

УДК 582.26: 581.4+582.261/296

С.И. ГЕНКАЛ

Ин-т биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
пос. Борок, Некоузский р-н, 152742 Ярославская обл., Россия

**МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ, ТАКСОНОМИЯ И
ЭКОЛОГИЯ ВИДОВ КОМПЛЕКСА *Handmannia comta* /
H. radiosa (*Bacillariophyta*)**

Изучена морфология 22 популяций комплекса *Handmannia comta* (Ehrenb.) Kociolek et Khursevich / *H. radiosa* (Grunow) Kociolek et Khursevich из водоемов разного типа, географического положения и трофности. Показана значительная изменчивость большинства количественных (диаметр створки, размер центрального поля, число штрихов и краевых выростов в 10 мкм, число опор у центральных выростов, число тонких ребер в альвеолах, число колец центральных выростов, число двугубых выростов, рядность штрихов) и качественных (рельеф центрального поля, наличие гранул на створке и ветвящихся ребер в альвеолах, расположение центральных и двугубых выростов, размер альвеол, ориентация щели двугубых выростов) морфологических признаков (19) и их перекрывание, что позволило расширить диагноз *H. comta*, свести к нему в синонимику *H. radiosa*, *Cyclotella balatonis* Pant. и уточнить экологию и распространение *H. comta*.

Ключевые слова: *Bacillariophyta*, *Centrophyceae*, комплекс *Handmannia comta* / *H. radiosa*, морфология, таксономия, экология.

Введение

Систематическое положение сходных по морфологии *Cyclotella comta* (Ehrenb.) Kütz., *C. radiosa* (Grunow) Lemmerm. и внутривидовых таксонов этих видов постоянно уточнялось (Козыренко и др., 1992; Håkansson, 1986, 1988, 2002; Krammer, Lange-Bertalot, 1991; Houk et al., 2010; Khursevich, Kociolek, 2012). В публикации, обобщающей результаты собственных и литературных данных по центрическим диатомовым водорослям, в т.ч. по роду *Cyclotella*, в качестве синонима для *C. comta* приводится *Discostella comta* Ehrenb., а для *Cyclotella radiosa* — *C. comta* var. *radiosa* Grunow (Houk et al., 2010), а некоторые внутривидовые таксоны (*C. balatonis*, *C. schroeteri* (Schröt.) Lemmerm.) получили видовой ранг. По данным других авторов (Khursevich, Kociolek, 2012), *C. comta* отличается от *C. radiosa* структурой центрального поля и расположением центральных выростов. Первый относится к ископаемым видам, а *C. ra-*

© С.И. Генкал, 2013

diosa характерна для олиготрофных – мезотрофных субальпийских озер. Khursevich и Kosciolk (2012) уточнили систематическое положение ряда представителей рода *Cyclotella* и перевели их, в т.ч. *Handmannia comta* и *H. radiosa*, в род *Handmannia*.

Материалы и методы

Материалом для исследований послужили пробы фитопланктона из озер и водохранилищ **России** [Северо-Запад европейской части: озера Койвас и Кенто – олиготрофные (Лозовик и др., 2001), Исо-Пюхьярви, Красное – мезотрофные (Трифорова и др., 2008), Онежское – олиготрофно-мезотрофное (Онежское .., 1999), Сиверское – мезотрофное (Корнева, 1990), Невская губа Финского залива. *Центр европейской части*: озера Малый Яльчик – мезотрофно-эвтрофное (Палагушкина, 2004), Большой Яльчик – мезотрофное (Палагушкина, 2004), Силикатное – эвтрофное (Охапкин и др., 2003). *Урал*: Камское вдхр. *Алтай*: оз. Ташту. *Забайкалье*: Хоронорское вдхр. – эвтрофное (Водоем-охладитель .., 2005)], **Беларуси**: озера Медведно – эвтрофное (Власов, 1987) и Нарочь – мезотрофное (Михеева, Генкал, 2006), **Эстонии**: озера Каркси и Ыйзу, **Туркменистана**: Куртлинское вдхр. – эвтрофное (Коган и др., 1985), Туямуюнское вдхр., **Таджикистана**: Муминабадское вдхр., **Кыргыстана**: оз. Сон-Куль.

Освобождение створок диатомей от органических веществ осуществляли методом холодного сжигания (Балонов, 1975). Подготовленные препараты исследовали в трансмиссионном (H-300) и сканирующем (JSM-25 S) электронных микроскопах.

Результаты и обсуждение

Результаты изучения морфологии 22 популяций комплекса *Handmannia comta* / *H. radiosa* из водоемов разного типа, трофности и географического положения приведены в табл. 1. Диаметр створки в большинстве выборок варьирует от 7,2 до 32 мкм, что соответствует литературным данным (Houk et al., 2010) для *Cyclotella comta* и *C. radiosa* (табл. 2), за исключением форм из Невской губы, озер Красное, Оптино и Ташту, в которых максимальный диаметр створки превышал это значение (36,6–38,6 мкм, см. табл. 1). В р. Карасук (Запад. Сибирь) мы также зафиксировали створки *H. radiosa* диаметром 37,7 мкм. С учетом наших и литературных (Houk et al., 2010) данных максимальный диаметр створки комплекса *H. comta* / *H. radiosa*, вероятней всего, не превышает полученные величины (36–38 мкм). Инициальные створки мы наблюдали только в оз. Силикатное, их диаметр изменялся от 25 до 30 мкм. В литературе приведена иллюстрация такой створки для *C. radiosa* (Houk et al., 2010, Tab. 264, fig. 5). Согласно измерениям, выполненным по фотографии, ее диаметр составляет 21 мкм. Приводится также максимальный диаметр створки для *C. comta* и *C. radiosa* порядка 50 мкм (табл. 2). Вероятно, в данном случае речь идет о другом сходном по морфологии виде –

Cyclotella bodanica Eulenz. ex Grunow (Houk et al., 2010). Размер центрального поля в исследованных популяциях варьировал от 0,29 до 0,67 диаметра створки (см. табл. 1; табл. I, 1–4). Минимальное значение этого признака близко к таковому для *C. comta*, а максимальное превышает указанное в диагнозах для *C. comta* и *C. radiosa* (см. табл. 2). Kiss и Nausch (1988, fig. 7) приводят створку *C. comta* с размером центрального поля 0,67 (измерения по фотографии), а Tanaka (2007) – 0,75 диаметра створки. Рельеф центрального поля створки варьирует в значительной степени: чаще на створках одной популяции оно выпуклое или вогнутое, или же плоское (табл. I, 1–6); реже выпуклое или вогнутое и лишь в популяции из оз. Нарочь мы наблюдали только плоские створки (табл. 1). Центральное поле в большинстве выборок встречалось как бугорчатое, так и гладкое (табл. II, 5, 6; III, 1–3), иногда только бугорчатое (табл. 1). Klee и Steinberg (1987) приводят иллюстрации *C. comta* и с гладкой, и с бугорчатой наружной поверхностью центрального поля створки. В большинстве исследованных популяций встречались створки как с радиальной складчатостью центрального поля, так и без нее (табл. 1; табл. II, 5, 6), в некоторых популяциях (оз. Силикатное, Нарочь, Оптино, Ташту) складчатость отсутствовала.

Одни исследователи считали, что радиальная складчатость может присутствовать или отсутствовать, другие – только присутствовать, а иногда у *C. radiosa* она может вовсе отсутствовать (Håkansson, 1988; Kling, Håkansson, 1988; Wunsam et al., 1995). В большинстве случаев гранулы на наружной поверхности створки присутствовали или отсутствовали, в некоторых популяциях они отсутствовали на створках (см. табл. 1). Некоторые исследователи также наблюдали присутствие или отсутствие гранул с наружной поверхности створки у *C. radiosa* (Houk et al., 2010), *C. comta* (Klee, Steinberg, 1987) и у другого сходного по морфологии вида – *C. planctonica* Brunnth. (Houk, 1991). Число штрихов в 10 мкм в исследованных популяциях варьировало от 9 до 26 и в некоторых случаях совпадало с диагнозом *C. comta* и *C. radiosa*; в других диапазон изменчивости этого признака отличался меньшими или большими значениями (табл. 1, 2). Число тонких ребер, разделяющих альвеолы, в наших материалах совпадало с диагнозом *C. comta* и *C. radiosa*, за исключением популяции из Муминабадского вдхр. (табл. 1, 2), в которой отмечено максимальное их число – 10 (табл. VI, 3, 4), нередко в исследованных выборках минимальное число не превышало 1 (табл. 1, 2; табл. I, 6; табл. II, 2, 4; табл. V, 3–6). Некоторые исследователи также приводят иллюстрации *C. comta* и *C. radiosa* с таким минимальным их числом (Casper, Scheffler, 1990; Houk et al., 2010). Число краевых выростов в 10 мкм в исследованных выборках изменялось от 3 до 7 (табл. 1). Согласно диагнозу, у *C. comta* и *C. radiosa* этот признак варьирует от 5 до 8 (табл. 2), другие исследователи приводят для *C. comta* и *C. radiosa* сходный диапазон изменчивости этого признака – 4–8 (измерения по фотографиям: Håkansson, 1986, 1988; Klee, Schmidt, 1987; Kling, Håkansson, 1988; Casper, Scheffler, 1990; Wunsam et al., 1995).

Таблица 1. Морфологические признаки исследованных популяций *Handmania comta*

Диаметр створки, мкм	Размер центрального поля, D_c/D^*	Рельеф центрального поля	Радиальная складчатость	Число штрихов в 10 мкм	Число тонких ребер	Число краевых выростов в 10 мкм	Число центральных выростов	Число опор у центральных выростов	Число двугубых выростов	Расположение двугубых выростов	Ориентация щели двугубого выроста
Озеро Койвас (СЭМ)											
10–27,7	0,41–0,62	Выпуклое, вогнутое, плоское; бугорчатое, гладкое	±	11–15	2–4	4–6	1–2	3	1–2	Около альвеол-середины краевой зоны	Радиально, под углом, тангентально
Озеро Исо-Пюхьярви (СЭМ)											
11,8–24,2	0,42–0,62	Выпуклое, вогнутое; бугорчатое, гладкое	±	12–14	1–5	4–6	1	3–4	1–2	Около альвеол-середины краевой зоны	Радиально, под углом, тангентально
Озеро Кенто (СЭМ)											
11,3–27,7	0,41–0,59	Выпуклое, вогнутое; бугорчатое, гладкое	±	10–14	2–5	4–6	1–2	3	1–2	Около альвеол	Радиально, под углом, тангентально

Хороновское водохранилище (СЭМ)

13,1-24,2	0,42-0,53	±	12-16	2-5	4-5	1-2	3	1-2	Около альвеол	Радиально, под углом
Выпуклое, вогнутое, плоское; бугорчатое, гладкое										
Онежское озеро (СЭМ)										
20-30	0,41-0,54	±	10-14	1-4	3-6	1-2	3	1-2	Около альвеол	Радиально, под углом, тангентально
Выпуклое, вогнутое; бугорчатое, гладкое										
Озеро Малый Яльчик (СЭМ) 17.06 ?										
17,1-27,7	0,38-0,60	±	13-18	1-4	4-5	1-1,5*	3	1-2	Около альвеол-середины краевой зоны	Радиально
Выпуклое, вогнутое, плоское; бугорчатое, гладкое										
Озеро Малый Яльчик (СЭМ) 4.07 ?										
11,8-27,1	0,44-0,67	±	12-16	1-5	4-6	1-1,5	2-3	1-2	Около альвеол-середины краевой зоны	Радиально, под углом
Выпуклое, вогнутое, плоское; бугорчатое, гладкое										
Камское водохранилище (СЭМ)										
21,4-32,2	0,31-0,43	±	12-14	2-4	4-5	1-1,5	3	1-2	Около альвеол	Радиально, под углом
Выпуклое, вогнутое, плоское; бугорчатое, гладкое										

Красное озеро (СЭМ)

21,4–32,2	0,31–0,43	±	12–14	2–4	4–5	1–1,5	3	1–2	Около альвеол	Радиально, под углом
Выпуклое, вогнутое, плоское; бугорчатое, гладкое										
13,6–37,1	0,33–0,54	±	10–16	1–3	5–6	1	3	1–3	Около альвеол	Радиально, под углом
Выпуклое, вогнутое, плоское; бугорчатое, плоское										
Озеро Большой Яльчик (СЭМ)										
10–30	0,34–0,67	±	12–20	1–4	4–6	1–2	2–3	1–2	Около альвеол-середины краевой зоны	Радиально, под углом
Выпуклое, вогнутое, плоское; бугорчатое, гладкое										
Озеро Силикатное (СЭМ)										
10–28,5	0,30–0,59	–	14–18	1–5	5–7	1–2	2–4	1–4	Около альвеол-середины краевой зоны	Радиально, под углом, тангентально
Выпуклое, вогнутое; бугорчатое, гладкое										
Инициальные створки										
25–30	0,28–0,58		16	3	4–6	1–1,5	3	1–2	Около альвеол	
Озеро Нарочь (СЭМ)										
11,8–30	0,41–0,55	–	14–16	1–3	4–6	1–1,5	3	1–2	Около альвеол	Радиально, под углом
Плоское; бугорчатое										

Туямуонское водохранилище (ТЭМ, СЭМ)

Выпуклое, вогнутое, плоское; бугорчатое	14-22	1-6	4-7	1-2	2-3	1-3	Около альвсрол	Радиально, под углом
9,2-32,2 0,35-0,50								
Озеро Ыйзу (ТЭМ)								
10-20 0,36-0,50	16-20	1-5	4-6	1-2	3	1-2		
Курглинское водохранилище (ТЭМ)								
8,1-16,8 0,41-0,58	16-22	1-5	5-7	1-2	3	1-2		
Озеро Каркси (ТЭМ)								
10,8-19,3 0,39-0,52	14-20	1-5	5-6	1-2	3	1-2		
Муминабадское водохранилище (ТЭМ)								
7,2-15 0,34-0,48	20-26	2-10	5-6	1-2	3	1-2		
Озеро Медведно (ТЭМ)								
9,4-25 0,37-0,62	15-18	1-4	5-6	1	3	1-3		
Сиверское озеро (ТЭМ)								
10,6-30 0,34-0,50	15-20	1-5	5-6	1	3	1-2		
Невская губа (СЭМ)								
Озеро Сон-Куль (СЭМ, ТЭМ)								
9,0-19,3 0,29-0,52 Выпуклое, вогнутое; бугорчатое, гладкое	20-26	2-5	6-7	1-1,5	3	1-2		Под углом

Озеро Оппино (СЭМ)

Выпуклое, вогнутое, плоское; бугорчатое, гладкое	11,8–36,6	0,43–0,66	–	9–14	1–5	5–6	1–2	3–4	1–3	Около альвеол	Радиально, под углом
Озеро Ташту											
Выпуклое, вогнутое, плоское; бугорчатое, гладкое	13,1–38,6	0,40–0,60	–	11–15	1–5	4–6	1–2	3	1–3	Около альвеол- середины краевой зоны	Радиально, под углом, танген- тально

Здесь и в табл. 2: D_c/D^* – отношение диаметра центрального поля створки к ее диаметру.

Таблица 2. Морфологические признаки видов комплекса *Cyclotella comta* / *C. radiosa* (= *Handmannia comta* / *H. radiosa*) и сходных видов по литературным данным

Диаметр створки, мкм	Размер центрального поля, D _c /D*	Рельеф центрального поля	Радиальная складчатость	Число штрихов в 10 мкм	Число тонких ребер	Число краевых выростов в 10 мкм	Число колец центральных выростов	Число опор у центральных выростов	Число двухбых выростов	Расположение двухбых выростов	Ориентация щели двугубого выроста
<i>Cyclotella comta</i> (Houk et al., 2010)											
5–32	0,25–0,50	Выпуклое, вогнутое, плоское; гладкое	–	14–18	(2)3–5	5–8*	1*	(2)3	1 (может быть >)	Середина краевой зоны	Радиально, под углом, тангентально
<i>C. radiosa</i> (Houk et al., 2010)											
7–25	0,5	Выпуклое, вогнутое, плоское; бугорчатое*	±*	15–18	(2)3–4	5–7*	1*	(2)3	1 (может быть >), 2 на инициальной створке	Середина краевой зоны*	Радиально, тангентально
<i>C. radiosa</i> (Козыренко и др., 1992)											
8–50	до 0,5	Выпуклое, вогнутое, плоское		13–21			1–3	3	1–4		

C. radiosa (Krammer, Lange-Bertalot, 1991)

8-50	13-16							
<i>C. balatonis</i> (Houk et al., 2010)								
		Выпуклое, вогнутое, плоское; бугорчатое, гладкое						Радиально, под углом
16-22	0,33-0,50	±*	~ 16	(1)2-4	5-7*	2*	3	(1)2-5 Около альвеол
<i>C. schroeteri</i> (Houk et al., 2010)								
		Плоское; бугор- чатое, гладкое						Радиально, под углом
12-40	0,33-0,50	-	15-17	2-4	6-7*	3*	3	1-2* Около альвеол
<i>Puncticulata comita</i> (Håkansson, 2002)								
		Выпуклое, вогнутое, плос- кое; гладкое*						Середина краевой зоны*
8-50		*	16*	3-4*	6*	1*	(2)3	1(м.б.>) Под углом*
<i>P. radiosa</i> (Håkansson, 2002)								
		Выпуклое, вогнутое*; бугорчатое*						Середина краевой зоны*
7-35		+	22-28*	2-4*	4-8*	1*	3*	1(м.б.>) Под углом*
<i>P. radiosa</i> (Tanaka, 2007)								
		Выпуклое, вогнутое, плоское; гладкое*						Середина краевой зоны*
9,5-29	0,5-0,75	+	16-18	3-4*	6*	1*	3	1* Радиа- льно*, под углом

C. praetermissa (Krammer, Lange-Bertalot, 1991)

8-25	Выпуклое, вогнутое	-	13-19	3-4*	5-6*	2*	3*	1*	Середина краевой зоны*	Под углом*
<i>C. praetermissa</i> (Håkansson, 2002)										
8-25	Выпуклое, вогнутое	+	13-15	3-4*	5-6*	2*	3	1*	Середина краевой зоны*	Радиально
<i>C. praetermissa</i> (Tanaka, Nagumo, 2004)										
8,5-21,5	Выпуклое, вогнутое*; бугорчатое*	-	16-22	3-7	5-6*	1*	3	1(2)	Середина краевой зоны*	Радиально, тангенталь- но*
<i>C. praetermissa</i> (Houk et al., 2010)										
8-30	Выпуклое, вогнутое, плоское; гладкое*	-	15-18	(2)3- 5(7)	4-10*	3*	2(3)	1-5	Середина краевой зоны*	Радиально, танген- тально, под углом*

* – Измерения по фотографиям.

Число колец центральных выростов в исследованных выборках варьировало от 1 до 2 (табл. I, 5, 6; II, 1–4; III, 4–6; IV, 1–6; V, 2–6; VI, 1–6), что совпало с таковыми у *Cyclotella comta* и *C. radiosa* (табл. 1, 2). Число опор у центральных выростов обычно было постоянным – 3 (табл. I, 5, 6; II, 1–4; табл. III, 4–6; IV, 1, 2, 5, 6; V, 2–6; VI, 1, 2) и лишь иногда на створках их число было меньше – 2 (табл. IV, 3) или больше – 4 (табл. IV, 6), что совпадает с литературными данными (табл. 1, 2). Число двугубых выростов обычно не превышало 1–2 (табл. I, 5, 6; II, 1–3; III, 4–6; IV, 1–6; V, 2–6; VI, 1), иногда на створке большого диаметра их было больше – до 3 или 4 (табл. VI, 2), что также совпадает с литературными данными (табл. 1, 2). Ориентация щели двугубых выростов в исследованных популяциях варьирует от радиальной до тангентальной или под углом (табл. I, 5, 6; II, 1–3; III, 4–6), другой вариант – только радиально (табл. V, 4–6) или только под углом (табл. 1). Аналогичная ориентация щели двугубого выроста отмечается у *C. comta* и *C. radiosa* и другими исследователями (табл. 2). В изученных популяциях расположение двугубых выростов в одних случаях было постоянным, около альвеол (табл. IV, 1, 2; табл. 1) или изменчивым, около альвеол – середина краевой зоны (табл. I, 5, 6; II, 1–3; III, 4–6; IV, 3–6; V, 4–6; VI, 1, 2; табл. 1). Иногда его расположение варьировало даже на одной створке (табл. VI, 2) и на инициальных створках в одних случаях двугубый вырост располагался около альвеол (табл. IV, 5), в других – в средней части краевой зоны (табл. IV, 6). В диагнозах *C. comta* и *C. radiosa* указано, что двугубые выросты располагаются в краевой зоне около центрального поля (Houk et al., 2010). Согласно приведенным иллюстрациям внутренней поверхности створки (Houk et al., 2010, Tab. 260, 264), речь идет о расположении двугубых выростов в середине краевой зоны (табл. 2), что совпадает с нашими данными (табл. 1). Другие исследователи также наблюдали у *C. comta* и *C. radiosa* разные варианты расположения двугубых выростов – в середине краевой зоны, около альвеол и ближе к центральному полю (Håkansson, 1986, 1988, 2002; Klee, Schmidt, 1987; Casper, Scheffler, 1990; Wunsam et al., 1995; и др.). В табл. 1, 2 не указаны такие признаки, как расположение ареол и центральных выростов в центральном поле, наличие ветвящихся тонких ребер среди альвеол, число опор у краевых выростов, число рядов ареол в штрихе. Во всех исследованных популяциях ареолы и центральные выросты находятся в радиальных рядах, а расположение ареол в центре створки варьирует от наличия розетки в центре створки до их беспорядочного расположения (табл. I, 1–6; II, 1–6; III, 4, 5; IV, 1–4; V, 2, 4–6; VI, 1–6), иногда они в центре отсутствуют (табл. III, 3, 6; V, 1, 3). В большинстве случаев такое расположение ареол и центральных выростов соответствует диагнозам *C. comta* и *C. radiosa* (Houk et al., 2010). В некоторых исследованных выборках на створках встречалось беспорядочное расположение центральных выростов (табл. II, 1, 4; III, 6; IV, 2, 3). На створках исследованных выборок всегда в альвеолах наряду с прямыми тонкими ребрами встречаются и ветвящиеся (табл. I, 6; II, 1; IV, 3; V, 2, 3, 5; VI, 4–6), при этом

размеры альвеол даже в одной популяции варьируют (сравн. табл. I, 5 и 6; II, 1 и 2; III, 5 и 6; IV, 1 и 2; V, 2 и 3). По мнению ряда исследователей, *Cyclotella comta* и *C. radiosa* отличаются от *C. bodanica* отсутствием таких ветвящихся ребер (Klee, Schmidt, 1987; Håkansson, 1988; Wunsam et al., 1995), что противоречит нашим данным. Аналогичные ветвящиеся тонкие ребра отмечены на створках *C. comta* и *C. radiosa* и других сходных по морфологии видов: *C. bodanica*, *C. lemanensis*, *C. intermedia* (Manguin) Houk, Klee et Tanaka, *C. eriensis* Houk, Klee et Tanaka, *C. balatonis*, *C. schroeteri*, *C. praetermissa* Lund (Houk et al., 2010). Во всех исследованных выборках краевые выросты имеют по 2 опоры, что соответствует литературным данным (Houk et al., 2010 и др.). В исследованных популяциях штрихи состояли преимущественно из 3 рядов ареол (табл. I, 1–4; II, 5, 6), а иногда двух или четырех. По данным некоторых исследователей, *C. comta* и *C. radiosa* имеют двухрядные штрихи (Håkansson, 1988; Wunsam et al., 1995). Согласно последним данным, штрихи у *C. comta* и *C. radiosa* преимущественно трехрядные (Houk et al., 2010), что соответствует нашим данным. Для *C. balatonis* также характерна аналогичная изменчивость этого признака – штрихи 2–4-рядные (Houk et al., 2010). В публикации Håkansson (2002) приводятся диагнозы *Puncticulata comta* (Ehrenb.) Håk. и *P. radiosa* (Lemmerm.) Håk., однако описания эти очень краткие и не позволяют выявить дифференцированные отличия между указанными выше сходными видами. Измерения и подсчеты ряда дополнительных признаков по немногочисленным иллюстрациям таксонов в этой работе также не позволяют обнаружить различия между ними (табл. 2). Дифференцированные признаки между *C. comta* и *C. radiosa* приводят Houk et al. (2010): *C. comta* отличается от *C. radiosa* наличием гладкого центрального поля с наружной поверхности и центральными выростами с опорами, расположенными среди ареол, а у *C. radiosa* центральное поле имеет радиальные складки и центральные выросты расположены в радиальных рядах ареол (табл. 2). Вместе с тем, на световых иллюстрациях *C. comta* (Houk et al., 2010, Tab. 257, figs 13, 16, 20, 21) заметна радиальная складчатость, а на световой иллюстрации *C. radiosa* (Houk et al., 2010, Tab. 262, fig. 5, 6, 7, 10) и электронной (Houk et al., 2010, Tab. 264, fig. 1) она не выражена. У большинства исследованных популяций одновременно встречаются створки как с бугорчатым, так и гладким центральным полем и с радиальной складчатостью или без нее (табл. 1; табл. II, 5, 6). Аналогичная ситуация наблюдается у *C. balatonis* (Houk et al., 2010, Tab. 270, figs 1–4). Поэтому рельеф центрального поля нельзя использовать в качестве дифференцированного признака между *C. comta* и *C. radiosa*. Второй отличительный признак – расположение центральных выростов. На некоторых электронных фотографиях внутренней поверхности створок *C. comta* наблюдается как беспорядочное расположение выростов в центральном поле створки, так и среди ареол в радиальных рядах (Houk et al., 2010, Tab. 260, figs 2, 4, 6). В некоторых исследованных выборках на отдельных створках также встречалось аналогичное расположение центральных

выростов (табл. II, 1, 4, 6; III, 2, 3). Этот признак, по нашему мнению, также не может быть дифференцирующим между *Handmannia comta* и *H. radiosa*.

Таким образом, учитывая отсутствие различий в структуре центрального поля и расположении центральных выростов между *H. comta* и *H. radiosa* и значительную морфологическую изменчивость других признаков у исследованных форм, принадлежащих комплексу *H. comta* / *H. radiosa*, можно сделать вывод о конспецифичности *H. radiosa* и *H. comta* и необходимости сведения первого в синонимику к последнему с учетом приоритета первоописания. Здесь следует рассмотреть еще один сходный по морфологии с *H. comta* вид – *Cyclotella balatonis*. Krammer и Lange-Bertalot (1991) приводят этот вид в качестве синонима для *C. radiosa*, а Houk и др. (2010) – в качестве самостоятельного вида. Основным отличием данного вида от *C. radiosa* эти исследователи считают расположение двугубых выростов (близко к альвеолам), остальные признаки совпадают с диагнозом *C. comta* и *C. radiosa* (табл. 2) и исследованными популяциями (табл. 1), в которых часто расположение двугубых выростов варьирует от расположения возле альвеол, характерного для *C. balatonis*, до середины краевой зоны (табл. 1). Мы считаем, что *C. balatonis* конспецифична с *H. radiosa* и, соответственно, с *H. comta*. К сходным по морфологии видам комплекса *H. comta* / *H. radiosa* относится *Cyclotella praetermissa* Lund (табл. 2). Основным отличительным признаком последнего является толщина ребер, несущих краевые выросты с опорами – у *C. praetermissa* они тоньше, чем у *C. radiosa* (Houk et al., 2010). Действительно, на световых и электронных микрофотографиях этого вида утолщенные ребра малозаметны и, согласно измерениям по приведенным иллюстрациям (Houk et al., 2010, Tab. 281, figs 4–6), толщина их составляет 0,24–0,28 мкм, а тонких ребер – 0,18–0,20 мкм. Krammer и Lange-Bertalot (1991, Tab. 60, fig. 10) также приводят фотографию *C. praetermissa* с толщиной толстых ребер 0,25 мкм и тонких 0,20 мкм. Измерения по фотографиям *C. comta* показывают, что толщина утолщенных ребер 0,65–0,71 мкм, тонких – 0,18–0,27 мкм (Houk et al., 2010, Tab. 260, figs 4, 6, 7), а у *C. radiosa*, соответственно, 0,47–0,59 мкм, тонких – 0,28–0,34 мкм (Houk et al., 2010, Tab. 264, figs 3–5), у *C. balatonis*, соответственно, 0,45–0,57 мкм, тонких – 0,22–0,28 мкм (Houk et al., 2010, Tab. 271, figs 4–6). То есть, толщина ребер с краевыми выростами приблизительно в 2 раза больше тонких ребер. По данным других исследователей, у *C. comta* и *C. radiosa* толщина утолщенных и тонких ребер варьирует в таких же пределах – 0,43–0,61 и 0,21–0,29 соответственно (Håkansson 1986, 1988; Klee, Schmidt, 1987; Klee, Stein(-соединить)berg, 1987; Kling, Håkansson, 1988; Casper, Scheffler, 1990; Wunsam et al., 1995; Tanaka, 2007). В исследованных выборках толщина утолщенных ребер варьировала от 0,37 до 1,28 мкм, а тонких от 0,18 до 0,44 мкм. Также обычно ребра отличались толщиной приблизительно в 2 раза. Даже в одной популяции толщина утолщенных ребер отличалась в 1,5–2 раза. Такая же изменчивость характерна и для тонких ребер.

Многие японские исследователи приводят иллюстрации *Puncticulata praetermissa* (Tuji, Houki, 2001, Pl. 10, fig. 5; Tanaka, Nagumo, 2004, fig. 30; Kobayasi et al., 2006, Pl. 55, fig. 7; Tanaka, Nagumo, 2009, fig. 18). По нашему мнению, формы на этих фотографиях относятся к комплексу *Handmannia comta* / *H. radiosa*, поскольку толщина утолщенных и тонких ребер у них находится в тех же диапазонах изменчивости, что и у видов *Cyclotella comta* / *C. radiosa* – 0,50–0,55 и 0,23–0,33 мкм соответственно. Остальные признаки соответствуют таковым видов комплекса *C. comta* / *C. radiosa* (табл. 2). По результатам изучения фитопланктона эвтрофного озера Кенон (Забайкалье, Россия) был описан новый вид – *Cyclotella dahurica* Kaczaeva (Kaczaeva, 1973), который имеет сходную морфологию с *H. radiosa*. Изучение *C. dahurica* с помощью сканирующей электронной микроскопии показало, что этот вид конспецифичен с *H. radiosa* и его следует свести в синонимику к последнему (Genkal, 2001).

Согласно литературным данным, *C. radiosa* относится к широко распространенным видам, встречается в современных водоемах разного типа, начиная от миоцена (Kozirenko et al., 1992). Согласно Houk и др. (2010), *C. comta* относится исключительно к ископаемым видам, *C. radiosa* характерна для олиготрофных-мезотрофных субальпийских озер, а ископаемый вид *C. balatonis* встречается в современных мезотрофных-эвтрофных озерах и водохранилищах или в медленно текущих водах. По нашим данным, формы комплекса *H. comta* / *H. radiosa* широко распространены в современных водоемах и встречаются в олиготрофно-эвтрофных озерах и водохранилищах (табл. 1), в т.ч. реках (Genkal, Trifonofa, 2009; Genkal et al., 2010). На основании наших исследований и литературных данных приводим расширенный диагноз *H. comta*.

Handmannia comta (Ehrenb.) Kociolek et Khursevich emend. Genkal – *H. comta* (Ehrenb.) Kociolek et Khursevich, 2012, p. 339.

Syn.: *Discoplea comta* Ehrenb. 1845, *Cyclotella comta* (Ehrenb.) Grunow 1878, *C. comta* var. *radiosa* Grunow in Van Heurck 1882, *C. radiosa* (Grunow) Lemmerm. 1900, *C. balatonis* Pant. 1901, *C. balatonis* var. *binotata* Pant. 1901, *C. bodanica* Eulens. in Schneid. sensu Hust. 1930, *C. comta* α *genuina* (Pant.) Cleve-Euler 1951, *C. comta* var. *binotata* (Pant.) Cleve-Euler 1951, *C. dahurica* Kaczaeva 1973, *C. radiosa* (Grunow) Lemmerm. 1900 in Hekansson in Krammer, Lange-Bertalot, 1991, *C. radiosa* (Grunow) Lemmerm. sensu Kozirenko et al., 1992, *C. praetermissa* Lund sensu Tuji, Houki, 2001, *Puncticulata comta* (Ehrenb.) Håk. 2002, *P. radiosa* (Lemmerm.) Håk. 2002, *P. praetermissa* (Lund) Hek. sensu Tanaka, Nagumo, 2004, 2007, 2009, Kobaysi et al., 2006, *C. comta* (Ehrenb.) Kütz. in Houk et al., 2010, *C. radiosa* (Grunow) Lemmerm. in Houk et al., 2010, *C. balatonis* Pant. in Houk et al., 2010, *Handmannia radiosa* (Grunow) Kociolek et Khursevich 2012.

Створки круглые, 5–38,6 мкм в диаметре. Центральное поле от 0,25 до 0,75 диаметра створки, выпуклое или вогнутое, реже плоское, гладкое или бугорчатое, иногда радиально морщинистое. Штрихи тонкие, 10–28 в 10 мкм. Альвеолы сложные, с внутренней поверхности закрыты

краевой и центральной ламиной, разделены 1–10 тонкими, иногда вильчатыми перегородками (тонкими ребрами). На каждой межальвеолярной перегородке (утолщенном ребре) краевые выросты с двумя опорами, расположенными латерально, 3–8 в 10 мкм. Двугубых выростов 1–5, расположены в середине краевой зоны или у края створки возле альвеол. С наружной поверхности отверстие двугубого выроста расположено на конце укороченного утолщенного ребра, с внутренней – имеют сидячий лабиум, ориентация которого варьирует от радиальной до тангентальной. Центральная часть створки с ареолами – в прямых радиальных или расположенных беспорядочно рядах. Центральные выросты с 3, реже 2 или 4 опорами, расположенными беспорядочно среди ареол или вместо ареол в виде 1–2 колец. Центр створки бесструктурный или с одной-несколькими изолированными ареолами. Ауксоспоры имеются.

Пресноводный планктонный, широко распространенный вид в олиготрофно-эвтрофных озерах, водохранилищах, реках.

Миоцен – ныне.

Заключение

Изучение морфологии 22 популяций комплекса *Handmannia comta* / *H. radiosa* из водоемов разного типа, географического положения и трофности показало значительную изменчивость большинства количественных (диаметр створки, размер центрального поля, число штрихов и краевых выростов в 10 мкм, число опор у центральных выростов, число тонких ребер в альвеолах, число колец центральных выростов, число двугубых выростов, рядность штрихов) и качественных (рельеф центрального поля, наличие гранул на створке и ветвящихся ребер в альвеолах, расположение центральных и двугубых выростов, размер альвеол, ориентация щели двугубых выростов) морфологических признаков (19) и их перекрывание, что позволило расширить диагноз *H. comta*, свести к нему в синонимику *H. radiosa*, *Cyclotella balatonis* и уточнить экологию и распространение *H. comta*.

Выражаем благодарность коллегам П.Г. Беляевой, Б.П. Власову, Ш.И. Когану, Л.Г. Корневой, Р.А. Лаугасте, Ю.Е. Любезнову, Е.Ю. Митрофановой, Т.М. Михеевой, А.Г. Охапкину, О.В. Палагушкиной, Г.И. Поповской, Т.А. Чекрыжевой за предоставленные материалы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балонов И.М. Подготовка диатомовых и золотистых водорослей к электронной микроскопии // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. – М.: Наука, 1975. – С. 87–89.
- Власов Б.П. Изменение диатомовой флоры эвтрофных озер Белоруссии, подверженных хозяйственной деятельности: Автореф. дис. канд. биол. наук. – Ленинград, 1987. – 15 с.

- Водоем-охладитель Харанорской ГРЭС и его жизнь. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2005. – 181 с.
- Генкал С.И. О систематическом положении *Cyclotella dahurica* Kaczaeva (*Bacillariophyta*) // Биол. внутр. вод. – 2001. – № 4. – С. 88–89.
- Генкал С.И., Трифонова И.С. Диатомовые водоросли планктона Ладожского озера и водоемов его бассейна. – Рыбинск: Рыбин. дом печати, 2009. – 72 с.
- Качаева М.И. Новый вид рода *Cyclotella* Kütz. // Новости системат. низш. раст. Сибири. – Новосибирск: Наука, 1973. – С. 92–95.
- Коган Ш.И., Любезнов Ю.Е., Садыков Х.С. и др. Водоемы Южного Туркменистана. – Ашхабад: Ылым. – 1985. – 224 с.
- Козыренко Т.Ф., Логинова Л.П., Генкал С.И. и др. *Cyclotella* Kütz. // Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). – С.Пб.: Наука, 1992. – Т. II, вып. 2. – С. 24–47.
- Корнева Л.Г. Структура и динамика фитопланктона водоемов Северо-Двинской водной системы // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. – Л.: Наука, 1990. – С. 159–176.
- Лозовик П.А., Маркканен С.Л., Морозов А.К. и др. Поверхностные воды Калевальского района и территории Костомукши в условиях антропогенного воздействия. – Петрозаводск: Карел. НЦ РАН, 2001. – 168 с.
- Михеева Т.М., Генкал С.И. *Cyclotella comensis* Grun. (*Bacillariophyta*) в системе Нарочанских озер (Беларусь) в период их деэвтрофирования // Альгология. – 2006. – 16, № 4. – С. 489–497.
- Онежское озеро. Экологические проблемы. – Петрозаводск: Карел. НЦ РАН, 2006. – 293 с.
- Охапкин А.Г., Юлова Г.А., Старцев Н.А. Таксономическое разнообразие и структура альгофлоры планктона малых водоемов урбанизированных территорий // Биол. внутр. вод. – 2003. – № 2. – С. 51–58.
- Палагушкина О.В. Экология фитопланктона карстовых озер Среднего Поволжья: Автореф. дис. канд. биол. наук. – Казань, 2004. – 25 с.
- Трифорова И.С., Афанасьева А.Л., Бульон В.В., Беляков В.П. и др. Многолетние изменения биологических сообществ мезотрофного озера в условиях климатических флуктуаций и эвтрофирования. – С.Пб.: Лема, 2008. – 246 с.
- Casper S.J., Scheeffler W. Diatom analysis, Late-glacial and Post-glacial development of Lake Kleiner Barsch-See (GDR) – a preliminary note // Limnologica. – 1990. – 21, N 1. – P. 147–155.
- Genkal S.I. About systematic state of *Cyclotella dahurica* Kaczaeva (*Bacillariophyta*) // Biol. Inland Waters. – 2001. – N 4. – P. 88–89.
- Genkal S.I., Shchur L.A., Yarushina M.I. Diatoms of some water bodies in Northeastern West Siberia. Communication. 1. *Centrophyceae* // Cont. Probl. Ecol. – 2010. – 3, N 4. – P. 386–394.
- Håkansson H. A study of the *Discoplea* species (*Bacillariophyceae*) described by Ehrenb. // Diatom Res. – 1986. – 1, N 1. – P. 33–56.
- Håkansson H. A study of species belonging to the *Cyclotella bodanica/compta* complex (*Bacillariophyceae*): Proc. 9th Intern. Diatom Symp., Bristol, 1986. – Königsten: Bio-press Ltd., Bristol and Koeltz Sci. Books, 1988. – P. 329–354.

- Håkansson H. A compilation and evaluation of species in the genera *Stephanodiscus*, *Cyclostephanos* and *Cyclotella* with a new genus in the family *Stephanodiscaceae* // *Diatom Res.* – 2002. – **17**. – P. 1–139.
- Houk V. The morphology and taxonomic relationships of *Cyclotella planctonica* Brun. (*Bacillariophyceae*) // *Algol. Stud.* –1991. – **61**. – P. 103–118.
- Houk V., Klee R., Tanaka H. Atlas of freshwater centric diatoms with a brief key and descriptions. Pt III. *Stephanodiscaceae*. A *Cyclotella*, *Tertiarius*, *Discostella* // *Fottea*. – 2010. – **10** (Suppl.). – P. 1–498.
- Khursevich G., Kociolek J.P. A preliminary worldwide inventory of the extinct, freshwater fossil diatoms from the orders *Thalassiosirales*, *Stephanodisciales*, *Paraliales*, *Aulacosirales*, *Melosirales*, *Cosconodisciales*, and *Biddulphiales* // *Nova Hedw.* – 2012. – **141**. – P. 315–364.
- Kiss K.T., Nausch M. Comparative investigations of planktonic diatoms of sections of the Danube near Vienna and Budapest: Proc. 9th Diatom Symp., Bristol, 1986. – Königsten: Biopress Ltd., Bristol and Koeltz Sci. Books, 1988. – P. 115–122.
- Klee R., Schmidt R. Eutrophication of Mondsee (Upper Austria) as indicated by the diatom stratigraphy of a sediment core // *Diatom Res.* – 1987. – **2**, N 1. – P. 55–76.
- Klee R., Steinberg Ch. Kieselalgen bayerischer gewässer // *Inform. Bayer. Land. Wasser.* – 1987. – **4**, N 87.
- Kling H., Håkansson H. A light and electron microscope study of *Cyclotella* species (*Bacillariophyceae*) from Central and Northern Canadian Lakes // *Diatom Res.* – 1988. – **3**, N 1. – P. 55–82.
- Kobayashi H., Idei M., Mayama S., Nagumo T., Osada K. H. Kobayashi's Atlas of Japanese diatoms based on electron microscopy. 1. – Tokyo: Uchida Rok., 2006. – 590 p.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. *Bacillariophyceae*. 3. Teil. *Centrales*, *Fragiaceae*, *Eunotiaceae*. // *Süßwasserflora von Mitteleuropa*. – Stuttgart: Gustav Fischer Verlag, 1991. – Bd. **2/3**. – P. 1–576.
- Tanaka H. Taxonomic studies of the genera *Cyclotella* (Kütz.) Bréb., *Discostella* Houk et Klee and *Puncticulata* Håk. in the family *Stephanodiscaceae* Glezer et Makarova (*Bacillariophyta*) in Japan // *Bibl. Diatom.* – 2007. – **53**. – P. 1–204.
- Tanaka H., Nagumo T. Four cyclotelloid taxa characterized by a ligula-like segment on valvocopula // *Seventh Intern. Diatom Symp.*, Ottawa, Canada, 25-31 August, 2002. – Bristol (UK): Biopress Ltd., 2004. – P. 399–409.
- Tanaka H., Nagumo T. First report of *Spicaticribra kingstonii* Johansen, Kociolek et Lowe with accompanying centric diatoms found from Lake Ikeda, Japan (*Bacillariophyta*) // *Japan. J. Phycol. (Sôrui)*. – 2009. – **57**. – P. 86–92.
- Tuij A., Houki A. Centric diatoms in Lake Biwa // *Lake Biwa Study Monogr.* – 2001. – **7**. – P. 1–90.
- Wunsam S., Schmidt R., Klee R. *Cyclotella*-taxa (*Bacillariophyceae*) in lakes of the Alpine region and their relationship to environmental variables // *Aquat. Sci.* – 1995. – **57**, N 4. – P. 360–386.

Поступила 18 июля 2012 г.

Подписал в печать П.М. Царенко

S.I. Genkal

Institute for Biology of Inland Waters of RAS,
Settle Borok, Nekouz Region, Yaroslavl 152742, Russia
e-mail: genkal@ibiw.yaroslavl.ru

MORPHOLOGICAL VARIABILITY, TAXONOMY, AND ECOLOGY OF SPECIES OF
THE COMPLEX *Handmannia comta* / *H. radiosa* (*Bacillariophyta*)

The morphological study of 22 populations of the complex *Handmannia comta* (Ehrenb.) Kociolek et Khursevich / *H. radiosa* (Grunow) Kociolek et Khursevich from water bodies of different types, geographic location, and trophic status has shown a significant variability in the majority of quantitative (the valve diameter, size of central area, number of striae and marginal fuloportulae in 10 µm, number of satellite pores of central fuloportulae, number of thin costae in alveoli, number of rings of central fuloportulae, number of rimoportulae, number of punctuate rows in striae) and qualitative (the relief of central area, presence of granules on valve and branching costae among alveoli, arrangement of central processes and rimoportulae, size of alveoli, orientation of rimoportulae slit) morphological characteristics (19) and their overlapping. The obtained results have allowed the author to add to information on *H. comta* of *H. comta*, refer *H. radiosa* and *Cyclotella balatonis* Pant. to its synonymy as well as specify the ecology and distribution of *H. comta*.

Key words: *Bacillariophyta*, *Centrophyceae*, complex *Handmannia comta* / *H. radiosa*, morphology, taxonomy, ecology.

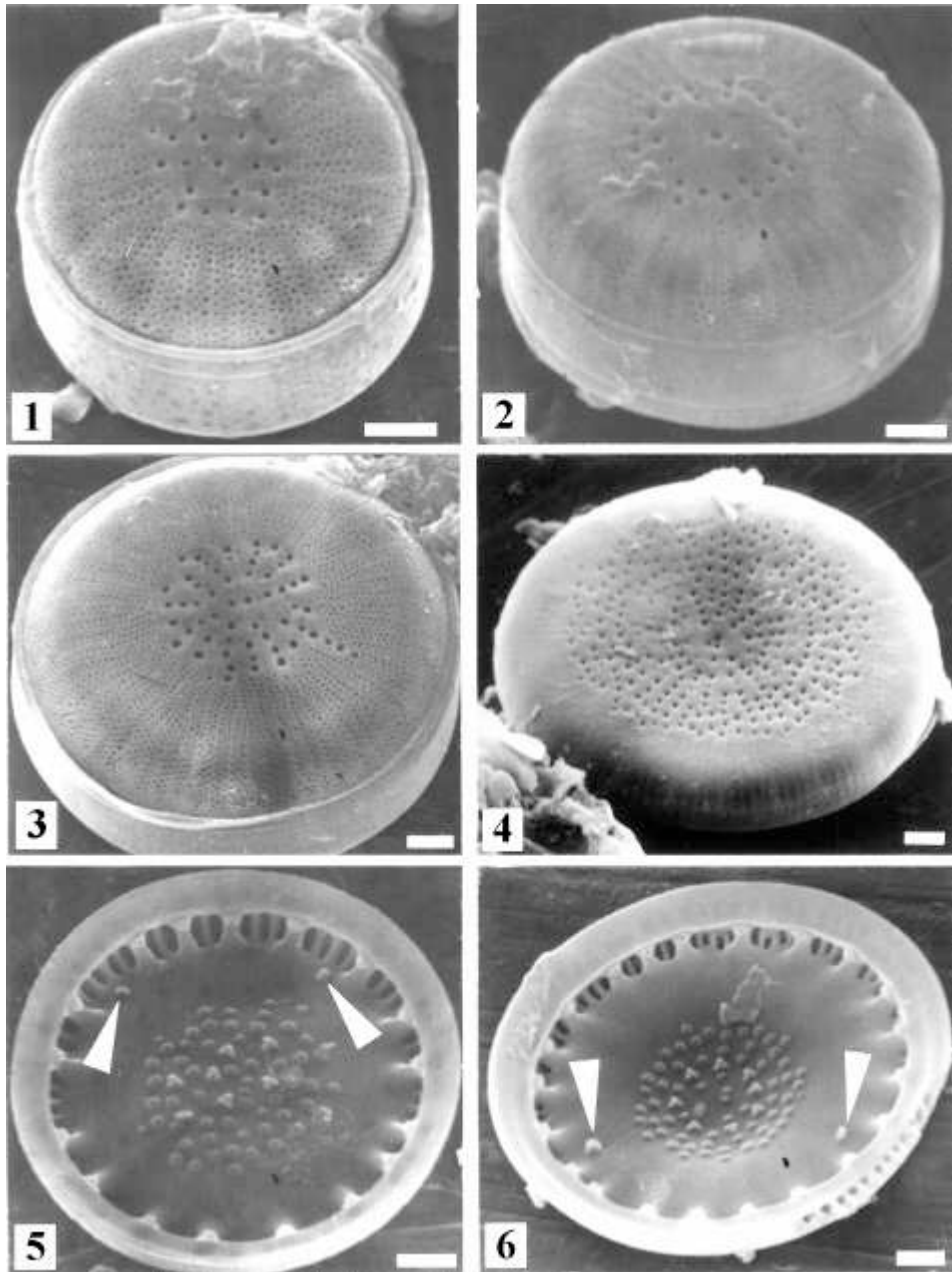


Табл. I. *Handmannia comta* (оз. Большой Яльчик). Вариации центрального поля с наружной поверхности (1–4) и расположения двугубых выростов с внутренней поверхности (указаны стрелкой, 5, 6). СЭМ. Масштаб 2 мкм

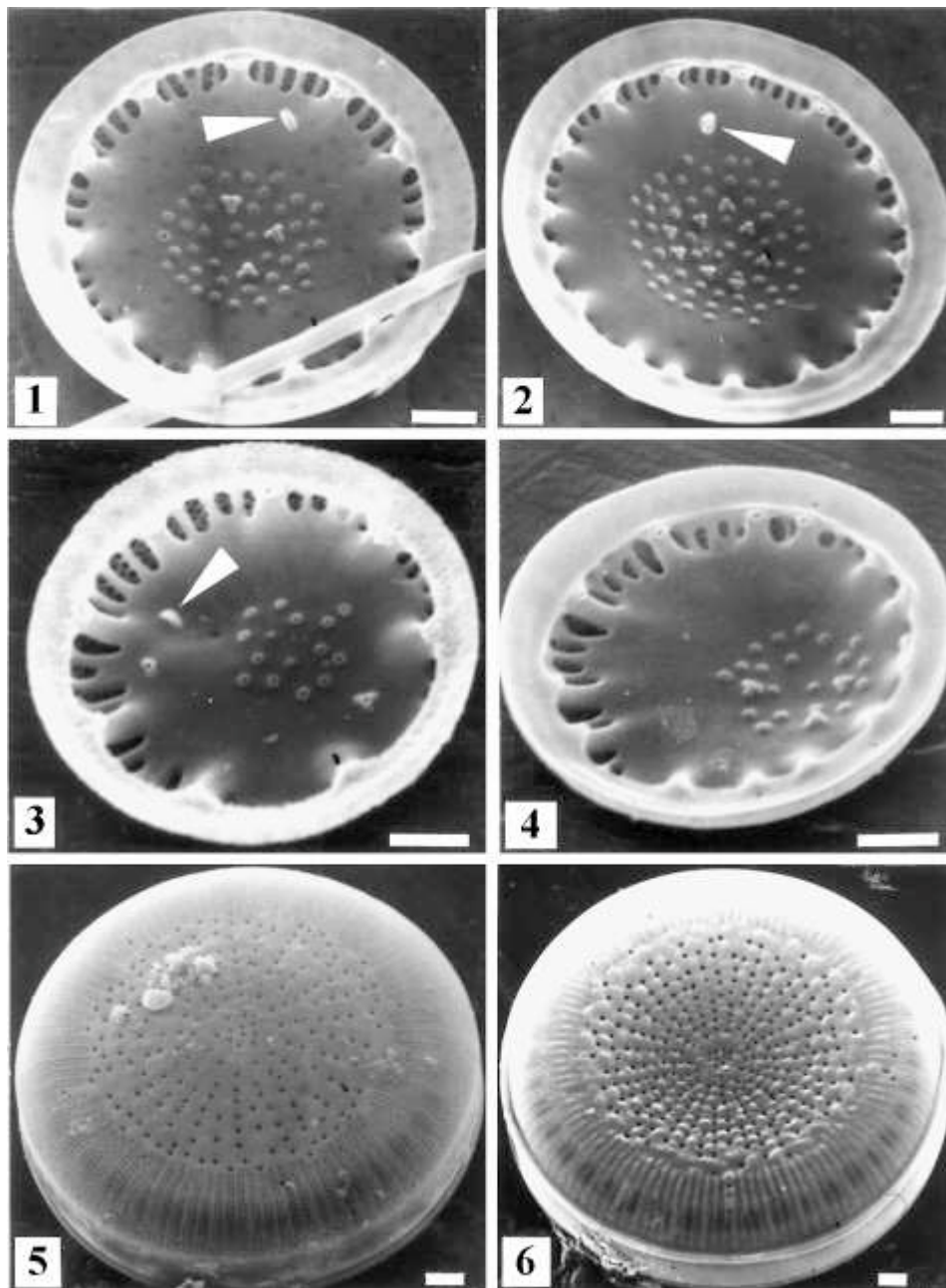


Табл. II. *Handmannia comta*. 1–4 – оз. Большой Яльчик; 5, 6 – оз. Красное. Вариации расположения двугубых (указаны стрелкой), центральных выростов с внутренней поверхности (1–4), центрального поля с наружной поверхности створки (5, 6). СЭМ. Масштаб 2 мкм

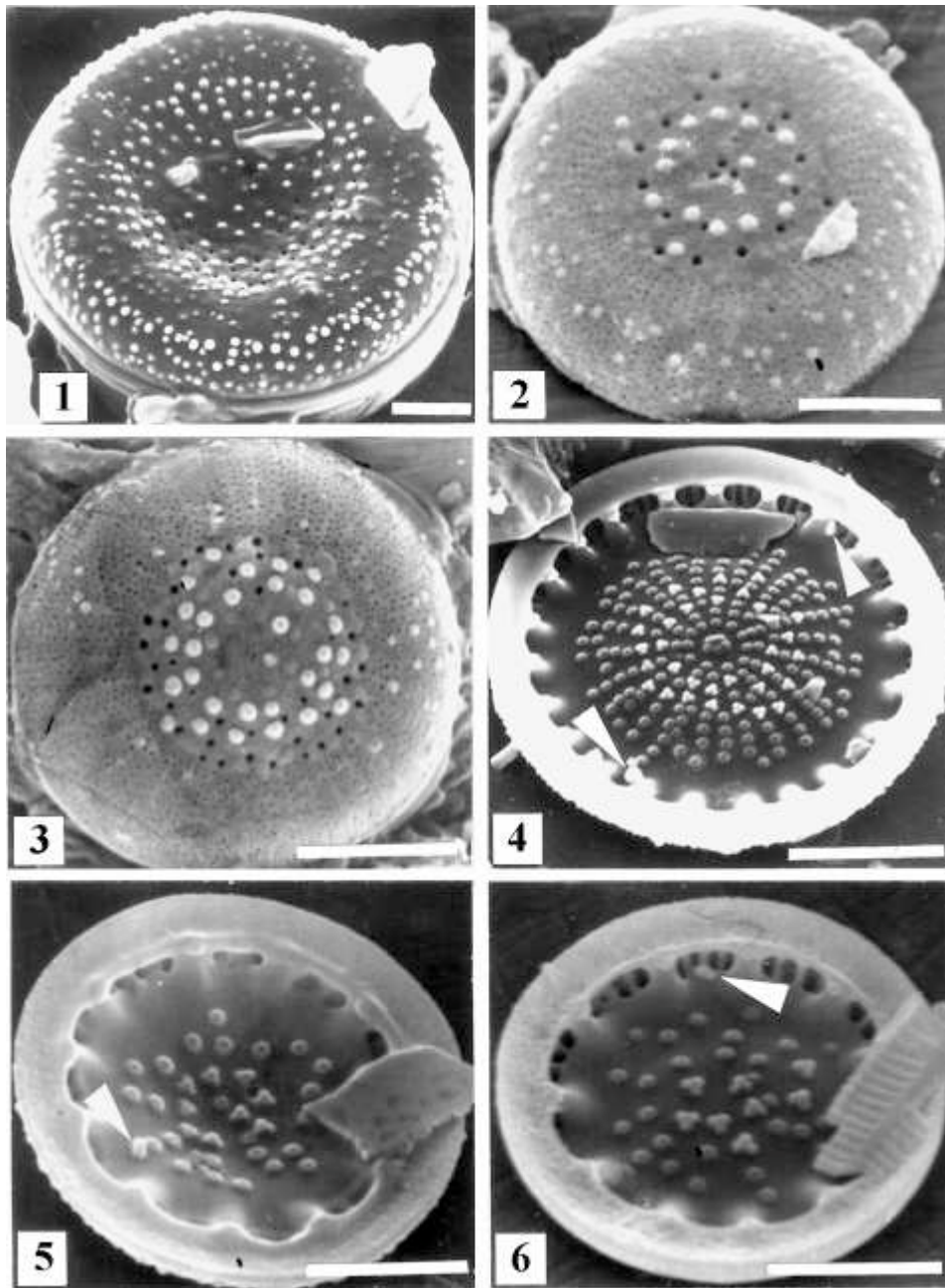


Табл. III. *Handmannia comta* (оз. Койвас). Вариации центрального поля с наружной поверхности (1–3) и расположения двугубых (указаны стрелкой) и центральных выростов с внутренней поверхности (4–6) створки. СЭМ. Масштаб 5 мкм

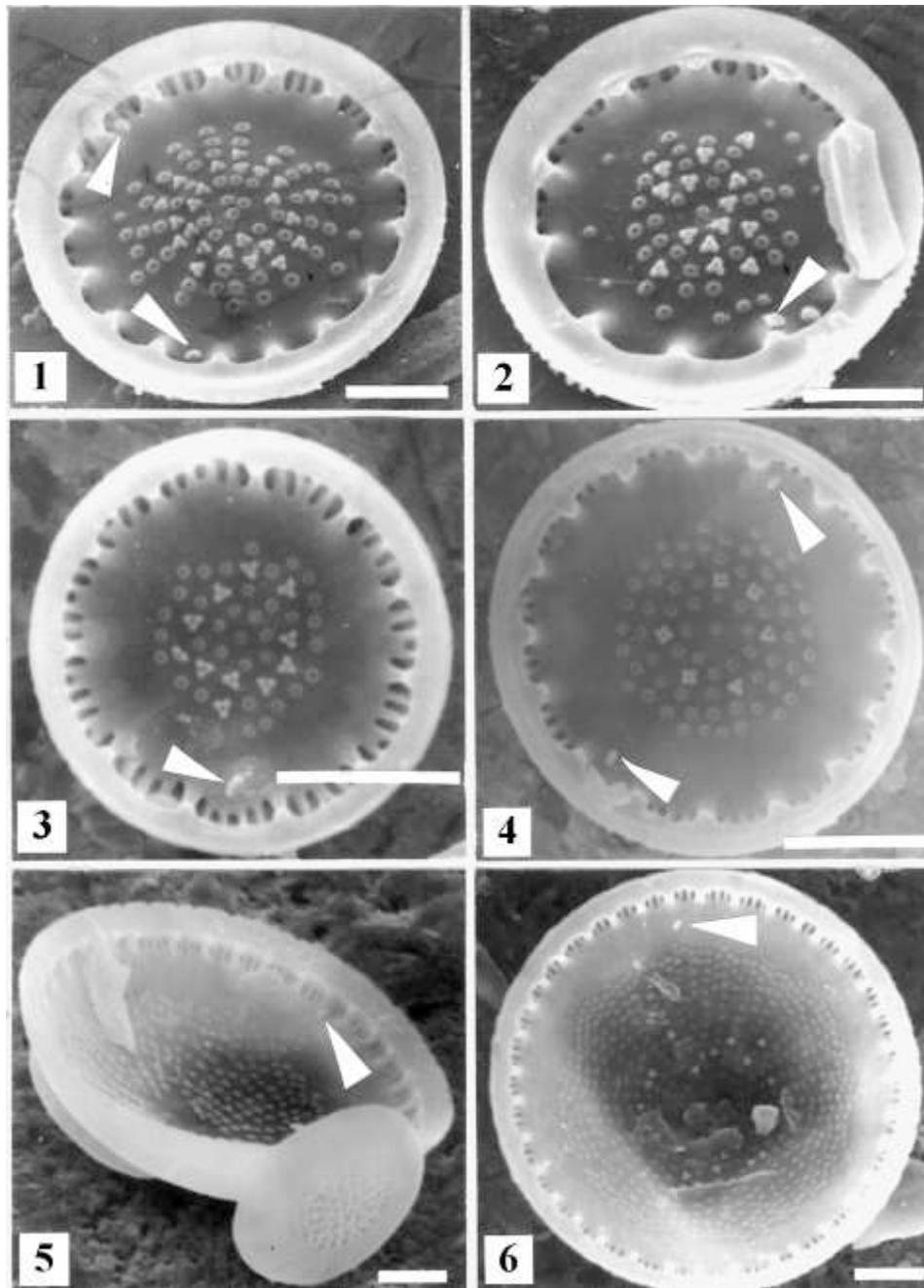


Табл. IV. *Handmannia comta*. 1, 2 – оз. Кенто; 3–6 – оз. Силикатное. Вариации расположения двугубых (указаны стрелкой) и центральных выростов с внутренней поверхности створки (1–4), 5, 6 – инициальные створки. СЭМ. Масштаб 1–6 5 мкм

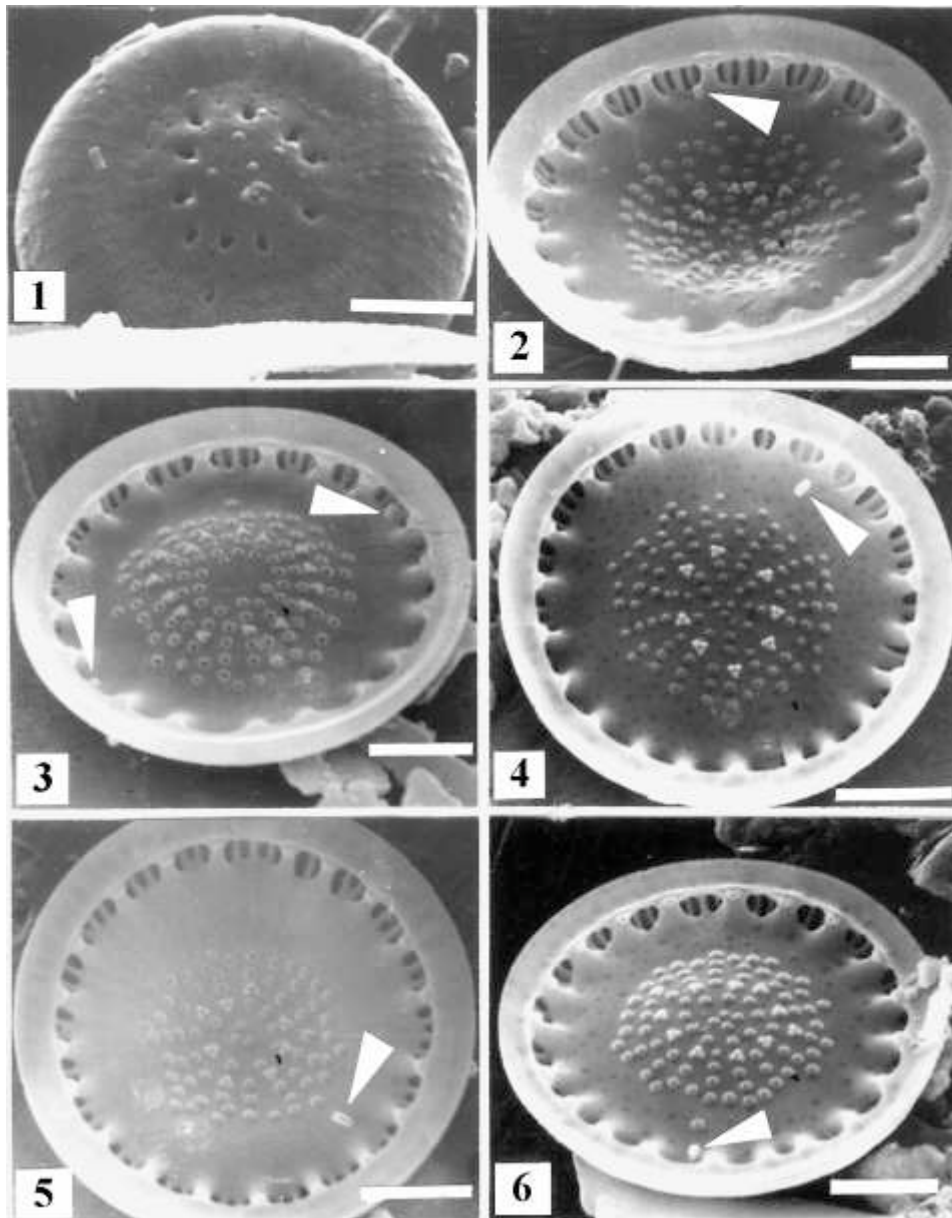


Табл. V. *Handmannia comta*. 1–3 – оз. Исо-Пюхярви; 4–6 – оз. Малый Яльчик. Створка с наружной поверхности (1), вариации расположения двугубых выростов (указаны стрелкой) с внутренней поверхности (2–6). СЭМ. Масштаб 5 мкм

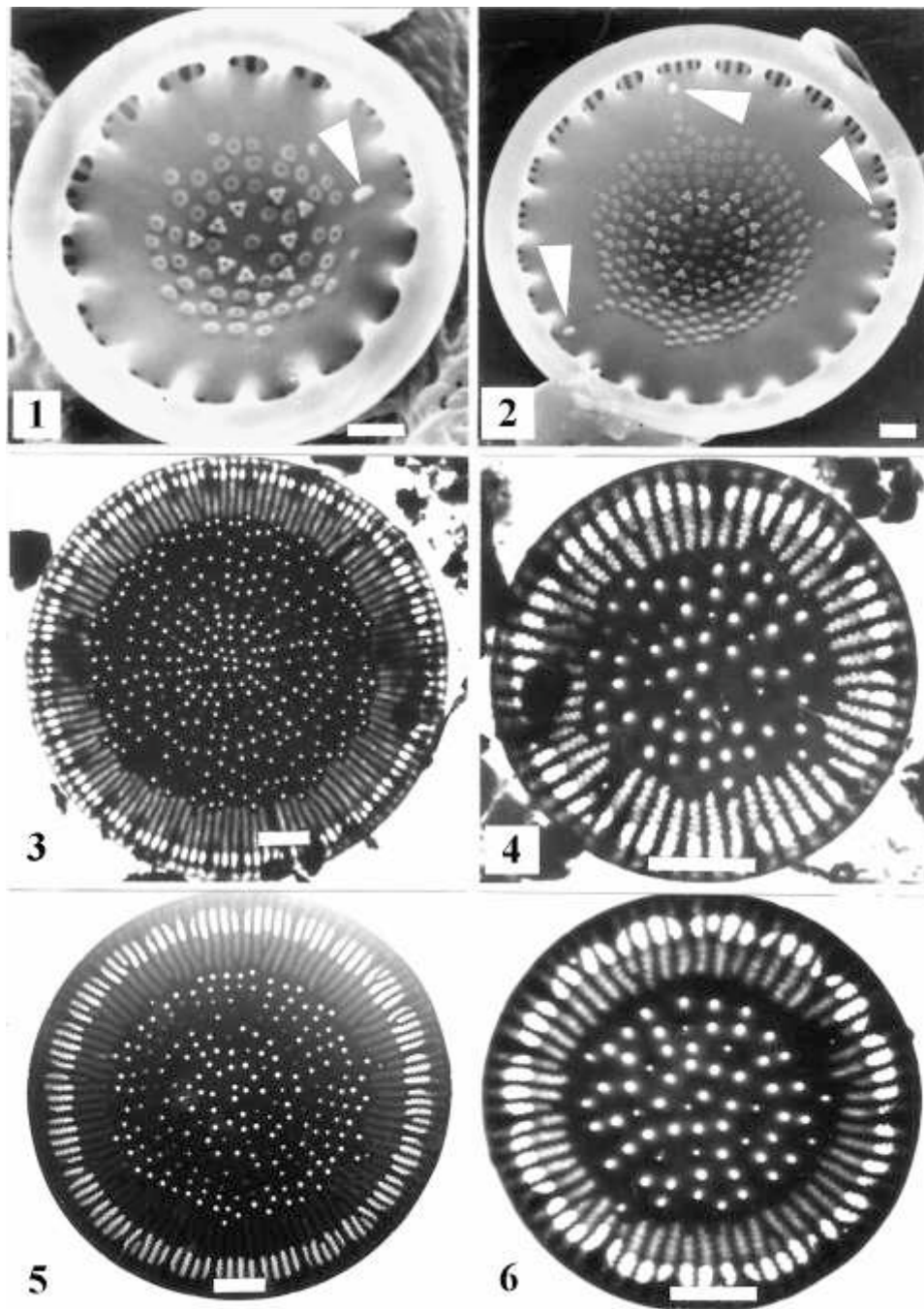


Табл. VI. *Handmannia comta*. 1, 2 – оз. Ташту; СЭМ. 3, 4 – Муминабадское вдхр., 5, 6 – оз. Сон-Куль. ТЕМ. Вариации расположения двугубых выростов (указаны стрелкой, 1, 2) и ареол на створке (3–6). Масштаб 2 мкм