

М.С. КУЛИКОВСКИЙ, И.В. КУЗНЕЦОВА

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

БИОГЕОГРАФИЯ ПРЕСНОВОДНЫХ *BACILLARIOPHYTA*. ОСНОВНЫЕ КОНЦЕПЦИИ И ПОДХОДЫ

Приведен анализ исторических причин формирования взглядов на биогеографию диатомовых водорослей. Одной из доминирующих концепций было представление об их космополитизме. Дано описание подхода к распространению *Bacillariophyta*. Анализируется отличная от этого точка зрения на более локальное распространение организмов, основанная на современных представлениях о концепции вида у диатомовых водорослей, наличии криптических и псевдокриптических таксонов. Рассматриваются современные представления об аллопатрическом и симпатрическом видообразовании у диатомовых и протистов в целом. Описывается образование видовых пучков (*species flocks*) в древних водоемах, наличие дифференциальных таксонов (*flagship taxa*), «горячих» точек разнообразия (*hotspots*) и концепции невыявленного разнообразия (*dark diversity*). Обсуждается концепция эндемичных районов.

Ключевые слова: *Bacillariophyta*, протисты, биогеография, распространение, вид, концепция вида, криптические таксоны, эндемизм, космополиты.

Диатомовые водоросли широко распространены по всей территории Земли и обитают в водных, наземных и воздушных биотопах (Round et al., 1990). Они образуют около четверти всей первичной продукции в мире (Nelson et al., 1995). Эти причины, а также особенности морфологии – наличие кремнеземного панциря, сохраняющегося в течение длительного времени – способствовали широкому использованию этих организмов в экологических исследованиях и палеолимнологических реконструкциях (Smol, Stoermer, 2010). Диатомовые играют важную роль в структуре функционирования экосистем, создавая большую часть биомассы фитопланктона и поддерживая потоки питательных веществ через «микробиальную петлю» (Falkowski et al., 1998). В настоящее время диатомовые водоросли широко применяются в мониторинге качества поверхностных вод суши (Smol, Stoermer, 2010). При использовании *Bacillariophyta* в различных прикладных целях следует учитывать систематику этой группы, отвечающую современным требованиям, а следовательно, и современным данным о распространении таксонов этой группы в различных регионах и приуроченности отдельных таксонов к определенным экологическим условиям. Это и есть предмет

© М.С. Куликовский, И.В. Кузнецова, 2014

биогеографии диатомовых водорослей, которая связана с современной таксономией группы и, как следствие, концепцией вида у водорослей и процессов видообразования.

Именно в систематике диатомовых водорослей за последние 25 лет произошли кардинальные изменения. Накоплено много новых данных, что не могло не отразиться на нашем понимании распределения *Bacillariophyta* и их экологических особенностей. И если раньше мы считали диатомовые водоросли широко распространенными или даже космополитами, то в настоящее время все больше данных свидетельствует об их локальном обитании.

Попытка анализа и обобщения современных взглядов на биогеографию диатомовых водорослей является целью данной работы.

До настоящего времени доминирующей точкой зрения на биогеографию протистов, и в частности *Bacillariophyta*, была идея их космополитного распространения. Она строилась на возможности свободного переноса клеток водорослей. По мнению некоторых ученых, перенос может осуществляться с помощью ветра или перелётных птиц.

Истоки бытующих воззрений, по-видимому, уходят в прошлое. В свое время Ч. Дарвином были взяты с парусов пробы грязи (Darwin 1846), в которых обнаружили диатомовые водоросли, описанные Ehrenberg (1845) как типично европейские таксоны, хотя частицы грязи, по мнению Дарвина, имели африканское происхождение. Воззрения Ehrenberg были приняты последующими поколениями исследователей, и ветер стал рассматриваться ведущим фактором переноса клеток *Bacillariophyta* на большие расстояния. Впоследствии этим объясняли находки *Bacillariophyta* в различных изолированных водных местообитаниях, а также в антарктическом льду (Schlichting, 1961; Delany et al., 1967; Tynni, 1970; Foged, 1975; Seyve, Fourtanier, 1985; Pye, 1987; Harper, 1999).

Другой, не менее популярный, аргумент связан с водными перелетными птицами. Однако на теле водоплавающих птиц было найдено небольшое количество диатомовых, принадлежащих, в первую очередь, к почвенным и аэрофильным таксонам; количество обнаруженных живых клеток было также незначительным (Foged, 1953; Proctor, 1959; Atkinson, 1970, 1972; Schlichting et al., 1978; Kawai, 1981).

Перечисленные выше представления подразумевают неограниченное распространение диатомовых водорослей, наличие непрерывного потока генов и, как следствие, панмиктическую природу диатомовых таксонов (Krammer, Lange-Bertalot, 1986–1991). Таким образом, идея космополитизма *Bacillariophyta* подкрепляется экологическими предпосылками, согласно которым диатомовые и/или их «споры» находятся повсеместно. Однако клетки существуют в подходящих для них экологических условиях, т.е. разные виды диатомовых имеют определенные пределы толерантности, благодаря чему могут использоваться для экологического мониторинга или палеоклиматических рекон-

струкций (Lowe, 1974; Reiberg et al., 1993; Gasse et al., 1995; Pienitz et al., 1995; Fritz, 1996).

Если допустить, что диатомовые водоросли космополитичны, то их идентификация должна быть одинаковой в разных частях земного шара. Это и есть практика, которая широко используется и в настоящее время. В России и сопредельных странах для идентификации *Bacillariophyta* до сих пор активно используется определитель 1951 г. издания (Забелина и др., 1951). С этих же позиций был написан известный выпуск определителей диатомовых Европы (Krammer, Lange-Bertalot, 1986–1991). В нем авторы опирались на широкую морфологическую концепцию вида. Долгое время этот определитель был, по сути, единственной таксономической сводкой, объединившей большое количество видов. Однако именно издание «Süßwasserflora von Mitteleuropa» сыграло огромную роль в изменении понимания таксономии и биогеографии *Bacillariophyta*. В качестве иллюстративного материала в нём впервые были использованы световые микрофотографии, что позволило провести таксономический анализ на основе более детализированных морфологических признаков. Для корректной интерпретации таксонов, описанных ранее, авторы определителя изучили большое количество доступных типовых препаратов, хранящихся в коллекциях. Современный определитель бентосных диатомовых водорослей Европы (Hofmann, Werum, Lange-Bertalot, 2011, 2013), изданный уже двумя тиражами, основывается на иных представлениях о виде и биогеографии у диатомовых водорослей.

Однако никто не использует для идентификации высших растений африканского континента определитель высших растений Европы. За всю историю диатомологии было предпринято всего несколько попыток описания региональных флор: для Европы: Hustedt (1961–1966), для Северной Америки: Patrick, Reimer (1966, 1975) и цикл работ Cholnoky (1959–1966) для Африки. Работы Б.В. Скворцова не получили широкой известности среди современников, его обобщающая работа по биогеографии *Bacillariophyta* Азии была опубликована только в 2012 г. (Gololobova, Kulikovskiy, 2012; Skvortzow, 2012). Уже первые альгологи при изучении проб из Азии, Африки, Южной Америки и Европы отмечали и описывали различия диатомовых водорослей (Ehrenberg 1854; Rabenhorst 1863).

Накопленный фактический материал, связанный с распространением *Bacillariophyta* и их корректным определением, не позволяет рассматривать космополитизм в качестве доминирующей концепции в биогеографии диатомовых. Огромную роль в этом сыграли монографические издания флор диатомовых водорослей из разных регионов и уникальных водоемов мира (см. таблицу). В сериях *Iconographia Diatomologica* и *Bibliotheca Diatomologica* было представлено большое количество новых таксонов и показано, что превалирующее количество видов имеет ограниченное распространение.

Нельзя пытаться «привязать» отдельные виды к небольшим территориям. Однако часто приходится слышать от ученых, изучающих флору одной реки или бассейна в Европейской России, о находках «знакомых» видов в какой-либо сибирской реке, причем речь идет о центрических таксонах, обитающих в планктоне.

Количество новых видов, описанных из разных регионов, на основе результатов, опубликованных в *Iconographia Diatomologica* и *Diatoms Monograph*

| Район исследования | Кол-во новых таксонов | Литературный источник |
|-------------------------------------------------------------|-----------------------|---------------------------------|
| Три олиготрофных озера Европы | 55 | Lange-Bertalot, Metzeltin, 1996 |
| Тропики Южной Америки | 202 | Metzeltin, Lange-Bertalot, 1998 |
| Новая Земля | 42 | Lange-Bertalot et al., 1999 |
| Анды | 84 | Rumrich et al., 2000 |
| Мадагаскар | 47 | Metzeltin, Lange-Bertalot, 2002 |
| Сардиния | 78 | Lange-Bertalot et al., 2003 |
| Центральная Европа | 36 | Werum, Lange-Bertalot, 2004 |
| Уругвай | 89 | Metzeltin et al., 2005 |
| Озера Преспа и Охрид | 69 | Levkov et al., 2007 |
| Тропики Южной Америки | 185 | Metzeltin, Lange-Bertalot, 2007 |
| Провинция Хентей, Монголия | 64 | Metzeltin et al., 2009 |
| оз. Байкал | 222 | Kulikovskiy et al., 2012 |
| Остров Ile de la Possession, Субантарктика | 37 | Van de Vijver et al., 2002 |
| Водоемы Арктики и Антарктики, род <i>Stauroneis</i> Ehrenb. | 40 | Van de Vijver et al., 2004 |
| Сфагновое болото Нур, Монголия | 18 | Kulikovskiy et al., 2010 |

К сожалению, в научной среде закрепилась тенденция экстраполировать данные, полученные при изучении фитопланктона, на особенности состава водорослей всей экосистемы, при этом бентосные сообщества не берутся во внимание. Разные группы *Bacillariophyta* имеют специфические особенности распространения и биогеографии. Так, центрические водоросли обитают преимущественно в планктоне; пеннатные характерны для бентосных сообществ в широком понимании. Пеннатные диатомовые, в свою очередь, можно разделить на прикрепленные и свободноживущие формы. Находки каких-либо видов в пределах России не означают их космополитного распространения. Космополитизм предполагает распространение организмов в экосистемах со сходными экологическими условиями на всех континентах. Таксоны, имеющие широкое распространение и живущие в разнотипных по экологическим условиям водоемах, являются убиквистами.

Kociolek и Spaulding (2000) считают, что термин *эндемик* зачастую трактуется некорректно. Многие исследователи подразумевают под эндемиком таксон, обитающий только в одном водоеме, т.е. *локальный*

эндемик. Однако эндемизм может проявлять себя на региональном уровне или даже уровне континента. Эндемиками могут быть таксоны разного таксономического ранга: виды-эндемики, роды-эндемики или эндемичные семейства (Kociolek, Spaulding, 2000).

Еще одной важной концепцией в современной литературе является идея выделения эндемичных районов (Crother, Murray, 2011). Такой район, по мнению исследователей, представляет собой не просто отдельную экосистему с текущими особенностями, а территорию с историей развития во времени (Anderson, 1994). Дискуссия по поводу таких районов и принципов их выделения важна для обсуждения наличия или отсутствия эндемиков в определенных экосистемах. Ярким примером этому служат находки ряда планктонных центрических таксонов для оз. Байкал в близлежащих к нему горных озерах (Genkal, Bondarenko, 2006). Считаются ли эти организмы эндемичными, хотя и распространены в озерах на территории с одной геологической историей и водоемах, определенно сходных по экологическим особенностям? Более того, при сравнении ископаемых диатомовых из Тункинской котловины (Черемисинова, 1973) и современной эндемичной флоры Байкала (Kulikovskiy et al., 2012) можно найти ряд общих таксонов видового и родового рангов, что доказывает общность истории формирования флоры в этом регионе.

Наше понимание распространения видов связано с находками видов в разных регионах, сами же находки обусловлены уровнем научного кругозора специалистов и их умением идентифицировать таксоны (Kociolek, Spaulding 2000). Поэтому, одной из главных задач является издание иллюстрированных флор *Bacillariophyta* из разных регионов. Необходимо отказаться от публикации списков водорослей, находки которых не подкреплены иллюстративным материалом.

Несмотря на изменившееся за последние 20 лет мнение о биогеографии *Bacillariophyta* (Kociolek, Spaulding, 2000; Vanormelingen et al., 2008), идея возможности повсеместного распространения протистов, и в частности диатомовых водорослей, широко обсуждалась рядом авторов (Finlay et al., 1996, 2001, 2002; Finlay, Clarke, 1999a, b; Finlay, Esteban, 2001, 2002; Fenchel, Finlay 2004). По мнению Finlay et al. (2002), эта идея строится на двух основных факторах: возможности убикистического распространения протистов и их распространении в подходящих местообитаниях.

Предположение, что протисты могут существовать повсеместно в экологически подходящих для них местообитаниях, называют гипотезой Бас-Бекинга (Baas-Becking hypothesis). Впервые она была высказана голландским микробиологом и ботаником Мартином Бейеринком (Beijerinck) в начале XX в. (Beijerinck, 1913; Baas-Becking, 1934, Finlay et al., 2002).

Существует представление, что разнообразие и состав сообщества макроскопических организмов в локальных местообитаниях формируются за счет аллопатрического видообразования и географического

распространения. Именно эти два фактора добавляют виды в сообщества и формируют процессы, допускающие локальное исчезновение из-за хищничества, конкурентного исключения и стохастического изменения (Ricklefs, 1987; Leibold et al., 2004; Cox, Moore, 2005). На микроскопические организмы менее 1 мм это представление не распространяется (Whitfield, 2005; Green, Bohannan, 2006; Martiny et al., 2006). По мнению Finlay, Fenchel (2004), организмы более 10 мм являются космополитами гораздо реже. При этом, согласно убиквистической модели, огромные по численности популяции микроорганизмов способны распространяться повсеместно, что нивелирует географические преграды (Fenchel, Finlay, 2004). Географическая изоляция, таким образом, отсутствует, а аллопатрическое видообразование отсутствует или слабо выражено, чем объясняется небольшое разнообразие видов микроскопических организмов (Finlay, 2002; Jablonski, Roy, 2003). Количество видов в локальном сообществе микроорганизмов можно сопоставить по значимости с общим количеством видов в глобальном масштабе (Finlay, Fenchel, 2004). Огромные по численности популяции микроорганизмов обеспечивают их длительное существование. По этой причине фенотипы протистов стабильны в течение длительного времени даже в геологическом исчислении (Schönborn et al., 1999; Porter et al., 2002; Fenchel, 2003). Популяции макроорганизмов, напротив, состоят из меньшего количества особей, ограничиваются географическими и физическими барьерами, что ведет к их разнообразию и занятию сходных экологических ниш разными видами (Finlay, Fenchel, 2004).

Относительно убиквистической теории отмечено, что существует высокое соотношение между локальным и глобальным количеством одних и тех же видов фотосинтетических и гетеротрофных протистов, а также сохранение постоянства в локальной численности или редкости в глобальном масштабе (Finlay, Clarke, 1999a, b; Finlay 2002; Finlay, Fenchel, 2004).

Однако большинство современных исследований показало, что популяции микроорганизмов, как и макроорганизмов, характерны для определенных территорий, что описано с позиций умеренной эндемичной модели (Chao et al., 2006; Foissner, 2006). Данные, подтверждающие эту теорию, получены на примере аллопатрической дивергенции цианобактерий и архей из горячих источников (Parke et al., 2003; Whitaker et al., 2003), фораминифер, обитающих в океанах на полюсах (Darling et al., 2004, 2007) и распространения грибов в пределах континентов (Taylor et al., 2006).

Была также показана положительная корреляция между размерами местообитания и разнообразием бактерий (Bell et al., 2005; Reche et al., 2005), фаунами почвенных простейших, разнящимися на континентах (Chao et al., 2006). Для сообществ микробных эвкариот характерно ослабление корреляционных связей при увеличении расстояния между ними (Green et al., 2004).

Опубликованные в престижных международных изданиях работы, поддерживающие точку зрения космополитного распространения протистов, сыграли важную роль в инициации обсуждения биогеографии *Bacillariophyta*. Анализ особенностей распространения этих водорослей был сделан Finlay et al. (2002). Авторы изучали их в пруду Priest Pot, расположенном в English Lake District. В небольшом керне E.Y. Haworth определила 83 таксона, которые, по мнению Finlay et al. (2002), широко распространены в мире в разных биогеографических зонах и по сути являются «сорняками» в диатомовом мире.

Используя эти таксоны, Finlay et al. (2002) построил график зависимости количества публикаций, в которых эти виды упоминаются, от количества местообитаний в мире. График отображает положительную линейную зависимость между двумя этими показателями: с возрастанием количества публикаций в различных флорах увеличивается и количество находок указанного таксона. Авторы обратили внимание на две группы видов, представленные на графике, а именно группу из 4 видов в конечной области линейной зависимости и группу из 10 видов в исходной области. Группу видов в верхней части графика, т.е. наиболее распространенных, они предложили отнести к универсалам (generalists). Именно эти виды имеют широкую экологическую толерантность, включая толерантность к различному типу загрязнений воды. Вторая группа в нижней части графика – менее распространенные виды. Было предложено отнести их к специалистам. Универсалы вегетируют в различных местообитаниях в большом количестве. Таким образом, частота их встречаемости высока, и они относятся к доминантам. Специалисты, напротив, – редкие виды. Поскольку их обнаружение затруднено, они будут отмечаться нечасто. Следовательно, оба полученных утверждения согласуются с концепцией убиквистического распространения.

В соответствии с данной концепцией, универсалы обладают широкой экологической толерантностью. Это и было показано на примере четырех видов, выявленных с использованием системы Web of Science и Fritsch Collection of Freshwater Algal Illustrations. Количество публикаций с указанием видов-универсалов в 15 раз превышало количество публикаций с упоминанием видов-специалистов. Анализ публикаций, в которых присутствовали виды-специалисты *Cyclotella meneghiniana* Kütz., *Gomphonema parvulum* (Kütz.) Kütz., *Navicula cryptocephala* Kütz., *Nitzschia palea* (Kütz.) W. Smith, позволил Finlay et al. (2002) показать, что упомянутые виды встречаются в разнообразных экологических условиях повсеместно, т.е. являются убиквистами.

Попытка анализа видов-универсалов и видов-специалистов у *Bacillariophyta* была осуществлена Poulíčková et al. (2008) на примере комплекса видов из рода *Sellaphora*. В процессе работы были изучены 22 крупных водоема в Великобритании с градиентом от олиготрофных ледниковых горных до эвтрофных долинных озер/прудов. Пробы отбирали с различных субстратов. Створки диатомовых водорослей

задокументированы с помощью световой микроскопии для последующего соотнесения с имеющимися морфотипами рода *Sellaphora*. На сегодняшний день с позиций биологической концепции вида эти морфотипы должны рассматриваться как отдельные виды (Mann, 1984, 1989, 1999; Mann & Droop, 1996; Mann et al., 1999, 2004; Behnke et al., 2004; Evans et al., 2007, 2008). Выявленные морфотипы отличаются экологической валентностью к трофии и разделяются на две группы. Виды первой группы предпочитают олиготрофные условия, виды второй группы – эвтрофные (Pouličková et al., 2008). Ряд морфотипов, относящихся к *S. pupula*, *S. bacillum* и *S. laevissima*, считаются космополитами и обладают широкой экологической толерантностью. Однако детальный анализ с использованием узкой морфологической концепции вида показывает, что в действительности отдельные морфотипы проявляют более узкую экологическую валентность, принцип выделения таксонов-универсалов требует дополнительного подтверждения (Pouličková et al., 2008). Авторы подчеркивают, что выводы Finlay et al. (2002) построены на использовании «крупно-размерной» таксономии. Однако на сегодняшний день для таких видов, как *Cyclotella meneghiniana*, *Navicula cryptocephala* и *Nitzschia palea*, модельных видов Finlay et al. (2002), имеется достаточно данных о биогеографии и их генетической неоднородности.

В работах Beszteri et al. (2005, 2007) приведен морфометрический и молекулярно-генетический анализ такого широко распространенного таксона, как *C. meneghiniana*. На большом количестве материала было показано, что этот вид представляет собой группу криптических таксонов. О симпатрическом видообразовании внутри отдельной популяции *C. meneghiniana* свидетельствует совместное существование разных генетически обособленных групп.

Pouličková et al. (2010) изучали вид *Navicula cryptocephala*, сравнивая генетические последовательности, различия в строении ядра, процессы полового воспроизведения и морфометрии. Было установлено, что вид представляет собой комплекс из нескольких близких таксонов, их можно разделить и определять на морфологическом уровне, т.е. эти таксоны являются псевдокриптическими.

Trobajo et al. (2009, 2010) изучали *Nitzschia palea* из водоемов Бельгии, Бразилии, Египта, Индии, Японии, Парагвая, Испании, Шри-Ланки и Великобритании. Установлено, что популяции разнятся на генетическом уровне и что в одном местообитании часто существуют совместно несколько демов. Как следствие, этот таксон можно рассматривать в качестве криптического или псевдокриптического с последующим выделением 2 или 3 новых таксонов. В то же время одинаковые демы могут существовать в географически удаленных регионах (например, в Испании и Японии).

Выявление криптических, псевдокриптических или семикриптических таксонов необходимо для понимания их биогеографии. Само понимание того, что среди *Bacillariophyta* могут встречаться крипти-

ческие таксоны, возникло далеко не сразу. Так Mann (1999) считал, что истинно криптоические таксоны отсутствуют у *Bacillariophyta*, а вопрос разделения таксонов на морфологическом уровне связан только с уровнем знаний исследователя. Однако накопление достаточного количества данных для разных групп водорослей подтверждает наличие истинно криптоических таксонов среди *Bacillariophyta*. Так, Mann и Evans (2007) предлагают выделять наравне с криптоическими таксонами семикриптоические и псевдокриптоические. Под криптоическими видами понимаются таксоны, идентичные морфологически, но не способные к половому воспроизведению. Их невозможно отличить друг от друга на уровне морфологии, что отличает их от псевдокриптоических таксонов. Для определения семикриптоических видов необходимы не только изучение морфологии, но и дополнительные исследования. Выделение последней группы проблематично: отсутствует единое мнение относительно использования понятия семикриптоических таксонов.

Среди морских таксонов наличие криптоических и псевдокриптоических таксонов было показано в родах *Pseudo-nitzschia* (Lundholm et al., 2003, 2006; Orsini et al., 2004; Cerino et al., 2005; Amato et al., 2007) и *Skeletonema* (Medlin et al., 1991; Kooistra et al., 2005; Sarno et al., 2005). Из пресноводных наиболее изученной группой является род *Sellaphora*, который включает большое число морфологически схожих и незначительно отличающихся между собой таксонов. Они являются репродуктивно изолированными, различаются генетически и обладают различной восприимчивостью к паразитам (Mann, 1984; Mann, 1989; Mann & Droop, 1996; Mann, 1999; Mann et al., 1999; Behnke et al., 2004; Mann et al., 2004; Mann & Evans, 2007; Mann, 2010).

Одним из важных вопросов в биогеографии и биологии протистов, и диатомовых в частности, является видообразование новых таксонов. Оно может происходить симпатрическим или аллопатрическим путем.

Mann (1999) выделил четыре основные причины существования симпатрических генодемов:

1. *Дизруптивный отбор*. Промежуточные генотипы, и соответственно, фенотипы, образующиеся через рекомбинации и половое воспроизведение, но удаляемые естественным отбором.

2. *Полиморфизм и канализация*. Промежуточные фенотипы не воспроизводятся из-за того, что развитие организмов имеет направленный характер, и взаимоисключающие онтогенетические траектории не могут быть реализованы.

3. *Неустойчивое состояние популяций*. Один или несколько демов вселились одновременно или образовали популяции при постепенной колонизации. Формирование нового устойчивого сообщества происходит в краткий промежуток времени, процессы объединения и отбора носят незавершенный характер.

4. *Демы репродуктивно изолированы*. Они не скрещиваются между собой, возникновение промежуточных генотипов и фенотипов возможно только в случае параллельной (конвергентной) эволюции.

Совместное существование симпатрических таксонов было показано на большом количестве примеров и обобщено в работе Mann (1999). Симпатрические демы могут присутствовать внутри популяции на протяжении 100 лет и более (Mann 1999). Наличие репродуктивной изоляции между симпатрическими криптическими таксонами *Pseudo-nitzschia* из залива Неаполя (Италия) было подробно изучено в работе Amato et al. (2007). Два вида рода *Pseudo-nitzschia* – *P. delicatissima* и *P. pseudodelicatissima* представляют собой криптические комплексы, различающиеся генетически, морфологически и изолированные репродуктивно. Это подтверждает версию о том, что криптические таксоны могут существовать симпатрически и представлять, тем не менее, обособленные таксоны.

Наличие репродуктивной изоляции может быть обусловлено выделением специфических феромонов, инициирующих половой процесс у диатомовых водорослей. Влияние феромонов на половой процесс *Bacillariophyta* было показано Gillard et al. (2012) на примере *Seminavis robusta*.

Появление видовых пучков можно рассматривать как следствие симпатрического образования. Они характерны для разных групп организмов в древних водоемах, таких как Байкал, Танганьика и др. Это группа морфологически близких, но отличных друг от друга таксонов, произошедших от общего предка в результате эксплозивного видообразования в пределах одного водоема *in situ* (Brooks, 1950; Greenwood, 1984; Fryer, 1991; Martens et al., 1994; Sherbakov, 1999; Schön & Martens, 2004, 2012; Albrecht et al., 2005; Seehausen, 2006; Koblmüller et al., 2008). Greenwood (1984) предложил выделять видовые пучки на основе трех особенностей: специфичности, монофилии и эндемичности. Schön и Martens (2004) указывают, что предковый таксон для развития пучка не может происходить из этого водоема, а должен прийти в него извне.

Видовые пучки как эволюционный феномен были наиболее подробно изучены на примере генетических исследований цихлидовых рыб из древних озер Африки и беспозвоночных Байкала (Sherbakov, 1999; Seehausen, 2006; Koblmüller et al., 2008; Schön, Martens 2012). Молекулярные исследования показали, что в Байкале и других древних озерах в разных группах организмов эндемичные видовые пучки имеют разный возраст (Sherbakov, 1999; Albrecht et al., 2005; Schön, Martens, 2012).

Впервые в исследовании *Bacillariophyta* видовой пучок был описан Mann (1999) на примере комплекса морфотипов *Navicula lacusbaikali* из оз. Байкал. Детальное морфологическое изучение и описание трех новых видов из группы *N. lacusbaikali* (табл. I) проведено Kulikovskiy et al. (2012). Позднее Edlund и Soninkhishig (2009) показали наличие видового пучка в оз. Хубсугул на примере таксонов из группы *Navicula reinhardtii* с описанием нескольких новых видовых таксонов. Seddon et al. (2011) описали видовой пучок солоноватоводных представителей рода *Navicula* Bory из прибрежной лагуны Галапагосских островов. Во всех вышеперечисленных работах описание видовых пучков строится

исключительно на сходстве морфологических структур. Проведение молекулярно-генетического анализа в значительной степени затруднено особенностями культивирования *Bacillariophyta*.

Другим способом образования новых видов является аллопатрическое видообразование. Возможность такого видообразования у микроорганизмов была показана на основе молекулярно-генетических исследований синезеленых водорослей и архей. В качестве примера исследователями были изучены организмы из горячих источников, расположенных в разных регионах мира (Parke et al., 2003; Whitaker et al., 2003). Интерес ученых был обусловлен тем, что горячие источники представляют собой сходные по характеристикам экосистемы, удаленные друг от друга на значительные расстояния.

Анализ глобального распределения диатомовых водорослей может свидетельствовать также о присутствии аллопатрического видообразования в этой группе. В 2007 и 2009 гг. группа ученых из Гента попыталась проанализировать глобальное распределение диатомей в пресноводных озерах мира. Особое внимание они уделили факторам, влияющим на образование сообществ диатомовых водорослей (Vyverman et al., 2007; Verleyen et al., 2009). В этих работах обобщены данные о флоре диатомовых водорослей из 1855 колонок. Из пресноводных озер, расположенных между 40° и 80° широты в обоих полушариях, и из некоторых обособленных тропических озер Папуа Новой Гвинеи, Центральной и Восточной Африки. В связи с неустойчивой видовой концепцией и возможностью разной интерпретации на видовом уровне анализ встречаемости проводился в первую очередь на родовом уровне (Vyverman et al., 2007; Verleyen et al., 2009).

В первой работе (Vyverman et al., 2007) рассматривалось значение исторических факторов в формировании разнообразия диатомовых водорослей в глобальном масштабе. Авторы исходили из того, что границы распространения обусловлены историческими событиями, так как современное таксономическое разнообразие обусловлено распространением видов в прошлом и настоящем (Martiny et al., 2006).

В результате статистического анализа установили следующее:

1. В пресноводных озерах локальные сообщества *Bacillariophyta* формировались из видов, характерных для определенных регионов.
2. Максимальное их разнообразие наблюдалось в регионах с многочисленными взаимосвязанными водоемами. Возможности успешного расселения в таких водоемах возрастали, локальные коэффициенты исчезновения уменьшались (Vyverman et al., 2007).

Исторические факторы имеют большее влияние в географическом распределении богатства на родовом уровне, чем факторы современные. Разнообразие *Bacillariophyta* между Северным и Южным полушарием распределено асимметрично; наибольшее богатство видов характерно для средних широт северного полушария. По-видимому, экологические факторы (продолжительность ледостава, режим стратификации, свето-

вой режим, температура, продуктивность) оказывают на распределение диатомовых водорослей меньшее влияние (Vyverman et al., 2007).

Полученные результаты свидетельствуют о том, что такие исторические процессы, как образование и вымирание, распространение и миграции играют важную роль в формировании регионального и локального разнообразия *Bacillariophyta*. Асимметрия богатства родов, наблюдаемая между 42° ю. ш. и полюсом, противоречит идее безграничного распределения микроорганизмов (Vyverman et al., 2007).

Вторая работа (Verleyen et al., 2009) написана в большей степени с позиций концепции метасообществ (Wilson, 1992; Leibold et al., 2004). Было показано, что с увеличением расстояний между географическими районами возрастают изменения в таксономическом составе. Бета-разнообразие значительно ниже в тех регионах, где озера имеют больше взаимосвязей и сообщества смешиваются из-за высоких скоростей успешного заселения.

В обеих работах показано, что факторы, влияющие на формирование сообществ *Bacillariophyta*, не отличаются от таковых для макроорганизмов (Cottenie, 2005) и что экология микроорганизмов соответствует общей экологической теории.

Анализ распространения таксонов и выделение отдельных биогеографических районов базируется в настоящее время на некоторых подходах, из которых наиболее интересными являются выделение дифференциальных таксонов, концепция невыявленного разнообразия (dark diversity) и «горячие точки» разнообразия (hotspots).

Выявление дифференциальных таксонов в биогеографии протистов обсуждалось ранее (Tyler, 1996; Chao et al., 2006; Foissner, 2006). Под дифференциальными таксонами (flagship taxa) понимаются таксоны, которые практически невозможно спутать с другими из-за их размеров, особенностей морфологии, окраса и т.п. Они характерны для определенных регионов. На территории России к ним можно отнести *Pliocenicus costatus* – крупную центрическую диатомовую водоросль, распространенную в олиготрофных озерах Урала и Сибири и неизвестную для Европы. Несомненно, что дифференциальными таксонами являются также многие крупноклеточные виды и роды *Bacillariophyta* (табл. II), описанные из Байкала в работе Kulikovskiy et al. (2012).

Концепция невыявленного разнообразия подразумевает отсутствие видов, характерных для определенных экосистем из-за своих экологических предпочтений, но не выявленных в локальных местообитаниях (Partel et al., 2011). Эта концепция позволяет оценить количество видов, которые могут быть характерны для определенных местообитаний и территорий. Одним из примеров применения этой концепции может быть наше понимание разнообразия таксонов в олиготрофных водоемах. Так, согласно Lange-Bertalot, Metzeltin (1996), из одной пробы одного олиготрофного озера Финляндии было отобрано около 500 таксонов *Bacillariophyta*, из которых 80 – новые для науки, т.е. треть всей известной флоры Центральной Европы (Lange-Bertalot et al., 1998). При

этом разнообразии такой уникальной экосистемы, как оз. Байкал составляло 334 таксона (Kozhova & Izmet'eva, 1998). Наши исследования показали, что в Байкале имеется более тысячи таксонов, многие из которых описаны как новые (Kulikovskiy et al., 2012). В этом ряду абсолютно не изученным представляется видовое богатство *Bacillariophyta* оз. Хубсугул, в котором к настоящему времени насчитывается всего 436 таксонов (Dorofeyuk, Kulikovskiy, 2012). Наши неопубликованные материалы свидетельствуют о том, что видовое разнообразие водорослей оз. Хубсугул значительно выше.

Концепция «горячих» точек разнообразия была впервые предложена Norman Myers (1989, 1990), который понимал под этим географические регионы с высоким содержанием эндемичных таксонов. К настоящему времени этот термин используется для выделения территорий с высоким разнообразием водорослей (Reid, 1998). Высокое видовое разнообразие характерно в целом для оз. Байкал, который, несомненно, является горячей точкой разнообразия благодаря длительной эволюции организмов *in situ*. Многие роды, представленные высоким видовым разнообразием в Байкале, не столь разнообразны в других регионах, например в Европе. Так, род *Geissleria* Lange-Bert. & Metzeltin включает 16 видов в Европе (Lange-Bertalot, 2001) и насчитывает в Байкале более 40 таксонов (Kulikovskiy et al., 2012) (табл. III). Род *Aneumastus* D.G. Mann & Stickle включает 10 видов в Европе (кроме оз. Охрид). В древнем оз. Охрид известно 11 видов этого рода, из которых 10, по-видимому, эндемики (Lange-Bertalot, 2001; Levkov et al., 2007). В Байкале нами описано и задокументировано более 15 видов этого рода (Kulikovskiy et al., 2012). Байкальский регион и север Монголии также можно рассматривать как центр разнообразия рода *Hannaea* Patrick (Vixby et al., 2005).

Вышесказанное свидетельствует о том, что флоры неоднородны и представлены в разных географических районах Евразии таксонами, многие из которых при корректной идентификации не распространены повсеместно. Тогда возникает вопрос о сохранении редких видов *Bacillariophyta* посредством охраны уникальных экосистем и территорий (Mann, Droop, 1996).

В 1996 г. Н. Lange-Bertalot предпринял попытку создать «Red List» диатомовых водорослей Центральной Европы. Он выделил 11 групп редко встречающихся *Bacillariophyta* в Центральной Европе, указал на основные закономерности и факторы, влияющие на их распространение. Было показано, что наиболее уязвимыми являются виды, предпочитающие олиготрофные и олигосапробные водоемы (Lange-Bertalot, 1998). Количество таких водоемов стремительно уменьшается и узкая экологическая валентность характерных для них видов способствует сокращению ареала. Таксоны, предпочитающие эвтрофные и галофильные условия, способны прогрессивно проникать в реки при индустриальном загрязнении, что обеспечивает их выживание.

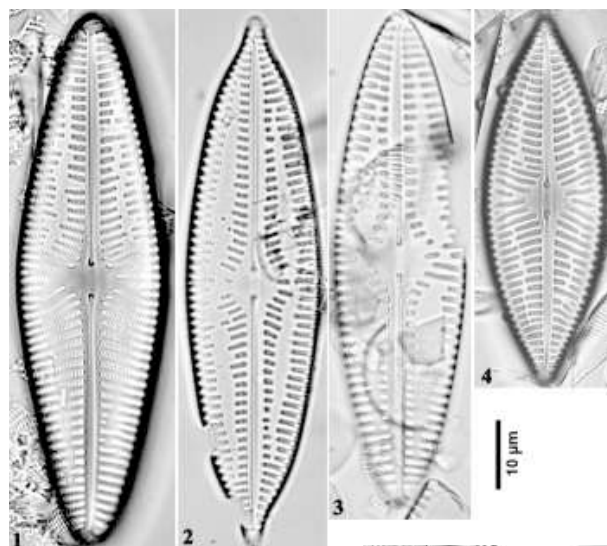


Табл. I. Видовой пучок группы таксонов *Navicula lacusbaicali* оз. Байкал: 1 – *N. lacusbaicali* Skvortzow & Meyer; 2 – *N. caudata* Kulikovskiy, Metzeltin & Lange-Bert.; 3 – *N. goohon* Kulikovskiy, Lange-Bert. & Metzeltin; 4 – *N. boris-skvortzovii* Kulikovskiy, Metzeltin & Lange-Bert.

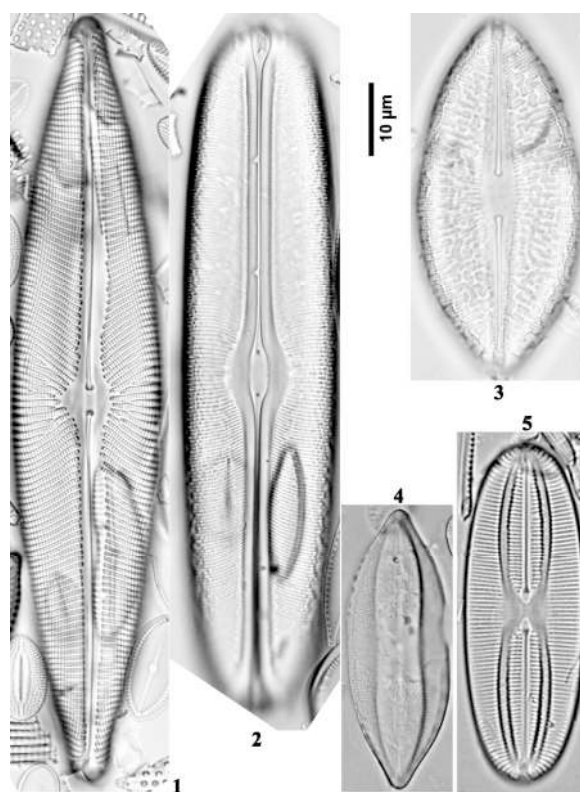


Табл. II. Дифференциальные таксоны из оз. Байкал: 1 – *Navicula olgae* Kulikovskiy, Lange-Bert. & Metzeltin; 2 – *Sellaphora amicula* Kulikovskiy, Metzeltin & Lange-Bert.; 3 – *Altana baicalensis* Kulikovskiy, Lange-Bert. & Metzeltin; 4 – *Trifonovia irinae* Kulikovskiy, Lange-Bert. & Metzeltin; 5 – *Fallacia baicaloforcipata* Kulikovskiy, Metzeltin & Lange-Bert.

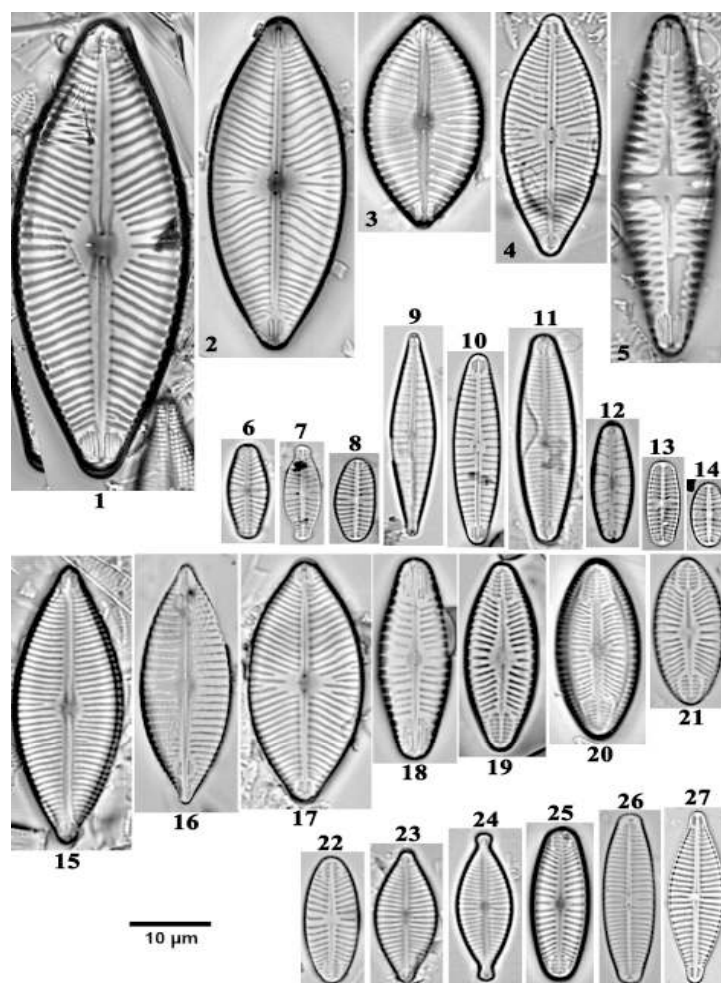


Табл. III. Разнообразие рода *Geissleria* в оз. Байкал: 1 – *G. magna* Metzeltin, Kulikovskiy & Lange-Bert.; 2 – *G. pseudozula* Metzeltin, Kulikovskiy & Lange-Bert.; 3 – *G. submagna* Metzeltin, Kulikovskiy & Lange-Bert.; 4 – *G. zula* Metzeltin, Kulikovskiy & Lange-Bert.; 5 – *G. boo* Kulikovskiy, Metzeltin & Lange-Bert.; 6 – *G. matroschka* Kulikovskiy, Metzeltin & Lange-Bert.; 7 – *G. seseg* Kulikovskiy, Lange-Bert. & Metzeltin; 8 – *G. irregularis* Kulikovskiy, Lange-Bert. & Metzeltin; 9 – *G. paucistriata* Kulikovskiy, Lange-Bert. & Metzeltin; 10 – *G. skvortzowii* Kulikovskiy, Lange-Bert. & Metzeltin; 11 – *G. shanaga* Kulikovskiy, Metzeltin & Lange-Bert.; 12 – *G. ovisimilis* Kulikovskiy, Lange-Bert. & Metzeltin; 13 – *G. pumilolinaris* Kulikovskiy, Lange-Bert. & Metzeltin; 14 – *G. pumila* Kulikovskiy, Lange-Bert. & Metzeltin; 15 – *G. craticuloides* Metzeltin, Kulikovskiy & Lange-Bert.; 16 – *G. dungar* Kulikovskiy, Metzeltin & Lange-Bert.; 17 – *G. zula* Metzeltin, Kulikovskiy & Lange-Bert.; 18 – *G. badarma* Kulikovskiy, Metzeltin & Lange-Bert.; 19 – *G. pseudobadma* Kulikovskiy, Metzeltin & Lange-Bert.; 20 – *G. ochigma* Metzeltin, Kulikovskiy & Lange-Bert.; 21 – *G. badma* Kulikovskiy, Metzeltin & Lange-Bert.; 22 – *G. nanobadma* Kulikovskiy, Lange-Bert. & Metzeltin; 23 – *G. tumefacta* Metzeltin, Kulikovskiy & Lange-Bert.; 24 – *G. decliviformis* Metzeltin, Kulikovskiy & Lange-Bert.; 25 – *G. meyeri* Jasnitsky, Kulikovskiy, Metzeltin & Lange-Bert.; 26 – *G. pseudoshanaga* Kulikovskiy, Lange-Bert. & Metzeltin; 27 – *G. lacusbaicalensis* Kulikovskiy, Lange-Bert. & Metzeltin

Выводы

Полученные данные показывают определенные закономерности в биогеографии диатомовых водорослей. Изучение распространения *Bacillariophyta* необходимо продолжать с использованием современных методов и качественных микрофотографий флор отдельных регионов. Среди диатомовых водорослей, как и среди высших растений, есть разные таксоны (с широким или космополитным распространением), характерные для отдельных континентов или более узких регионов, а также эндемики определенных бассейнов или уникальных водоемов. Мы придерживаемся мнения о том, что не существует отдельной биогеографии для водорослей (протистов) и, например, высших растений. Особенности распространения и экологические законы для всех организмов одинаковы.

Работа поддержана грантами Президента РФ (МК-5681.2012.4) и РФФИ 12-04-33078-мол-а-вед.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Забелина М.М., Киселев И.И., Прошкина-Лавренко А.И., Шешукова В.С.* Диатомовые водоросли // Определитель пресноводных водорослей СССР. – Вып. 4. – М.: Сов. наука, 1951. – 618 с.
- Черемисинова Е.А.* Диатомовая флора неогеновых отложений Прибайкалья. – Новосибирск: Наука, 1973. – 83 с.
- Albrecht C., Trajanovski S., Kuhn K. et al.* Rapid evolution of an ancient lake species flock: freshwater limpets (Gastropoda: Ancyliidae) in the Balkan Lake Ohrid // *Organisms Diver. and Evol.* – 2006. – (6). – P. 294–307.
- Amato A., Kooistra W.H.C.F., Ghiron J.H.L. et al.* Reproductive isolation among sympatric cryptic species in marine diatoms // *Protistologica.* – 2007. – (158). – P. 193–207.
- Andersen S.* Area and endemism // *Quart. Rev. Biol.* – 1994. – (69). – P. 451–471.
- Atkinson K.M.* Birds as transporters of algae // *Brit. Phycol. J.* – 1972. – (7). – P. 319–321.
- Atkinson K.M.* Further experiments in the dispersal of phytoplankton by birds // *Wildfowl.* – 1970. – (21). – P. 98–99.
- Baas-Becking L.G.M.* Geobiologie of inleiding tot de milieukunde. – The Hague: Van Stockum and Zoon, 1934. – 263 p.
- Behnke A., Friedl T., Chepurnov V.A., Mann D.G.* Reproductive compatibility and rDNA sequence analyses in the *Sellaphora pupula* species complex (*Bacillariophyta*) // *J. Phycol.* – 2004. – (40). – P. 193–208.
- Beijerinck M.W.* De infusies en de ontdekking der bacteriën. Jaarboek van de Koninklijke Akademie v. Wetenschappen. – Amsterdam: Müller, 1913.
- Bell T., Ager D., Song J-I. et al.* Larger islands house more bacterial taxa // *Science.* – 2005. – (308). – P. 1884.
- Beszteri B., Acs E., Medlin L.K.* Ribosomal DNA sequence variation among sympatric strains of the *Cyclotella meneghiniana* complex (*Bacillariophyceae*) reveals cryptic diversity // *Protistologica.* – 2005. – (156). – P. 317–333.
- Beszteri B., John U., Medlin L.* An assessment of cryptic genetic diversity within the *Cyclotella meneghiniana* species complex (*Bacillariophyta*) based on nuclear and plastid

- genes, and amplified fragment length polymorphisms // Eur. J. Phycol. – 2007. – 42(1). – P. 47–60.
- Bixby R.J., Edlund M.B., Stoermer E.F. *Hannaea superiorensis* sp. nov., an endemic diatom from the Laurentian Great Lakes // Diatom Res. – 2005. – 20(2). – P. 227–240.
- Brooks J.L. Speciation in ancient lakes // Quart. Rev. Biol. – 1950. – (25). – P. 30–60; 131–176.
- Cerino F., Orsini L., Sarno D. et al. The alternation of different morphotypes in the seasonal cycle of the toxic diatom *Pseudo-nitzschia galaxiae* // Harm. Algae. – 2005. – (4). – P. 33–48.
- Chao A., Li P.C., Agatha S., Foissner W. A statistical approach to estimate soil ciliate diversity and distribution based on data from five continents // Oikos. – 2006. – (114). – P. 479–493.
- Cholnoky B.J. Beiträge zur Kenntnis der Diatomeen des Swakop-Flusses in Südwest Afrika // Rev. Biol. – 1963. – (3). – P. 233–260.
- Cholnoky B.J. Diatomeenassoziationen aus einigen Quellen in Südwest Afrika und Bechuanaland // Nova Hedw., Beih. – 1966. – (21). – P. 163–244.
- Cholnoky B.J. Neue und seltene Diatomeen aus Afrika. IV. Diatomeen aus der Kaap-Provinz // Österr. Bot. Z. – 1959. – (106). – P. 1–69.
- Cottenie K. Integration environmental and spatial processes in ecological community dynamics // Ecol. Lett. – 2005. – (8). – P. 1175–1182.
- Cox C.B., Moore P.D. Biogeography – an ecological and evolutionary approach. – Oxford: Blackwell, 2005. – 428 p.
- Crother B.I., Murray C.M. Ontology of areas of endemism // J. Biogeogr. – 2011. – (38). – P. 1009–1015.
- Darling K.F., Kucera M., Pudsey C.J. et al. Molecular evidence links cryptic diversification in polar planktonic protists to Quaternary climate dynamics // PNAS. – 2004. – (101). – P. 7657–7662.
- Darling K.F., Kucera M., Wade C.M. Global molecular phylogeography reveals persistent Arctic circumpolar isolation in a marine planktonic protist // Ibid. – 2007. – (104). – P. 5002–5007.
- Darwin C. An account of the fine dust which often falls on Vessels in the Atlantic Ocean. // Quart. J. Geol. Soc. – 1846. – (2). – P. 26–29.
- Delany A.C., Delany A.C., Parkin D.W. et al. Airborne dust collected at Barbados // Geochim. Cosmochim. Acta. – 1967. – (31). – P. 885–909.
- Dorofeyuk N.I., Kulikovskiy M.S. Diatoms of Mongolia // Biological Resources and Natural Conditions of Mongolia: Proc. Joint Rus.-Mong. Complex Biol. Exped. RAS and MAS. – 2012. – (59). – 366 p.
- Edlund M.B., Soninkhishig N. The *Navicula reinhardtii* species flock (*Bacillariophyceae*) in ancient Lake Hövsgöl, Mongolia: description of four taxa // Nova Hedw., Beih. – 2009. – (135). – P. 239–256.
- Ehrenberg C.G. Einige vorläufige Resultate der Untersuchungen der von der Südpolreise des Capitän Ross, so wie in den Herrn Schayer und Darwin zugekommenen Materialien über das Verhalten des kleinsten Lebens in den Oceanen und den größten bisher zugänglichen Tiefen des Weltmeers – Berlin: Ber. Beken. Verh. Königl. Preuss. Akad. Wiss., 1849. – S. 76–98.

- Ehrenberg C.G.* Microgeologie. Das Erden and Felsen schaffende Wirken des unsichtbar kleinen selbständigen Lebens auf der Erde. – Leipzig: Leopold Voss, 1854.
- Falkowski P.G., Barber R.T., Smetacek V.* Biogeochemical controls and feedbacks on ocean primary production // *Science*. – 1998. – (281). – P. 200–206.
- Fenchel T.* The origin and early evolution of life. – Oxford: Oxford Univ. Press, 2003.
- Fenchel T., Finlay B.J.* The ubiquity of small species: patterns of local and global diversity // *Bioscience*. – 2004. – (54). – P. 777–784.
- Finlay B.J.* Global dispersal of free-living microbial eukaryote species // *Science*. – 2002. – (296). – P. 1061–1063.
- Finlay B.J., Clarke K.J.* Apparent global ubiquity of species in the protist genus *Paraphysomonas* // *Protistologica*. – 1999a. – (150). – P. 419–430.
- Finlay B.J., Clarke K.J.* Ubiquitous dispersal of microbial species // *Nature*. – 1999b. – (400). – P. 828.
- Finlay B.J., Esteban G.F.* Exploring Leeuwenhoek's legacy: the abundance and diversity of protozoa // *Int. Microbiol.* – 2001. – (4). – P. 125–133.
- Finlay B.J., Esteban G.F., Clarke K.J., Olmo J.L.* Biodiversity of terrestrial protozoa appears homogeneous across local and global spatial scales // *Protistologica*. – 2001. – (152). – P. 355–366.
- Finlay B.J., Esteban G.F., Fenchel T.* Global diversity and body size // *Nature*. – 1996. – (383). – P. 132–133.
- Finlay B.J., Fenchel T.* Cosmopolitan metapopulations of free-living microbial eukaryotes // *Protistologica*. – 2004. – (155). – P. 237–244.
- Finlay B.J., Monaghan E.B., Maberly S.C.* Hypothesis: the rate and scale of dispersal of freshwater diatom species is a function of their global abundance // *Ibid.* – 2002. – (153). – P. 261–273.
- Foged N.* Diatomeer, indslæbte med mellemskarv, *Phalacrocorax carbo sinensis* // *Bot. Tidsskr.* – 1953. – (50). – P. 63–74.
- Foged N.* Luftbarne diatomeer // *Flora og Fauna (Esbjerg)*. – 1975. – (81). – P. 51–55.
- Foissner W.* Biogeography and dispersal of micro-organisms: a review emphasizing protists // *Acta Protozool.* – 2006. – (45). – P. 111–136.
- Fritz S.C.* Paleolimnological records of climate change in North America // *Limnol. Oceanogr.* – 1996. – (41). – P. 882–889.
- Fryer G.* Comparative aspects of adaptive radiation and speciation in Lake Baikal and the great rift lakes of Africa // *Hydrobiologia*. – 1991. – (211). – P. 137–146.
- Gasse F., Juggins S., Khelifa L.B.* Diatom-based transfer functions for inferring past hydrochemical changes of African lakes // *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* – 1995. – (117). – P. 31–54.
- Genkal S.I., Bondarenko N.A.* Are the Lake Baikal diatoms endemic? // *Hydrobiologia*. – 2006. – (568). – P. 143–153.
- Gillard J., Frenkel J., Devos V. et al.* Metabolomics enables the structure elucidation of a diatom sex pheromone // *Angew. Chem. Int. Ed.* – 2012. – (51). – P. 1–5.
- Golobova M.A., Kulikovskiy M.S.* New and little known fresh- and brackish water diatoms chiefly from Eastern part of Asia and their geographical distribution. A hitherto unpublished article by Boris V. Skvortzow // *Iconograph. Diatomol.* – 2012. – 23. – P. 611–743.

- Green J., Bohannan J.M. Spatial scaling of microbial diversity // Trends Ecol. and Evol. – 2006. – (21). – P. 501–507.
- Green J.L., Holmes A.J., Westoby M. et al. Spatial scaling of microbial eukaryote diversity // Nature. – 2004. – (432). – P. 747–750.
- Greenwood P.H. What is a species flock? // Evolution of Fish Species Flocks. – Univ. Maine: Orono Press, 1984. – P. 13–19.
- Harper M.A. Diatoms as markers of atmospheric transport // The diatoms: applications for the environment and earth sciences. – Cambridge Univ. Press, 1999. – P. 429–435.
- Hofmann G., Werum M., Lange-Bertalot H. Diatomeen im Süßwasser-Bentos von Mitteleuropa. Bestimmungsflora Kieselalgen für die ökologische Praxis Über 700 der häufigsten Arten und ihre Ökologie. – Ruggell: A.R.G. Gantner Verlag K.-G., 2011. – 908 p.
- Hofmann G., Werum M., Lange-Bertalot H. Diatomeen im Süßwasser-Bentos von Mitteleuropa. Bestimmungsflora Kieselalgen für die ökologische Praxis Über 700 der häufigsten Arten und ihre Ökologie. – Königstein: Koeltz Sci. Books, 2013. – 908 p.
- Hustedt F. Die Kieselalgen Deutschlands, Österreichs und der Schweiz mit Berücksichtigung der übrigen Länder Europas sowie der angrenzenden Meeresgebiete // Dr. L. Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz. 7/3. – Leipzig: Akad. Verlag., 1961–1966.
- Jablonsky D., Roy K. Geographical range and speciation in fossil and living mollusks // Proc. Roy. Soc. London. B. – 2003. – (270). – P. 401–406.
- Kawai S. Preliminary observations of the diatoms in the atmosphere // Int. Aerob. New. – 1981. – (15). – P. 6–10.
- Kobl Müller S., Sefc K.M., Sturmbauer C. The Lake Tanganyika cichlid species assemblage: recent advances in molecular phylogenetics // Hydrobiologia. – 2008. – (615). – P. 5–20.
- Kociolek J.P., Spaulding S.A. Freshwater diatom biogeography // Nova Hedw. – 2000. – 71(1/2). – P. 223–241.
- Kooistra W.H.C.F., Hargraves P., Anderson R.A. et al. Pseudo-cryptic diversity and phylogeography in the centric diatom *Skeletonema* // Phycologia. – 2005. – 40(4), Suppl. – 56 p.
- Kozhova O.M., Izmet'eva L.R. Lake Baikal: evolution and biodiversity. – Leiden: Back. Publ., 1998. – 447 p.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. *Bacillariophyceae*. 1. Teil: *Naviculaceae* // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bd. 1. – Stuttgart; New York: Gustav Fischer Verlag, 1986. – 876 S.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. *Bacillariophyceae*. 2. Teil: *Bacillariaceae*, *Epithemiaceae*, *Surirellaceae*. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bd. 2. – Stuttgart; New York: Gustav Fischer Verlag, 1988. – 596 S.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. *Bacillariophyceae*. 3. Teil: *Centrales*, *Fragilariaceae*, *Eunotiaceae* // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bd. 3. – Stuttgart; New York: Gustav Fischer Verlag, 1991a. – 576 S.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. *Bacillariophyceae*. 3. Teil: *Achnanthaceae*. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bd. 4. – Stuttgart; New York: Gustav Fischer Verlag, 1991b. – 437 S.
- Kulikovskiy M.S., Lange-Bertalot H., Metzeltin D., Witkowski A. Lake Baikal: hotspot of endemic diatoms. I // Iconograph. Diatomol. – 2012. – (23). – P. 7–608.

- Kulikovsky M.S., Lange-Bertalot H., Witkowski A., Dorofeyuk N.I., Genkal S.I. Diatom assemblages from *Sphagnum* bogs of the world. I. Nur bog in northern Mongolia // Bibl. Diatomol. – 2010. – (55). – P. 1–326.
- Lange-Bertalot H. A first ecological evaluation of the diatom flora in Central Europe: species diversity, selective human interaction and the need for habitat protection // Ocean. Stud. – 1998. – (2). – P. 5–12.
- Lange-Bertalot H. *Navicula* sensu stricto. 10 genera separated from *Navicula* sensu lato, *Frustulia* // Diatoms of Europe. – Königstein: Koeltz Sci. Books, 2001. – Vol. 2. – 526 p.
- Lange-Bertalot H. Rote Liste der limnischen Kieselalgen (*Bacillariophyceae*) Deutschlands // Schriftenr. Vegetationsk. – 1996. – (28). – P. 633–678.
- Lange-Bertalot H., Genkal S.I. Diatoms from Siberia I. Islands in the Arctic Ocean (Yugorsky-Shar Strait) // Iconograph. Diatomol. – 1999. – (6). – 292 p.
- Lange-Bertalot H., Metzeltin D. Indicators of oligotrophy // Ibid. – 1996. – (2). – P. 1–390.
- Lange-Bertalot H., Cavacini P., Tagliaventi N., Alfinito S. Diatoms of Sardinia. Rare and 76 new species in rock pools and other ephemeral waters // Ibid. – 2003. – (12). – P. 1–438.
- Leibold M.A., Holyoak M., Mouquet N. et al. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology // Ecol. Lett. – 2004. – (7). – P. 601–613.
- Levkov Z., Krstic S., Metzeltin D., Nakov T. Diatoms of Lakes Prespa and Ohrid (Macedonia) // Iconograph. Diatomol. – 2006. – (16). – P. 1–649.
- Lowe R.L. Environmental requirements and pollution tolerances of freshwater diatoms // Unit. Stat. Environ. Protect. Agency, Environ. Monitor. Ser. EPA-670/4-74-005, 1974.
- Lundholm N., Moestrup III, Hasle G.R., Hoef-Emden K. A study of the *Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima*/cuspidata complex (*Bacillariophyceae*): what is *P. pseudodelicatissima*? // J. Phycol. – 2003. – (39). – P. 797–813.
- Lundholm N., Moestrup Ø., Kotaki Y. et al. Inter- and intraspecific variation of the *Pseudo-nitzschia delicatissima* complex (*Bacillariophyceae*) illustrated by rRNA probes, morphological data and phylogenetic analysis // Ibid. – 2006. – (42). – P. 464–481.
- Mann D.G. Discovering diatom species: is a long history of disagreements about species-level taxonomy now at an end? // Plant Ecol. and Evol. – 2010. – **143**(3). – P. 251–264.
- Mann D.G. Observations on copulation in *Navicula pupula* and *Amphora ovalis* in relation to the nature of diatom species // Ann. Bot. – 1984. – **54**. – P. 429–438.
- Mann D.G. The species concept in diatoms: evidence for morphologically distinct, sympatric gamodemes in four epipelagic species // Plant Syst. and Evol. – 1989. – (164). – P. 215–237.
- Mann D.G. The species concept in diatoms // Phycologia. – 1999. – **38**(6). – P. 437–495.
- Mann D.G., Chepurnov V.A., Droop S.J.M. Sexuality, incompatibility, size variation and preferential polyandry in natural populations and clones of *Sellaphora pupula* (*Bacillariophyceae*) // J. Phycol. – 1999. – (35). – P. 152–170.
- Mann D.G., Droop S.J.M. Biodiversity, biogeography and conservation of diatoms // Hydrobiologia. – 1996. – (336). – P. 19–32.

- Mann D.G., Evans K.M. Molecular genetics and the neglected art of diatomics // Unravelling the Algae – the past, present and future of algal molecular systematic. – Boca Raton: CRC Press, 2007. – P. 231–265.
- Mann D.G., McDonald S.M., Bayer M.M. et al. Morphometric analysis, ultrastructure and mating data provide evidence for five new species of *Sellaphora* (*Bacillariophyceae*) // Phycologia. – 2004. – (43). – P. 459–482.
- Martens K., Coulter G., Goddeeris B. Speciation in ancient lakes – 40 years after Brooks // Speciation in ancient lakes // Arch. Hydrobiol. – 1994. – (44). – P. 75–96.
- Martiny J.B.H. et al. Microbial biogeography: putting microorganisms on the map // Nat. Rev. Microbiol. – 2006. – (4). – P. 102–112.
- Medlin L.K., Elwood H.J., Stickle S., Sogin M.L. Morphological and genetic variation within the diatom *Skeletonema costatum* (*Bacillariophyta*): evidence for a new species, *Skeletonema pseudocostatum* // J. Phycol. – 1991. – (27). – P. 514–524.
- Metzeltin D., Lange-Bertalot H. Tropical diatoms of South America. I // Iconograph. Diatomol. – 1998. – (5). – P. 1–695.
- Metzeltin D., Lange-Bertalot H. Tropical diatoms of South America. II // Ibid. – 2007. – (18). – P. 1–876.
- Metzeltin D., Lange-Bertalot H. Diatoms from the „Island Continent“, Madagascar // Ibid. – 2002. – (11). – P. 1–286.
- Metzeltin D., Lange-Bertalot H., Garcia-Rodriguez F. Diatoms of Uruguay. Compared with other taxa from South America and elsewhere // Ibid. – 2005. – (15). – P. 1–736.
- Metzeltin D., Lange-Bertalot H., Soninkhishig S. Diatoms in Mongolia // Ibid. – 2009. – (20). – P. 1–684.
- Moser G., Lange-Bertalot H., Metzeltin D. Insel der Endemiten. Geobotanisches Phänomen Neukaledonien // Bibl. Diatomol. – 1998. – (38). – 455 p.
- Myers N. Threatened biotas: “Hotspots” in tropical forests // Environmentalist. – 1989. – (8). – P. 1–20.
- Myers N. The biodiversity challenge: expanded hotspots analysis // Ibid. – 1990. – (10). – P. 243–256.
- Nelson M.N., Tréguer P., Brzezinski M.A. et al. Production and dissolution of biogenic silica in the ocean: revised global estimates, comparison with regional data and relationship to biogenic sedimentation // Global Biogeochem. Cycle. – 1995. – **9**(3). – P. 359–372.
- Orsini L., Procaccini G., Sarno D., Montresor M. Multiple *rDNA* ITS-types within the diatom *Pseudo-nitzschia delicatissima* (*Bacillariophyceae*) and their relative abundance across a spring bloom in the Gulf of Naples // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 2004. – (271). – P. 87–98.
- Papke R.T., Ramsing N.B., Bateson M.M. et al. Geographical isolation in hot spring cyanobacteria // Environ. Microbiol. – 2003. – (5). – P. 650–659.
- Pärtel M., Szava-Kovats R., Zobel M. Dark diversity: shedding light on absent species // Trends Ecol. and Evol. – 2011. – **26**(3). – P. 124–128.
- Patrick R., Reimer C.W. The diatoms of the United States exclusive of Alaska and Hawaii // Acad. Nat. Sci. Philadelphia Monogr. – 1966. – **13**(1). – P. 1–688.
- Patrick R., Reimer C.W. The diatoms of the United States exclusive of Alaska and Hawaii // Ibid. – 1966. – **13**(2). – P. 1–213.

- Pienitz R., Smol J.P., Birks H.J.B. Assessment of freshwater diatoms as quantitative indicators of past climatic change in the Yukon and Northwest Territories, Canada // J. Paleolimnol. – 1995. – (13). – P. 21–49.
- Porter S., Meisterfeld R., Knoll A. A diverse assemblage of fossil testate amoebae from the Neoproterozoic (~742 Ma) Chuar Group, Grand Canyon: implications for early eukaryotic ecology and evolution: Second Astrobiol. Sci. Conf. (April, 2002), NASA AMES Res. Center. – P. 7–11.
- Pouličková A., Spackova J., Kelly M.G. et al. Ecological variation within *Sellaphora* species complex (*Bacillariophyceae*): specialists or generalists? // Hydrobiologia. – 2008. – (614). – P. 373–386.
- Pouličková A., Veselá J., Neustupa J., Škaloud P. Pseudocryptic diversity versus cosmopolitanism in diatoms: a case study on *Navicula cryptocephala* Kütz. (*Bacillariophyceae*) and morphologically similar taxa // Protistologia. – 2010. – 161. – P. 353–369.
- Proctor V.W. Dispersal of fresh water algae by migratory water birds // Science. – 1959. – (130). – P. 623–624.
- Pye K. Aeolian dust and dust deposits. – London: Acad. Press, 1987. – 334 p.
- Rabenhorst L. Diatomeen // Kryptogamen-Flora von Sachsen, der Ober-Lausitz, Thüringen und Nord-Böhmen, mit Berücksichtigung der benachbarten Länder. – Leipzig, 1863.
- Reche I., Pulido-Villena E., Morales-Baquero R. et al. Does ecosystem size determine aquatic bacterial richness? // Ecology. – 2005. – (86). – P. 1715–1722.
- Reid W.V. Biodiversity hotspots // Trends Ecol. and Evol. – 1998. – 13(7). – P. 275–280.
- Renberg I., Korsman T., Anderson N.J. A temporal perspective of lake acidification in Sweden // Ambio. – 1993. – (22). – P. 264–271.
- Ricklefs R.E. Community diversity: relative roles of local and regional processes // Science. – 1987. – (235). – P. 167–171.
- Round F.E., Crawford R.M., Mann D.G. The Diatoms. Biology and morphology of the genera. – Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1990. – 747 p.
- Rumrich U., Lange-Bertalot H., Rumrich M. Diatomeen der Anden (von Venezuela bis Patagonien/Tierra der Fuego) // Iconograph. Diatomol. – 2000. – (9). – P. 1–671.
- Sarno D., Kooistra W.H.C.F., Medlin L.K., Percopo I., Zingone A. Diversity in the genus *Skeletonema* (*Bacillariophyceae*). II. An assessment of the taxonomy of *S. costatum*-like species with the description of four new species // J. Phycol. – 2005. – (41). – P. 151–176.
- Schlichting H.E. Viable species of algae and protozoa in the atmosphere // Lloydia. – 1961. – (24). – P. 81–88.
- Schlichting H.E., Speziale B.J., Zink R.M. Dispersal of algae and protozoa by Antarctic flying birds // Antarc. J. U.S. – 1978. – (13). – P. 147–149.
- Schönborn W., Dorfelt H., Foissner W., Krientz L., Schafer U. A fossilized microcenosis in Triassic amber // J. Eukaryot Microbiol. – 1999. – (46). – P. 571–584.
- Seddon A.W.R., Froyd C.A., Witkowski A. Diatoms (*Bacillariophyta*) of isolated islands: new taxa in the genus *Navicula* sensu stricto from the Galápagos Islands // J. Phycol. – 2011. – (47). – P. 861–879.
- Seehausen O. African cichlid fish: a model system in adaptive radiation research // Proc. Roy. Soc., Ser. B. – 2006. – (273). – P. 1987–1998.

- Seyve C., Fournanier E. Contenu microfloristique d'un sédiment éolien actuel // Bull. Cent. Rech. Expl. Product Elf-Aquit. – 1985. – (9). – P. 137–154.
- Sherbakov D.Yu. Molecular phylogenetic studies on the origin of biodiversity in Lake Baikal // Trends Ecol. and Evol. – 1999. – **14**(3). – P. 92–95.
- Shön I., Martens K. Adaptive, pre-adaptive and non-adaptive components of radiations in ancient lakes: a review // Organisms Diver. and Evol. – 2004. – (4). – P. 137–156.
- Shön I., Martens K. Molecular analyses of ostracod flocks from Lake Baikal and Lake Tanganyika // Hydrobiologia. – 2012. – (682). – P. 91–110.
- Skvortzow B.V. New and little known fresh- and brackish water diatoms chiefly from Eastern part of Asia and their geographical distribution with a map and 499 figures // Iconograph. Diatomol. – 2012. – (23). – P. 749–861.
- Smol J.P., Stoermer E.F. The diatoms: applications for the environmental and earth sciences. – Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2010. – 667 p.
- Taylor J.W., Turner E., Townsend J.P. et al. Eukaryotic microbes, species recognition and the geographic limits of species: examples from the kingdom Fungi // Philosoph. Trans. Roy. Soc. Biol. – 2006. – (361). – P. 1947–1963.
- Trobajo R., Clavero E., Chepurnov V.A. et al. Morphological, genetic, and mating diversity within the widespread bioindicator *Nitzschia palea* (*Bacillariophyta*) // Phycologia. – 2009. – (48). – P. 443–459.
- Trobajo R., Mann D.G., Clavero E. et al. The use of partial *cox1*, *rbcL* and LSU *rDNA* sequences for phylogenetics and species identification within the *Nitzschia palea* species complex (*Bacillariophyceae*) // Eur. J. Phycol. – 2010. – **45**(4). – P. 413–425.
- Tyler P.A. Endemism in freshwater algae with special references to Australian region // Hydrobiologia. – 1996. – (336). – P. 127–135.
- Tynni R. Diatoms from a dust stained snowfall in 1969 // Geologi. – 1970. – (21). – P. 79–81.
- Van de Vijver B., Beyens L., Lange-Bertalot H. The genus *Stauroneis* in the Arctic and Sub-Antarctic regions // Bibl. Diatomol. – 2004. – (51). – P. 1–317.
- Van de Vijver B., Frenot Y., Beyens L. Freshwater diatoms from Ile de la Possession (Crozet Archipelago, Subantarctica) // Ibid. – 2002. – (46). – P. 1–412.
- Vanormelingen P., Verleyen E., Vyverman W. The diversity and distribution of diatoms: from cosmopolitanism to narrow endemism // Biodivers. Conserv. – 2008. – (17). – P. 393–405.
- Verleyen E., Vyverman W., Sterken M. et al. The importance of dispersal related and local factors in shaping the taxonomic structure of diatom metacommunities // Oikos. – 2009. – (118). – P. 1239–1249.
- Vyverman W., Verleyen E., Sabbe K. et al. Historical processes constrain patterns in global diatom diversity // Ecology. – 2007. – **88**(8). – P. 1924–1931.
- Werum M., Lange-Bertalot H. Diatoms in springs from Central Europe and elsewhere under the influence of hydrogeology and anthropogenic impacts // Iconograph. Diatomol. – 2004. – (13). – P. 1–417.
- Whitaker R.J., Grogan D.W., Taylor J.W. Geographic barriers isolate endemic populations of hyperthermophilic Archaea // Science. – 2003. – (301). – P. 976–978.

Whitfield J. Biogeography: is everything everywhere? // *Science*. – 2005. – (310). – P. 960–961.

Wilson D.S. Complex interactions in metacommunities, with implications for biodiversity and higher levels of selection // *Ecology*. – 1992. – (73). – P. 1984–2000.

Поступила 8 апреля 2013 г.

Подписал в печать П.М. Царенко

M.S. Kulikovskiy, I.V. Kuznetsova

Institute for Biology of Inland Waters RAS,
152742 settl. Borok, Nekouz District, Yaroslavl Region, Russia
e-mail: max-kulikovsky@yandex.ru

BIOGEOGRAPHY OF *BACILLARIOPHYTA*. MAIN CONCEPTS AND APPROACHES

History of understanding biogeography and distribution of diatoms is shown. One of prevail concept was idea about cosmopolitan distribution of diatoms. Approach described by sentence “everything is everywhere, the environment selects” is discussed. Ideas about local distribution of many taxa are given. Local distribution of many taxa is supported by modern ideas about species concept in diatoms and presence of cryptic and pseudocryptic diversity. New data about allopatric and sympatric speciation in diatoms and others protists are discussed. Presence of species flocks in ancient basins, flagship taxa, hotspots and dark diversity are discussed and shown on own data. Concept of endemic areas is discussed.

Key words: *Bacillariophyta*, protists, biogeography, distribution, species and species concepts, cryptic taxa, endemics and endemism, cosmopolitan taxa.