

Систематика, филогения и вопросы
эволюции водорослей

АЛЬГОЛОГИЯ

УДК: 581.4: 581.961: 582.261.1

Л.Н. БУХТИЯРОВА

Ин-т ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины,
ул. Терещенковская, 2, 01001 Киев, Украина

К РЕВИЗИИ РОДА *ACHNANTHES* BORY S. LATO
(*BACILLARIOPHYTA*). I. РОДЫ *ACHNANTHES* BORY S. STR. И
ACHNANTHIDIUM KÜTZING S. STR.

Представлены диагнозы новых родов, выделенных в течение последних 10 лет из рода *Achnanthes* Bory s. lato на основе электронно-микроскопических исследований, а также перечень таксономических комбинаций в пределах этих родов. Первая часть обзора посвящена истории изучения рода *Achnanthes*, обсуждению новых типов ареол – макроареол и постмакроареол, нового признака – степень гетеровальварности панциря, предложенных для описания таксонов диатомовых водорослей, унифицированного плана составления диагнозов родов. Приведены усовершенствованные диагнозы родов *Achnanthes* s. str. и *Achnanthidium* Kützing s. str.

Ключевые слова: *Achnanthes*, морфология, таксономия, степень гетеровальварности панциря, макроареола, постмакроареола.

Введение

Фундаментальная ревизия отдела *Bacillariophyta*, осуществленная с помощью сканирующей и трансмиссионной электронной микроскопии, позволила описать сотню новых таксонов всех рангов, зачастую введенных формально, содержащих в протологах недостаточные или ошибочные данные, что существенно затрудняет их практическое использование. Переосмотр таксономии в разной степени коснулся отдельных групп таксонов *Bacillariophyta*. Так, современные исследования рода *Achnanthes* Bory s. lato показали его искусственность и необходимость выделения ряда новых родов, включивших морфологически близкие виды.

Цель данной работы – обзор и подведение предварительных итогов почти 200-летней истории исследований рода *Achnanthes*, анализ и дополнение диагнозов новых родов, выделенных из его состава, обсуждение проблем и перспектив их дальнейшего изучения, а также уточнение диагнозов родов *Achnanthes* s. str. и *Achnanthidium* s. str.

История изучения рода *Achnanthes* Bory

Род *Achnanthes* s. lato – один из наиболее объемных в отделе *Bacillariophyta*, согласно Х. Ланге-Берталот и П. Компера (Lange-Bertalot, Compere, 1997) включает около 500 валидно описанных видов, которые сопровождаются примерно таким же количеством синонимов.

Название рода предложено Дж. Б.М. Бори (Bory, 1822), включившим в него три вида с гетеровальварным одношовным панцирем: образующего лентовидные колонии: *Achnanthes adnata* Bory, *Achnanthes bacillarioides* Bory и

Achnanthes dubia Borgy, которые, по его мнению, ошибочно определялись как *Ehinella stipitata* Lyngbye (по: Toyoda et al., 2005a).

Кютцинг Ф. (Kützing, 1844) выделил *Achnanthidium* Kützing – второй род с гетеровальварным одношовным панцирем, в который включил свободноживущие, не образующие лентовидные колонии виды *Achnanthidium microcephalum* Kützing и *Achnanthidium delicatulum* Kützing.

По мере открытия новых видов с панцирями, имеющими одну створку со швом, а другую без шва, ранги, объемы и описания обоих родов изменялись многими авторами, а род *Achnanthes*, разделенный на многочисленные секции, приобретал все более искусственное состояние, поскольку единственным общим признаком для его видов осталась упомянутая выше гетеровальварность панциря, обусловленная наличием-отсутствием шва на одной из створок. Так, А. Грунов (Cleve, Grunow, 1880) ограничил *Achnanthidium* одним видом *A. flexellum* (Kützing) Brebisson ex Kützing и перенес оба вида Ф. Кютцинга в род *Achnanthes*, что было принято и Van Heurck (Van Heurck, 1885). П.Т. Клеве (Cleve, 1865) выделил в пределах рода *Achnanthes* три подрода: *Achnanthes*, в который включил несколько видов, родственных *A. longipes*, за исключением *A. brevipes*, перенесенного в подрод *Achnanthidium* (Kützing) P.T. Cleve, и *Microneis* P.T. Cleve, в который перенес оба вида *Achnanthidium*. Такое подразделение рода *Achnanthes* на три подрода было принято и последующими авторами, в том числе Ф. Хустедтом (Hustedt, 1933), и продолжалось использование названия подрода *Achnanthidium* для таксона, не включающего его тип, что противоречит МКБН. В понимании Ф. Хустедта (Hustedt, 1933), подавляющее большинство описанных моношовных видов принадлежат к подроду *Microneis*.

В одной из современных, наиболее популярных систем высших таксонов *Bacillariophyta* Ф. Раунда с соавт. (Round et al., 1990), признаны следующие роды в пределах *Achnanthes* s. lato: *Achnanthes* с незначительным количеством родственных *A. brevipes* видов, *Eucockoneis* P.T. Cleve с несколькими видами, имеющими S-образно изогнутый панцирь, и обширный *Achnanthidium*, включивший значительную часть видов *Achnanthes* подрода *Microneis*, однако новые таксономические комбинации не были предложены.

Согласно А.В. Топачевскому (Топачевский, Оксюк, 1960, Топачевский, 1962), гетеровальварность панциря возникла у одношовных видов в результате прикрепленного образа жизни двушовных подвижных предков, то есть утрата шва на одной из створок является вторичным событием в эволюционном процессе, что нашло отражение и в предложенной А.В. Топачевским системе высших таксонов (Топачевский, Оксюк, 1960), где подпорядок *Monoschismaraphineae* с семейством *Achnanthaceae* размещен после подпорядка *Dischismaraphineae* с семейством *Naviculaceae*, в отличие от преобладающего большинства других систем высших таксонов *Bacillariophyta*, начиная от Ф. Шютта (Schütt, 1896) до более современных (Krammer, Lange-Bertalot, 1986, Round et al., 1990), где таксоны с двушовными панцирями традиционно следуют за одношовными. Между тем, гипотеза А.В. Топачевского получила убедительное подтверждение в ходе последующих электронно-микроскопических исследований, в которых на бесшовной створке многократно фиксировались следы шва у различных видов и даже выявлены остатки настоящих сквозных щелей (рудименты шва) у

субтропического вида *Achnanthes subhudsonis* Hustedt s. lato (Moser et al., 1998: Fig. 86; 3).

Началом современной ревизии *Achnanthes* s. lato. послужило отделение от него нового рода *Psammothidium* Bukhtiyarova et F.E. Round (Bukhtiyarova, Round, 1996), включившего 25 видов, здесь же описан новый для науки *P. bristolicum* Bukhtiyarova.

В следующей статье эти же авторы (Round, Bukhtiyarova, 1996) описывают еще четыре новых монотиповых рода *Rossithium* F.E. Round et Bukhtiyarova, *Planothidium* Round et Bukhtiyarova, *Karaevia* F.E. Round et Bukhtiyarova, *Kolbesia* F.E. Round et Bukhtiyarova) и определяют признаки, ограничивающие *Achnanthidium* s. str. Легко различимая по совокупности признаков группа видов, родственных *Achnanthes lanceolata* Brébisson ex Klitzing, почти одновременно была выделена в самостоятельный род *Achantheiopsis* Lange-Bertalot (Lange-Bertalot, 1997), но приоритет остался за названием *Planothidium*.

При открытии рода *Karayevia* в него были включены два вида, описанные сопровождалось крайне скучным диагнозом и без указания типового вида, поэтому опубликование его было незаконным (Round, Bukhtiyarova, 1996). Позднее род был типифицирован (Round, 1998) и пополнился 11 новыми таксономическими комбинациями (Bukhtiyarova, 1999). Последующие более детальные исследования рода *Karayevia* методами трансмиссионной (ТЭМ) и сканирующей электронной микроскопии (СЭМ) привели к описанию новых типов ареол у диатомовых водорослей, усовершенствованию его диагноза и упразднению рода *Kolbesia*, поскольку оба принадлежащие к нему вида полностью соответствуют улучшенному диагнозу *Karayevia* (Bukhtiyarova, 2006).

В статье Ф.Э. Раунда и Ф. Бассона (Round, Basson, 1997) предложено три новых монотипных рода — *Pogoneis* F.E. Round et Basson, *Lemnicola* F.E. Round et Basson и *Pauliella* F.E. Round et Basson, в протологах которых отсутствует ряд важных признаков.

Витковским А. с соавт. выделены еще два новых монотиповых рода *Astartiella* Witkowski, Lange-Bertalot, Metzeltin (in: Moser et al., 1998) и *Vikingea* Witkowski, Lange-Bertalot, Metzeltin (Witkowski et al., 2000).

Серия статей К. Тойода с соавт. (Toyoda et al., 2003; Toyoda, Williams, 2004; Toyoda et al., 2005 а, б, с), посвященных исследованиям видов, относящихся к роду *Achanthes* s. str., в том числе имеющихя в наличии их типовых материалов, внесла значительный вклад как в таксономию отдельных видов, так и рода в целом.

Диагнозы родов и перечень включенных в них видов

Несмотря на попытки стандартизации диагнозов таксонов диатомовых водорослей (Anonymous, 1975), строгое единство в их составлении все еще не достигнуто.

Особо следует остановиться на отсутствии в диагнозах как монотиповых, так и других родов диатомовых, признака *симметричности панциря*. Парадокс заключается в том, что симметричность всегда указывается в перечне наиболее общих признаков панциря диатомовых водорослей, но, как правило, отсутствует в практических диагнозах таксонов любых рангов и в рекомендованном плане

диагнозов таксонов (Anonymous, 1975). Возможно, это упущение связано с “очевидностью” признака, а между тем его использование решает принципиальную задачу отказа от устаревшей терминологии (центрические – радиально-симметричные панцири, пеннатные – апикально-трансапикально симметричные панцири и т.д.) и обеспечивает единство в составлении диагнозов таксонов. Не вызывает сомнения и фундаментальное значение *характера симметричности панциря* в эволюции диатомовых водорослей, еще не полностью раскрытое в предложенных филогенетических построениях. И наконец, анализ панциря по данному признаку может привести к неожиданным результатам. Так, обнаруженная нами трансапикальная симметричность панциря рода *Lemnicola* является важнейшим признаком, отличающим его от морфологически подобного по строению ареол и штрихов, но апикально-трансапикально симметричного *Planothidium*.

Другими, не менее важными признаками, являются размеры клетки, которые в рекомендованном плане (Anonymous, 1975) предлагается указывать как длину и ширину створки. Такой подход традиционен для таксонов видового и внутривидового рангов, но не оправдан при описании родов и таксонов более высокого ранга, поскольку не содержит интегрированной характеристики размеров совокупности видов того или иного таксона. Попытка дать такую характеристику посредством эпитетов “мелкие”, “крупные” и т. д. не может быть признана удачной по очевидным причинам. Поэтому для апикально-трансапикально симметричных панцирей кроме предельных вариаций длины у различных видов данного рода нами указываются характерные, наиболее общие соотношения длины к ширине у этих видов, что дает объективное представление не только собственно о размерах, но и тенденцию в форме. Аналогично соотношения длины к ширине ранее использовалось в размерных характеристиках видов рода *Pinnularia* Ehrenberg (Krammer, 2000).

В результате наших исследований рода *Karayevia* введен новый признак для описания таксонов диатомовых водорослей – степень гетероварьарности панциря (Bukhtiyarova, 2006). По нашему мнению, гетероварьарность панциря первой степени имеют таксоны, створки которых отличаются по одному морфологическому признаку. Для видов *Achnanthes* s. lato это наличие/отсутствие шва. Гетероварьарность панциря второй и последующих степеней имеют таксоны, створки которых отличаются по двум и более морфологическим признакам, что типично для видов *Karayevia* и других родов, выделенных из рода *Achnanthes*.

В ходе детальных исследований нескольких видов *Karayevia* нами открыты новые типы ареол у диатомовых водорослей. Согласно нашим исследованиям, макроареола – тип ареол, форамен (отверстие) которой занимает всю область штриха и закрыт с внутренней поверхности створки плоским велумом типа гимен (Bukhtiyarova, 2006). Постмакроареола – тип ареол с фораменами нерегулярной формы и размера даже в пределах одного штриха, которые занимают значительную его часть и закрыты с внутренней поверхности створки выпуклым в сторону протопласта велумом типа гимен. Зачастую в пределах штриха расположены от двух до нескольких постмакроареол (Bukhtiyarova, 2006).

Такие типы ареол характерны и для других родов диатомовых, например некоторых видов *Amphora* Ehrenberg – *A. inariensis* Krammer, видов *Brachysira*

Kützing, *Gomphonemopsis* Medlin и др. Они наблюдались многими исследователями, но получили интерпретацию лишь в настоящее время, что в известной степени закономерно, поскольку при исследованиях методом сканирующей электронной микроскопии не определяется сетчатая структура велума, и только трансмиссионная электронная микроскопия позволила установить отсутствие принципиальной разницы между этими структурами и пороидными ареолами, за исключением их размеров.

Учитывая малую доступность для русскоязычных альгологов описаний новых родов, выделенных из *Achnanthes* s. lato в последнее десятилетие, в связи с тем, что они опубликованы в различных зарубежных изданиях, а также необходимость их критического анализа, в настоящем обзоре предложены усовершенствованные диагнозы новых родов *Psammothidium*, *Rossithidium*, *Planothidium*, *Karayevia*, *Pogoneis*, *Lemnicola*, *Pauliella*, *Astartiella*, *Vikingea* и описанных ранее *Achnanthes* s. str., *Achnanthidium* s. str.

При составлении диагнозов нами использован единый план, включающий все наиболее важные признаки родов, в том числе отсутствующие или исправленные в протологах, и вместе с тем, исключены признаки, относящиеся к уровню видов, во избежание неоправданного избытка информации. Нами также изменен порядок расположения признаков в сравнении с рекомендованным (Anonymous, 1975), где сначала указываются биологические признаки (количество и форма хлоропластов, характер колоний). По нашему мнению, первые позиции в плане диагноза должны занимать таксономически наиболее важные признаки, каковыми являются общее строение панциря и морфология его структурных элементов, причем и они размещаются нами в порядке убывания таксономической значимости, что также нарушает вышеупомянутые рекомендации, где вначале предлагается описать поясок, а затем створку.

Вслед за диагнозом рода и обсуждением литературных сведений перечислены виды, перенесенные в род к настоящему времени, но поскольку в ряде случаев это было сделано формально, без дополнительных исследований, в дальнейшем часть из них, возможно, следует исключить из состава конкретных родов.

***Achnanthes* Bory s. str. (табл. I, 1-4).**

Typus generis: *Achnanthes brevipes* C. Agardh 1824: 1 (см. примечание)

Synonyms: *Ehinella stipitata* Lyngbye 1819: 210,

Achnanthes adnata Bory 1822: 79, 593, fig. 2.

Lectotype: Botanical Museum, Copenhagen (A-2348).

Isolectotypes: Botanical Museum, Copenhagen (A-2349); The National History Museum, London (BM 101105, BM 101106).

Locus typicus: In *Hutchinsiavolacea* (*Polysiphonia fucoids*), *Scytophone* in sinu *Othiniensi*, *odesme*, Denmark.

Панцирь трансапикально симметричный, слегка дорсовентральный и согнутый в сторону шовной створки, 3-5 степеней гетеровальварности (наличие шва и ставроса, изгиб створок, асимметричное расположение стерnuma, наличие глазков, шипов и краевых гребней). Створки 10-200 мкм дл., характерное соотношение длина/ширина 2-5 (10), линейные, линейно-ланцетные, ланцетные с различными концами. Шовная створка слегка выпуклая, бесшовная – слегка

вогнута. Ареолы крупные, пороидные закрыты велумом типа крибрум¹. Штрихи одно-, дву-, многорядные между отчетливыми ребрами на внутренней поверхности створки, параллельные, у концов слегка радиальные, равномерно расположенные на створке. На концах бесшовной створки часто имеются глазки или более крупные ареолы, шипы и красевые гребни.

Шовная система лишь на одной створке, состоит из пары равных щелей, имеет ставрос, расширенный до края створки. На внутренней поверхности створки центральные поры шва различного строения, между ними воронковидная вмятина, на концах шва имеются слегка приподнятые хеликтоглоссы². На внешней поверхности створки центральные поры шва слегка расширены, конечные щели шва повернуты в одну сторону.

Цингулум состоит из нескольких поясковых ободков. Они открытые, имеют один или несколько рядов пороидных ареол с велумом типа крибрум.

Клетки обычно с двумя хлоропластами, иногда множеством, образуют лентовидные колонии, соединяясь поверхностью створок.

Виды эпифитные, солоноватоводные, морские, несколько пресноводных, широко распространенные.

Род морфологически наиболее близок к роду *Lemnicola* F.E. Round et Basson, который также имеет трансапикальную симметрию панциря, ставрос на шовной створке ребра, но отличается от него типом ареол и строением шовной системы в области центрального узелка.

Примечание. Спустя почти 100 лет после открытия рода С. Бойе (Boyer, 1927) типифицировал его видом *Achnanthes adnata*, что было принято последующими авторами, в том числе и современными (Round et al., 1990; Krammer, Lange-Bertalot, 1991; Fourtanier, Kociolek, 1999). По мнению Р. Росс (in: Farr et al., 1979: 12), именно *Ehinella stipitata* должна рассматриваться в качестве голотипа рода. Все три вида Дж. Б.М. Бори (*Achnanthes adnata*, *A. bacillarioides* и *A. dubia*), а также *Ehinella stipitata* являются синонимами *Achnanthes brevipes* C. Agardh (Agardh, 1824), который традиционно использовался во всех флористических работах вместо своих более ранних синонимов, поэтому заслуживает консервирования (Lange-Bertalot, Compere, 1997). Недавние исследования К. Тойода с соавт. (Toyoda et al., 2005a) показали, что типовые материалы *A. adnata* и *A. brevipes* утрачены, но сохранились типовые материалы Х. Лингби по *Ehinella stipitata*, содержащие *A. brevipes*, а также экземпляры *Achnanthes longipes* C. Agardh. Этот материал предлагается считать типовым для рода *Achnanthes* s. str., однако при этом консервировать *A. brevipes* и считать его типом рода, что является логичным и приемлемым в свете современной таксономии рода, но будет законным после формального утверждения.

По оценкам К. Тойода с соавт. (Toyoda et al., 2005a: 376), род включает около 150 видов. В настоящем обзоре в список видовых и внутривидовых таксонов *Achnanthes* s. str. внесены лишь виды, таксономический статус которых обоснован современными морфолого-таксономическими исследованиями.

¹ Крибрум (*cribrum*, lat.) – тонкая, перфорированная различными по форме отверстиями кремнеземовая пластина, закрывающая ареолу и прикрепленная к ее краям в нескольких точках.

² Хеликтоглоссы (*helictoglossa* (-еа) lat., "хоботок") – губообразные выпячивания створки у концов шовных щелей на внутренней ее поверхности.

Achnanthes brevipes var. *brevipes* C. Agardh 1824: 1.

(Toyoda et al., 2005a: figs 1-3 holotype of *Echinella stipitata* Lyngbye, LM; 5-28 – lectotype of *Echinella stipitata*, 5-10 – LM, 11-28 – SEM).

Achnanthes brevipes var. *intermedia* (Kützing) Cleve 1895: 193.

Basionym: *Achnanthes intermedia* Kützing 1833: 576, Pl. 16, fig. 56.

(Toyoda, Williams, 2004: Figs 1-13 – LM, figs 14-22 – SEM, type material).

Achnanthes grunowii Toyoda et D.M. Williams 2005: 7, Figs 1-3 – LM, 4-17 – SEM.

Synonym: *Achnanthes javanica* Grunow var. *rhombica* Grunow in Cleve, Mölder, 1878: N 147; in Cleve, Grunow 1880: 18.

Achnanthes javanica Grunow in Cleve, Grunow 1880: 18.

(Toyoda et al., 2003: 367, Figs 5-10 – LM, type, 21-28 – SEM).

Achnanthes subconstricta (Meister) Toyoda in Toyoda et al., 2003: 369, figs 11-20, 29-44 – SEM).

Basionym: *Achnanthes javanica* Grunow var. *subconstricta* Meister 1932: 40, Pl. 14, fig. 113.

Achnanthes yaquinensis McIntire et Reimer 1974: 174, Pl. II: figs 1a, b; Pl. III: figs 1a, b (Toyoda et al., 2005 b: Figs 1-7 – LM, 8-47 – SEM).

ACHNANTHIDIUM Kützing 1844 emend. F.E. Round et Bukhtiyarova 1996: 348, figs 16 (табл. II, 1-3).

Typus generis: *Achnanthidium microcephalum* Kützing, 1844: 75, tab. 3, fig. 13, 19.

Панцирь апикально-трансапикально симметричный, слегка согнутый в сторону шовной створки, 2 степеней гетеровальварности (наличие шва, изгиб створок). Створки 10-40 мкм дл., характерное соотношение длина/ширина 3-10, линейные, линейно-ланцетные с концами различной формы. Ареолы пороидные, с внутренней поверхности створки закрыты выпуклым в сторону протопласта велумом типа гимен. Штрихи однорядные, радиальные, иногда конвергентные, неравномерно расположены на створке.

Шовная система лишь на одной створке, состоит из пары равных щелей. На внутренней поверхности створки центральные поры шва повернуты в противоположные стороны, на концах шва имеются слегка приподнятые хеликто-глоссы. Строение шва на внешней поверхности створки разнообразно у разных видов.

Поясковые ободки без ареол.

Виды пресноводные, широко распространенные.

По морфологическим признакам род наиболее близок к *Rossithidium* (табл. II, 4-6), но отличается от него неравномерным расположением штрихов и более изменчивой формой створок у разных видов.

Achnanthidium affine (Grunow) Czarnecki 1994: 156.

Базионим: *Achnanthes affinis* Grunow in Cleve et Grunow 1880: 20. Van Heurck 1880: Pl. 27, fig. 39.

Achnanthidium arcus (Hustedt) Lange-Bertalot 1999: 276.

Базионим: *Achnanthes arcus* Hustedt 1942: 38, fig. 44-48.

Achnanthidium blancheanum (Maillard) Lange-Bertalot 1999: 277.

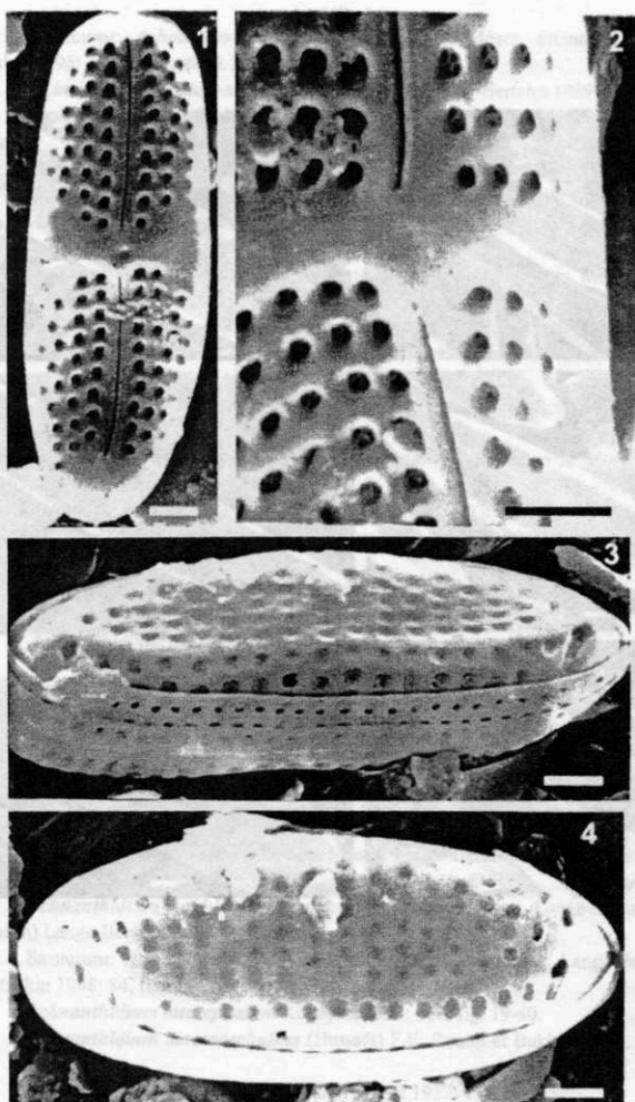


Табл. I. *Achnanthes brachypus* Montagne ex Kützing (= *A. parvula* Kützing); 1 – внутренняя поверхность шовной створки; 2 – увеличенный фрагмент внутренней поверхности шовной створки с центральными порами шва и ставросом; 3, 4 – внешняя поверхность бесшовной створки (3 – поясковые ободки с 1-2 рядами ареол, дорсовентральность панциря). СЭМ. Масштаб 1 мкм.

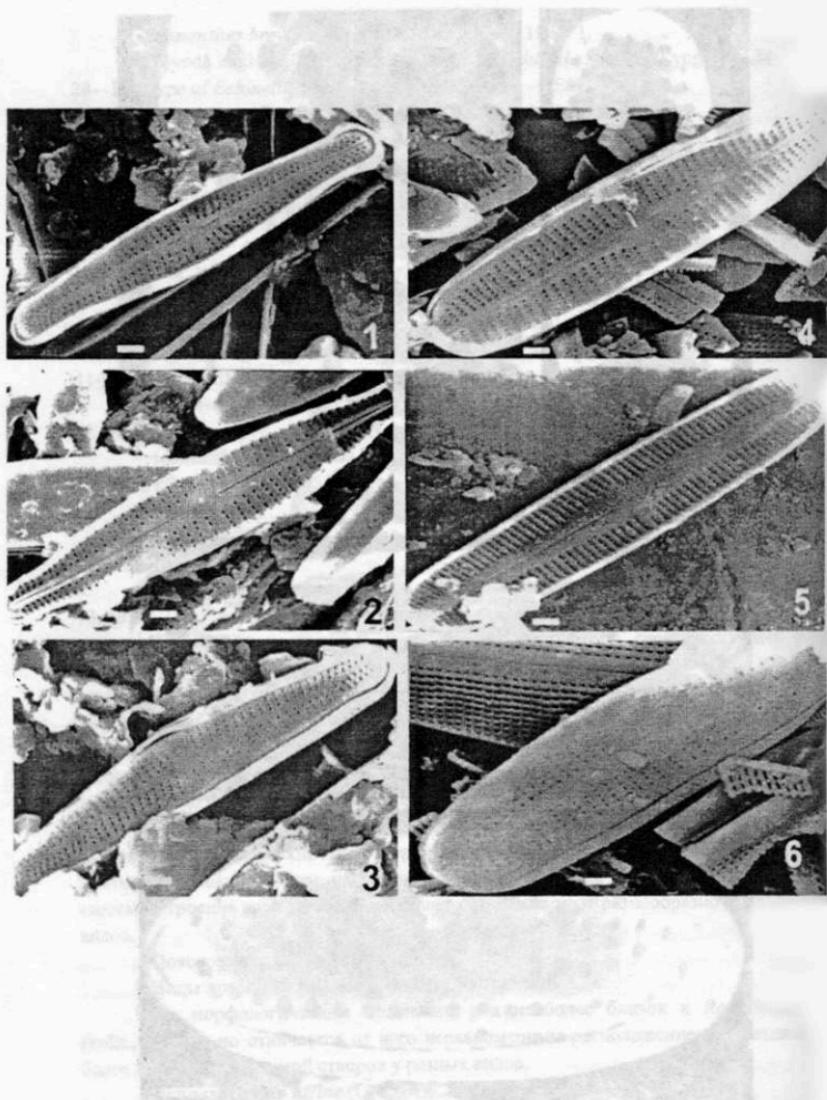


Табл. II. *Achnanthidium minutissimum* (Kutzing) Czamecki: 1 – внешняя поверхность шовной створки; 2 – внутренняя поверхность шовной створки; 3 – внешняя поверхность бесшовной створки. 4–6 – *Rossithidium archibaldiana* (Lange-Bertalot) Bukhtiyarova. 4 – внешняя поверхность шовной створки; 5 – внутренняя поверхность шовной створки; 6 – внешняя поверхность бесшовной створки. СЭМ. Масштаб 1 мкм.

Базионим: *Achnanthes blancheana* Maillard ex Moser, Steindorf, Lange-Bertalot, 1995: 33 (nom. invalid. Maillard 1978: 149, fig. 1: 11).

Achnanthidium caledonicum (Lange-Bertalot) Lange-Bertalot 1999: 277.

Базионим: *Achnanthes caledonica* Lange-Bertalot in Lange-Bertalot et Moser 1994: 95.

Achnanthidium catenatum (Bily et Marvan) Lange-Bertalot 1999: 277.

Базионим: *Achnanthes catenata* Bily et Marvan 1959: 34, figs 8: 1-4.

Achnanthidium contrarea (Lange-Bertalot, Steindorf) Lange-Bertalot 1999:

277.

Базионим: *Achnanthes contrarea* Lange-Bertalot, Steindorf in Moser et al. 1995: 34, figs 5: 1-19.

Achnanthidium eutrophilum (Lange-Bertalot) Lange-Bertalot 1999: 277.

Базионим: *Achnanthes eutrophila* Lange-Bertalot in Lange-Bertalot, Metzeltin 1996: 25, figs 78: 29-38.

Achnanthidium indicatrix (Lange-Bertalot et Steindorf) Lange-Bertalot 1999:

278.

Базионим: *Achnanthes indicatrix* Lange-Bertalot et Steindorf in Moser et al. 1998: 82, figs 18: 10-14.

Achnanthidium convergens (Kobayasi) Kobayasi 1997: 159, fig. 58-75.

Базионим: *Achnanthes convergens* Kobayasi in Kobayasi Nagumo et Mayama 1986: 84, fig. 1-17, 37-43, 51-54.

Achnanthidium exilis (Kützing) Bukhtiyarova, 1995: 399.

Базионим: *Achnanthes exilis* Kützing 1833, N 12, p. 577, fig. 53.

Achnanthidium kranzii (Lange-Bertalot) F.E. Round et Bukhtiyarova, 1996:

350.

Базионим: *Achnanthes kranzii* Lange-Bertalot in Krammer, Lange-Bertalot, 1989: 74, fig. 55, 13-21.

Achnanthidium kryophilum (Boyer.-P.) Bukhtiyarova, 1995: 399.

Базионим: *Achnanthes kryophila* Boyer.-P. 1924: 316, fig. 6.

Achnanthidium koghisense (Moser, Lange-Bertalot et Metzeltin) Lange-Bertalot 1999: 279.

Базионим: *Achnanthes koghisense* Moser, Lange-Bertalot et Metzeltin 1998: 84, figs 19: 1-6.

Achnanthidium koghisense f. *angustifasciatum* (Moser, Lange-Bertalot et Metzeltin) Lange-Bertalot 1999: 279.

Базионим: *Achnanthes koghisense* f. *angustifasciatum* Moser, Lange-Bertalot et Metzeltin 1998: 84, figs 19: 7-11.

Achnanthidium latecephalum Kobayasi 1997: 152, fig. 19-40.

Achnanthidium macrocephalum (Hustedt) F.E. Round et Bukhtiyarova, 1996:

349.

Базионим: *Achnanthes macrocephala* Hustedt 1937: 193, fig. 13.

Achnanthidium metaffine (Lange-Bertalot, Steindorf) Lange-Bertalot 1999:

278.

Базионим: *Achnanthes metaffine* Lange-Bertalot, Steindorf in Moser et al. 1995: 36, figs 1: 14-18.

Achnanthidium microcephalum Kützing 1844: 10, tab. 3, fig. 13, 19.

Achnanthidium minutissimum (Kützing) Czarnecki 1994: 157.

- Базионим: *Achnanthes minutissima* Kützing 1833, N 75.
- Achnanthidium japonicum* (Kobayasi) Kobayasi 1997: 156, fig. 41-57.
- Базионим: *Achnanthes japonica* Kobayasi 1986: 86, fig. 19-35, 44-50, 55-58.
- Achnanthidium peridotiticum* (Moser, Lange-Bertalot et Metzeltin) Lange-Bertalot 1999: 279.
- Базионим: *Achnanthes peridotitica* Moser, Lange-Bertalot et Metzeltin 1998: 85, figs 18: 1-9.
- Achnanthidium pirogueanum* (Maillard) Lange-Bertalot 1999: 279.
- Базионим: *Achnanthes pirogueana* Maillard ex Moser, Steindorf, Lange-Bertalot, 1995: 39. (nom. invalid. Maillard 1978: 149, fig. 1: 8a, b, 9a).
- Achnanthidium pyrenaicum* (Hustedt) Kobayasi 1997: 148.
- Базионим: *Achnanthes pyrenaica* Hustedt, 1939: 554.
- Achnanthidium saprophilum* (Kobayasi et Mayama) F.E. Round et Bukhtiyarova, 1996: 349.
- Базионим: *Achnanthes minutissima* var. *saprophila* Kobayasi et Mayama 1982: 195, fig. 2.
- Achnanthidium straubianum* (Lange-Bertalot) Lange-Bertalot, 1999: 279.
- Базионим: *Achnanthes straubiana* Lange-Bertalot in Lange-Bertalot, Metzeltin 1996: 26, figs 78: 21a, b.
- Achnanthidium subatomus* (Hustedt) Lange-Bertalot, 1999: 279.
- Базионим: *Achnanthes subatomus* Hustedt 1939: 554, figs 25: 1, 2.
- Achnanthidium woltereckii* (Hustedt) Lange-Bertalot, 1999: 280.
- Базионим: *Achnanthes woltereckii* Hustedt, 1942: 36, figs 34-37.

L.N. Bukhtiyarova

N.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine
2, Tereschenkovskaya st., 01001 Kyiv, Ukraine

TO REVISION ON THE GENUS *ACHNANTHES* S. LATO (*BACILLARIOPHYTA*).

1. *ACHNANTHES* BORY S.STR. AND *ACHNANTHIDIUM* KÜTZING S. STR. GENERA

In the review the diagnosis of the new describing genera that were separated from *Achnanthes* Bory s. lato on the electron microscopy investigation and also taxonomical combinations lists within these genera are represented. First part of the review includes the discussion on new areolar types – *macroareolas* and *postmacroareolas*, new feature – *level of frustule heterovalvy*, suggested for diatom taxa description, uniform plan of diatom genera diagnosis and also an emended diagnosis of *Achnanthes* s. str. and *Achnanthidium* Kützing s. str.

Keywords: *Achnanthes*, morphology, taxonomy, level of frustule heterovalvy, macroareolae, postmacroareolae.

Бухтиярова Л.Н. Нові таксономіческі комбінації діатомових водоростей (*Bacillariophyta*) // Альгологія. – 1995. – 5, № 4. – С. 396-403.

Топачевський О.В. Вопросы цитологии, морфологии, биологии и филогении водоростей. – К.: Вид-во АН УРСР, 1960. – 235 с.

Топачевский О.В., О.П. Оксюк. Діатомові водорості – *Bacillariophyta* (*Diatomeae*). – К.: Вид-во АН УРСР, 1960. – 411 с. – (Вісникник прісноводних водоростей Української РСР. Т. 11.)

- Agardh K.A.* Systema Algarum. Adumbravit C.A. Agardh. – Lundae: Liter.Berl., 1824. – XXXVIII, 312 p.
- Anonymous* Proposals for a standardization of diatom terminology and diagnoses // Nova Hedw. – 1975. – 53. – S. 323-354.
- Bily J., Marvan P.* *Achnanthes catenata* sp. nov. // Preslia (Praha). – 1959. – 31. – P. 34-35.
- Bory S.V.* Collaborator Dictionnaire classique d'Histoire Naturelle 1822-1831. – Paris. – P. 79-80.
- Boyer C.S.* Synopsis of North American *Diatomaceae* // Proc. Biol. Microsc. Sect. Acad. Nat Sci. Philadelphia. – 1926-1927. – I. – P. 1-17.
- Bukhtiyarova L.N.* Diatoms of Ukraine. Inland waters. – Kyiv, 1999. – 133 p.
- Bukhtiyarova L.N.* Additional data on the to diatom genus *Karayevia* and a proposal to reject the genus *Kolbesia* // Nova Hedw. Beih. – 2006. – 130. – P. 85-96.
- Bukhtiyarova L.N., Round F.E.* Revision of the genus *Achnanthes* sensu lato, *Psammothidium*, a new genus based on *A. marginatum* // Diatom Res. – 1996. – 11, N 1. – P. 1-30.
- Cleve P.T.* Synopsis of the naviculoid diatoms // Kongl. Svenska Vetensk. Akad. Handl. Ser. 2. – 1895. – 27, N 3. – 219 S.
- Cleve P.T., Grunow A.* Beiträge zur Kenntnis der arktischen Diatomeen // Kongl. Svenska Vetensk. Akad. Handl. – 1880. – 17, N 2. – 121 S.
- Czarnecki D.B.* The freshwater diatom culture collection at Loras College, Dubuque, Iowa // Proc. 11th Intern. Diatom. Symp., San Francisco // Memoris Californiae Acad. Sci. – 1994. – 17. – P. 155-173.
- Farr E.R., Leussink J.A., Stafleu F.A.* Index Nominum Genericorum (Plantarum). Vol. 1: 12 // Reg. Veget. – 1979. – 100.
- Fourtanier E., Kociolek J.P.* Catalogue of diatom genera // Diatom Res. – 1999. – 14, N 1. – P. 1-190.
- Cleve P.T., Grunow A.* Beiträge zur Kenntnis der arktischen Diatomeen // Kongl. Svenska Vetensk. Akad. Handl. – 1880. – 17, N 2. – 121 S.
- Hustedt F.* Dei Kieselalgen Deutschlands, Österreichs und der Schweiz mit Berücksichtigung der übrigen Länder Europas sowie der angrenzenden Meeresgebiete // Rabenh. Kryptogam. – Leipzig: Akad. Verlag., 1933. – S. 321-432.
- Hustedt F.* Stüsswasser-Diatomeen von Island, Spitzbergen und den Färöer-inseln // Bot. Arch. – 1937. – 38. – S. 152-207.
- Hustedt F.* Diatomeen aus den Pyrenäen // Ber. Dtsch. Bot. Ges. – 1939. – 56. – S. 543-572.
- Hustedt F.* Süsswasser-Diatomeen des indomalayischen Archipels und der Hawaii-Inseln // Intern. Rev. Ges. Hydrobiol. Hydrogr. – 1942. – 42, N 1/3. – 252 S.
- Krammer K.* The genus *Pinnularia*. Diatoms of Europe. I. – Ruggel: A.R.G. Gantner Verlag K.G., 2000. – 703 p.
- Krammer K.* Lange-Bertalot H. *Bacillariophyceae*. 1: *Naviculaceae* // Süsswasserflora von Mitteleuropa. Bd. 2/1. – Stuttgart; New York: Fischer, 1986. – 876 S.
- Krammer K.* Lange-Bertalot H. *Bacillariophyceae*. 4. *Achnanthaceae*, Kritische Ergänzungen zu *Navicula* (*Lineolatae*) und *Gomphonema* Gesamtliteraturverzeichnis. – Stuttgart; Jena: VEB Gustav Fischer Verlag, 1991. – 437 S. – (Süsswasserflora von Mitteleuropa. Bd. 2.)
- Kobayashi H.* Comparative studies among four linear-lanceolate *Achnanthidium* species (*Bacillariophyta*) with curved terminal raphe endings // Nova Hedw. – 1997. – 65, N 1-4. – P. 147-163.
- Kobayashi H., Mayama S.* Most pollution-tolerant diatoms of severally polluted rivers in the vicinity of Tokyo // Jap. J. Phycol. – 1982. – 30. – P. 188-196.
- Kobayashi H., Nagumo T., Mayama S.* Observations on the two rheophilic species of the genus *Achnanthes* (*Bacillariophyceae*), *A. convergens* H. Kob. and *A. japonica* H. Kob. // Diatom. – 1986. – 2. – P. 83-93.
- Kützing F.T.* Synopsis Diatomacearum oder Versuch einer systematischen Zusammenstellung der Diatomeen // Linnaea. – 1833. – 8. – S. 529-620.
- Kützing F.T.* Die kieselalgalen Bacillarien oder Diatomeen. – Nordhausen, 1844. – 152 S.

- Lange-Bertalot H. Zur Revision der Gattung *Achnanthes* sensu lato (Bacillariophyceae): *Achnantheiopsis*, eine neue Gattung mit dem Typus generis *A. lanceolata* // Arch. Protistenk. – 1997. – **148**. – S. 199–208.
- Lange-Bertalot H. Neue Kombinationen von Taxa aus *Achnanthes* Bory (sensu lato) // Diatomeen aus Siberia I. Islands in the Arctic Ocean (Yugorsky-Shar Strait) / Eds. H. Lange-Bertalot, S.I. Genkal // Iconogr. Diatom. Vol. 6. – Ruggell: A.R.G. Gantner Verlag K.G., 1999. – S. 276–289.
- Lange-Bertalot H., Compere P. Proposal to conserve the name *Achnanthes* (Bacillariophyceae) with a conserved type // Taxon. – 1997. – **46**. – P. 329–330.
- Lange-Bertalot H., Metzeltin D. Oligotrophie-Indikatoren 800 taxa repräsentativ rei diverse Seen-Typen / Iconogr. Diatom. Vol. 2. – Königstein: Koeltz Sci. Books, 1996. – 390 s.
- Lange-Bertalot H., G. Moser Brachysira. Monographie der Gattung // Bibl. Diatom. Bd. 29. – Berlin; Stuttgart: J. Cramer, 1994. – 212 S.
- Maillard R. Contribution à la connaissance de diatomées d'eau douce de la Nouvelle-Calédonie // Cah. O.R.S.T.O.M. Ser. Hydrobiol. – 1978. – **12**. – P. 143–172.
- McIntire C.D., Reimer C.W. Some marine and brackish-water *Achnanthes* from Yaquina estuary, Oregon (U.S.A.) // Bot. Mar. – 1974. – **27**. – P. 164–175.
- Meister A. Kieselalgen aus Asien. – Berlin: Verlag von Gebr. Born., 1932. – 56 S.
- Moser G., Lange-Bertalot H., Metzeltin D. Insel der Endemiten. Geobotanisches Phänomen Neukaledonien // Bibl. Diatom. 38. – Berlin; Stuttgart: J. Cramer, 1998. – 464 S.
- Moser G., Steindorf A., Lange-Bertalot H. Neukaledonien-Diatomeenflora einer Tropeninsel // Bibl. Diatom. 32. – Berlin; Stuttgart: J. Cramer, 1995. – 340 S.
- Round F.E. Validation of some previously published "achnanthoid" genera // Diatom Res. – 1998. – **13**, N 1. – P. 181.
- Round F.E., P. Basson W. A new monoraphid diatom genus (*Pogoneis*) from Bahrain and transfer of previously described species *A. hungarica* and *A. taeniata* to new genera // Diatom Res. – 1997. – **12**, N 1. – P. 71–81.
- Round F.E., Bukhtiyarova L.N. Four new genera based on *Achnanthes* (*Achnanthidium*) together with a redefinition of *Achnanthidium* // Ibid. – 1996. – **11**, N 2. – P. 345–361.
- Round F.E., Crawford R.M., Mann D.G. The diatoms. Biology and morphology of the genera. – Cambridge: Univ. Press, 1990. – 747 p.
- Toyoda K., Williams D.M. Description of *Achnanthes* Bory (Bacillariophyceae) based on Kützing's type slides and materials: new morphological information on *Achnanthes brevipes* var. *intermedia* (Kütz.) Cleve // Diatom. – 2004. – **20**. – P. 159–166.
- Toyoda K., Cox E.J., Sims P.A., Williams D.M. The typification of *Achnanthes* Bory based on *Echinella stipitata* Lyngbye, with an account of the morphology and fine structure of Lyngbye's species // Diatom Res. – 2005a. – **20**, N 2. – P. 375–386.
- Toyoda K., Idei M., Nagumo T., Tanaka J. Fine structure of the vegetative frustule, perizonium and initial valve of *Achnanthes yaquensis* (Bacillariophyta) // Eur. J. Phycol. – 2005b. – **40**, N 3. – P. 269–279.
- Toyoda K., T. Nagumo, K. Osada, Tanaka J. Morphological investigations of *Achnanthes javanica* Grunow and *A. subconstricta* (Meister) comb. nov. // Diatom Res. – 2003. – **18**, N 2. – P. 365–375.
- Toyoda K., Nagumo T., Tanaka J., Williams D.M. Taxonomy and fine structure of marine diatom *Achnanthes grunowii*, nom. nov. // J. Bot. – 2005 c. – **80**. – P. 1–8.
- Wiktorowski A., Lange-Bertalot H., Metzeltin D. Diatom flora of Marine Coasts. I. Iconogr. Diatom. 7. – Königstein, 2000. – 925 S.
- Van Heurck H. Synopsis des diatomées de Belgique. Atlas. – Anvers, 1880. – Taf. 1–30; 1881. – Taf. 31–77; 1882. – Taf. 78–103; 1883. – Taf. 104–132; 1884. – Table alphabétique 120 p.; 1885. – Taf. A, B, C. 1235.

Поступила 01.12.05

Подписан в печать С.П. Вассер