ее неизменность. В своей книге «Философия ботаники» (1805) Линней указывал: «Видов столько, сколько различных форм сделано в самом начале». Именно он установил, что вид есть основная форма существования живой природы, реальная и элементарная ее единица. Линнеевское принятие категории вида за основу системы получило всеобщее признание и распространение среди биологов мира.

В этом году исполняется 300 лет со дня рождения Карла Линнея, родившегося 23 мая 1707 г. в местности Росхульт в южной Швеции. Вся мировая общественность торжественно отмечает эту дату, посвящая ей доклады, конференции, публикации и пр. Как отмечает В.И. Павлов (2007, с. 28): «Время безоговорочно определило выдающуюся роль Линнея в развитии мировой

ботаники, признав его творцом основополагающих ее частей: морфологии, систематики и номенклатуры». С.С. Станков (1957) писал: «В истории естествознания есть «эпоха Линнея, но нет эпохи Рэя, ни эпохи Ривиниуса-Баугина, ни эпохи Турнефора, ни даже эпохи Жюсье».

Во второй половине XVIII в. систематика заняла господствующее положение в биологии. Новая постановка проблемы вида в трудах Линнея выдвинула перед систематиками задачу описания всех видов, существующих на Земле (которая не исчерпана и в настоящее время). Виды описывались на основании морфологических признаков, которые представлялись стабильными и неизменными во времени и пространстве. Это утверждало идею постоянства реального вида.

К концу XVIII в. и началу XIX в. к характеристике вида прибавились еще две новые черты: устойчивость и дискретность. Устойчивость вида доказывалась прямыми наблюдениями. Было установлено, что вид сохраняет свои морфологические особенности как при смене поколений, т.е. во времени, так и при изменении условий среды, т.е. в пространстве. Факт устойчивости вида был чрезвычайно важен для доказательства его реальности. Действительно, если бы виды не обладали устойчивостью, то нельзя было бы констатировать само явление вида как качественную определенность (Завадский, 1968).

Основная трудность проблемы заключалась в характеристике той степени устойчивости формы, которая в действительности присуща видам, и в установлении причин, делающих вид устойчивым. Поэтому вполне естественно, что вопрос о соотношении между устойчивостью и изменчивостью вида стал центральной проблемой биологии.

Большая пластичность организмов, их изменяемость под действием окружающей среды, скрещивания или культуры легко доказывалась такими же прямыми наблюдениями. Создалось противоречие, которое биологи того времени пытались разрешить, допустив существование некой абсолютно постоянной формы как неизменной сущности вида. В пределах границ этой формы изменения организмов признавались возможными. Такие изменения считали обратимыми, флуктуирующими вокруг какого-то неизменного среднего значения. Так понималась в то время внутривидовая изменчивость, выражавшаяся в наличии разновидностей (varietes). Такой позиции придерживался Линней: он рассматривал разновидность как таксономическую категорию растений, измененного случайной причиной (климат, почва, тепло, ветер и пр.)

Другой существенной чертой вида, сформулированной в XIX в., была дискретность. Вид оказался образованием, представляющим собой как бы биологическую отдельность. Эта отграниченность вида от других близких ему видов констатировалась при обнаружении «разрывов сплошности» морфологических признаков (хиатусов). Этот факт приводит к выводу, что вид обладает более или менее четкими естественными границами и реально существует в природе. Факт дискретности вида имел решающее значение в практической работе систематиков. Он дал возможность обосновать основной критерий вида – морфологический. К концу XIX в. дискретность видов стала универсальным критерием для их разграничения. Все изложенное выше послужило обоснованием морфологической концепции вида.

С выходом в свет знаменитой работы Ч. Дарвина «Происхождение видов путем естественного отбора» биологи обратились к рассмотрению общих законов

эволюционной динамики форм, к процессам, снимающим их стабильное состояние. На базе эволюционного учения сложилась новая общебиологическая теория вида, проблема вида вышла за пределы интересов систематики. Во второй половине XX в. систематика перестала быть «владычицей наук» и сделалась лишь одной из отраслей, необходимых для изучения вида (Завадский, 1968).

Ключевой идеей естествознания во второй половине XX в. и в настоящее время становится эволюционизм. Эволюционная идея формирует мировоззрение большинства биологов, обязывая вводить исторический фактор в число многообразия биоты.

Общая потребность в исторических объяснениях была подкреплена методологией кладизма, сделавшего филогенетические реконструкции легко алгоритмизируемыми. Это позволило включить в арсенал филогенетики количественные методы: одни из них были заимствованы из статистики, другие – разработаны самими кладистами. Могучие персональные компьютеры существенно облегчили применение этих методов и сделали значительную часть работы по реконструкции филогенезов вполне «рутинной» (Павлинов, 2005).

Вид рассматривается как одна из основных и первичных форм организации живого, как поле деятельности естественного отбора. Начиная со второй половины XX в. в филогенетике возобладали подходы, относящиеся к кладогенетическому направлению, уделяющему основное внимание монофилии. В основу кладистического определения монофилии положена дарвиновская трактовка эволюции как совокупности событий, происходивших на видовом уровне.

Дискуссии вокруг понятия вида в биологии к концу XX в. привели в основном к семи концепциям вида. Согласно Т. Стьюэсси (Stuessy, 1990), в настоящее время сформулированы семь основных концепций вида: 1) морфологическая, 2) биологическая, 3) генетическая, 4) палеонтологическая, 5) эволюционная, 6) филогенетическая и 7) биосистематическая. Все они, по-видимому, могут быть применены и к водорослям, хотя морфологическая концепция до сих пор является одной из наиболее часто применяемой систематиками водорослей в практической работе.

В данной статье мы акцентируем внимание на трех концепциях вида, применяемых в той или иной мере у названных водорослей, а именно: морфологической, биологической и филогенетической.

2. Морфологическая концепция вида

2.1. Краткий исторический обзор

Вторая половина XVIII в. Длительное время (почти до середины XVIII в.) водоросли (Algae) оставались вне внимания ботаников в связи с поздним применением микроскопа в ботанических исследованиях, хотя макроводоросли уже были известны ботаникам. Например, Дж. Рей в своей «Истории растений» (Ray, 1686-1704) выделял большую группу «несовершенных» растений, куда относил водоросли, грибы, мхи и папоротники. Линней в 1753 г. описал 24 рода,

отнесенных им к водорослям, из которых в современном понимании этого термина можно говорить только о четырех родах: *Conferva*, *Ulva*, *Fucus*, *Chara*.

Открытие микроскопа А. ван Левенгуком (1632-1723) позволило исследовать удивительный мир микроскопических растений – микроводорослей. Огромное значение для исследования водорослей имело техническое воспроизведение их с помощью рисовальных аппаратов, улучшение микроскопов. Темпы инвентаризации видов водорослей сильно возросли. Уже к 1762 г. было описано большое количество микроскопических водорослей (Hudson, 1762), на которые ссылаются и современные ботаники. В. Хадсон был первым ботаником, который использовал линеевскую концепцию вида при описании водорослей.

XIX в. – первая половина XX в. В период 1800-1875 гг., который называют «золотым веком» таксономии (Prescott, 1951), описано большинство родов и видов водорослей, признанных и сегодня. Эти успехи в значительной степени связаны с усовершенствованием оптических приборов, что облегчало критическое исследование таксономически важных признаков как микроскопических, так и макроскопических водорослей (в 1827 г. Дж. Б. Амичи впервые применил в микроскопе иммерсионный объектив; английский оптик Г. Сорби в 1850 г. создал первый микроскоп для наблюдения объектов в поляризованном свете).

Ко времени интенсивного изучения водорослей вид приобрел значение основной категории в работах по систематизации многообразия форм и стал главной классификационной единицей систематики.

Морфологическая концепция вида продолжительное время доминировала в систематике водорослей. Большинство видов водорослей определяются (узнаются) благодаря прерывистости морфологических признаков (хиатусе). Этот способ определения в течение XIX в. стал универсальным для разграничения видов водорослей. Он часто используется и теперь, несмотря на большие достижения в познании вида и принятия других его концепций.

Развитие идеи морфологического вида можно рассмотреть на примере десмидиевых водорослей – одной из наиболее крупных групп хлорофитной линии эволюции. С точки зрения проблемы вида эти водоросли представляют особый интерес. Хотя для многих видов десмидиевых известен половой процесс, большинство из них в природе размножается вегетативно. В связи с этим процесс эволюции десмидиевых происходит весьма своеобразно, что должно найти отражение в специфике внутривидовой дифференциации вида, а также в соотношении видовых критериев (Паламарь-Мордвинцева, 1979, 1982, с. 162-172).

Первый род десмидиевых *Echinella* (ныне *Closterium*) описан в 1810 г. (Acharius, 1810, цит по: Teiling, 1956). В 1839 г. общее число известных десмидиевых в мире составляло 90 видов, к 1861 г. оно увеличилось до 300, в 1889 г. – до 1200, в 1901 г. – до 2000 видов, а в настоящее время описано около 4000 видов.

Описание видов десмидиевых строилось на той теоретической основе, которая выражала концепцию вида, преобладающую во второй половине XIX в. Исследования десмидиевых водорослей развернулись в период преобладания линеевской концепции морфологического вида, или как ее еще называют –

классической типологической концепцией вида, когда морфологический политипический стандарт вида стал общеупотребительным. Вид рассматривался как многообразие форм, объединенных по одному или нескольким признакам.

Начало широкому пониманию вида у десмидиевых положил Джон Ральфс (Ralfs, 1848) в своем выдающемся труде, посвященном британским десмидиевым. Классическим примером является установленный им вид *Staurastrum dejectum*, который уже в XX в. был разделен на четыре вида. В своей номенклатуре Дж. Ральфс не употреблял термин «разновидность». Он рассматривал внутривидовые отличия как результат случайных, не заслуживающих внимания изменений. Каждое отклонение Ральфс обозначал буквами греческого алфавита (α , β , γ) или употреблял только β для отличающихся особей. В большинстве случаев он не давал им названия, но для некоторых употреблял эпитеты (например, *Staurastrum asperum* β *proboscideum* Ralfs, 1848, с. 139).

Взгляды Дж. Ральфса на вид и разновидность отображают тот этап в учении о виде, который был характерен для второй половины XVIII в. и первой половины XIX в. Особенность этого периода, как указывает К.М. Завадский (1968), заключалась в накоплении аргументов в пользу неизменности видовых признаков, в обосновании и утверждении идеи постоянства и реальности вида.

Широкое понимание вида у десмидиевых было принято после Ральфса большинством исследователей. Таксономические новинки причислялись как разновидности к уже описанным видам десмидиевых, в результате чего они перерастали в гигантские виды (например, *Staurastrum gracile*, *Cosmarium botrytis*, *Xanthidium antilopaenum*, *Arthrodesmus incus* и многие другие) (West et al., 1904-1923). В конце XIX в. исследователи десмидиевых описывали в качестве видов и разновидностей любые отклоняющиеся формы, не анализируя их: постоянные они или непостоянные. Это, например, работы Р. Гутвинского (1884, 1892, 1893а, б, 1895а, б, 1896), который рядом с «хорошими» видами описал ряд сомнительных видов, разновидностей и форм.

Многообразие форм десмидиевых было переоценено в работах Вестов (West et al., 1904-1923). Они стали сторонниками сборных видов. Так, например, описанные Турнером (Turner, 1892) *Euastrum anglicanum*, *E. cambrense*, *E. snowdoniense* были отнесены Вестами в качестве разновидностей к *Euastrum dubium* W. West et G.S. West (West et al., 1904-1923, p. 44, 45). При этом они придерживались морфологического политипического стандарта вида, применяя многоэтактную систему латинских слов для обозначения конкретной формы (например, *Xanthidium subhastiferum* var. *murrayi* f. *triquetra*, *Xanthidium antilopaenum* var. *laeve* f. *irregularis* и т.д.)

Учитывая неоспоримый факт изменчивости видов, одни систематики десмидиевых видели свою задачу в том, чтобы описывать и называть каждую морфологически различимую форму. При этом понятия вида, разновидности и формы были весьма туманны и противоречивы. Однако некоторые исследователи интуитивно понимали всю несостоятельность подобного описания таксонов. Они стали сторонниками другой крайности: включения в один вид многих морфологически сходных, а в действительности неродственных таксонов. Причиной этого было установление параллельной изменчивости и находки так называемых смешанных форм у сильно изменчивых видов десмидиевых. Предполагалось, что многие схожие отклонения являются просто различными стадиями развития видов. Подобные идеи

были высказаны Г. Клебсом (Klebs, 1879), а затем развиты Ф. Дюселье (Ducellier, 1915) и Г.Л. Плейфером (Playfair, 1910, 1912). Пытаясь выстроить имеющееся разнообразие некоторых десмидиевых в строгую систему, они построили полиморфные ряды форм, составляющие, по их мнению, один вид, а в действительности – несколько видов. Эти идеи отверг М. Лефевр (Lefevre, 1939). Тем не менее, сторонники подобных идей были гораздо ближе к истине, чем те, которые старались описывать любое уклонение в качестве самостоятельного таксона.

Значительные таксономические трудности встречаются сегодня, когда определяются виды водорослей по описаниям, сделанным в XIX в. У ранних систематиков часто отсутствуют данные, обеспечивающие полный диагноз вида, а также не учтена изменчивость вида, что затрудняет составление диагностических ключей того или иного таксона. Неполнота диагнозов часто была вызвана тем, что в материале, собранном в природе, отсутствовали жизненно важные стадии индивидуального развития (онтогенез) или черты полового размножения и репродукции. Тем не менее, ключевые признаки для идентификации макроводорослей хорошо определялись некоторыми талантливыми систематиками того времени. Например, Линнеем были описаны 3 вида из рода Chara: *Ch. tomentosa* L., *Ch. hispida* L., *Ch. flexilis* L. (ныне *Nitella flexilis*), которые признаются до настоящего времени. Другим примером могут служить бурые водоросли (*Phaeophyta*), многие виды которых были описаны в конце XVIII и начале XIX вв. (например, *Fucus vesiculosus* L. 1753, *F. virsoides* C. Agardh 1842, *Laminaria saccharina* (L.) Lamour 1813, *L. digitata* (L.) Lamour. 1813 и др.) благодаря отчетливому описанию важных признаков систематиками XVIII в. и подтверждению этих описаний в наше время.

Вторая половина XX в. и начало XXI в. Значительный прогресс в развитии точных объективных методов для интерпретации морфологических данных и усиления морфологической концепции вида у водорослей произошел во второй половине и в конце XX в.

Новая волна интереса к систематике водорослей последовала после внедрения трансмиссионного микроскопа (ТЭМ) (1950 г.), усовершенствования светового микроскопа и изготовления оборудования для клеточной биологии. Внедрение в середине XX в. (1960 г.) сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) имело особо важное значение для систематического изучения водорослей с выдающимися внешними признаками. Эти мощные и многосторонние исследовательские приборы привели к открытию нового комплекса морфологических признаков и к реинтерпретации описанных ранее.

Способность к росту клонов водорослей (аксенических или неаксенических) в строгих лабораторных условиях позволила получить существенные данные о видах водорослей и обеспечить получение новых сведений об их морфологии, цитологии, репродукции, истории развития и онтогенезе. Лабораторное культивирование водорослей, начавшееся в конце XIX в., было продолжено в 1920 и 1930 гг., когда было учреждено понятие «тип культуры». В течение сороковых годов (1940) исследования, основанные на культурах водорослей, прочно вошли в практику систематиков водорослей, особенно после работ Прингсгейма. Они продолжались в следующие десятилетия, когда были показаны преимущества новых способов культивирования, разработаны питательные среды (Pringsheim, 1967; Bold, 1974). В настоящее время виды водорослей описываются и определяются после детальных

исследований в культуре. В конечном итоге результаты изучения водорослей в культуре в комплексе с другими способами познания вида привели к развитию надежных концепций вида и построению таксономических систем.

Описание видов водорослей в настоящее время считается идеальным, если оно основывается на изучении нескольких клонов, так как единственный найденный в природе клон не обладает всем диапазоном разнообразия признаков (Lewin, 1975). Учреждение международной (формальной) коллекции культур (Culture Collection) имеет огромное значение для изучения видов водорослей, особенно в том случае, когда культура вмещает тип вида. Сохранение типовых культур описанных видов микроводорослей имеет такое же значение, как сохранение в гербариях макроводорослей.

Для относительно «простых» водорослей с ограниченным набором морфологических признаков, применяемых в диагнозах видов, возрастают значения других признаков, например, связанных с нуклеиновыми кислотами, метаболизмом, особенностями воспроизведения. Вид должен изучаться с позиций молекулярной биологии, генетики, биохимии, экологии и др. Эти исследования направлены на решение проблем, оставшихся после усиленного применения альфа-таксономии (названия и описания таксонов).

К сожалению, только небольшое число таксонов водорослей было изучено с использованием полного набора молекулярных, генетических, цитологических и культуральных технологий. О значении молекулярных исследований водорослей будет подробнее сказано в отдельной главе.

2. Основные методы познания морфологического вида

2.2.1. Метод типа у водорослей

В конце XIX в. и в начале XX в. в альгологии господствовало чисто морфологическое понятие о виде как модели или типе. Так как признавался факт изменчивости видов, то возникали споры о том, какое из многочисленных морфологических состояний организма должно быть избрано как тип данного вида. Чешский альголог В. Чурда (Churda, 1935) считал, что тип вида следует описывать по определенному жизненному состоянию организма, а изменчивость организма, которая наблюдается при этом, входит в характеристику типа вида. Если же изменчивость организма выходит за рамки типа, то она не должна учитываться альгологами, т.е. описывать и сравнивать организмы следует по вполне определенному, строго ограниченному жизненному состоянию, оставляя без внимания другие состояния и даже опуская их. Такое понимание вида, по мнению К.М. Завалского (1968), является абстракцией, а при перенесении его на живую природу может перейти в отрицание самого вида. Воззрения В. Чурды были отражением общего упадка систематики, начавшегося еще с конца XIX в. Этот упадок выразился в отставании методов работы систематиков от поставленных в то время эволюционных проблем вида. М.М. Голлербах (1941), В.И. Полянский (1956, 1958) подвергли острой критике эти воззрения В. Чурды.

Тем не менее, этот классический таксономический метод, который включает сравнение материала с типом вида («метод типа» Silva, 1952), по мнению некоторых альгологов, является фундаментально важным при изучении макроводорослей и некоторых микроводорослей, например диатомовых (Williams, 1993). Поскольку

систематика диатомовых основывается на особенностях кремниевых оболочек клеток, которые сохраняют таксономически важные признаки вида, метод типа широко используется при изучении вида у этих водорослей. Этот метод становится более надежным и обоснованным, если вариабельность таксономически важных признаков была досконально (полно) изучена. Примером может служить исследование пресноводных представителей красных водорослей из родов *Batrachospermum* и *Audouinella* (Necchi and Zucchi, 1995, Vis et al., 1995). Авторы оценивали количественные и качественные данные всех потенциально важных морфологических признаков у 45 бразильских популяций *Audouinella*, включая все типы особей. Хотя величина многих морфологических признаков перекрывалась, многовариантный анализ четко сгруппировал исследованные популяции в 5 кластеров, четыре из которых включали тип вида. В результате применения метода типа было отчетливо разграничено 5 видов рода *Audouinella*.

Однако большинство видов микроводорослей после сбора материала в полевых условиях и его консервации теряют многие важные таксономические признаки, а в собранных «живых» пробах часто недостает некоторых особенностей, необходимых для точного определения вида (например, виды *Spirogyra* (*Zygnemataceae*) могут быть определены только при наличии репродуктивных органов, для других водорослей нужно знать стадии жизненного цикла). Поэтому у многих видов водорослей для идентификации вида важно проследить жизненный цикл в условиях культуры, соблюдая при этом непреременные манипуляции культивирования организмов.

Обычно альгологи упоминают о «типе культуры», ссылаясь на литературу. Имеются в виду только живые элементы культуры. Согласно Международному кодексу ботанической номенклатуры (МКБН, статья 9, 1980, с. 19), живые культуры должны быть изготовлены из материала голотипа названия нового описанного таксона грибов или водорослей и внесены в известную (уважаемую) коллекцию культур. Содержание в культуре элементов типа является важным доказательством при сравнении с оригинальным описанием а также для исследования признаков и признания их таксономического значения. Имеется много проблем, связанных с использованием клональных культур при характеристике видов, особенно в том случае, если видоспецифичные морфологические признаки описаны только на основании единственного изолированного в природе клона или экземпляра вида.

Морфологическая концепция вида как типа или модели и противопоставление ему разновидности как случайного, нетипичного отклонения поддерживалась исследователями еще в первой половине XX в. Несмотря на развитие эволюционной концепции вида, образовался разрыв между концепцией вида в теории и на практике. Возникла необходимость в разработке новых методов познания вида.

2.2.2. Морфолого-географический метод познания вида

В конце XIX в. и в начале первой четверти XX в. произошел ряд крупных изменений в методах познания вида. Новый этап познания характеризовался ломкой морфологической концепции вида в систематике, поворотом к изучению его внутренней структуры, применением новых подходов к изучению вида. Вопрос о структуре вида у водорослей наименее разработанный в альгологии. Специальных работ, посвященных этой теме, очень мало. До сих пор нет единого мнения

относительно основных подразделений вида, их терминологии и номенклатуры (Паламарь-Мордвинцева, 1985).

Победа общебиологической эволюционной концепции вида, согласно которой он рассматривается как сложное многогранное явление, переход от морфологического до морфолого-географического, генетического и др. методам познания вида привели к открытию его сложной внутренней структуры. Одной из наиболее важных структурных единиц вида и, одновременно, важным систематическим подразделением является подвид или географическая раса.

В начале XX в. морфологический метод в систематике уступил место новому морфолого-географическому методу. В это время в систематике высших растений В.Л. Комаровым и другими исследователями было выдвинуто учение о новой элементарной единице классификации – географической расе. Географическая определенность стала использоваться в качестве основного критерия для практического определения вида. Согласно В.Л. Комарову, «вид – это морфологическая система, помноженная на географическую определенность» (Комаров, 1927, с. 109). В своей обобщающей работе «Учение о виде у растений» В.Л. Комаров (1940) дал полное развернутое определение вида у растений. Сходные взгляды на вид высказывал в свое время А.К. Скворцов (с. 16, 1967): «В настоящее время мы представляем себе вид не только как определенный тип структуры и функции, но и как феномен эколого-географический, т.е. как некоторое целостное ... природное образование, занимающее в природе определенное только ему одному свойственное место».

Последователи широкого понимания вида (политипичный стандарт вида) указывали, что важнейшей структурной единицей вида является подвид. Согласно взглядам К.М. Завадского (1968), подвид – это одно из морфологических подразделений вида и одновременно сформированная географическая или экологическая раса, приспособленная к сходным климатическим, почвенным или биоценотическим условиям. Все ли виды в природе имеют подвиды? По Э. Майру (1968, 1971), большинство видов животных имеют географические расы. Данные систематиков высших растений свидетельствуют о том, что около 75 % видов имеют географические подвиды. К.М. Завадский (1968) считает, что подвидов нет только у древних реликтов, а также у молодых узкоспециализированных эндемичных видов.

Морфолого-географический метод получил широкое распространение не только в ботанике, но и в зоологии, однако применение его в познании видов водорослей было весьма ограниченным. Это было связано с тем, что в альгологии господствовало мнение о космополитизме большинства видов водорослей и со слабой изученностью их географического распространения.

Все же некоторые исследователи водорослей сделали попытку заменить морфологические виды старой систематики географическими расами, не имея при этом четкой аргументации этим действиям. Это привело к неудачному «дробительству» видов и усложнению классификации водорослей.

Первым, кто применил морфолого-географический метод в систематике водорослей, был известный альголог Н.Н. Воронихин (1924, 1926). Пытаясь подчеркнуть наличие и значение константных форм у водорослей, он описал ряд слабо отличающихся мелких видов, особенно для рода *Closterium* (*Desmidiaceales*), например *C. submoniliferum* Woronich., *C. submalinvernianum* Woronich. и др. Несколькими позднее

Н.Н. Воронихин (1946б) пришел к выводу, что описанные им виды следует рассматривать как внутривидовые группы, которые он назвал «вариантами вида» или «элементарными расами».

Географическая изменчивость у водорослей наблюдалась многими альгологами (Паламар-Мордвинцева, 1982). Было отмечено существование значительных отличий у видов водорослей из разных географических районов. Обращалось внимание, что виды с широким географическим распространением редко представляются вполне идентичными формами в различных частях мира, они могут различаться в деталях из разных местообитаний. Многочисленные примеры географической изменчивости у водорослей подтверждали ее существование, но не давали ответа на вопрос о том, каковы закономерности, характер и степень этой изменчивости. Ответ на этот вопрос могли дать целенаправленные исследования локальных популяций отдельных широко распространенных видов в определенных географических районах.

Начиная с 70-х годов прошлого столетия было предпринято широкое исследование географической изменчивости видов десмидиевых на обширном природном материале, включая элементы культуры, на популяционном уровне с применением статистических методов анализа данных. Осуществление этих исследований должно было внести ясность в представления о способах и характере интеграции популяций, а также организации вида у этих растений (Паламар-Мордвинцева, 1970, 1973а, б, 1975, 1980, 1982; Паламар-Мордвинцева, Буракина, 1973). Результатом синтеза полученных данных явилась работа «Вид у десмидиевых водорослей» (Паламар-Мордвинцева, 1979, 1982). Автор пришла к заключению, что в зависимости от разных причин вид десмидиевых, как явление природы, проявляется весьма многообразно. Виды десмидиевых водорослей неравноценны, потому что стоят на разных ступенях организации вида или же, находясь на одной ступени, имеют принципиальные конструктивные особенности. Виды десмидиевых можно разделить на 3 типа: 1) клональные виды, состоящие из а) одноклональных, б) многоклональных и в) полиплоидных популяций (диплоидные, тетраплоидные и др.), 2) мendeлевские виды, включающие формы с половым процессом, 3) смешанные виды, возникшие при половом процессе, а затем размножающиеся вегетативно. Следовательно, в систематике десмидиевых следует применять морфолого-географический политипический стандарт вида.

Сходные результаты были получены при изучении вида у хлорококковых водорослей (Tsarenko, Hegewald, 1994; Царенко, 1996). Важным звеном в понимании вида у хлорококковых водорослей представляется его структура. Анализ многочисленных литературных данных, а также авторских исследований природных популяций отдельных видов и их клонов в культуре продемонстрировали широкую модификационную изменчивость основных систематических признаков у этих водорослей. Сравнение вариабельности признаков у ряда таксонов показало сложный состав вида хлорококковых. Использование морфолого-географического познания вида у названных водорослей показало зависимость проявления особенностей признаков от географического фактора, а также внутривидовую дифференциацию, например у *Scenedesmus intermedius* Chodat (Tsarenko, Hegewald, 1994, 1999). Авторы пришли к заключению, что применение морфолого-географического политипического стандарта вида для хлорококковых водорослей является вполне обоснованным.

Новое в географический метод познания видов внес Дж. Гексли (Huxley, 1938a, б), предложивший метод клинов, который позволяет количественно исследовать географические изменения определенного признака. Как показали работы Дж. Гексли, Д. Грегора (Gregor, 1939, 1940) и П. Терентьева (1957, 1966), метод клинов позволяет улавливать географические изменения любых признаков. Изучение клинальной изменчивости подтверждает действительное существование подвидов в природе. Большое значение географической изменчивости в популяциях высших растений придавала Е.И. Синская (1963, 1964)

Применение морфолого-географического метода исследования и метода клинов Д. Гексли для десмидиевых водорослей позволило подтвердить реальное существование подвидов у них. Структурное разнообразие видов десмидиевых водорослей, например у рода *Closterium*, подтверждено молекулярно-генетическими исследованиями. Так, например, японские исследователи (Ichimura, Kasai, 1990) установили присутствие множества спаривающихся групп или биологических видов внутри одного таксономического вида *Closterium ehrenbergii* Menegh. ex Ralfs.

Географические расы были описаны у десмидиевых водорослей, например у *Micrasterias mahabuleshwariensis* Hobs. (Teiling, 1956), *Cosmarium laeve* Rabenh. (Ruzicka, 1966), *C. hornavanense* Gutw. (Паламарь-Мордовинцева, 1987).

Всегда ли нужно описывать подвиды и придавать им таксономический ранг? Мы поддерживаем мнение Э. Майра (1968), который считал, что не всегда определенный в природе подвид следует описывать как новый таксон. В некоторых случаях подвиды, обнаруженные на основании разрывов сплошных количественных признаков, например у исследованных видов *Closterium* (Паламарь-Мордовинцева, 1985, 1982), будет не просто идентифицировать без специального статистического исследования. В тех же случаях, когда кроме дискретных размерных признаков популяции характеризуются еще и хорошо заметными качественными признаками, установление систематического ранга таких подвидов будет вполне оправданным и даже обязательным.

2.2.3. Генетические и другие методы познания вида

Морфолого-географический метод не мог показать, чем обусловлена целостность вида, несмотря на наличие внутривидовых отличий, почему виды отграничены один от другого? Ответ на этот вопрос дал следующий этап исследований в начале XX в., когда широко развернулись работы по изучению внутренней структуры вида, прежде всего генетическими методами. Важный вклад в понимание генетической структуры вида был сделан учеными школы Н.И. Вавилова. Особенностью работ Вавилова и его сотрудников было сочетание генетических исследований материала в питомниках с «географическими посевами» образцов на многочисленных станциях и наблюдениями в природе.

В работах Н.И. Вавилова (1931) дается такая трактовка вида: вид – это обособленная, сложная подвижная система, связанная в своем генезисе с определенной средой и ареалом.

Исследование вида генетическими методами привело к открытию сложной внутренней структуры вида, в результате чего возникли разногласия в истолковании самого факта разложения вида на составные части. С одной стороны, возникло представление о виде как чрезвычайно сложной системе мелких форм, с другой – как

об однородной по своему составу элементарной единице или как о группе рас. Таким образом, появились две противоположные концепции вида. В результате старые понятия вошли в конфликт с новыми фактами и это породило кризис всего учения о виде (Завадский, 1968). Кризис продолжался примерно всю первую четверть XX в. В это время сформулировалось и приобрело большую силу особое направление в понимании вида — неорданнизм, согласно которому «истинными» видами признавались мелкие, далее не расщепляющиеся, наследственно устойчивые формы, различающиеся хотя бы по одному признаку. Такие виды назывались жорданонами, или мелкими видами, или *microspecies*. Они противопоставлялись так называемым линнеонам, которые рассматривались как совокупность разнородных форм.

Сторонником крайне узкого понятия вида у водорослей выступил Н.Н. Воронихин. Исследуя десмидиевые водоросли (*Desmidiaceae*) Кавказа, он пришел к убеждению, что наблюдаемое у них явление полиморфизма обусловлено постоянными наследственными уклонениями (Воронихин, 1926). Он установил в Кавказских пробах 5 новых видов рода *Closterium* и описал еще 15 новых форм, под которыми подразумевал неустойчивые уклонения. Если характер уклонений не был известен, он обозначал его термином разновидность, предполагая, что большинство описанных им разновидностей также имеют значение мелких видов. Для рода *Cosmarium* автор установил 9 таких разновидностей, для *Staurastrum* — 3 и для рода *Oocardium* — 1.

Несколько позднее Н.Н. Воронихин (1946а, б) пришел к выводу, что описанные им виды следует рассматривать как внутривидовые группы, которые он назвал вариантами вида. Однако еще в 1926 г. он рассматривал уже известные виды десмидиевых как сборные понятия. Так, для *Closterium spetsbergense* Borge, *C. lanceolatum* Kütz. и *C. moniliferum* (Bory) Ehr. он установил три комплекса мелких константных форм, группировавшихся вокруг каждого вида. Воронихин отождествлял эти формы с мелкими константными, генетически родственными формами, которые были приняты для других водорослей (напр., Chodat, 1914). Эти группы форм образовывали трансгрессивные ряды, соединявшие один классический вид с другим. По мнению Воронихина, каждая из этих форм представляет собой элементарную расу, под которой он подразумевал наименьшую таксономическую единицу, различимую с помощью морфологического метода. Элементарные расы он отождествлял с жорданонами.

Таким образом, Н.Н. Воронихин являлся сторонником применения к десмидиевым водорослям монотипического стандарта мелкого вида. Монотипическая концепция вида имела известный успех и у исследователей других групп водорослей. Так, В.И. Полянский (1936) пришел к выводу, что многие виды синезеленых водорослей представляют собой мелкие виды, или *microspecies*. Последний термин принят им вместо термина элементарная раса.

Применяя методику чистых культур, некоторым альгологам удалось разделить отдельные политипические виды на множество клонов, отличающихся константными признаками. Р. Шода (Chodat, 1913) установил в культурах зеленых водорослей наличие множества мелких видов, группирующихся вокруг определенного типа. По его мнению, количество таких мелких видов в природе безгранично. Тенденция к дроблению видов у водорослей зашла так далеко, что некоторые альгологи (Chodat, 1909, 1914; Czurda, 1932) стали считать видом каждый морфологически различимый клон.

Выделение наследственных форм внутри вида было прогрессивным моментом в познании вида у водорослей, однако в целом эти воззрения на вид, как указывает К.М. Завадский (1968), были глубоко ошибочными. Они уведили систематиков от понимания вида как реальной системы.

3. Значение экспериментальных исследований вида

По мнению некоторых фикологов (John, Maggs, 1997), вклад экспериментальных исследований водорослей как в лабораторных условиях, так и в природе не должен быть слишком высоко оценен. Такие исследования, по их мнению, обычно демонстрируют экстраординарную (чрезвычайную) пластичность многих видов водорослей в связи со степенью влияния окружающей среды и генетических факторов на их изменчивость. Обычно экспериментальные исследования должны объяснять, каким образом фенотипическая изменчивость учитывалась для многих ранее описанных видов. Примером могут служить очень «тяжелые» роды из зеленых водорослей *Cladophora* и *Enteromorpha*, описание видов которых основывается на перекрывающихся количественных признаках (например, размеры клеток, число пиреноидов и др.). Некоторые исследования по скрещиванию между популяциями у этих двух родов (Briding, 1963; Hoek, 1963, 1964, 1982) продемонстрировали соответствие между результатами, полученными при использовании биологических и морфологических критериев вида.

Как установлено теперь, вклад изучения культур для оценки морфовидов также нельзя переоценивать. Культивирование иногда позволяет проверить правильность первоначального описания морфологических видов из природно-собранного материала. Некоторые исследования показали, что виды, описанные как «экоморфы» или «экофены», часто характеризовали условия среды обитания. Значительное внимание со стороны исследователей водорослей привлек к себе очень полиморфный и широко распространенный род из зеленых водорослей *Stigeoclonium*. Из 28 описанных видов (Inzam, 1963) только 3 вида подтверждены Дж. Саймонсом (Simons et al., 1986) в результате изучения культур видов этого рода.

Другим примером может служить хорошо известный род *Scenedesmus* (*Chlorophyta*), содержащий 330 видов и 1300 разновидностей, согласно проведенной ранее ревизии этого рода (Hegewald, Silva, 1988). Изучение культур видов этого рода (Trainor, 1991; Trainor, Egan, 1991) показало, что принципиальные признаки, используемые для разграничения видов этого рода (например, присутствие и форма шипов, величина колоний) зависят от температуры окружающей среды. Многие виды *Scenedesmus* рассматриваются сейчас как «экоморфы», которые представляют собой ответ на условия окружающей среды обитания, испытывают сезонные или асезонные влияния, именуемые ц и к л о м о р ф а м и .

В результате этого изучения число действительных видов *Scenedesmus*, по оценке Ф. Трайнора (см. Andersen, 1992), колеблется от 12 до 30 видов. С нашей точки зрения, в данном случае выводы Ф. Трайнора были поспешными.

Изучение ненаследственной индивидуальной изменчивости признаков десмидиевых проводилось в культуре и в природных популяциях (Паламарь-Мордовинцева, 1970, 1982). Например, изучалась модификационная изменчивость

формы и размеров клеток в природных популяциях *Cosmarium granatum* Bréb., *C. laeve* Rabenh., *C. Impressulum* Efv., *C. humile* (Gay.) Nordst., *C. subrotundum* Nordst., а также в культуре *C. laeve*. Исследования показали, что каждый из этих видов в пределах одной локальной популяции является морфологически очень гетерогенным. Мелкие индивидуальные различия формы полуклеток и более или менее значительные колебания в размерах имели место у всех исследованных видов. Этот популяционно-морфологический метод исследований позволил получить информацию об особенностях и направлениях изменчивости природных популяций десмидиевых, определить диапазон видовой изменчивости, что позволило понять специфику вида у этих водорослей (Паламарь-Мордвинцева, 1982).

Результаты исследований изменчивости видов десмидиевых (Brook, 1997), показали популяции клеток, демонстрирующих полный ряд форм каждого вида, встречающегося в природе. Экспериментальное размножение продемонстрировало возможное существование сингенов* внутри морфовидов десмидиевых (Blackburn, Tyler, 1987). Тем не менее, десмидиологи продолжают определять виды десмидиевых, используя традиционный типологический метод, т.к. большинство видов десмидиевых размножаются вегетативным способом.

Многочисленные исследования в культуре диатомовых водорослей показали, что на таксономически важные особенности морфологии створок в широкой степени влияли факторы окружающей среды, включая температуру, соленость, трофность, содержание кремния (Сох, 1993).

Интересный результат таксономического понимания вида получен при изучении отдельного клона водоросли *Spirogyra* (*Zygnematales*, *Zygnematophyceae*) (McCourt, Hoshaw, 1990). Клон подвергался спонтанным изменениям после 45 месяцев культивирования, продуцируя автополиплоиды четырех отличимых субклонов. Эти субклоны соответствовали четырем различным морфотипам, которые отличались друг от друга шириной нитей, и трем узнаваемым видам. МакКурт и Гошау (McCourt and Hoshaw, 1990) рассматривают каждый морфотип как «видовой комплекс» и аргументировано выступают против дальнейшего описания видов *Spirogyra*, основанных на мелких морфологических изменениях, включая ширину нитей. Подобные комплексы, как полагают авторы, широко распространены у рода *Spirogyra* и на этой основе они, ссылаясь на Р.А. Андерсена (Andersen, 1992), считают, что число видов *Spirogyra* следует уменьшить до 50 против 386, представленных Я. Кадлубовской (Kadlubowska, 1984).

Дальнейший вклад культивирования водорослей для таксономических целей позволит очерчивать виды набором хорошо отличаемых признаков, если при этом полностью соблюдаются определенные лабораторные условия. Многие виды пресноводных, большинство почвенных и симбиотических водорослей были описаны только после выделения их в культуру и изучения в лаборатории. Например, виды нитчатых зеленых рода *Pseudoclonium*, морфологически простые виды рода *Trebouxia*, встречающиеся как фикобионт лишайников, возможно идентифицировать только в культуре. Филогенетический анализ ядерно-включающих субчастиц рибосомальной РНК (18S рРНК) у трех видов *Trebouxia* (Friedl, Zeltner, 1994) позволил установить "лишайниковую группу водорослей" (Friedl, 1995).

* Сингамия – обоесполость организма, когда преобладание женской или мужской тенденции развития формируется при оплодотворении генотипом зиготы и не зависит от внешних условий.

4. Филогенетическая концепция вида

Большинство систематиков водорослей до сих пор «мыслят по линеевски», как отмечает М. Гвири (Guiri, 1992), т.к. определение вида в большинстве случаев основывается на интуитивных взглядах относительно их филогении. Такой таксономический «метод» полагается на опыт и компетентность специалистов в принятии решений о важности каждого признака (любого: морфологического, биохимического или др.) и устанавливает, какое различие между популяциями является достаточным для гарантии определения уровня вида. Этот «эволюционный подход» является высокосубъективным относительно отбора и важности признаков.

Поскольку авторы данной статьи являются систематиками, то такое категорическое осуждение систематиков представляется нам не совсем корректным. Не следует забывать, что многочисленные эволюционные заключения биологов «современных» направлений основываются на фактических данных систематики. Знания и опыт (и что очень существенно, интуиция) настоящего систематика являются тем важнейшим материалом, на основе которого строятся теоретические обобщения о процессах эволюции.

В последние три десятилетия (конец XX в. и начало XXI в.) был сделан значительный прогресс в развитии точных и объективных методов для установления и интерпретации морфологических данных, включая различия между разными типами сходства. Из трех аналитических подходов (фенетический, эволюционно-систематический, кладистический), только кладистический нашел широкое одобрение. Этот метод, развитый из таксономической теории, известной как филогенетическая систематика, построен на трех принципах: 1) монофилетические таксоны являются природными; 2) организмы связаны родством (происхождением); 3) эволюционно уникальные модификации свидетельствуют об их уникальной филогенетической истории (Hennig, 1966).

Кладистический метод познания лег в основу филогенетической концепции вида. Эта концепция наиболее часто используется в кладистической школе систематиков, где вид является конечным таксоном на кладистическом филогенетическом дереве. Два типа филогенетических концепций вида признаются кладистами: один – идентифицирует вид как группу организмов, обладающих хотя бы одним общим признаком (конечный таксон на кладистическом дереве); и второй – рассматривает вид как монофилетическую группу организмов, обладающих одним или более наследуемыми признаками (для более детального знакомства см. Nelson, 1989; Baum, 1992; Manhart, McCourt, 1992). В контексте вида термин **монофилетический** имеет два значения: все потомки общего предка вместе с этим предком, и организмы, более тесно связанные друг с другом, чем с каким-либо другим.

Доказательства среди кладистов вращаются вокруг вопроса – какой из двух видов является ближе к другому таксону, или имеют ли они особый путь развития.

Кладистическое изучение внутривидовых соотношений у водорослей использует морфологические наборы данных и имеет тенденцию обращаться к родственным связям между группами видов скорее, чем к связям (соотношениям) отдельных видов (Williams, 1985; Mrozinska, 1991, 1993; Littler, Littler, 1992).

Проблемой для кладистического изучения вида у водорослей является определение наиболее важных признаков, используемых при статистической обработке данных для разграничения видов.

Характерной особенностью кладистической практики является использование так называемого кладистического анализа (строгой схемы аргументации при реконструкции родственных отношений между таксонами), строгое понимание монофилии и требовании взаимно однозначного соответствия между реконструированной филогенией и иерархической классификацией (Павлинов, 2005).

Кладистика¹ стала идеологическим ядром «новой» филогенетики в противоположность филистике, которая продолжает геккелевскую традицию филогенетических исследований. «Новая» филогенетика представляет собой синтез кладистической методологии, молекулярно-генетической фактологии и количественных методов (Павлинов, 2005). Все новые научные идеи и аналитические методы сопровождаются набором терминов и концепций, которые являются новыми и даже нарушают взгляды «старых» (опытных) систематиков, а также являются своего рода вызовом к отказу традиционных значений терминов. «Старым» систематикам приходится изучать этот набор терминов или, иначе, тезаурус², который довольно полно изложен в работах Уайла и др. (Wiley et al., 1991; Павлинов, 2005).

Общие признаки кладистики – это группировка объектов по синапоморфному сходству (совместное обладание эволюционно продвинутым признаком); ревизия систем по результатам филогенетических реконструкций; ранжирование групп по порядку ветвления кладограмм; принятие в системах только строго монофилетических групп (общий предок и все потомки). Некоторые кладистические работы (Kosiorrek et al., 1989, 1992; Williams, 1993; Павлинов, 2005) предназначены для привлечения внимания филологов к этому новому направлению исследования сущности вида.

Кладистика может быть широко применена для решения таксономических проблем у водорослей на более высоком уровне, чем вид. Ряд ученых использовали кладистику также для ревизии низких таксономических групп. Например, в исследованиях зеленой водоросли *Avrainvillea* (Littler, Littler, 1992), где использованы анатомические признаки, выделена только одна группа видов и показано углубление проблемы с морфологически пластичными водорослями.

Кладистические методы были широко применены для изучения большой группы *Zygnematophyceae* (*Streptophyta*) хлорофитной линии эволюции (Gontcharov et al., 2004; Гончаров, 2005), а также для изучения рода *Scenedesmus* (Tsarenko et al., 2005).

¹Кладистика (от греч. *klados* - ветвь) – наиболее влиятельное направление филогенетической систематики. Кладистика основана на идеях немецкого энтомолога В. Хеннига (Hennig, 1966), изложенных в его работах 1950-1960 гг., однако название «кладистика» впервые использовано критиками этого направления в 1960 годах, а современные формализованные процедуры кладистики разработаны в 1970-е годы его последователями, работающими в США.

²Тезаурус – система взаимосвязанных понятий и терминов, которыми обозначаются филогенез, филогенетический паттерн, всевозможные их параметры и свойства (Павлинов, 2005, с. 143).

5. Биологическая концепция вида у водорослей

Концепция биологического вида сводит всю проблему к репродуктивной изоляции. Один из «основателей» концепции биологического вида Э. Майр писал, что вид – это группа фактически или потенциально скрещивающихся природных популяций, репродуктивно изолированных от других подобных групп (Mayr, 1963).

В подобном определении имеется ряд недостатков. Прежде всего, такая точка зрения автоматически ведет к отрицанию видов у всех агамных и апогамных форм, существование которых доказано многочисленными прямыми наблюдениями. Для многих групп водорослей характерно только вегетативное размножение, поэтому биологическая концепция может быть использована только для тех водорослей, у которых известен половой процесс. Обсуждая этот вопрос, Д. Манн (Mann, 1995) считает, что биологическая концепция вида может использоваться как практическое руководство для интерпретации модели разнообразия у водорослей. Однако это руководство может быть использовано только для бипарентальных, сексуально репродуктивных организмов. Биологическая концепция вида критикуется кладистами, которые рассматривают сексуальность как примитивный признак, т.к. генетически различные клоны или «виды» очень часто проявляют способность к интербридингу, а сама сексуальная совместимость, как примитивный признак (универсальные симплезиоморфы), не может использоваться для определения монофилетических таксонов (Manhart, McCourt, 1992). Основательную критику концепции биологического вида дал К.М. Завадский в своей выдающейся книге «Вид и видообразование», 1968.

Несмотря на такую критику, были сделаны попытки применения биологической концепции вида у водорослей для таксономических построений. Рассмотрим примеры недавних исследований биологической концепции вида у зеленых водорослей.

Возможность применения биологической концепции вида к десмидиевым водорослям была обсуждена в работе «Вид у десмидиевых водорослей» (Паламарь-Мордвинцева, 1979, 1982). Это подтверждают не только подробные исследования и тщательно описанные в литературе факты полового процесса у некоторых представителей десмидиевых, например у *Cosmarium botrytis* Menegh. ex Ralfs. (De Bary, 1858; Millardet, 1870; Kleban, 1891). Подробно описал процесс конъюгации у этого вида Р. Старр (Starr, 1959). Другие авторы (Brandham, Goward, 1964; Brandham, 1967) изучали раннее развитие и формирование зигоспор у гетероталических штаммов *C. botrytis*, подробно описав длительность различных стадий их развития и дополнив эти наблюдения Р. Старра. Полный жизненный цикл у *Staurodesmus dickiei* (Ralfs.) Lillier (= *Staurastrum dickiei*) описал К. Турнер (Turner, 1892). Однако природные популяции десмидиевых редко проявляют тенденцию к половому размножению. В тех случаях, когда в природе находили зигоспоры, их количество было огромным. Это навело исследователей на мысль, что половое размножение десмидиевых возникает в результате определенного комбинирования условий обитания. Работы в этом направлении принесли определенный успех в индуцировании полового процесса в культуре даже тех видов десмидиевых, у которых половой процесс в природе не встречался (Viduyavati, Nizam, 1970; Ling, Tyler, 1972, 1976). Так, была доказана возможность индуцирования полового процесса у видов, размножающихся в природе вегетативно.

Спаривающиеся группы (биологические виды), имеющие полиплоидное начало, были обнаружены у *Closterium ehrenbergii* Menegh. ex Ralfs. (*Desmidiaceae*) (Ischimura, Kasai, 1990). При изменении ploидности клеток новые морфотипы, не способные к скрещиванию (interbridging), могут рассматриваться как зачатки новых видов.

Спаривающиеся группы видов широко представлены среди многих одноклеточных и колониальных зеленых водорослей (например, у *Chlamydomonas*, *Eudorina*, *Gonium* и др.). Многочисленные, генетически контролируемые, спаривающиеся группы существуют у многих морфологически неразличаемых видов. Эти спаривающиеся группы могут рассматриваться как Sibling-виды, или зачатки биологических видов, которые обнаруживаются в результате физиологического, биохимического или молекулярного анализов. Например, у *Pandorina morum* Bory открыто внутри морфологического вида 20 различных спаривающихся комплексов или сингенов (Coleman, 1977). Этот субординарный Sibling или биологический вид функционально действует как один вид. В случае с *Pandorina morum* морфологический вид является более глубокой сущностью, чем биологический вид.

6. Значение молекулярных данных

В настоящее время многие исследователи водорослей используют метод молекулярно-филогенетических исследований, основанных на сравнении нуклеотидных и аминокислотных последовательностей (сиквенсов) различных участков генома организмов. Этот метод существенно расширяет число признаков, необходимых для сравнительных анализов, и позволяет решать вопросы филогенетических отношений организмов. Большинство исследователей используют этот метод для установления филогенетического родства таксонов более высокого ранга и реже – более низкого таксономического уровня. Например, филогенетический анализ сиквенсов 18S рДНК у зеленых водорослей позволил обнаружить монофилетическое начало трех независимых эволюционных линий: *Chlorophyceae*, *Trebouxiophyceae* и *Ulvoophyceae*. Зеленые водоросли характеризуются присутствием хлоропластов с двумя мембранами, множеством тилакоидов и хлорофиллов *a* и *b*, а также наличием крахмала внутри пластид. Эти синапоморфы четко отличают зеленые водоросли (*Chlorophyta*) и их сестринские группы (*Streptophyta*) и эмбриофиты от других эвкарйотных линий водорослей. Эти исследования могут свидетельствовать о происхождении наземных растений от зеленых водорослей (Friedl, 1997).

Сравнение последовательностей 18S рДНК показывает филогенетическое значение этих признаков для различия классов зеленых водорослей (Lewis et al., 1992; Steinkötter et al., 1994). Эти признаки очень важны также при разделении родов (Friedl, 1995).

Изучение проблемы видового уровня проводится с привлечением ядерных, хлоропластных и митохондриальных ДНК на разном уровне сиквенирования. Нуклеотидные последовательности сравнивались при изучении эволюционной дивергенции у рода *Cladophora* (Bot et al., 1989a, b). Избранными методами для исследования водорослей являются RFLPs и сиквенирование последовательностей рРНК и рДНК (ядерные 18S, 26S, хлоропластные 16S, 23S). Важным источником информативного разнообразия сиквенсов у водорослей становятся регионы спейсеров

(рибосомные внутренние транскрибируемые спейсеры – ITS-1, ITS-2, спейсеры между большими и малыми субчастицами) (Bakker et al., 1995).

Например, для ревизии *Scenedesmus*-подобных видов, обнаруженных в водоемах Волинского Полесья (Украина), использованы последовательности кодирующих участков 18S рДНК и ВТС-2 (внутр. транскриб. спейсер – 2) вторичной структуры. В результате из 68 исследованных *Scenedesmus*-подобных видов только 11 отнесены к настоящему роду *Scenedesmus*, другие же виды – к новым родам и видам, а часть видов перенесены в синонимы (Tsarenko et al., 2005).

ДНК хлоропластов у наземных высших растений является высоко консервативной, в то время как у более древних водорослевых линий их удивительное разнообразие дает возможность использовать этот признак для изучения всех уровней родственных отношений между популяциями, а также между порядками и классами (Freshwater et al., 1994). Наследуемая хлоропластная ДНК, также как и митохондриальная ДНК, неограниченны для корреляции с анализом ядерной ДНК. Митохондриальная ДНК, первоначально полученная у водорослей (Coleman, Coff, 1991), а затем более изучена (Boyen et al., 1994), может также широко использоваться в будущем для изучения водорослей.

Ядерные и пластидные сиквенсы теперь применяются все чаще для решения таксономических проблем у трудных групп водорослей. Данные нуклеотидных последовательностей являются более информативными для таксономических решений, если их комбинировать с данными других типов признаков. Например, при комплексном анализе красной водоросли из рода *Gymnogondrus* были привлечены для сравнения молекулярные, морфологические и культуральные данные (Maggs et al., 1992).

Конгруэнтность между молекулярными, морфологическими и другими типами данных часто рассматривается как доказательство первоначальной морфологической концепции вида. Напротив, отсутствие такой конгруэнтности показывает, что первоначальная концепция была или очень узкой, или широкой. Примером такого сочетания исследования могут быть работы А.А. Гончарова (Gontcharov et al., 2001-2004; Гончаров, 2005) об исследованиях филогенетической структуры класса *Zygnematoephyceae* (*Streptophyta*) с помощью молекулярно-филогенетических методов с привлечением кладистических методов анализа с использованием различных молекулярных маркеров.

Проведенные исследования показали, что морфологические признаки, используемые для классификации в классе *Zygnematoephyceae* (особенности ультраструктуры клеточной оболочки, морфологии клетки, тип организации таллома и др.), не всегда адекватно отражают родство таксонов, а общая система конъюгат нуждается в ревизии. В то же время класс *Zygnematoephyceae* является монофилетической группой организмов в составе стрептофитовых зеленых водорослей и хорошо отграничен от них как фенотипическими (отсутствие жгутиков, половой процесс в виде конъюгации), так и генетическими (уникальные замены в транскрипте 18S рРНК) синаноморфиями (Гончаров, 2005).

Имеется достаточно примеров, где молекулярные данные были использованы для определения границ морфологически различаемых видов. Например, морфологические виды зеленой водоросли *Microthamnion* были исследованы в строгом эксперименте в культуре, где было обнаружено, что некоторые предварительно определенные виды оказались явно ростовыми формами или экоморфами

(John, Johnson, 1987). RELP-анализы 18S рРНК у 24 изолятов из разных местообитаний и географических регионов показали, что все они имели только одного родителя (предка) (John et al., 1993). Это подтвердило основанное на изучении культур мнение о том, что *Microthamnion* является монофилетическим родом.

Нуклеотидные последовательности рРНК были исследованы у рода *Chlamydomonas* (Buchheim et al., 1990). В результате обнаружено тесную связь между морфологическими данными и сиквенсами 18S рРНК у 14 видов. Разграничение более 450 видов этого рода под силу только опытными специалистами. Как показали исследования, большинство этих «видов» являются клонами одних и тех же видов (Ettl, Schlösser, 1992).

Исследована также филогения группы *Hydrodictyaceae* (*Chlorophyceae*), представители которой отличаются орнаментацией клеточной оболочки и особенностями репродукции (Buchheim et al., 2005). Филогения семейства основывалась ранее исключительно на морфологических признаках. Исследования М. Бухгейма с соавт. основывались на изучении сиквенсов рибосомальной РНК и ДНК: 18S рРНК и 26S рДНК, а также данных сиквенсов внутреннего транскрибируемого спейсера (ITS)-2. Результаты филогенетического анализа подтвердили монофилию *Hydrodictyaceae*, включая изоляты *Chlorotetraedron*, *Hydrodictyon*, *Pediastrum*, *Sorastrum* и *Tetraedron*. Филогенетический анализ показал, что ценобии *Hydrodictyon* эволюционно отличаются от ценобии *Sorastrum*, однако данные рРНК не подтвердили монофилию рода *Pediastrum*, но указали на существование четырех самостоятельных родов данного семейства: *Monactinium*, *Parapediastrum*, *Pseudopediastrum* и *Stauridium*.

Обращаясь к проблеме вида, необходимо подчеркнуть, что молекулярные признаки во многих случаях используются для подтверждения морфологической концепции вида. В то же время для развития новой «молекулярной» концепции вида использование нуклеотидных последовательностей является неперенным условием (*sine qua non*) (Manhart, McCourt, 1992).

Однако в последнее время отношение исследователей к абсолютизации значения молекулярных признаков начинает меняться. Одними из первых, усомнившихся в верности 18S ДНК древа, были Phillipe и Adoute (1994, 1996, 1998), акцентировавшие внимание на том, что 18S гDNA топологии «конфликтуют» с другими молекулярными деревьями, а кластеры, возникающие в результате артефакта «long branch attraction», не являются естественными, поэтому нельзя говорить с достаточной разрешающей способностью о взаимосвязи между различными группами эвкарют. К такому же заключению приходит С.А. Карпов (2000), а Т. Кавалье-Смит (Cavalier-Smith, 1998) полностью разрушает филогению 18S гDNA.

К отказу от использования сиквенсов SSU рДНК в качестве главного филогенетического аргумента привела сама таксономическая практика. Проблема возникает потому, что в молекулярно-кластический анализ вовлекаются «морфологические» таксоны, границы и объем которых в новой смысловой (семантической) среде, формируемой вследствие использования иного методологического аппарата, становится неопределенным.

Сравнивая различные последовательности у одних и тех же организмов (5,8S, 18S, 28S рДНК), можно получить совершенно разные филогенетические схемы. Среди молекулярных признаков мы не можем выделить апоморфии, да и само понятие

апоморфии здесь становится бессмысленным, поскольку принадлежит к иному «морфологическому» – семантическому полю.

Сегодня все больше исследователей понимают: различные молекулярные признаки должны быть уравниены в своей значимости как между собой, так и с морфологическими (включая ультраструктурные) признаками, т.е. не рассматриваться в качестве ведущих.

Заключение

Огромное большинство видов водорослей различаются благодаря прерывистости морфологических признаков (морфологическая концепция вида). Этот способ определения видов доминирует в систематике водорослей. Затруднения возникают в связи с неодинаковыми мнениями по определению «морфовидов» или «морфотипов», т.е. при «взвешивании» признаков, при открытии особых криптических молекулярных вариаций и при наличии экстремальной фенологической пластичности. Бридинг-эксперименты дают возможность выявить репродуктивно изолированные группы криптических или Sibling-видов (сингенов) внутри традиционно морфологических видов. То есть многие виды водорослей являются генетически неоднородными. Sibling-виды еще называют «комплексные виды», когда морфологически неразличимые клоны обладают заменами в высококонсервативном регионе генома. Sibling-виды обычно не имеют никакого таксономического статуса. Если такие признаки открываются (при молекулярных исследованиях), тогда принимаются таксономические решения.

В настоящее время систематики часто применяют молекулярно-генетические подходы для проверки родственных отношений у водорослей разного таксономического уровня. Последовательности нуклеиновых кислот часто являются хорошим доказательством для определения границ морфологических видов и обнаружения «видовых комплексов» внутри неразличимых клонов. Генетико-молекулярные подходы совместно с другими наборами данных являются надежным способом подтверждения монофилетических таксонов особенно видового уровня. Общепринято считать, что кладистика является ценным инструментом для строгого анализа совокупных наборов данных. Затруднения в применении кладистики у «классических» систематиков вызывают новые наборы терминов и концепций. «Старым» систематикам необходимо изучать тезаурус – важную часть «новой» филогенетики как научной дисциплины, тезаурус филогенетической концепции вида, кладистики как наиболее влиятельного направления филогенетической систематики (Павлинов, 2005).

Установление фактора дискретности (прерывистости) морфологических признаков будет несомненно оставаться принципиально важным подходом для решения таксономического уровня у водорослей. В будущем традиционная морфологическая концепция вида усилится привлечением данных из других областей биологии: филогенетики, молекулярной биологии, кладистики, которые позволят увеличить набор контрастных признаков для применения концепций вида. По мнению некоторых биологов (Wilmote, Golubić, 1991), результаты молекулярно-генетических исследований будут в основном подтверждать таксономию, основанную

на морфологии и простых методах изучения видов. Будущее покажет правоту тех или других выводов.

Основные задачи систематики водорослей на современном этапе представлений о виде. Во-первых, как и прежде, следует продолжить описание и систематизацию видов. Несмотря на значительные успехи в этой области, еще немало остается в природе найденных и неописанных видов водорослей. Конечно, следует избегать описания новых видов на основании видоспецифичных признаков единственного в природе клона или одного экземпляра организма. Систематики при этом должны расширять взаимодействие с другими биологическими дисциплинами, учитывая и опираясь на достижения в области цитологии, генетики, молекулярной биологии и др. Сегодня, когда бурно развиваются молекулярные исследования, открывающие новые наборы признаков, систематикам представляется возможность (опираясь на эти достижения) решать многие важные вопросы систематики.

Во-вторых, систематики водорослей должны уделять внимание также исследованиям, направленным на решение проблем, оставшихся после применения альфа-таксономии водорослей (описания и названия таксонов) в ранние периоды развития альгологии (XVIII и XIX века). Для многих видов водорослей, описанных в это время, в диагнозах видов недостает описания многих важных признаков, что создает известные трудности при их идентификации. Для многих видов водорослей важно проследить жизненный цикл в условиях культуры, соблюдая при этом неперенные процедуры культивирования организмов. У относительно «простых» видов водорослей с ограниченным набором морфологических признаков в диагнозах возрастает значение учета других признаков, например связанных с нуклеиновыми кислотами, метаболизмом, особенностями воспроизведения.

В-третьих, систематики должны провести ревизию конкретных групп водорослей с учетом нового этапа научно-технического прогресса. Возможности сканирующих и трансмиссионных электронных микроскопов, новейшие разработки культивирования клонов водорослей, результаты молекулярно-генетических исследований должны быть использованы систематиками водорослей в своей ревизионной работе с «трудными» таксонами. Как показывает практика последних лет, линнеевская систематика удивительным образом успешно адсорбировала многие достижения «новой» систематики.

Однако не следует забывать, что сравнительные сопоставления морфологических и молекулярных данных в настоящее время становятся одной из центральных проблем в систематике растений. Большое несоответствие выявляемых отношений заставляет всерьез задуматься о будущем традиционных методов познания вида и о сущности полученных результатов молекулярной филогенетики. Тем не менее, отказываться от новых молекулярных данных было бы неразумно. Они позволяют выявлять ошибки традиционной морфологической систематики, являются мощным стимулом для появления новых таксономических идей и гипотез. Конечно, систематикам следует проявлять при этом некоторый прагматизм и даже консерватизм при решении таксономических проблем.

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

N.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine,

2. Tereshchenkovskaya St., 01001, Kiev, Ukraine

SPECIES CONCEPT AND MODERN PROBLEMS OF SYSTEMATICS OF ALGAE

Species concept of algae is discussed. Brief history of the species concept development in algology is given. Morphological, biological and phylogenetic concepts of species are presented. The role of experimental and molecular-genetic studies in clarifying of species concept of eukaryotic algae of chlorophyte line of evolution and urgent tasks of systematics of this group are discussed.

Key words: species, algae, systematics, morphology, phylogeny, evolution, molecular genetic studies.

Аристотель. Метафизика. – М.: Наука, 1934. – 356 с.

Бауэин Каспар (K. Vaugin, 1560-1624). – Цит. по БСЭ, т. 4. – М.: Сов. энцикл., 1950. – С. 318.

Вавилов Н.И. Линнеевский вид как система // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. – 1931. – 26, № 3. – С. 109-134.

Воронихин Н.Н. Новые виды с Кавказа. VI // Бот. мат. Ин-та спор. раст. – 1924. – 3, вып. 7. – С. 102-106.

Воронихин Н.Н. Материалы для флоры водорослей Кавказа. VIII. *Desmidiaceae* // Журн. Рус. бот. об-ва. – 1926. – 9, № 1/2. – С. 49-86.

Воронихин Н.Н. О некоторых вопросах Боровского заповедника в связи с вопросом о виде у водорослей континентальных водоемов // Тр. Всесоюз. гидробиол. об-ва. – 1951. – 3. – С. 217-220.

Воронихин Н.Н. Опыт классификации внутривидовых вариантов *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Bréb. в водоемах Валдайского и Деминского районов Ленинградской обл. // Бот. журн. – 1946а. – 31, № 5. – С. 13-23.

Воронихин Н.Н. Рецензия на статью Л.И. Курсанова «Понятие о виде у низших водорослей» // Сов. бот. – 1946б. – 14, № 3. – С. 204-206.

Голлербах М.М. О понятиях «тип» и «изменчивость» в систематике водорослей (Критический разбор воззрений Чурды) // Там же. – 1941. – № 3. – С. 161-166.

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

Завадский К.М. Вид и видообразование. – Л.: Наука, 1968. – 404 с.

Завадский К.М. Учение о виде. – Л., 1961. – 254 с.

Карпов С.А. Система протистов. 3-е изд. – СПб: Изд-во пел. ун-та, 2000. – 215 с.

Комаров В.Л. Учение о виде у растений. – М.: Л., 1940. – 212 с.

Комаров В.Л. Флора полуострова Камчатки. – Л., 1927. – Т. 1. – 339 с.

Линней Карл. Философия ботаники. – СПб, 1805. – Цит. по БСЭ, 1954. – Т. 25. – С. 173-174.

Майр Э. Зоологический вид и эволюция. – М.: Мир, 1968. – 598 с.

Майр Э. Принципы зоологической систематики. – М.: Мир, 1971. – 434 с.

Международный кодекс ботанической номенклатуры. – Л.: Наука, 1980. – 283 с.

Павлюнов И.Я. Введение в современную филогенетику (кладогенетический аспект). – М.: КМК, 2005. – 391 с.

Павлов В.И. Труды Карла Линнея – творения гения // Мат. конф. морфол. и системат. раст., посвящен. 300-летию со дня рождения Карла Линнея. – М.: КМК, 2007. – С. 27-29.

Паламарь-Мордовинцева Г.М. Морфологічні видозміни в природній популяції *Staurastrum furcatum* (Ehr.) Bréb. // Укр. бот. журн. – 1970. – 27, № 3. – С. 368-370.

- Паламарь-Мордовинцева Г.М. Минливості пояскових видів роду *Closterium* Nitzsch в онтогенезі // Там же. – 1973а. – 30, № 5. – С. 618-624.
- Паламарь-Мордовинцева Г.М. Аномальні форми *Desmidiaceae*. Їх систематичне і можливе філогенетичне значення // Там же. – 1975. – 32, № 1. – С. 1-11.
- Паламарь-Мордовинцева Г.М. Вид у *Desmidiaceae* // Там же. – 1979. – 36, № 2. – С. 193-200.
- Паламарь-Мордовинцева Г.М. Десмидиевые водоросли Украинской ССР. – Киев: Наук. думка, 1982. – 238 с.
- Паламарь-Мордовинцева Г.М. Некоторые аспекты географической изменчивости водорослей континентальных водоемов / Тез. докл. V делегат. съезда Всесоюз. бот. об-ва. – Киев: Наук. думка, 1973б. – С. 300-302.
- Паламарь-Мордовинцева Г.М. Реальне існування географічних рас у видів *Desmidiaceae* та їх таксономічне відображення категорією підвиду // Укр. бот. журн. – 1985. – 42, № 6. – С. 29-34.
- Паламарь-Мордовинцева Г.М. Внутрішньовидова диференціація *Cosmarium hornavanense* Gutw. (*Desmidiaceae*) // Там же. – 1987. – 44, № 4. – С. 65-69.
- Паламарь-Мордовинцева Г.М., Бурлакіна Н.П. Минливості деяких ознак *Cosmarium subtumidum* Nords. в умовах культури // Там же. – 1973. – 30, № 4. – С. 489-496.
- Полянский В.И. О виде у низших водорослей. – М., Л.: Изд-во АН СССР, 1956. – 65 с.
- Полянский В.И. О таксономических единицах у низших (преимущественно синезеленых) водорослей // Сов. бот. – 1934. – № 5. – С. 83-94.
- Полянский В.И. К вопросу о значении таксономических единицах у низших водорослей // Тр. бот. ин-та АН СССР, сер. 2. – 1936. – Вып. 3. – С. 7-97.
- Полянский В.И. Понятие о виде в альгологии // Проблема вида в ботанике. 1. – М., Л., 1958. – С. 7-33.
- Синская Е.Н. О категориях и закономерностях изменчивости в популяциях высших растений. – Л.: Изд-во АН СССР, 1963. – 386 с.
- Синская Е.Н. Об общих закономерностях эколого-географической изменчивости дикорастущих и культурных растений // Тр. по приклад. ботанике, генетике, селекции. – 1964. – 36, № 2. – С. 3-13.
- Скворцов А.К. Становление современного понимания вида / Совецание по объему вида и внутривидовой систематике: Тез. докл. (4-7 апреля 1967 г., Ленинград). – Л.: Наука, 1967. – С. 16-18.
- Станков С.С. Карл Линней – выдающийся шведский натуралист. – М.: Знание, 1957.
- Терентьев П.В. Методические соображения по изучению внутривидовой географической изменчивости // Внутривидовая изменчивость позвоночных животных и микроэволюция. – Свердловск: Книж. изд-во, 1966. – С. 12-14.
- Терентьев П.В. О применимости понятия «подвид» в изучении внутривидовой изменчивости // Вестн. Ленинград. ун-та. Сер. биол. – 1957. – 21, № 1. – С. 73-81.
- Царенко П.М. Хлорококові водорості (*Chlorococcales*, *Chlorophyta*) водойм України (флора, морфологія, екологія, географія, основні напрямки еволюції та принципи систематики) / Автореф. дис. ... докт. біол. наук. – К.: Ін-т бот., 1996. – 45 с.
- Andersen R.A. Diversity of eucaryotic algae // Biodiver. and Conservat. – 1992. – 1. – P. 267-292.
- Bakker F.T., Olsen J.L., Stamm W.T. Evolution of nuclear rDNA ITS sequences in the *Cladophora albida*. Serica clade (*Chlorophyta*) // J. Mol. Evol. – 1995. – 40. – P. 640-651
- Bary A. Untersuchungen über die Familie der Conjugaten (Zygnemen und Desmidiaceen). – Leipzig, 1858. – 91 S.
- Baum D. Phylogenetic species concept // Trends Ecol. and Evol. – 1992. – 2. – P. 1-3.
- Blackburn S.L., Tyler P.R. On the nature of the eclectic species – a tiered approach to genetic compatibility in the desmid *Micrasterias thomasiana* // Brit. Phycol. J. – 1987. – 22. – P. 277-298.

- Bold H.C. Phycology. 1947-1972 // Ann. Mis. Bot. Garden. – 1974. – 61. – P. 14-44.
- Bot P.V.M., Holton R.W., Stam W.T., Hoek C. Molecular divergences between North Atlantic and Indo-West Pacific *Cladophora albida* (Cladophorales, Chlorophyta) isolates as indicated by DNA-DNA hybridization // Mar. Biol. (Berlin). – 1989a. – 102. – P. 307-333.
- Bot P.V.M., Stam W.T., Boele-Bos S.A., Hoek C., Delden W. Biogeographic and phylogenetic studies in three North Atlantic species of *Cladophora* (Cladophorales, Chlorophyta) using DNA-DNA hybridization // Phycologia. – 1989b. – 28. – P. 159-168.
- Boyen C., Leblanc C., Kloareg B., Loiseaux-de Goer S. Physical and gene map organization of the mitochondrial genome of *Chondrus crispus* (Gigartinales, Rhodophyta) // Plant Mol. Biol. – 1994. – 26. – P. 651-697.
- Brandham P.E., Godward M.B.E. The production and inheritance of the haploid triradiate form in *Cosmarium botrytis* // Phycologia. – 1964. – 4, N 2. – P. 75-83.
- Brandham P.E. Time-lapse studies of conjugation in *Cosmarium botrytis*. I. Gamete fusion and spine formation // Rev. Algol. – 1967. – 8, N 4. – P. 312-316.
- Briding C. A critical survey of European taxa in Ulvales. Part 1. Caprosiphon, Percursaria, Blidingia, Enteromorpha // Opera Bot., Lund. – 1963. – 8, N 3. – P. 1-160.
- Brook A.J. A revision of the West's British Desmidiaceae. Vol. 1. – London: The Ray Soc., 1997.
- Buchheim M. et al. Phylogenie of the Hydrodictyaceae (Chlorophyceae): inferences from rDNA data // J. Phycol. – 2005. – 41. – P. 1039-1054.
- Buchheim M.A., Turmel M., Zimmer E.A., Charman R.L. Phylogeny of *Chlamydomonas* (Chlorophyta) based on cladistic analysis of nuclear 18S rDNA sequence data // J. Phycol. – 1990. – 26. – P. 689-699.
- Castenholz R.W. Species usage, concept, and evolution in the cyanobacteria (blue-green algae) // Ibid. – 1992. – 28. – P. 737-745.
- Cavalier-Smith T. A revised six-kingdom system of life // Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc. – 1998. – 73. – P. 203-266.
- Chodat R. Etude critique et experimentale sur le polymorphisme des algues. – Geneve, 1909. – 165 p.
- Chodat R. Monographie d'algues en culture pure // Mat. pour la Flora Crypt. Suisse. – 1913. – 4. – N 2. – P. 1-266.
- Chodat R. La notion scientifique de L'espece // Bull. Soc. Bot. France. – 1914. – 2, N 6. – P. 83-226.
- Churda V. Über die Begriffe «Typus» und «Variabilität» in der Systematik der Algen // Beih. Bot. Centralbl. – 1935. – 52, N 1. – S. 23-28.
- Churda V. Zygnematales // Süßwasserfl. Mitteleuropas. – 1932. – 9, N 2. – S. 1-232.
- Coleman A.W. Sexual and genetic isolation in the cosmopolitan algal species *Pandorina morum* // Amer. J. Bot. – 1977. – 64. – P. 361-368.
- Coleman A.W., Coff L. DNA analysis of eukaryotic algal species // J. Phycol. – 1991. – 27. – P. 463-473.
- Cox E.J. Diatom systematics – a review of past and present practice and a personal vision for future development // Beih. Nova Hedwig. – 1993. – 106. – P. 1-20.
- Ducellier F. Contribution à l'étude du polymorphisme et des monstruosités chez les Desmidiées // Bull. Soc. Bot. Geneve. – 1915. – 2, ser. 7, N 3/4. – P. 75-118.
- Eitl H., Schlösser U.G. Towards a revision of the systematics of the genus *Chlamydomonas* (Chlorophyta). I. *Chlamydomonas appplanata* Pringsheim // Bot. Acta. – 1992. – 105. – P. 323-330.
- Freshwater D.W., Rueness J. Phylogenetic relationships of some European Gelidium (Gelidiales, Rhodophyta) species based on *rbcl* nucleotide sequence analysis // Phycologia. – 1994. – 33. – P. 187-194.
- Friedl T. Inferring taxonomic positions and testing genus level assignments in coccoid green lichen algae: a phylogenetic analysis of 18S ribosomal RNA sequences from *Dityochloropsis reticulata* and from members of the genus *Myrmecia* (Chlorophyta, Trebotaxiphyceae cl. nov) // J. Phycol. – 1995. – 31. – P. 632-639.

- Friedl T. The evolution of the Green Algae // *Origins of Algae and their Plastids*. – Wien; New York: Springer, 1997. – P. 87-101.
- Friedl T., Zeltner C. Assessing the relationships of some coccoid green lichen algae and the *Microthamniales* (*Chlorophyta*) with 18S ribosomal RNA gene sequence comparisons // *J. Phycol.* – 1994. – **30**. – P. 500-506.
- Gontcharov A.A., Marin B., Melkonian M. Molecular phylogeny of conjugating green algae (*Zygnematophyceae*, *Streptophyta*) inferred from SSU rDNA sequence comparisons // *J. Mol. Evol.* – 2003. – **56**. – P. 89-104.
- Gontcharov A.A., Marin B., Melkonian M. Are combined analyses better than single gene phylogenies? A case study using SSU rDNA and rbcL sequence comparisons in the *Zygnematophyceae* (*Streptophyta*) // *Mol. Biol. Evol.* – 2004. – **21**. – P. 612-624.
- Gregor I. Experimental taxonomy // *New Phytol.* – 1939. – **38**. – P. 293-322.
- Gregor I. Experimental taxonomy // *Ibid.* – 1946. – **45**, N 2. – P. 254-270.
- Guiry M. Species concepts in marine red algae // *Progress Phycol. Res.* – 1992. – **8**. – P. 251-278.
- Gutwiński R. Materiały do flory wodorostow Galicyi // *Spraw. Kom. Fizjogr. Akad. Um. (Kraków)*. – 1884. – **18**, N 2. – S. 127-138.
- Gutwiński R. Flora glonów okolic Lwowa // *Ibid.* – 1892a. – **27**. – S. 1-124.
- Gutwiński R. Staw tarnopolski // *Roczn. Kółka Nauk. Tarnopolsk.* – 1892b. – **1**. – S. 66-78.
- Gutwiński R. Materiały do flory glonów Galicyi. Czesć. 3 // *Spraw. Kom. Fizjogr. Akad. Um. (Kraków)* – 1893. – **28**. – S. 104-166.
- Gutwiński R. Flora glonów okolic Tarnopola // *Ibid.* – 1895a. – **30**. – S. 45-173.
- Gutwiński R. *Prodrromus florae algarum Galiciensis* // *Rozpr. Akad. Um. Wydz. Mat.-przry. Ser. 2.* – 1895b. – **8**. – S. 274-449.
- Gutwiński R. Die nonnullis algis novis vel minus cognitis // *Ibid.* – 1896. – **33**. – P. 32-63.
- Hegevald E., Silva P. Annotated catalogue of *Scenedesmus* and nomenclaturally related genera including original descriptions and figures // *Bibl. Phycol.* – 1988. – **80**. – P. 1-587.
- Hennig W. *Phylogenetic systematics*. – Urbana: Univ. Illinois Press, 1966.
- Hoek C. Van den. Revision of the European Species of *Cladophora*. – Leiden: Brill, 1963. – 248 p.
- Hoek C. Van den. Criteria and procedures in present-day taxonomy // *Algae and Man*. – 1964. – P. 31-58.
- Hoek C. Van den. A taxonomic revision of the American species of *Cladophora* (*Chlorophyceae*) in the North Atlantic Ocean and their geographic distribution // *Verh. Kon. Ned. Akad. Wet. (Amsterdam)*. – 1982. – **78**. – P. 1-238.
- Hudson G. *Flora anglica*. 1st ed. – London, 1762.
- Huxley I. Species formation and geographical isolation // *Proc. Lin. Soc. London.* – 1938a. – **150**, N 4. – P. 253-264.
- Huxley I. Clines an auxiliary taxonomic principle // *Nature*. – 1938b. – **142**, N 3587. – P. 219-220.
- Huxley I.S. Clines: auxiliary method in taxonomy // *Bijdz. Dierk.* – 1939. – N 27. – P. 491-520.
- Inzam A.K.M.W. A revision of the genus *Stigeoclonium* // *Beih. Phycol.* – 1963. – **38**. – P. 15-18.
- Ishimura T., Kasai F. Mating systems and speciation in haplontic unicellular algae desmids // *Biological Approaches and Evolutionary Trends in Plants*. – London: Acad. Press, 1990. – P. 195-201.
- John D.M., Johnson L.R. Observation on the developmental morphology, growth rate and reproduction of *Microthamnia kuetzingiana* Nägeli (*Pleurastraceae*, *Pleurastrales*) in culture and a taxonomic assessment of the genus // *Nova Hedw.* – 1987. – **44**. – P. 25-53.
- John D.M., Bhoday R., Russel S.J., Johnson L.R., Yasesa P. A molecular and morphological analysis of *Microthamnia* (*Chlorophyta*, *Microthamniales*) // *Arch. Protistenk.* – 1993. – **143**. – P. 33-39.
- John D.M., Maggs C.A. Species problems in eukaryotic algae: modern perspective // *Species. The Units of Biodiversity*. – London: Chapman & Hall., 1997. – P. 83-107.

- Kadlubowska J.Z. *Conjugatophyceae. 1. Zygnematales – Chlorophyta* // Süßwasserflora von Mitteleuropa. VIII. – Stuttgart; New York: Fischer Verlag, 1984. – 432 s.
- Klebahn K. Studies über Zygoten. 1. Die Keimung von *Closterium* und *Cosmarium* // Jahrb. Wiss. – 1891. – 22. – P. 415-443.
- Klebs G. Über die Formen einigen Gattungen der *Desmidiaceen* Ostpreussens // Schrift. Königl. Phys.-ökonom. Ges. Königsberg. – 1879. – 5, N 22. – S. 1-42.
- Kocielek J.P., Theriot E.C., Williams D.M. Interring diatom phylogeny: a cladistic perspective // Diat. Res. – 1989. – 4. – P. 289-300.
- Lefevre M. Recherches experimentales sur le polymorphisme et la teratology des *Desmidiaceen* // Encycl. Biol. – 1939. – 19. – P. 1-42.
- Lewin R.A. A *Chlamydomonas* with black zygospores // Phycologia. – 1975. – 14. – P. 71-74.
- Lewis L.A., Wilcox L.W., Fuerst P., Floyd G.L. Concordance of molecular and ultrastructural data in the study of zoosporic chlorococcalean green algae // J. Phycol. – 1992. – 28, N 3. – P. 375-380.
- Ling H.U., Tyler P.A. The process and morphology of conjugation in *Desmides*, especially the genus *Pleurotaenium* // Brit. Phycol. J. – 1972. – 7, N 1. – P. 65-79.
- Ling H.U., Tyler P.A. Meiosis, polyploidy and taxonomy of the *Pleurotaenium mamillatum* complex (*Desmidiaceae*) // Ibid. – 1976. – 11. – P. 315-330.
- Linnaei C. Species plantarum. – Stockholm: Laurenti Salvii, 1753. – Vol. 1. 2. – 1257 p.
- Little D.S., Little M.M. Systematics of Avrainvillea (*Bryopsidales, Chlorophyta*) in the tropical western Atlantic // Phycologia. – 1992. – 31. – P. 375-418.
- Maggs C.A., Douglas S.E., Fenety J., Bird C.J. A molecular and morphological analysis of the *Gymnogondrus devoniensis* (*Rhodophyta*) complex in the North Atlantic // J. Phycol. – 1992. – 28. – P. 214-232.
- Manhart J.R., McCourt R.M. Molecular data and species concepts in the algae // Ibid. – P. 730-737.
- Mann D.G. Gametemes and genomes in diatoms: the biological species concept in action // Phycologist. – 1995. – 40. – P. 24-25.
- Mann D.G. The species concept in diatoms // Ibid. – 1999. – 38, N 6. – P. 437-495.
- Mayr E. Animal species and evolution. – Cambridge: Harvard Univ. Pres., 1963. – 212 p.
- McCourt R.M., Hoshav R.W. Noncorrespondence of breeding groups morphology and monophyletic groups in *Spirogyra* (*Zygnemataceae, Chlorophyta*) and the applications of species concepts // System. Biol. – 1990. – 15. – P. 69-78.
- Millardet M.A. De la germination des Zygosporées dans les genres *Closterium* et *Staurastrum* et sur un genre nouveau d'Algues Chlorosporées // Mem. Soc. Sci. Nat. – 1870. – 6. – P. 37-50.
- Mrozinska T. A preliminary investigation of the taxonomical classification of the genus *Oedogonium* Link (*Oedogoniales*) based on the phylogenetic relationship // Arch. Protist. – 1991. – 139. – P. 85-101.
- Mrozinska T. A preliminary investigation of the taxonomical classification of the genus *Bulbochaete* Agardh (*Oedogoniales, Chlorophyta*) based on phylogenetic relationship // Ibid. – 1993. – 143. – P. 113-123.
- Necchi O. Jr., Zucchi M.R. Systematics and distribution of freshwater *Audoinella* (*Acrochaetiaceae, Rhodophyta*) in Brasil // Europ. J. Phycol. – 1995. – 30. – P. 209-218.
- Nelson G. Species and taxa: systematics and evolution / Speciation and Conseques. – Sunderland (Massachusetts): Sinauer Assoc., 1989. – P. 60-84.
- Phillipe H., Adoute A. How far we the molecular phylogeny of protist? // Verh. Deutsch. Zool. Ges. – 1996. – 89. – P. 49-62.
- Phillipe H., Adoute A. The molecular phylogeny of eucaryota: solid facta and unicertaites // The evolutionary relationships among Protozoa. – London: Kluwer, 1998. – P. 25-52.
- Playfair G.L. Growth, development and life history in the *Desmidiaceae* Austral // Assoc. Adv. Sci. – 1912. – 13. – P. 19-28.
- Playfair G.L. Polymorphism and life-history in the *Desmidiaceae* // Proc. Soc. New S. Wales. – 1910. – 33, pt. 2. – P. 459-495.

- Preisig H.R., Hibbert D. Ultrastructure and taxonomy of *Paraphysomonas* (*Chrysophyceae*) and related genera. 2 // *Nordic J. Bot.* – 1982. – 2. – P. 601-638.
- Prescott G.W. History of phycology / *Manual of Phycology: An Introduction to the Algae and their Biology.* – Massachusetts: Chron. Bot., 1951. – P. 1-11.
- Pringsheim E.G. Phycology in the field and in the laboratory // *J. Phycol.* – 1967. – 3. – P. 93-95.
- Ralfs J. The British *Desmidiaceae*. – London: Reeve, Benham & Reeve, 1848. – 261 p.
- Ray D. *Historia plantarum*. T. 1-3. – Londoni, 1686-1704.
- Růžička J. Zur Variabilität der infraspezifischen taxa der *Desmidiaceen* (*Cosmarium laeve* Rabh. f. *majus* Borge) // *Arch. Protistenk.* – 1966. – 109. – S. 125-128.
- Silva P.C. A review of nomenclatural conservation in the algae from the point of view of the type method // *Univ. California Publ. Bot.* – 1952. – 25. – P. 241-324.
- Simons J., Beem A.P., Vriël P.J.R. Morphology of the prostrate thallus of the *Stigeoclonium* (*Chlorophyceae*, *Chaetophorales*) and its taxonomic implications // *Phycologia.* – 1986. – 25. – P. 210-220.
- Starr R.C. Sexual reproduction in certain species of *Cosmarium* // *Arch. Protistenk.* – 1959. – 104. – P. 155-164.
- Steinkötter J. et al. Bibeau and M. Melkonian. Prasinophytes form independent lineages within the *Chlorophyta* evidence from ribosomal RNA sequence comparisons // *J. Phycol.* – 1994. – 30. – P. 340-345.
- Steussy T.F. Plant taxonomy. The systematic evaluation of comparative data. – New York: Columbia Univ. Press, 1990. – 548 p.
- Teiling E. On the variation of *Micrasterias mahabuleshwariensis* f. *wallichii* // *Bot. Notis.* – 1956. – 109, N 2. – P. 260.
- Trainor F.R. The format for a *Scenedesmus* monograph // *Algol. Stud.* – 1991. – 61. – P. 47-53.
- Trainor F.R., Egan P.F. Discovering the various ecomorphs of *Scenedesmus* // *Arch. Protistenk.* – 1991. – 139. – P. 125-132.
- Tsarenko P., Hegewald E., Braband A. *Scenedesmus*-like algae of Ukraine I. Diversity of taxa from water bodies in Volin Polissia // *Algol. Stud.* – 2005. – 118. – P. 1-45.
- Tsarenko P.M., Hegewald E. Variability of *Scenedesmus intermedius* Chod. (*Chlorococcales*, *Chlorophyta*) in culture // *Intern. J. Algae.* – 1999. – 1, N 1. – P. 19-35.
- Turner W.B. *Algae aquae dulcis Indiae orientalis* // *K. Sv. Vet. Akad.* – 1892. – 25. – P. 1-187.
- Vidyavati, Nizam J. Conjugation studies in *Euastrum spinulosum* Delp. var. *duplominor* W. et G.S. Wests // *Phycos.* – 1970. – 9, N 2. – P. 139-147.
- Vis M.L., Sheath R.G., Entwistle T.J. Morphometric analysis of *Batrachospermum* section *Batrachospermum* (*Batrachospermatales*, *Rhodophyta*) type specimens // *Europ. J. Phycol.* – 1995. – 30. – P. 35-56.
- West W., West G.S., Carter N. The British *Desmidiaceae*. – London, 1923. – Vol. 5. – 300 p.
- West W., West G.S. The British *Desmidiaceae*. – London: Roy. Soc., 1904. – Vol. 1. – 224 p.; 1905. – Vol. 2. – 200 p.; 1908. – Vol. 3. – 274 p.; 1912. – Vol. 4. – 191 p.
- Wiley E.O., Siegel-Causey, Brooks D.R., Funk V.A. The complex cladists. A primer of phylogenetic procedures // *Univ. Kansas Mus. Nat. Hist. Spec. publ.* – 1991. – N 19. – P. 1-12.
- Williams D.M. Morphology taxonomy and inter-relationships of the ribbed araphid diatoms from the genera *Diatoma* and *Meridion* (*Diatomaceae*, *Bacillariophyta*) // *Bibl. Diatom.* – 1985. – 8. – P. 1-228.
- Williams D.M. Diatom nomenclature and the future of taxonomic databasing studies // *Beih. Nova Hedw.* – 1993. – 106. – P. 21-31.
- Wilmutte A., Golubič S. Morphological and genetic criteria in the taxonomy of *Cyanophyta* / *Cyanobacteria* // *Algol. Stud.* – 1991. – 64. – P. 1-24.

Получена 22.06.07

Подписал в печать С.П. Вассер