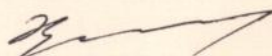


НАЦИОНАЛЬНАЯ АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНЫ
ИНСТИТУТ БОТАНИКИ ИМ. Н.Г.ХОЛОДНОГО

На правах рукописи



ХИСОРИЕВ ХИКМАТ

ЭВГЛЕНОФИТОВЫЕ ВОДОРОСЛИ (*EUGLENOPHYTA*) ВОДОЕМОВ СРЕДНЕЙ АЗИИ
(морфология, систематика, филогения, флора, экология, географическое распространение и основные черты флорогенеза)
(03.00.01 - ботаника)

Автореферат диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

КИЕВ - 1997 г.



Диссертация является рукописью

Работа выполнена в отделе споровых растений Института ботаники им. Н.Г.Холодного НАН Украины

Научный консультант: доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник Института ботаники им. Н.Г.Холодного НАН Украины Паламарь-Мордвинцева Галина Михайловна

Официальные оппоненты: член-корреспондент Академии наук Молдова доктор биологических наук, профессор ШАЛАРЬ Василий Максимович

доктор биологических наук, профессор БУХАЛО Ася Сергеевна

доктор биологических наук ПОЛИЩУК Виталий Владимирович

Ведущая организация: Харьковский государственный университет

Защита состоится "5" июня 1997 г. в 10⁰⁰ часов на заседании специализированного совета Д 50.06.01 при Институте ботаники им. Н.Г.Холодного НАН Украины по адресу: 252601 Киев ГСП, ул. Терещенковская, 2

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института ботаники им. Н.Г.Холодного НАН Украины (252025 Киев-25, ул. Большая Житомирская, 28)

Автореферат разослан 23 августа 1997 г.

Ученый секретарь
специализированного совета
канд. биол. наук

ИЛЬИНСКАЯ А. Ф.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность работы. Эвгленофитовые водоросли (*Euglenophyta*) - это одноклеточные растительные организмы с монадной (жгутиковой) морфологической структурой. Они объединяют более 1000 видов, широко распространены на Земном шаре и обнаружены на всех континентах (кроме Антарктиды) и во всех флористических царствах и областях Земли.

Несмотря на достаточную изученность эвгленофитовых во многих странах, до сих пор нет обобщающих данных о видовом составе их в мировой флоре водорослей в целом. Сводные данные об общем числе видов *Euglenophyta* в различных регионах Земного шара (Huber-Pestalozzi, 1955; Попова, 1966; Starmach, 1983; Ветрова, 1986а, б, 1993; Сафонова, 1987а, б; и др.) неполны и имеют противоречивый характер. До сих пор неизвестно точное число видов и родов отдела *Euglenophyta*, а также нет общего представления о систематическом составе, эндемизме и специфике видового состава этих водорослей во флоре различных регионов Земного шара.

Почти за столетний период изучения водорослей Средней Азии накопился большой и довольно интересный материал о видовом составе *Euglenophyta* данного региона. Однако до настоящего времени обобщающей работы о структуре и особенностях флоры эвгленофитовых, ее связях с аналогичными флорами других регионов Земного шара, а также закономерностях географического распространения их видов в данном регионе не имеется. Остаются до сих пор нерешенными многие вопросы морфологии, экологии, внутривидовой (индивидуальной и географической) изменчивости эвгленофитовых; не нашли своего обсуждения среди эвгленологов также понятие "вид" и другие внутривидовые категории этих водорослей; неясен до сих пор генезис флоры эвгленофитовых данного региона и т. д. Обсуждению этих и других теоретических вопросов эвгленологии предшествовало специальное исследование видового состава *Euglenophyta* (преимущественно водоемов Таджикистана).

Целью настоящей работы является анализ и теоретическое обобщение оригинальных и литературных данных по флоре, систематике, морфологии, географии, экологии, филогении и флорогенезу *Euglenophyta* Средней Азии.

Задачами наших исследований были:

- провести инвентаризацию и критический анализ видового сос-

ЛНБ им. В. И. Вернадского
АН УССР

тава, установить семейственные, родовые и видовые особенности флоры эвгленофитовых водорослей всей Средней Азии и разных ботанико-географических и физико-географических ее подразделений;

- провести сравнительный анализ флоры *Euglenophyta* Средней Азии и установить ее взаимосвязи с аналогичными флорами других регионов Земного шара;

- выявить закономерности географического распространения видов эвгленофитовых, типификацию и разработать основы их ареалогического анализа, а также определить наиболее вероятные пути генезиса флоры этих водорослей на территории Средней Азии;

- составить критический список *Euglenophyta* Средней Азии;

- изучить особенности внутривидовой (индивидуальной и географической) изменчивости размерных признаков на примере модельных видов в природных популяциях и обсудить понятие "вид" у эвгленофитовых водорослей;

- критический анализ классификации эвгленофитовых водорослей и обсуждение вопросов их филогении.

Материалы и методы. Материалом для настоящей работы послужили альгологические пробы, собранные нами во время экспедиционных выездов в различные районы Таджикистана (Северный, Центральный, Южный Таджикистан, Западный Памир) и отдельные районы на Юго-Востоке Узбекистана и Кыргызстана в разное время с 1978 по 1992 г. Итого, нами были обследованы более 100 разнотипных водоемов, из которых 46 рек и ручьев, 17 озер, 5 водохранилищ, 5 очистных сооружений, а также 45 биологических прудов, 15 рыбоводных прудов, 10 чеков рисовых полей и т.д. В указанных водоемах собрано и обработано более 2000 альгологических проб. Сбор и обработка альгологического материала проводились согласно общепринятой методике сбора и изучения пресноводных водорослей (Водоросли., 1989). Большая часть проб изучалась нами в свежесобранном, живом материале.

Изменчивость (индивидуальная и географическая) размерных признаков эвгленофитовых водорослей изучалась нами на примере нескольких модельных видов из родов *Trachelomonas Ehr.*, *Euglena Ehr.*, *Lepocinclis Perty* и *Phacus Duj.* в природных локальных популяциях, описанных для различных типов водоемов Таджикистана, Украины, Вьетнама, Израиля и Индонезии. Образцы из Украины (около 200 проб) были собраны нами совместно с В.В.Ступиной в августе и октябре 1994 г., из Вьетнама (102 пробы) - О.В.Коваленко на рисовых чеках окрестностей г.Ханоя весной 1986 г., из Индонезии (12

проб) - П. М. Царенко в 1991 г., а образцы (55 проб) из Израиля собраны в 1995 г. чл.-кор. НАН Украины, профессором С. П. Вассером. Всем указанным коллегам выражаю искреннюю признательность.

Водоросли изучались с помощью световых микроскопов типа Биолам и Carl Zeiss Jena с разными увеличениями (от 450 до 1800 х) в зависимости от размера исследуемого таксона, рисунки клеток эвгленофитовых выполнялись с помощью рисовального аппарата РА-4. Статистическая обработка данных произведена нами по П. Ф. Рокицкому (1973). Все вычисления выполнены с помощью ПК IBM PC AT в Институте ботаники им. Н. Г. Холодного. В работе использован ряд методов и приемов сравнительной флористики, применяемых для высших растений (Выханду, 1964; Заки, Шмидт, 1972, 1973; Шмидт, 1974, 1980; и др.).

Научная новизна работы. Впервые осуществлено монографическое исследование эвгленофитовых водорослей водоемов Средней Азии. В результате этого проведена полная инвентаризация видового состава флоры эвгленофитовых Средней Азии. Выявлено 217 видов, представленных 360 внутривидовыми таксонами (учитывая те, которые содержат номенклатурный тип вида), относящихся к одному классу, 2 порядкам, 5 семействам и 27 родам. Из них 9 родов (*Distigma* Ehr., *Cryptoglena* Ehr., *Ascoglena* Stein, *Khawkina* Jahn et McKibben, *Menidium* Perty, *Entosiphon* Stein, *Sphenomonas* Stein, *Notosolenus* Stokes emend. Skuja, *Scytomonas* Stein) и 87 видов (126 внутривидовых таксонов) впервые приводятся для Средней Азии. Уточнена диагностическая характеристика 8 видов (18 внутривидовых таксонов) эвгленофитовых водорослей, представителей родов *Trachelomonas*, *Strombomonas* Defl., *Euglena*, *Phacus*, *Heteronema* Duj. emend. Stein. Впервые проведены флористический, экологический и ботанико-географический анализы, установлены географические элементы и ареалы видов, а также определена генетическая неоднородность флоры эвгленофитовых водорослей Средней Азии. Впервые выделены типы ареалов для видов *Euglenophyta*, обнаруженных в водоемах Средней Азии. Впервые обобщена и критически обсуждена вся мировая литература о видовом составе эвгленофитовых водорослей, на современном научном уровне уточнено общее количество видов и родов, в том числе эндемичных, в сравнительном плане для различных флористических царств и областей Земного шара. Впервые изучена изменчивость размерных признаков некоторых модельных видов (*Trachelomonas caudata* (Ehr.) Stein, *T. hispida* (Perty) Stein, *T. volvocina* Ehr., *Euglena deses* Ehr., *E. spirogyra* Ehr., *Phacus pleuronectes*

(Ehr.) Duj., *Ph. curvicauda* Swir., *Lepocinctis ovum* (Ehr.) Mink.) эвгленофитовых водорослей в природных локальных популяциях и установлено постепенное изменение в сторону уменьшения среднеарифметических величин размерных признаков (длины, ширины и диаметра домиков) видов в зависимости от вертикальной распространенности эвгленофитовых; впервые выявлен клинальный характер изменчивости этих признаков, представляющий у видов родов *Trachelomonas* и *Phacus* геоκлину, а у рода *Euglena* - экоκлину. Впервые обсуждено понятие "вид" у эвгленофитовых водорослей и предложено применение морфолого-географического политипического стандарта вида в систематике этих водорослей и принятие следующих внутривидовых категорий: подвид, разновидность, форма.

На защиту выносятся следующие положения:

1. Видовое разнообразие и систематическая структура флоры *Euglenophyta* Средней Азии, а также морфолого-экологическая и ареалогическая характеристика составляющих ее видов являются основными предпосылками для понимания рецетной флоры *Euglenophyta* данного региона и путей ее генезиса.

2. Современная флора *Euglenophyta* Средней Азии генетически неоднородна, имеет миграционно-автохтонное происхождение и формировалась на базе аллохтонных элементов, проникнувших в основном из Западной Сибири, Кавказа и Китая.

3. Изменчивость размерных признаков эвгленофитовых водорослей в природных популяциях носит клинальный характер и представляет у родов *Trachelomonas* и *Phacus* геоκлину, а у *Euglena* - экоκлину.

Реализация результатов работы. Материалы исследований по фитопланктону среднего течения и пойменных озер р. Кафирниган внедрены в "Техническом проекте Нижне-Кафирниганского водохранилища" Министерства мелиорации и водного хозяйства Таджикистана (справка N 933-54-16/4518). Издано методическое пособие по биотестированию загрязнений окружающей среды (в соавторстве) для Министерства экологии и охраны окружающей среды Республики Таджикистан. Полученные материалы используются при чтении лекций по спецкурсу "Альгология" на кафедре ботаники Таджикского ун-та, а также будут использованы при составлении региональных флор континентальных водоемов Средней Азии и Таджикистана.

Апробация работы. Диссертационная работа была доложена на расширенном заседании отдела споровых растений Института ботаники

НАН Украины (1996). Основные положения работы докладывались на VI конференции по споровым растениям Средней Азии и Казахстана (Душанбе, 1978), на конференции по биологическим основам рыбного хозяйства водоемов Средней Азии и Казахстана (Чолпон-Ата, 1978), на заседании Таджикского отделения ВГБО (Душанбе, 1980), конференциях молодых ученых и специалистов Таджикистана (1981-1987), на заседаниях кафедры ботаники Таджикского ун-та (1990-1993), расширенном заседании кафедры ботаники ТГУ и отдела споровых растений Института ботаники АН Республики Таджикистан (1993), заседаниях отдела споровых растений Института ботаники НАН Украины (Киев, 1994-1996).

Публикации результатов исследований. По материалам диссертации опубликовано 37 работ, в том числе 1 препринт (в соавторстве), 1 учебно-методическое пособие.

Структура и объем диссертации. Диссертационная работа состоит из введения, шести глав, выводов, списка литературы и трех приложений и изложена на 516 страницах машинописного текста, из них текстовая часть составляет 270 стр., иллюстрирована 35 таблицами, 22 текстовыми рисунками. В приложении 1 даны сведения о шести публикациях, выполненных в соавторстве с другими исследователями. Приложение 2 включает критический список видов и внутривидовых таксонов *Euglenophyta*, выявленных в водоемах Средней Азии, с указанием кратких морфологических данных, отличительные особенности таксонов от диагноза, общее распространение и полный перечень мест обнаружения каждого таксона на территории Средней Азии с указанием ботанико-географического района и местности. Приложение 3 включает 6 таблиц оригинальных рисунков 73 видов (92 внутривидовых таксонов) эвгленофитовых водорослей, впервые приводимых для Средней Азии. Список литературы включает 951 наименование, в том числе 244 зарубежных авторов.

ГЛАВА 1. КРАТКАЯ ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ И ГИДРОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СРЕДНЕЙ АЗИИ

В этой главе приводится краткая физико-географическая, гидрологическая и геологическая характеристика исследованного региона по литературным сводкам. Средняя Азия по геоботаническому районированию подразделена на 12 ботанико-географических районов (Арало-Каспийский, Аральское море, Кызылкумский, Каракумский,

Горная Туркмения, Амударьинский, Сырдарьинский, Прибалхашская, оз. Балхаш, Джунгаро-Тарбагатайский, Тянь-Шанский и Памиро-Алайский), а по физико-географическому районированию она разделяется на Среднеазиатскую равнинную, Переднеазиатскую и Среднеазиатскую горные страны и страну Центральноазиатских нагорий (Горы и равнины., 1975; Физическая география., 1986а, б; и др.). Пестрота физико-географических, гидрологических, геоморфологических и других условий существования Средней Азии оставили свой отпечаток на формировании и развитии флоры водорослей, в том числе эвгленофитовых региона, что обсуждено в 4 и 5 главах.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В подразделе 2.1. "Материалы исследований" приводится полный перечень альгологических материалов, собранных в различных типах водоемов Таджикистана и отдельных районах Узбекистана, Кыргызстана и Украины, а также альгологические материалы других исследователей, использованные мною для изучения географической изменчивости эвгленофитовых водорослей. В подразделе 2.2. "Методы исследований" детально обсуждены общепринятые методы камеральной обработки альгологического материала, некоторые математические методы, применяемые в сравнительной флористике, а также полное описание локальных природных популяций модельных видов для выяснения индивидуальной и географической изменчивости эвгленофитовых водорослей.

Большинство таксонов, а именно *Trachelomonas caudata*, *T. hispida*, *T. volvocina*, *Euglena deses*, *E. spirogyra*, *Phacus pleuronectes*, *Lepocinclis ovum*, обнаруженные в Таджикистане и в Украине, изучены нами в живом состоянии. Материалы из Вьетнама, Израиля и Индонезии, где измерялись размерные признаки таксонов *T. volvocina*, *Ph. curvicauda* и *Ph. pleuronectes* - в фиксированном виде.

Всего исследовано 32 локальные популяции из разных местообитаний, а именно *T. caudata* (2 популяции), *T. hispida* (4 популяции), *T. volvocina* (9 популяций), *E. deses* (5 популяций), *E. spirogyra* (2 популяции), *Ph. pleuronectes* (6 популяций), *Ph. curvicauda* (2 популяции) и *L. ovum* (2 популяции). Изучали, в основном, изменчивость длины, ширины клеток и диаметр домиков (для представителей рода *Trachelomonas*). Была исследована 1051 особь, сделано более 2000 измерений.

Сапробиологическая идентификация эвгленофитовых водорослей дана по В.Сладечеку и Дж.Перману (Sladeczek, Pergman, 1978), А.В. Макрушину (Макрушин, 1974а, б; Унифицированные..., 1975; и др.). Общее распространение видов - по монографическим сводкам Т.Г.Поповой (Попова, 1955, 1966), Т.Г.Поповой и Т.А.Сафоновой (1976), З.И. Ветровой, 1980, 1986а, 1993), Г.Хубер-Песталозци (Huber-Pestalozzi, 1955), П.Буррелли (Bourrelly, 1970), К.Стармаха (Starmach, 1983), а также по многочисленным исследованиям других ученых в различных регионах Земного шара (Nemeth, 1980, 1995а, б; Brankovich, 1992; Bozена and Patrica, 1993; Conforti, 1993а, б; Nan, 1994; Hindak, 1994, 1995; Kato, 1995; Mirande, Tracanna, 1995; и др.).

ГЛАВА 3. СОСТОЯНИЕ ИЗУЧЕННОСТИ ФЛОРЫ EUGLENOPHYTA

3.1. Состояние изученности эвгленофитовых мировой флоры и ее краткий анализ. В данном подразделе подробно освещено состояние изученности *Euglenophyta* различных регионов Земного шара. Отмечается, что видовой состав флоры эвгленофитовых наилучшим образом изучен в Восточной (Украина, Прибалтийские государства, Европейская часть России), Центральной (Венгрия, Польша, Швейцария, Германия), Западной (Франция, Бельгия) и Северной (Швеция, Дания) Европе. Затем по степени изученности следуют Северная Америка (США), Азия (Азиатская часть России, Средняя Азия, Китай), Австралия, Южная Америка и Африка. Исследования видового состава эвгленофитовых в ряде регионов находятся все еще в начальной стадии, а об *Euglenophyta* отдельных стран Африки (Ливия, Нигерия, Судан, Мали, Эфиопия, Танзания и др.) и Азии (Ирак, Сирия, Иран, Афганистан, Пакистан, Саудовская Аравия, Монголия и др.) мы не имеем сведений. Но в общем, в мировой литературе уже накоплен обширный материал, требующий обобщения.

Уже имеющиеся сводные данные о видовом составе *Euglenophyta* отдельных регионов (Huber-Pestalozzi, 1955; Попова, 1966; Bourrelly, 1970; Попова, Сафонова, 1976; Ветрова, 1986а, 1993; Starmach, 1983; Сафонова, 1987а; Wolowski, 1992б; Conforti, 1993; и др.) позволяют заключить, что на сегодняшний день в мировой флоре насчитывается 1036 видов *Euglenophyta* (1518 внутривидовых таксонов)* -

*) здесь и далее в скобках указано общее число таксонов внутривидового ранга, включая номенклатурный тип вида.

представителей 1 класса (*Euglenophyceae*), 2 порядков (*Euglenales*, *Peranematales*), 6 семейств и 46 родов (Хисориев, 1996а).

Подавляющее большинство видов (84% всех видов *Euglenophyta*) относятся к порядку *Euglenales*, меньшее их число (16%) - к порядку *Peranematales*. Среди семейств крупнейшим является семейство *Euglenaceae*, содержащее 770 видов (79,64%).

Крупнейшим родом, объединяющим 298 видов является *Trachelomonas*, который составляет более трети состава (35,72%) видов мировой флоры эвгленофитовых водорослей. Роды *Phacus* и *Euglena*, содержащие соответственно 150 видов (13,89%) и 130 видов (11,59%), также относятся к ведущим родам *Euglenophyta*.

Видовой состав *Euglenophyta* изучен неравномерно в различных флористических царствах и областях. Наибольшим видовым богатством отличаются эвгленофитовые Голарктики. Здесь зарегистрировано 875 видов, составляющих 84,5% всех видов этих водорослей в мировой флоре. По степени видового богатства *Euglenophyta* другие флористические царства располагаются в следующей нисходящей последовательности: Палеотропическое - 179 видов (17,3%), Неотропическое - 134 (12,9%), Австралийское - 126 (12,2%), Голантарктическое - 88 (8,5%), Капское - 51 вид (4,9%). Аналогичная последовательность для наиболее изученных флористических областей принимает следующий вид: Циркумбореальная - 777 видов (75,0%), Восточноазиатская - 228 (22,0%), Ирано-Туранская - 221 (21,3%), Атлантическо-Североамериканская - 204 (19,7%), Средиземноморская - 164 (15,8%), Малазийская - 154 вида (14,9%).

Максимальным процентом эндемиков *Euglenophyta* характеризуется Голантарктическое царство - 353 вида (40,3% видов эвгленофитовых данного региона), их число велико также в Австралийском - 37 (29,4%), Неотропическом - 25 (18,6%) и Голантарктическом - 16 видов (18,2%) царствах. Не очень богата эндемичными видами *Euglenophyta* флора Палеотропического - 24 вида (13,4%) и Капского - 3 (5,9%) царств. Среди флористических областей богатством эндемичных видов *Euglenophyta* выделяются Циркумбореальная - 256 видов (32,9% видов данной области), Атлантическо-Североамериканская - 45 (22,1%), Гвинео-Конголезская - 15 (21,4%), Амазонская - 14 (20,3%) и Восточноазиатская - 44 вида (19,3%).

Следует отметить, что не только среди видов, но и среди родов эвгленофитовых есть эндемики. Среди них можно назвать следующие узкоэндемичные роды: *Atractomonas* Christ., *Parmidium* Christ.,

Rhynchopus Skuja, *Rhyzaspis Skuja* (Швейцария), *Helicotropis Pochmann* (Чехия), *Menoidiomonas Skv.* (Китай), *Euglenomorpha Wenrich*, *Euglenosoma Davis*, *Jenningsia Schaeffer* (США), *Hegneria Brumpt et Lavier*, *Kolbeana Skv.* (Бразилия). Все перечисленные роды, кроме *Rhyzaspis* и *Kolbeana*, имеющие соответственно 2 и 3 вида, монотипны. Большой процент эндемичных видов голарктической флоры объясняется обширностью территории (более половины суши Земного шара), а австралийской - длительной ее изоляцией от флор других континентов и, следовательно, ее самобытностью. Указанный низкий эндемизм *Euglenophyta* Палеотропического и Капского царств, скорее всего, связан со слабой их изученностью.

3.2. Состояние изученности *Euglenophyta* водоемов Средней Азии.

Исследование водорослей Средней Азии, в том числе эвгленофитовых, начато только в XX столетии. В данной главе приводятся все литературные данные, касающиеся изучения водорослей, в том числе эвгленофитовых водорослей Средней Азии. Более детальные исследования водорослей Средней Азии начались с 30-х годов нашего столетия (Киселев, 1926, 1927, 1928, 1930, 1931, 1932, 1951, 1954, 1955; Киселева, 1931, 1939; Возженникова, 1949, 1953; Киселев и Возженникова, 1950; и др.). Позднее, уже с середины 50-х годов, появляются много работ, посвященных водорослям различных искусственных и естественных водоемов Средней Азии (Старостин, 1948, 1951; Музафаров, 1951, 1952, 1958 а, 1960, 1965, 1981; Коган, 1952, 1955, 1972, 1973; Коган и Язкулиев, 1968 а, б; Коган и Кошкалда, 1968; Мухамедиев, 1960, 1967; Мусаев и др., 1963; Кучкарова, 1960, 1961 а, б, 1962 а, б, 1963, 1965, 1972, 1974; Мамбеталиева, 1962, 1963, 1971; Эргашев, 1968, 1974, 1976; Халилов, 1972, 1973; Абросов, 1973; Полатова, 1980; Ельмуратов, 1973, 1974, 1981; Любезнов, 1973, 1974, 1975; Каримова, 1972; Кулумбаева, 1975, 1982; Тажиев, 1984; Андриевская, 1963, 1964, 1966, 1967, 1968, 1969, 1970, 1989, 1991; Шмелева, 1971, 1973, 1974; Хабибуллаев, 1984, 1991; Хисориев, 1978, 1980, 1981, 1982, 1983, 1984, 1985, 1986, 1987, 1989, 1990, 1991, 1993, 1994, 1995а, б, в, 1996а, б; Королева, 1993; Русаков, 1995; и др.).

Критический анализ указанных выше литературных данных об эвгленофитовых водорослях Средней Азии (с учетом современных представлений об их систематическом положении) позволяет заключить, что до проведения наших исследований на территории Средней

Азии различными авторами было выявлено всего 130 видов, представленных 224 видовыми и внутривидовыми таксонами эвгленофитовых водорослей, относящихся к двум порядкам, пяти семействам и 18 родам. Все предыдущие исследования относительно эвгленофитовых водорослей данного региона были чисто флористическими, имеющими, в основном, описательный характер (Хисориев, 1994, 1996а).

ГЛАВА 4. АНАЛИЗ ФЛОРЫ *EUGLENOPHYTA* СРЕДНЕЙ АЗИИ

Важнейшими признаками каждой флоры по А.И.Толмачеву являются ее видовой состав, (т.е. богатство флоры) и распределение видов между систематическими категориями высшего ранга (систематическая структура). Важнейшей особенностью каждой флоры являются ее связи с другими флорами.

4.1. Систематическая структура. В водоемах Средней Азии, с учетом литературных и оригинальных данных, выявлено 217 видов (360 внутривидовых таксонов) эвгленофитовых водорослей, относящихся к классу *Euglenophyceae*, 2 порядкам (*Euglenales*, *Peranematales*), 5 семействам и 27 родам. Указанное нами число обнаруженных видов эвгленофитовых Средней Азии составляет 20.3% видов всей мировой флоры или 42.7% видов флоры эвгленофитовых Азии. В сложении флоры *Euglenophyta* Средней Азии ведущую роль играет порядок *Euglenales*, составляющий 89,72% всего состава флоры. Среди пяти семейств, представленных во флоре *Euglenophyta* Средней Азии, ведущее положение в сложении данной флоры занимает семейство *Euglenaceae*, объединяющее 171 вид (78,8 % всего видового состава).

Структура родов и ее анализ показывают, что обнаруженные в водоемах исследованного региона роды можно разделить по видовому богатству на несколько групп. К первой группе относятся полиморфные роды, а именно *Euglena* (48 видов), *Trachelomonas* (46), *Phacus* (35), *Lepocinclis* (13) и *Strombotomas* (12), которые вместе составляют 71% общего видового состава флоры. Ко второй группе относятся роды *Astasia* Ehr. emend. Duj., *Heteronema* Duj. emend. Stein, *Anisonema* Duj., *Peranema* Duj., *Petalomonas* Stein и *Notosolenus*, содержащие от 4 до 9 видов. Эти роды вместе составляют 11,7% флоры. Роды *Eutreptia*, *Distigma*, *Colacium* и др., содержащие по 2-3 вида каждый (0,55 - 0,83%), составляют третью группу. Почти треть родов флоры составляют монотипные роды, такие как *Cryptoglana*, *Ascoglana*, *Cyclidiopsis* и др. (всего 8 родов). Однако, удельный

вес каждого из них не превышает 0,3% флоры, и, соответственно, мы их отнесли к редким в условиях Средней Азии родам.

Сравнение структуры флоры эвгленофитовых (на уровне ведущих родов) разных физико-географических стран Средней Азии с таковыми аналогичных флор показало ряд специфических черт исследованной нами флоры и различную ее связь с флорами эвгленофитовых сравниваемых стран Земного шара. В подавляющем большинстве физико-географических природных стран первые три места по видовому богатству занимают роды *Trachelomonas*, *Euglena* и *Phacus*. Однако соотношение этих родов в сравниваемых регионах не одинаковое. Так, род *Euglena* по богатству видов занимает первое место лишь во флоре Среднеазиатской равнинной страны. В аналогичных флорах других природных стран первое место по числу видов занимает род *Trachelomonas*. Род *Phacus* во флоре *Euglenophyta* ряда физико-географических стран (Среднеазиатская равнина, равнины Центрального и Восточного Китая, Великие равнины США и Амазонии) занимает третье место, а во флоре Среднеевропейской, Восточноевропейской равнин и Западной Сибири (все Голарктические) - второе место. Довольно интересным можно считать тот факт, что во флоре Австралийского флористического царства второе место по богатству видов занимает род *Strombomonas*, который во флоре других физико-географических стран, относящихся к Палеотропическому флористическому царству, занимает 4 место, а в странах, относящихся к Голарктическому и Неотропическому, - лишь 5-7 места. Отчетливое различие в составе сравниваемых флор наблюдается также при сопоставлении других родов. Наиболее ярким примером может служить повышенная роль рода *Petalomonas* (от 3,9% до 8,0%) в сложении флоры ряда физико-географических природных стран, относящихся к Циркумбореальной и Атлантико-Североамериканской областям, и снижение ее роли во флорах стран, относящихся к Восточноазиатской и Ирано-Туранской областям Голарктики, и стран, относящихся к Палеотропическому и Австралийскому царствам флор.

В общем, по структуре ведущих родов наиболее близкими оказались флора эвгленофитовых Среднеазиатской равнины с аналогичной флорой Центральных и Восточных равнин Китая. В Циркумбореальной области Голарктики отмечается повышение видового разнообразия рода *Petalomonas*, а в Восточноазиатской и Ирано-Туранской - его снижение. Во флоре *Euglenophyta* Австралийского царства заметно повышается роль *Strombomonas* (Хисориев, 1996а).

Анализ флоры *Euglenophyta* некоторых физико-географических горных стран, относящихся к Голарктическому флористическому царству, показал довольно сходную структуру ведущих родов их флор. Так, во всех этих флорах первые три места по числу внутривидовых таксонов занимают последовательно роды *Trachelomonas*, *Euglena* и *Phacus*. Однако объем и последовательность чередования по богатству видов у родов *Strombomonas*, *Astasia* и *Petalomonas* в этих флорах заметно отличаются. Так, род *Strombomonas* во флоре горной Средней Азии по числу внутривидовых таксонов занимает четвертое, Крымско-Кавказской - пятое, Центральноазиатских нагорий - шестое, Южной Сибири - девятое, а в Альпийско-Карпатской - лишь десятое место. В отличие от остальных горных стран, в Альпийско-Карпатской ведущую роль в сложении флоры играет род *Petalomonas*.

Исходя из простоты семейственной и родовой структуры флоры *Euglenophyta* Средней Азии, а также преобладания в ней ограниченного числа родов можно предположить существенное преобразование данной флоры в связи с отступлением Тетиса и последними ледниковыми периодами, вызвавшими многократные изменения палеографических ландшафтов и аридизацию региона.

4.2. Сравнительный анализ видового состава *Euglenophyta* водоемов Средней Азии. Для удобства изложения полученного материала и в целях сравнения мы рассматриваем флору эвгленофитовых водорослей по физико-географическим природным странам, а в пределах их - по ботанико-географическим районам.

4.2.1. Среднеазиатская равнинная страна (Туранская низменность). В разнотипных водоемах рассматриваемого региона обнаружено 172 вида, представленных 285 внутривидовыми таксонами эвгленофитовых водорослей. Наибольшим видовым богатством характеризуются роды *Euglena* - 45, *Trachelomonas* - 33, *Phacus* 32, *Lepocincis* - 13 и *Strombomonas* - 12. Менее разнообразны *Astasia* - 6 видов, *Peranema* - 5, *Heteronema* - 4 и *Menoidium* - 3 вида. Другие роды, например, *Urceolus* Mereschk., *Anisonema*, *Petalomonas*, *Eutreptia* Perty и *Notosolenus* содержат от двух до трех видов и в сложении флоры данного региона не играют значительной роли. Низка также роль монотипных родов (*Distigma*, *Cyclidiopsis*, *Euglenopsis* Klebs, *Gyropaigne* Skuja и др.) в сложении данной флоры. В пределах Среднеазиатской равнинной страны выделены следующие ботанико-географические районы: Арало-Каспийский, Аральское море, Кызылкумский,

Каракумский, Амударьинский и Сырдарьинский*.

Среди ботанико-географических районов Среднеазиатской равнинной страны наибольшим видовым разнообразием эвгленофитовых выделяются Сырдарьинский (84 вида) и Амударьинский районы (71). Менее разнообразны эвгленофитовые в водоемах Арало-Каспийского, Каракумского и Кызылкумского районов и в Аральском море.

Анализ видового состава эвгленофитовых водорослей с применением коэффициентов сходства Жаккара и ранговой корреляции Кендэла показал существенное различие видового состава этих водорослей в разных ботанико-географических районах Среднеазиатской равнины. Результаты расчетов показывают, что в основном между большинством ботанико-географических районов отмечено слабое сходство ($K_j < 0,400$). На уровне средних значений ($K_j = 0,400-0,600$) проявилось сходство флор эвгленофитовых Сырдарьинского с Амударьинским ($K_j = 0,636$) и Каракумского с Кызылкумским ($K_j = 0,628$) районами. Значения коэффициентов ранговой корреляции Кендэла свидетельствуют о том, что наиболее близкие по своим физико-географическим условиям ботанико-географические районы (Амударьинский с Сырдарьинским) оказались наиболее сходными по составу ведущих родов, что объясняется близкими условиями формирования флор эвгленофитовых в этих районах.

4.2.2. Среднеазиатская горная страна (Памиро-Алай). В водоемах данной территории нами выявлено 205 видов, представленных 337 внутривидовыми таксонами эвгленофитовых, относящихся к 2 порядкам, 5 семействам и 27 родам. По физико-географическим условиям, а также по типам растительности, принято делить Памиро-Алай на Северный, Центральный, Южный Памиро-Алай и Западный Памир.

Северный Памиро-Алай. Всего в различных водоемах Северного Памиро-Алая выявлено 110 видов эвгленофитовых, относящихся к двум порядкам, 5 семействам и 18 родам. Наибольшим видовым разнообразием выделяются роды *Euglena*, *Trachelomonas* и *Phacus*, объединяющие соответственно 29, 23 и 15 видов. Менее разнообразны здесь роды *Strombotomas*, *Lepocinclis*, *Heteronema* и *Astasia* (соответственно: 9, 8, 5 и 4 вида). Большинство родов (*Cryptoglana*, *Ascoglana*, *Cyclidiopsis*, *Euglenopsis*, *Gyropaigne*, *Dinematomonas Silva* и др.) содержат всего по 1-2 вида и в сложении флоры эвгле-

*) Ботанико-географические р-ны указаны в соответствии с флористическим районированием СССР (Попова, 1966).

нофитовых региона не играют существенной роли.

К наиболее часто встречающимся видам в естественных водоемах Северного Памиро-Алая относятся *Trachelomonas hispida*, *Euglena caudata* Hubner, *E. limnophila* Lemm., *E. texta* (Duj.) Hubner, *Phacus curvicauda*, *Ph. pleuronectes*, *Lepocinclis fusiformis* (Carter) Lemm. и *Strombotomonas eurystoma* (Stein) Popova. Состав доминирующих видов в искусственных водоемах сложен, в основном, из видов родов *Euglena* (*E. deses*, *E. gracilis* Klebs, *E. viridis* Ehr., *E. limnophila* var. *swirenkoi* (Arnoldi) Popova), *Phacus* (*Ph. granum* Drez., *Ph. oscillans* Klebs, *Ph. pyrum* (Ehr.) Stein) и *Lepocinclis* (*L. ovum*, *L. ovum* var. *discifera* Conrad) и др. (Хисориев, 1990).

Следует отметить, что хотя эвгленофитовые водоросли в водоемах Северного Памиро-Алая достигают наибольшего видового разнообразия по сравнению с другими районами данного региона, однако в количественном отношении (число клеток/ л воды) они малочисленны и наилучшего развития достигают лишь в искусственных водоемах (биологические и рыбоводные пруды, на рисовых полях, в арыках, хаузах и др.). За период наших исследований (Хисориев, 1987-1989) были отмечены отдельные периоды массового развития этих водорослей в водоемах биологических прудов (окр. гг. Худжанд, Ура-Тюбе, Кайраккум и др.) за счет видов рода *Euglena*: *E. viridis*, *E. deses* и *E. caudata*. Перечисленные виды достигали хорошего количественного развития также в рыбоводных прудах и на полях рисовых чеков окрестностей гг. Худжанда и Пенджикента (Хисориев, 1990).

Центральный Памиро-Алай. В водоемах данного региона выявлено 73 вида, относящихся к двум порядкам, 5 семействам и 14 родам. Наибольшим видовым разнообразием характеризуются роды *Euglena*- 21 вид, *Trachelomonas*- 14, *Phacus*- 15 и *Lepocinclis*- 6 видов. Другие роды (*Astasia*, *Menoidium* и *Petalomonas*) менее разнообразны и объединяют по 4-5 видов с разновидностями и формами. Половина состава родов (*Eutreptia*, *Distigma*, *Peranema* и др.) имеют по 1-2 вида и в сложении флоры эвгленофитовых Центрального Памиро-Алая не играют существенной роли. Как нами отмечалось ранее (Хисориев, 1986, 1993), разнообразные экологические условия, наблюдаемые в водоемах Центрального Памиро-Алая, обуславливают неравномерное распространение видов эвгленофитовых в них. Русла рек, высокогорные ручьи и родники почти или совершенно лишены этих водорослей. Сочетание неблагоприятных условий среды (большая скорость течения, высокая мутность воды, низкая температура, а также отсутс-

твие органики) стало основным фактором, препятствующим развитию здесь эвгленофитовых водорослей. Несмотря на довольно разнообразный видовой состав, эвгленофитовые в водоемах Центрального Памиро-Алая за период наших исследований не достигали массового развития. Лучше всего эти водоросли развивались в водоемах, загрязненных промышленно-бытовыми сточными водами (арьках, лужах и прудах населенных пунктов). Среди обрастаний и в планктоне таких водоемов часто встречались *Euglena caudata*, *E. deses*, *E. viridis*, *Phacus acuminatus* Stokes, *Ph. granum* и др. В естественных водоемах региона наиболее часто встречались *Trachelomonas volvocina*, *E. gracilis* и др. Однако перечисленные таксоны ни разу не достигали здесь высокого количественного развития и в формировании альгоценозов играли, по существу, лишь сопутствующую, соподчиненную роль.

Южный Памиро-Алай. В разнотипных водоемах Южного Памиро-Алая обнаружено 95 видов, относящихся к двум порядкам (*Euglenales*, *Peranematales*), 5 семействам (*Eutreptiaceae*, *Euglenaceae*, *Menoidiaceae* и др.) и 16 родам. По богатству видов первое место занимает здесь род *Euglena* - 28 видов, второе - *Phacus* - 21, третье - *Trachelomonas* - 15, четвертое - *Lepocinclis* - 9 видов. Меньшего разнообразия достигают здесь роды *Strombomonas*, *Astasia* и *Menoidium* (3-5 видов). Большинство же родов (57% родов) содержат не более 1-2 видов каждый. К наиболее часто встречающимся видам в естественных водоемах Южного Памиро-Алая относятся *Euglena limnophila*, *E. spirogyra*, *Phacus acuminatus*, *Ph. pleuronectes*, *Lepocinclis ovum* и *Trachelomonas volvocina*. В искусственных водоемах региона преобладали *Euglena caudata*, *E. deses*, *E. viridis*, *E. clara* Skuja, *Ph. curvicauda*, *Ph. anomalus* Fritsch et Rich, *Lepocinclis ovum*, *Astasia inflata* Duj. и др.

Западный Памир. Всего в данных водоемах нами обнаружено 78 видов эвгленофитовых водорослей, относящихся к двум порядкам (*Euglenales*, *Peranematales*), 5 семействам (*Eutreptiaceae*, *Euglenaceae*, *Menoidiaceae* и др.) и 21 роду. Наибольшим видовым разнообразием в водоемах Западного Памира выделяются роды *Trachelomonas* (21 вид), *Phacus* - 12 и *Euglena* - 10. Большинство же родов (60% числа родов), а именно *Distigma*, *Cryptoglena*, *Ascoglena*, *Rhabdomonas*, *Dinematomonas*, *Sphenomonas* и др., содержат 1-2 вида и в сложении флоры эвгленофитовых Западного Памира не играют существенной роли. Наиболее часто в естественных водоемах Западного

Памира встречались *Trachelomonas hispida*, *Euglena acus*, *Phacus acuminatus*, *Lepocinclis fusiformis*, а в искусственных чаше всего встречались *E. viridis*, *E. deses*, *Ph. curvicauda* и др.

Сравнительный анализ флор эвгленофитовых четырех районов Памиро-Алая показывает, что каждый из них характеризуется довольно своеобразным комплексом видов. Число специфических видов для каждого района Памиро-Алая достаточно велико. Так, из 205 видов, обнаруженных в водоемах Памиро-Алая, лишь 25 видов явились общими для всех районов данного региона. Различные районы Памиро-Алая (или Среднеазиатской горной страны) отличались между собой также по составу и структуре родов. Так, например, представители родов *Colacium*, *Euglenopsis*, *Gyropaigne* найдены лишь в водоемах Северного Памиро-Алая, виды родов *Cryptoglena*, *Ascoglena*, *Dinematomonas*, *Urceolus*, *Entosophon* - лишь в водоемах Западного Памира.

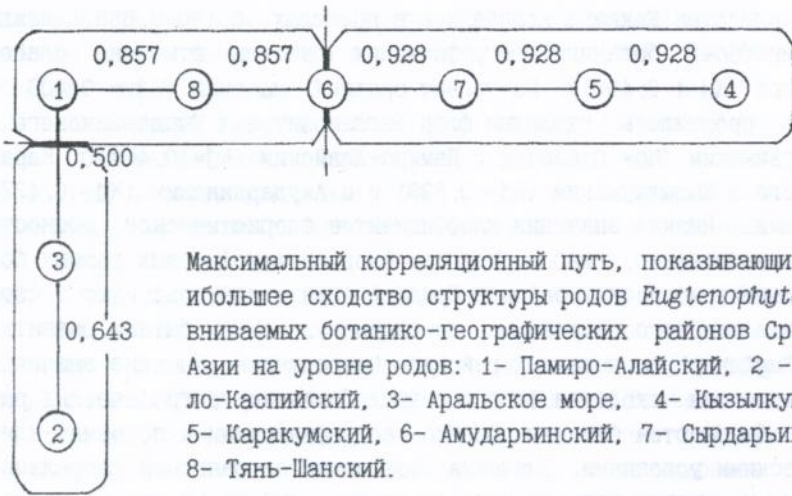
О различии флор эвгленофитовых разных районов Среднеазиатской горной страны свидетельствуют также значения коэффициентов сходства Жаккара и ранговой корреляции Кендэла. Расчеты показывают, что на уровне корреляции $C=0,777$ исследованные районы Памиро-Алая представляют собой единую плеяду, где наиболее тесные связи существуют между районами Северного и Южного Памиро-Алая ($C=0,833$). Данные коэффициенты имеют наименьшее значение при сравнении структуры родов Западного Памира с таковыми других районов Памиро-Алая ($C=0,555$), что указывает на обособленность и самобытность флоры эвгленофитовых данного района. Так, при повышении уровня связи до 0,560 (среднее сходство) Западный Памир уже отделяется от общей плеяды. Дальнейшее повышение уровня связи до 0,778 приводит к отделению от этой плеяды района Центрального Памиро-Алая, а на уровне 0,834 общая плеяда распадается на отдельные части, соответствующие разным районам Памиро-Алая.

4.2.3. Страна Центральноазиатских нагорий. В водоемах Центральноазиатских нагорий выявлено 42 вида, представленных 89 внутривидовыми таксонами, относящимися к двум порядкам (*Euglenales*, *Peranematales*), двум семействам (*Euglenaceae*, *Peranemataceae*) и 8 родам. Наибольшим числом видов представлены роды *Euglena* - 14 видов, *Phacus* - 12 и *Trachelomonas* - 9. Другие роды содержат 1-2 вида и в сложении флоры эвгленофитовых данного региона не играют особой роли. В общем, водоемы Центральноазиатских нагорий бедны видами эвгленофитовых водорослей. Резкая континентальность, гористость территории, сухость и суровость климата страны Централь-

ноазиатских нагорий явились, очевидно, основными факторами, ограничивающими развитие здесь эвгленофитовых водорослей.

Анализ флоры эвгленофитовых водорослей с применением коэффициента сходства Жаккара показал существенное различие флор разных ботанико-географических районов Средней Азии. Значения коэффициентов сходства Жаккара колебались в пределах 0,190-0,636. Между большинством ботанико-географических районов отмечено слабое сходство ($K_j < 0,400$). На уровне средних значений ($K_j = 0,400 - 0,600$) проявилось сходство флор эвгленофитовых Сырдарьинского с Амударьинским ($K_j = 0,636$) и с Памиро-Алайским ($K_j = 0,464$), Каракумского с Кызылкумским ($K_j = 0,628$) и с Амударьинским ($K_j = 0,427$) районами. Низкие значения коэффициентов флористической общности и, соответственно, слабое сходство флор эвгленофитовых разных ботанико-географических районов Средней Азии свидетельствуют о своеобразии видового состава и, по-видимому, о самобытном развитии флор *Euglenophyta* в данных районах. Относительно высокие значения коэффициентов сходства флор соседних ботанико-географических районов объясняются близкими физико-географическими и почвенно-климатическими условиями. Значения коэффициентов ранговой корреляции Кендэла на уровне ведущих родов и построенный на их основе максимальный корреляционный путь (см. рис.), показывающий степень сходства флор сравниваемых ботанико-географических районов Средней Азии, свидетельствуют о том, что наиболее близкие по своим физико-географическим условиям ботанико-географические районы оказались наиболее сходными по составу ведущих родов эвгленофитовых. Так, на уровне корреляции $\mathcal{C} = 0,500$ все исследованные районы образуют единую корреляционную плеяду, где наиболее тесные связи отмечаются между Кызылкумом, Каракумом, а также Амударьей с Сырдарьей. При повышении уровня связи до 0,600 от данной плеяды отделяются р-ны Аральского моря и Арало-Каспийский, а на уровне 0,900 от плеяды отделяются Памиро-Алай и Тянь-Шань. Сохраняющаяся прочная связь между Кызылкумским, Каракумским, Амударьинским и Сырдарьинским ботанико-географическими районами объясняется близкими условиями формирования флор эвгленофитовых в этих районах. Они входят в одну физико-географическую природную страну - Среднеазиатскую равнинную. Низкие значения коэффициентов флористической общности, ранговой корреляции Кендэла и, соответственно, слабое сходство флор эвгленофитовых разных ботанико-географических районов Средней Азии свидетельствуют об их своеобразии и о само-

бытом развитии. Относительно высокие значения коэффициентов сходства флор соседних ботанико-географических районов объясняются близкими физико-географическими и почвенно-климатическими условиями.



4.3. Экологический анализ. В данном подразделе освещаются особенности распределения эвгленофитовых водорослей на территории Средней Азии в зависимости от типа водоема (4.3.1.), высоты над уровнем моря (4.3.2.), отношение эвгленофитовых к солености воды (4.3.3.), а также сапробиологические особенности (4.3.4.) этих водорослей.

В общем, наиболее благоприятными для развития эвгленофитовых водорослей в условиях Средней Азии являются эфемерные и пойменные водоемы, из искусственных водоемов - биологические пруды. Видовое разнообразие различных родов эвгленофитовых неодинаково в различных типах водоемов: большинство видов р. *Trachelomonas* предпочитают поймы рек и ручьи, рр. *Phacus* и *Lepocinctis* - искусственные водоемы (пруды), а представители р. *Euglena* оказались экологически более толерантными, чем предыдущие роды. Они с одинаковым успехом развивались в разнотипных водоемах Средней Азии, уступая р. *Trachelomonas* лишь в пойменных водоемах рек и ручьев.

Эвгленофитовые водоросли четко реагируют на условия произрастания в горах в связи с их поясностью. Подавляющее большинство видов приурочено к лесному поясу, водоемы которого наиболее бога-

ты органикой растительного и животного происхождения. Выше данного пояса видовое разнообразие эвгленофитовых водорослей резко сокращается. Высоты 3800- 4000 м н.у.м. являются, очевидно, верхним пределом распространения эвгленофитовых водорослей в горных регионах.

В связи с сильным евтрофированием поверхностных водоемов доля видов эвгленофитовых - индикаторов высокой степени загрязнения (от мезосапробов до полисапробов) увеличивается в альгоценозах водоемов соответственно расширению влияния антропогенного фактора на акватории региона. В наиболее освоенной равнинной части региона в альгоценозах заметно повышается роль индикаторов высоких зон загрязнения (*Euglena viridis*, *E. caudata*, *E. geniculata*, *Lepocinctis ovum* и др.), что свидетельствует об усиленном антропогенном евтрофировании этих водоемов.

4.4. Ботанико-географический анализ. В настоящее время, хотя и составлены обстоятельные сводки о видовом составе эвгленофитовых водорослей различных регионов Земного шара, вопрос о закономерностях географического их распространения остается нерешенным. Довольно интересные данные о зональном, в том числе географическом распространении эвгленофитовых Западной Сибири, Севера России приводят Т.Г. Попова (1964) и Т.А. Сафонова (1982, 1987 а, б, в), а для Украины - З.И. Ветрова (1980, 1986а, 1993). Известно, что эвгленофитовые, как и большинство одноклеточных организмов, очень широко расселены на Земле. Причем литературные данные о распространении их видов свидетельствуют о довольно своеобразном составе флоры *Euglenophyta* различных регионов Земного шара. Многочисленные факты (Wenrich, 1924; Skvortzow, 1958, 1969; Wolowski, 1991, 1992 а, б; Wang et al., 1993; Conforti, 1993; Kato, 1994; Nemeth, 1995а; и др.) убеждают нас в том, что не только подавляющее большинство видов и их комплексов, но и ряд родов эвгленофитовых имеют ограниченные ареалы. Общее число космополитных* видов эвгленофитовых не превышает 100 или 10% общего числа известных видов, что явно свидетельствует о приуроченности подавляющего большинства видов этой группы водорослей к определенным географическим регионам.

*) Виды с участками ареала по крайней мере в трех континентах (Окснер, 1956) или трех регионах-царствах (доминионах) флоры (Камелин, 1973).

Для большинства видов эвгленофитовых Западной Сибири (Попова, 1964; Сафонова, 1987а, б), Украины (Ветрова, 1986а, 1993) и Якутии (Васильева, 1987) установлена широтная зональность в их распространении. Многолетние исследования эвгленофитовых водорослей, проведенные нами в равнинной и в горной частях Средней Азии (Таджикистан), а также анализ имеющихся литературных данных об эвгленофитовых водорослях других частей Средней Азии (Узбекистан, Кыргызстан, Туркменистан, юг Казахстана) свидетельствуют о широтной зональности и вертикальной поясности в распространении видов *Euglenophyta* в данном регионе. Нами в основу географического анализа флоры эвгленофитовых Средней Азии положен зональный принцип классификации географических элементов, разработанный А.Н. Окснером (1956), а затем нашедший свое развитие в работах М.Ф. Макаревича (1963), А.С. Лазаренко (1956), Г.М. Паламарь-Мордвинцевой (1982) и др. За основную классификационную единицу мы приняли географический элемент, определяемый как группа видов со сходным типом ареала (Толмачев, 1974).

Основу флоры эвгленофитовых Средней Азии из пяти выделенных нами географических элементов составляют преимущественно три географических элемента, а именно бореальный (75 видов или 34,5% общего числа видов), мультирегиональный (53 - 24,5%) и бореально-монтанный (50 - 23,0%). Количество видов с не установленными более точно типами ареалов насчитывает 22 или 10%.

Наличие древнесредиземноморского элемента и незначительного количества видов неморального элемента (15 видов или 7,0%), с одной стороны, а также преобладание видов с бореальным и бореально-монтанным элементами, с другой, следует считать основной особенностью флоры эвгленофитовых Средней Азии. Интересно отметить, что неморальный элемент незначителен (3,9 - 7,2%), также как и в брио- и лишенофлоре Средней Азии (Маматкулов, 1982; Бобораджов, 1979; Кудратов, 1979). В общем, флора эвгленофитовых Средней Азии генетически неоднородна и представлена различными элементами флоры, руководящую роль среди которых играют бореальный, мультирегиональный и бореально-монтанный элементы. Генетическая неоднородность флоры *Euglenophyta* исследованного региона подтверждается и наличием разнообразнейших типов ареалов у видов, составляющих данную флору. Так, 217 видов флоры региона образуют 32 типа ареалов: от охватывающих почти всю поверхность континентов (кроме Антарктиды) ряда плюрирегиональных видов до ограниченных territori-

ей Средней Азии эндемичных видов *Trachelomonas* (*T. legatovii* (Skv.) Defl.), *Euglena* (*E. obtuso-caudata* I.Kissel.), а также внутривидовых форм рода *Strombomonas* (*S. eurystoma* (Stein) Popova f. *minor* I.Kissel. и *S. planctonica* (Wolosz.) Popova f. *bucharica* (Kissel.) Popova).

Придерживаясь принципов, намеченных еще Г. Вальтером, В. В. Алехиным и Ю. Д. Клеоповым (Вальтер и АLEXIN, 1936; Клеопов, 1938) и затем нашедших свое развитие в работах Р. В. Камелина (1973, 1979, 1990), мы при выделении типов ареалов принимаем во внимание весь ареал вида, но, называя тот или иной тип ареала, как и Р. В. Камелин (1973), основываемся на общей конфигурации ареала.

Ареалогический анализ показал, что почти треть состава флоры *Euglenophyta* Средней Азии (57 видов или 26,27%) составляют виды с ареалом, ограниченным территорией Евразии. Ареал большинства этих видов (40 - 18,44%) охватывает и территорию Западной Сибири (*Trachelomonas cordata* Roll, *T. granulata* Swir., *Euglena spathirhyncha* Skuja, *E. platydesma* Skuja, *E. vermicularis* Proschk.-Lavr., *Phacus dangeardii* Lemm., *Ph. skujae* Skv., *Lepocinclis cylindrica* (Korsch.) Conrad, *L. elongata* (Swir.) Conrad и др.). Немало среди Евразиатских также видов, ареал которых охватывает территорию Кавказа (22 или 10%) - *Trachelomonas pavlovskoensis* (V. Poljansk.) Popova, *Euglena pascheri* Swir., *E. bucharica* I.Kissel., *Lepocinclis lata* (Roll) Popova, *Strombomonas deflandrei* (Roll) Defl., *Eutreptia pyrenoidifera* Matv. и др. и Китая (16 или 7,4%): *Trachelomonas silvatica* Swir., *Lepocinclis autumnalis* Chu, *Astasia elongata* Skuja, *Heteronema nebulosum* (Duj.) Klebs, *Urceolus gobi* Skv. и др. Вторую по величине составляет группа видов, характеризующихся азональным типом распространения. Сюда мы включали виды с ареалами, охватывающими три и более доминиона. Таких видов во флоре 53 (24,4%), из них видов, распространенных на территории более чем трех доминионов - 41 (19%): *Trachelomonas volvocina* Ehr., *T. cervicula* Stokes, *T. intermedia* Dang., *Euglena viridis* Ehr., *E. pisciformis* Klebs, *E. tripteris* (Duj.) Klebs, *Phacus curvicauda* Swir., *Ph. pleuronectes* (Ehr.) Duj., *Lepocinclis ovum* (Ehr.) Mink., *Strombomonas acuminata* (Schmarda) Defl. и др.

Следующей по величине является группа видов с дизъюнктивными ареалами, на территории Евразии и Америки - 33 вида (15,21%),

третья часть которых (11 видов - ,16%) широко распространены в Северной Америке: *Trachelomonas acanthostoma* Stokes, *T. pseudobulla* Swir., *Strombomonas volgensis* (Lemm.) Defl., *Phacus granum* Drez., *Astasia dangeardii* Lemm. и др.

Видов с ареалами, охватывающими отдельные участки в Евразии, Америке и Африке, - 16 (7,4%): *Trachelomonas globularis* (Awer.) Lemm., *T. raciborskii* Wolosz., *Euglena splendens* Dang., *E. mutabilis* Schmitz, *Phacus swirenkoi* Skv., *Petalomonas angusta* (Klebs) Lemm. и др. Для них характерны сильно дизъюнктивные ареалы.

Во флоре *Euglenophyta* региона только 7 видов (3,22%) с голарктическим типом ареала. Обычно такие виды, большей частью, не выходят за пределы умеренных зон Палеарктики как Старого, так и Нового Света: *Strombomonas tambovica* (Swir.) Defl., *Phacus nordstedtii* Lemm., *Khawkiea ocellata* (Khawk.) Jahn et McKibben и др. Незначительно также число видов с типами ареалов, охватывающих Среднеазиатские районы, т.е. территории, относящиеся к области Древнего Средиземноморья - 2 вида (1,0%). Сюда относятся виды с Туранским (*Euglena obtuso-caudata* I.Kissel.) и Туранско-Пригималайским (*Trachelomonas legatovii* (Skv.) Defl.) типами ареала.

В данном разделе приводится полная характеристика выделенных нами типов ареалов эвгленофитовых водорослей Средней Азии, а также списки видов отнесенных к определенному географическому элементу. Эти и другие материалы послужили нам основой для обсуждения вопросов современного состояния и генезиса флоры эвгленофитовых водорослей на данной территории.

4.5. Основные черты флорогенеза. Современное состояние и воссоздание истории формирования любой флоры должно рассматриваться на фоне палеогеографических и палеонтологических данных о видах, ее составляющих. Сведения о палеоальгологических находках эвгленофитовых водорослей очень скудны. В ископаемом состоянии эвгленофитовые встречаются крайне редко, а на территории Средней Азии в ископаемом виде они пока не обнаружены. В имеющейся литературе (Deflandre et Lenoble, 1948; Deflandre in Grasse, 1952; Основы Палеонтологии.., 1963; Попова, 1966) сообщается об остатках 9 таксонов, представителей родов *Trachelomonas* и *Phacus* из плейстоценовых битуминозных пород о-ва Мадагаскара и один вид из рода *Phacus* или *Lepocincilis* в породах эоценового возраста в Северной Америке. Обнаруженные ископаемые формы эвгленофитовых (не

определенных до вида) указываются также из меловых отложений Франции и Германии (Основы палеонтологии., 1963). Факт древности эвгленоид был недавно сообщен Г.К. Колбатом и Х.К. Гренфелем (Kolbath, Grenfell, 1995). По их данным, органические остатки из силурийских отложений (США), имеющие возраст более 400 млн. лет., возможно, состоят из пелликул эвгленоид.

Таким образом, учитывая, что ископаемые формы эвгленофитовых водорослей на территории Средней Азии не обнаружены, флорогенетические предположения, сделанные нами, имеют гипотетический характер. Обрисовка же истинной картины истории развития флоры эвгленофитовых на территории Средней Азии является одной из дальнейших задач нашей работы. Однако, обобщенные систематические, флористические и ботанико-географические данные об этих водорослях явились определенной предпосылкой для ряда заключений и выводов, сделанных нами при обсуждении генезиса флоры эвгленофитовых водорослей на территории Средней Азии.

Преобладание во флоре *Euglenophyta* Средней Азии видов с Евразийским типом ареала, особенно видов, ареал которых охватывает территории Западной Сибири, Кавказа и Китая, с одной стороны, и обилие бореального элемента в данной флоре, с другой, позволяет предположить большую роль аллохтонных элементов в формировании данной флоры, по-видимому, проникнувших из Западной Сибири, Кавказа и Китая. Об аллохтонном происхождении флоры эвгленофитовых Средней Азии свидетельствует также невысокий процент (1,0%) эндемичных видов. Число эндемичных таксонов из других групп водорослей также невелико в альгофлоре Средней Азии (Музафаров, 1965; Мельникова, 1975; Бут, 1975; Базова, 1978; и др.) и не превышает 1,5-2% видов флоры водорослей региона. Довольно интересным, с нашей точки зрения, является тот факт, что состав фауны водоемов Средней Азии также слабо представлен эндемиками (Гурвич, 1950, 1951, 1958, 1978; Берг, 1951).

Поскольку горная часть Средней Азии освободилась от моря раньше (неоген), чем ее равнинная часть (плиоцен-плейстоцен), то соответственно, можно предположить, что первичная флора эвгленофитовых могла формироваться здесь в озерах и пойменных водоемах рек горной части региона, а затем представители данной флоры, после окончательного отступления моря из Средней Азии (плиоцен-плейстоцен, ср. Айнемер и Ткачев, 1967; Равнины и горы., 1975; и др.), могли распространяться и на равнинной территории региона.

Флора *Euglenophyta* равнинных территорий Средней Азии могла существенно пополняться также за счет видов эвгленофитовых, мигрировавших из Западносибирской равнины и Кавказа (освободившихся от моря значительно раньше равнин Средней Азии, т.е. в среднем неогене). Об этом свидетельствует значительная доля общих видов эвгленофитовых водорослей равнинной части Средней Азии, Западной Сибири и Кавказа. По данным некоторых авторов (Возженникова, 1960; и др.), на нынешней территории западносибирской равнины в мезо-кайнозойское время наибольшего расцвета достигали диатомовые и кремневые жгутиковые водоросли. В мелководье этих озер, возможно, могли развиваться и эвгленофитовые водоросли, которые могли бы расселиться и на равнинах Средней Азии после плиоценово-плейстоценового отступления моря. В качестве переселенцев из Западной Сибири можно назвать следующие бореальные (*Trachelomonas pavlovskoensis* (Poljansk.) Popova, *Euglena sima* Wermel, *E. elenkinii* J. Poljansk, *Phacus dangeardii* Lemm., *Heteronema nebulosum* (Du.) Klebs и др.), неморальные (*Euglena satellites* Brasl.-Spect., *E. verrucularis* Proschk-Lavr.) виды и др. Интересным, с нашей точки зрения, фактом является довольно большое сходство систематического состава ископаемой пресноводной фауны Средней Азии с таковой в Западной Сибири (Основы палеонтологии.., 1963; и др.).

О генезисе флоры эвгленофитовых горной Средней Азии можно предположить следующее. Миграция эвгленофитовых на исследованную территорию Средней Азии происходила из Центральных и Восточных равнин Китая, флора которых пережила довольно длительную историю развития (об этом свидетельствует довольно высокий эндемизм флоры *Euglenophyta* - 19,3%), и из гор Южной Сибири. О высоком темпе миграции видов эвгленофитовых из Китая и Южной Сибири в Среднюю Азию говорят значительное сходство общего видового состава, а также конфигураций и типов ареалов большинства видов, обнаруженных в этих регионах. В этой связи заслуживает внимания нахождение в водоемах Средней Азии бореальных видов, таких как *Trachelomonas silvatica* Swir., *Strambomonas planctonica* (Wolosz.) Popova, *Astasia elongata*, *Heteronema nebulosum* и др., бореально-монтанных: *Trachelomonas granulata*, *Heteronema medusae* Skv. sens. Popova, *Notosolenus orbicularis* Stokes и др. и неморальных: *Trachelomonas allia* Drez., *Euglena hemichromata* Skuja, *Lepocinctis autumnalis* Chu и др., широко распространенных и обычных для водоемов Китая и Сибири.

Современная флора эвгленофитовых водорослей, как уже отмечалось, является чисто континентально-пресноводной, так как их представителей нет в ныне существующих морях и океанах. Допустить, что современные солоноватоводные формы *Euglenophyta* Средней Азии являются прямыми остатками древней морской флоры этих водорослей, проблематично, так как остатки этого моря в различных впадинах геосинклиналии Средней Азии в то время были слишком пересоленными и, может быть, по этой же причине они могли быть даже "мертвыми лагунами". По нашему мнению, эти пересоленные водоемы стали более или менее благоприятными для развития эвгленофитовых водорослей после некоторого опреснения их атмосферными осадками или речными водами, возникшими, как известно, в горах Средней Азии в неогене. Именно к таким, уже немного опресненным, водоемам могли приспособляться некогда прибрежно-морские формы *Euglenophyta*. Таким образом, возникновение современных солоноватоводных форм флоры *Euglenophyta*, часто обнаруживаемых в прибрежно-морских акваториях, мы считаем явлением вторичным.

В мировом фитопланктоне эвгленофитовые не могли достичь расцвета из-за слабой конкурентоспособности, они могли очень легко стать добычей зоопланктофагов и, очевидно, единственное убежище они могли найти в прибрежье мирового океана, с наиболее подходящей экологической нишей (укрытия от планктофагов или от ярких солнечных лучей, места, более богатые органикой, образованной остатками литоральной макрофитной растительности, и т. д.).

ГЛАВА 5. МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЭВГЛЕНОФИТОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ.

Под изменчивостью мы понимаем способность организмов изменяться во времени и пространстве (Плохинский, 1966; Кондратьева, 1989). В нашей работе принята классификация изменчивости по Э. Майру (1968; ср. Паламарь-Мордвинцева, 1982). Проведенное нами исследование изменчивости морфологических признаков у эвгленофитовых водорослей выявило ряд особенностей как индивидуальной, так и групповой изменчивости этих водорослей в природных популяциях.

5.1. Основные признаки эвгленофитовых водорослей и их таксономическое значение. Эвгленофитовые имеют отчетливые морфологические признаки и современная их таксономия базируется в основном на внешних и некоторых внутренних морфологических признаках. Мор-

Фологические признаки эвгленофитовых разделяются на таксономические и диагностические. Каждый из этих признаков имеет разную степень важности. Для систематики этих водорослей (а в большинстве случаев и для диагностики) важное значение имеют форма и размеры клеток, орнаментация домиков, строение хлоропластов и др. В данном подразделе приводятся описания и ультраструктура основных морфологических признаков эвгленофитовых водорослей (форма, длина, ширина клеток, домиков, горлышка, строение хлоропластов, пиреноидов, орнаментация домиков и т.д.) по литературным и оригинальным данным. Отмечается значимость каждого признака и учет изменчивости размерных признаков в таксономии и диагностике эвгленофитовых водорослей.

5.2. Индивидуальная изменчивость размерных признаков эвгленофитовых водорослей. Вопросы внутривидовой индивидуальной изменчивости морфологических признаков представителей *Euglenophyta* в природных локальных популяциях не обсуждались по настоящее время, хотя факты морфологического разнообразия их видов отмечены во многих работах, основанных на материалах, собранных в природе. Изучение внутривидовой изменчивости размерных признаков (длина, ширина клеток и диаметр домиков) модельных видов эвгленофитовых водорослей (*Trachelomonas volvocina*, *T. hispida*, *Euglena deses*, *Phacus pleuronectes*, *Lepocinclis ovum* и др.) (Хисориев, 1995в) в природных популяциях показало, что каждая локальная популяция исследованного вида по размерным признакам статистически достоверно отличается от других популяций того же вида. Было установлено, что степень внутривидовой индивидуальной изменчивости размерных признаков разных видов была разной: наибольшей вариабельностью отличается длина, а наименьшей - ширина клеток (Хисориев, 1995в). Результаты изучения 32 популяций вышеперечисленных видов показали, что все исследованные нами таксоны подвержены разной степени изменчивости их размерных признаков. Различия между локальными популяциями этих видов статистически достоверны и наиболее существенны между локальными популяциями, расположенными на разных высотах над уровнем моря и обитающих в разных местообитаниях. Изученные виды характеризуются значительной модификационной изменчивостью формы, размеров, структуры домиков, горлышка (для представителей р. *Trachelomonas*), и все морфологические отклонения должны входить в диагностическую характеристику каждого таксона. Изучение диапазона изменчивости необходимо для определения специ-

фики вида этих водорослей. Различия в изменчивости размерных признаков эвгленофитовых водорослей проявляются особенно отчетливо при сопоставлении географически отдаленных популяций.

5.3. Географическая изменчивость размерных признаков эвгленофитовых водорослей.

Географическая изменчивость размерных признаков у эвгленофитовых водорослей до сих пор не была исследована. Нами изучена географическая изменчивость размерных признаков видов родов *Trachelomonas*, *Euglena*, *Phacus* и *Lepocinclis*. У рода *Trachelomonas* была изучена изменчивость длины, ширины (для *T. hispida*, *T. caudata*) и диаметра (для *T. volvocina*) домиков особей видов, широко распространенных в различных типах водоемов. Изучение изменчивости размерных признаков исследованных видов трахеломонад в природных локальных популяциях показало, что длина, ширина и диаметр домиков статистически достоверно отличаются в географически отдаленных популяциях; наибольшей вариабельностью среди размерных признаков у трахеломонад отличается длина, а наименьшей — ширина домиков; популяции трахеломонад из Украины характеризовались более крупными размерами особей, чем популяции из Израиля и Таджикистана; пять популяций *T. volvocina*, обнаруженные в Таджикистане на разных высотах, по среднеарифметическим значениям размерных признаков образуют две группы популяций, дискретно отличающихся между собой диаметром домиков. По данному признаку отчетливо выделяются группы равнинных и высокогорных популяций данного вида.

У рода *Euglena* изучена изменчивость длины и ширины клеток двух видов: *E. deses* (5 популяций) и *E. spirogyra* (2 популяции). Здесь, как и в случае с представителями рода *Trachelomonas*, особи видов *E. deses* и *E. spirogyra* в популяциях из Таджикистана оказались меньшими (длина и ширина клеток), чем особи этих же видов из Украины. Отличия между отдельными популяциями *E. deses*, обнаруженными в одном ботанико-географическом районе и в сходных условиях обитания, были высокодостоверны по длине и ширине клеток; размерные признаки *E. deses* в исследованных нами популяциях коррелировали с плотностью популяции данного вида.

У родов *Phacus* и *Lepocinclis* изучена изменчивость длины и ширины клеток *Ph. pleuronectes* (6 популяций) и *Ph. curvicauda* (2 популяции) и *L. ovum* (3 популяции), обнаруженных в различных типах водоемов Таджикистана, Украины, Вьетнама и Индонезии. В общем, изучение восьми локальных популяций видов *Phacus* и трех по-

пуляций *Lepocinctis* показали, что они по среднеарифметическим значениям длины и ширины клеток как в географически отдаленных регионах, так и на различных высотах одного ботанико-географического региона отличаются между собой с высокой степенью достоверности. Здесь, как и представители родов *Trachelomonas* и *Euglena*, особи в популяциях *Ph. pleuronectes* из Украины оказались крупнее, чем особи *Phacus* в популяциях из Таджикистана и Индонезии.

Все размерные признаки исследованных таксонов эвгленофитовых водорослей подвержены географической изменчивости. Изменчивость этих признаков в каждой популяции одного и того же вида имеет разную степень. Полученные результаты свидетельствуют о том, что таксоны *T. volvocina*, *Ph. pleuronectes* и *E. deses* являются политипичными видами. В наших примерах, их популяции в горном массиве Таджикистана по размерным признакам особей распадаются на явно отличимые группы популяций. Мы, как и Г.М.Паламарь-Мордвинцева (1982), изучавшая десмидиевые водоросли, каждую такую группу можем охарактеризовать как географическую расу или подвид, так как отличающий их признак присутствует более чем у 75% особей. В большинстве из рассмотренных нами примеров (особенно у представителей родов *Trachelomonas* и *Phacus*) размерные признаки эвгленофитовых показали постепенное их изменение в зависимости от высоты над уровнем моря. Следовательно, в отличие от десмидиевых, географическая изменчивость диаметра домиков у *T. volvocina* и длины клеток у *Ph. pleuronectes* коррелировала с климатическим градиентом и представляет собой геоклину. Изменчивость размерных признаков у *E. deses* не коррелировала ни с высотой местности над уровнем моря, ни с характером биотопа, что свидетельствует о независимом характере изменчивости его размерных признаков от указанных факторов. Как показали наши исследования, они коррелировали с плотностью популяций данного вида, т.е. с биотическим фактором. Следовательно, изменчивость признаков данного вида представляет собой экоклину.

5.4. Вид у эвгленофитовых водорослей. Объем и критерии вида у *Euglenophyta* не обсуждались среди ботаников-альгологов, изучавших данную группу водорослей (Deflander, 1926; Huber-Pestalozzi, 1955; Попова, 1955, 1966; Попова и Сафонова, 1976; Асаул, 1975; Сафонова, 1987 а, б; Ветрова, 1980, 1986а, б, 1993; и др.). Неясны по сей день структура и объем вида, а также статус внутривидовых категорий у этих водорослей. В связи с этим, вполне опреде-

ленные таксоны зачастую одними авторами признаются как виды, другими - как разновидности, а третьими - как формы.

Обсуждая понятие "вид" у низших водорослей, В.И.Полянский (1956) справедливо указывает на невозможность простого механического перенесения того, что нам известно о виде у высших организмов, на организмы низшие, представляющие совершенно разные этапы органической эволюции, и ограничивается следующими критериями вида у низших водорослей: 1) морфологические признаки и амплитуда их изменчивости в связи с межвидовым гиатусом; 2) географический и экологический критерии; 3) тип размножения. Правильность предложенных В.И.Полянским вышеперечисленных критериев вида в дальнейшем нашла свое подтверждение у ряда исследователей, монографически разработавших отдельные таксономические группы водорослей (Петров, 1967; Масюк, 1973; Макарова, 1974; Паламарь-Мордвинцева, 1982, 1991; Кондратьева, 1989; Царенко, 1996). Развивая идеи В.И.Полянского (1956) и А.В.Топачевского (1962), эти авторы при разработке понятия вида у водорослей учитывают также эколого-физиологический, биохимический (Масюк, 1973), популяционный (Паламарь-Мордвинцева, 1982; Кондратьева, 1989;) и морфолого - географический (Масюк, 1973; Паламарь-Мордвинцева, 1982, 1991; Царенко, 1996) критерии вида.

Со времени описания первых родов и видов эвгленофитовых (Ehrenberg, 1830) прошло более 160 лет и к настоящему времени описано 1036 видов этих водорослей. Описание видов эвгленофитовых в начальные периоды основывалось на отдельных или нескольких морфологических признаках. В связи с этим вопрос о естественных группах видов или их родстве внутри рода у эвгленофитовых оставался неясным. Так, Р.Дрежепольский (Drezepolski, 1925), а затем и Д.О. Свиренко (1938) располагали виды внутри родов в алфавитном порядке, хотя еще в 1926 г. протистологом Г. Дефландром (Deflandre, 1926) была сделана первая попытка создания естественной системы рода *Trachelomonas*, основанная на нескольких морфологических признаках, таких как длина, ширина и орнаментация домиков, наличие горлышка, заднего отростка и т.д. В этой же работе Г. Дефландер обращает внимание на изменчивость размерных признаков (длина и ширина домиков) некоторых трахеломонад (*Trachelomonas varians* Defl., *T. hispida*, *T. bernardinensis* Visher), что имело важное значение в познании внутривидовой изменчивости этих водорослей. К сожалению, его начинания в этом направлении не нашли

своего продолжателя.

Таким образом, вид рассматривался эвгленологами как многообразие форм, объединенных по одному или нескольким морфологическим признакам. Так, Е.Балех (Balech, 1944), затем В.Конрад и Л.Мил (Conrad et Meel, 1952), Т.Г.Попова (1955), на примере р. *Trachelomonas*, разделили его на две секции по наличию или отсутствию воротничка (горлышка). В каждой секции авторы расположили виды по родственным связям, хотя объем видов рода оставался крайне неоднородным. Многие сильно изменчивые и полиморфные виды, такие, например, как *Trachelomonas abrupta* Swir., *T. armata* (Ehr.) Stein, *T. conica* Playf., *T. curta* Da Cunha, *T. hispida*, *T. volvocina* и др., характеризующиеся сильной внутривидовой индивидуальной морфологической изменчивостью, включали много разновидностей и форм, отличающихся лишь по одному и то не постоянному размерному признаку, что превратило их в гигантские виды. Так, *T. abrupta* содержал 7 разновидностей и две формы, *T. armata* - 10 разновидностей и 4 формы, *T. hispida* - 12 разновидностей и три формы, *T. volvocina* - 8 разновидностей и 7 форм и др. (Deflandre, 1926; Свиренко, 1938; Huber-Pestalozzi, 1955; Попова, 1955; Smith, 1955; Fott, 1959; и др.). Несколько позже Т.Г.Попова (1966), Т.Г.Попова и Т.А.Сафонова (1976) пришли к верному заключению, что ряд описанных разновидностей и форм у полиморфных видов эвгленофитовых являются не чем иным, как простыми модификациями, и сделали соответствующие преобразования. Позже К.Стармах (Starmach, 1983), признавая верными большинство переименований, произведенных Т.Г.Поповой (1966) и Т.Г.Поповой и Т.А.Сафоновой (1976), все же для некоторых из них (например, *Trachelomonas armata* var. *longa* Dang., *T. hispida* f. *punctata* Lemm. и др.) оставляет прежние названия, не выражая ясно свою позицию.

Наличие разных способов питания (авто-, мезо- и гетеротрофное), чрезвычайное морфологическое разнообразие и изменчивость признаков (см. выше), уровень организации (строение хлоропластов, наличие у некоторых видов палочковидной органеллы, разнообразная орнаментация домиков и т. д.) свидетельствуют о том, что виды эвгленофитовых неравноценны.

Морфологические критерии вида эвгленофитовых. Как нами уже отмечалось, современная таксономия эвгленофитовых водорослей базируется в основном на внешних размерных морфологических признаках и строении некоторых внутриклеточных органелл особей. Прове-

денные нами исследования размерных признаков и их изменчивости в природных популяциях видов эвгленофитовых показали их важное значение в таксономии этих организмов и, особенно, при разграничении видовых и внутривидовых рангов.

Биологический критерий. Размножение. Подавляющее большинство эвгленофитовых размножаются бесполом путем (агамно) и лишь у единичных видов: *Scytomonas subtilis* Dobel = *S. pusilla* Stein (Dobel, 1908,) и *Euglena* spp. (Beicheler, 1937) известен гологамный, а у вида *Phacus pyrum* и *Hyalophacus ocellatus* Pringsh. = *Ph. pleuronectes* var. *hyalinus* Klebs - автогамный половой процесс (Krichenbauer, 1937; Leedale, 1962). Детали полового и бесполого размножения эвгленофитовых водорослей в сравнительно-систематическом плане изучены недостаточно. Однако, для таксономических целей можно привлечь особенности жизненного цикла этих водорослей, имеющие две основные формы: продолжительно подвижное и временно неподвижное пальмеллевидное состояние. В связи с тем, что вегетационный период у эвгленофитовых водорослей происходит в подвижном монадном состоянии, сравнительно-систематическое изучение их должно основываться именно на этом цикле.

Физиолого-биохимические особенности. Физиология клеток и ее биохимический состав у эвгленофитовых водорослей изучены на примере нескольких видов: *Euglena viridis*, *E. gracilis*, *E. mutabilis* Schmitz, *E. pisciformis*, *Astasia longa* Pringsh. (Зайцева и Шанина, 1976; Евдакимов, Маслов, 1987; Исмаилходжаев, 1987; Исмаилходжаев и др., 1987; Neumann, Hertel, 1994; Lin et al., 1994; Takenaka et al., 1995; Ono et al., 1995; и др.), что недостаточно для привлечения их в таксономических целях.

Географический критерий. Подавляющее большинство видов эвгленофитовых водорослей приурочены к определенным географическим регионам и различаются размерами своих ареалов. В настоящее время представление об особом ареале как объективном признаке вида у многих групп водорослей можно считать доказанным (Ширшов, 1982; Петров, 1967; Масюк, 1973; Макарова, 1974; Паламарь-Мордвинцева, 1982, 1991; Беклемишев, 1986; Garcia, 1990; Царенко, 1996; и др.).

Закономерности географического распространения проявляются довольно отчетливо и у многих видов эвгленофитовых водорослей. Так, наряду с широкораспространенными плурирегиональными видами (*Trachelomonas volvocina*, *T. intermedia*, *T. hispida*, *Euglena viridis*, *E. deses*, *Phacus pleuronectes*, *Ph. acuminatus*, *Lepociclis*

овит и др.), обнаруженными на четырех-пяти континентах земного шара, известно много видов с узкоэндемичными ареалами. Так, *Trachelomonas americana* Lemm., *T. flava* Palmer, *Euglena antefossa* Johnson, *E. breviflagellum* Prescott et Goidics и др. обнаружены лишь на территории США, *T. chlamydochora* Nygaard - в Дании, *T. coronetta* (Playf.) Defl., *T. elliptica* (Playf.) Defl., *Strombomonas australica* (Playf.) Defl., *E. pusilla* Playf. - в Австралии, *T. gordienkoi* Popova, *E. slavjanskiensis* Proschk.-Lavr. - в Украине, *T. chodatii* Kuffer et Conrad, *T. lilloensis* Conrad - в Бельгии, *T. hamelii* Van Oye - в Конго, *T. decorata* (Skv.) Defl., *T. inflata* Skv. - в Китае, *T. legatovii*, *E. obtuso-caudata* - в Средней Азии и др. Некоторые узкоэндемичные, морфологически близкие виды, такие как *Trachelomonas nadsonii* Skv. (Северо-Восточный Китай), *T. dastugei* Balech (Аргентина) и др., имеют несовмещающиеся и неперекрывающиеся ареалы.

Исходя из вышеизложенного, можно заключить, что большинство морфологических признаков являются родо- и видоспецифичными (форма клеток, домиков, хлоропластов, пиреноидов, структура клеточных покровов). Размеры клеток, орнаментация домиков, наличие или отсутствие горлышка, строение и число пиреноидов должны быть использованы в таксономии на уровне видов и внутривидовых рангов. Для систематики (а в большинстве случаев и для диагностики) эвгленофитовых водорослей (на уровне видовых и внутривидовых рангов) важное значение имеет также учет изменчивости формы, размеров клеток, орнаментации домиков в природных популяциях. Использование густоты точек, щетинок и места их расположения на домиках как таксономических признаков на уровне видов у рода *Trachelomonas*, учитывая их чрезвычайное варьирование, следует считать необоснованным. Как наши, так и литературные данные свидетельствуют о том, что виды у эвгленофитовых водорослей неравноценны, политипичны и можно разделить их на два типа: 1) клональные виды, состоящие из: а) одноклональных и б) многоклональных популяций; 2) смешанные виды (состоящие из форм, возникших, очевидно, при половом процессе, а затем размножающихся вегетативно). Следовательно, в систематике эвгленофитовых следует применять морфолого-географический политипический стандарт вида. Для этих водорослей мы принимаем следующие внутривидовые категории: подвид, разновидность и форма. Категория "подвид" раньше не употреблялась эвгленологами. Наши исследования географической изменчивости размерных

признаков эвгленофитовых водорослей на примере видов родов *Trachelomonas*, *Euglena*, *Phacus* и *Lepocinctis* (Хисориев, 1995в) показывают, что у них существуют географически обособленные группы популяций одного вида, представляющие собою подвиды. Эти группы популяций различаются морфологически и обладают определенным сплошным или дизъюнктивным ареалом. Обнаружение подвидов у выше-названных видов эвгленофитовых позволяет нам предположить наличие таковых у многих видов этих водорослей, и, вслед за Г.М.Паламарь-Мордвинцевой (1982, с. 172), изучавшей десмидиевые водоросли, трактуем подвид как совокупность популяций одного вида, отличающихся морфологически и обитающих в одном из подразделений видового ареала. Мы считаем также, что общее определение вида, охватывающее все формы жизни на Земле, данное К.М.Завадским (1968, с. 210), вполне приемлемо и для эвгленофитовых водорослей.

ГЛАВА 6. ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ EUGLENOPHYTA И ОСНОВЫ ИХ КЛАССИФИКАЦИИ

6.1. Положение эвгленофитовых водорослей в системе живых организмов. Хотя эвгленофитовые водоросли изучаются уже более 160 лет, однако до сих пор среди ботаников и зоологов идет оживленный спор относительно положения и истинного номенклатурного статуса этих водорослей в системе живых организмов. Зоологи (Догель и др., 1962; Натали, 1975; Крылов и др., 1980; Серавин, 1980, 1984; Догель, 1981; Маргелис, 1983; Doughty, 1993; Jones et al., 1995; и др.) считают их животными, а ботаники (Pascher, 1931; Fritsch, 1935; Smith, 1955; Huber-Pestalozzi, 1955; Fott, 1959; Попова, 1966; Bourrelly, 1970; Попова и Сафонова, 1976; Silva, 1980; Starmach, 1983; Ветрова, 1986а, б, 1993; и др.), напротив, приводят веские доказательства в пользу растительной природы эвгленофитовых.

О растительной природе *Euglenophyta* свидетельствуют также биохимические данные и физиологические свойства их представителей (Барашков, 1972; Шанина и др., 1973; Зайцева и Шанина, 1976; The biology of *Euglena*., 1982; Rosetti et al., 1989; Lambardo et al., 1989; Пастушенко и др., 1990; Brandt et al., 1991; Ortiz, 1992; Ma Lan et al., 1992; Ultrastrucruca of Microalga., 1993; Edjlali et al., 1993; Saidha et al., 1993, 1994; Galland, 1994; Gerber et al., 1995; и др.). В этих исследованиях сделано заклю-

чение, что по типу ДНК, пигментному составу хлоропластов, а также химическому анализу геномов эвгленофитовые водоросли являются организмами растительной природы.

В зоологической литературе, кроме традиционно-механического включения эвгленофитовых водорослей в систему животного царства, иных аргументов мы не находим. Как отмечает Л. Н. Серавин (1984, с. 98), "Зоологи рассматривают окрашенных жгутиконосцев (хотя практически мало занимаются их изучением), как свои объекты, не обращая внимания на ботаников".

В последнее время появился ряд работ, посвященных ультраструктуре жгутикового аппарата отдельных видов эвгленофитовых водорослей, на основании которых сделано заключение о родстве эвгленид с кинетопластидными зоофлагеллатами (Kivic, Walne, 1984; Walne, Dawson, 1993; O'Kelly, 1993; Ultrastructure of Microalgae... 1993; и др.). По мнению этих авторов, эвглени и кинетопластиды имеют общего предка и по сходству ультраструктуры жгутикового аппарата допускают объединение эвгленид и кинетопластидных флагеллат в одну суперфилу - *Euglenozoa* (ср. Масюк, 1994). Однако, отличительной чертой кинетопластидных зоофлагеллат, послужившей для выделения их в отдельный отряд *Kinetoplastidea* в классе *Zoomastigina*, является наличие у основания их жгутиков особой сферической формы образования - кинетопластида, представляющего собой митохондрию, несущую ДНК (Полянский, 1987). Как известно, в клетках современных эвгленофитовых имеется вполне сформированная митохондрия и нет подобного кинетопластиде сферического образования.

Наличие структурно оформленного фотосинтетического аппарата (хлоропласта) и других внутриклеточных органелл, отсутствующих в клетках кинетопластидных зоофлагеллат, резко отличает эти организмы друг от друга и нет основания лишь по некоторому сходству жгутикового аппарата объединять их в один отдел. Кинетопластиды ведут, главным образом, паразитический образ жизни и по большинству морфо-физиологических особенностей (Полянский, 1987) резко отличаются от эвгленофитовых водорослей, подавляющее большинство которых являются фотоавтотрофными организмами.

Конечно, в мире живых организмов наиболее резкая грань проходит не между растениями и животными, а между организмами, клетки которых содержат ядра, и теми, которые лишены их (Майр и др., 1981). Однако, большинство фактов свидетельствуют, что эвгленофитовые находятся, несомненно, ближе к растительным организмам,

нежели к животным, поэтому не только методологически, но и теоретически будет неверным их включение в зоологическую систему.

6.2. Филогенетические связи *Euglenophyta*. Как уже отмечалось (см. 4.5), прямых доказательств, свидетельствующих о времени появления эвгленофитовых водорослей на Земле, нет. Ввиду высокоорганизованности современных форм эвгленофитовых и наличия у них, как и у других одноклеточных жгутиковых водорослей (вольвоксовых, динофитовых, криптофитовых, рафидофитовых, золотистых и др.), сложноустроенного жгутикового аппарата и других внутриклеточных органелл (ядро и митохондрии с двойными мембранами, аппарат Гольджи, хлоропласты и др.) можно предположить довольно раннее происхождение первичных (исходных) их форм на Земле, прошедших затем длительный путь развития.

Вопрос о происхождении эвгленофитовых водорослей рассматривается в настоящее время с точки зрения двух основных теорий: автогенной - путем постепенной эволюции от гетеротрофных предков и эндосимбиотической - от первичных зеленых водорослей. Как известно, в отличие от высших растений, зеленых и красных водорослей, хлоропласты которых окружены двухмембранным слоем, хлоропласты эвгленофитовых окружены трехслойной мембраной. Хлоропласты желтозеленых, золотистых, динофитовых и других водорослей, имеющих желто-коричневый пигмент, окружены четырехслойной мембраной. По мнению С.П.Гиббса (Gibbs, 1978), хлоропласты эвглен могли возникнуть из эндосимбиотической зеленой водоросли. Зеленые водоросли, по его предположениям, могли приобрести хлоропласты из симбиотической прокариотной водоросли. Затем, в процессе эволюции одноклеточная зеленая водоросль могла внедриться в тело жгутикового организма и образовать симбионтный организм. Ученый допускает, что хлоропласт *Euglena* мог, таким образом, возникнуть в результате прогрессирующего распада клеточного покрова, ядра, митохондрий, аппарата Гольджи, рибосом эндосимбиотической зеленой водоросли, и наружная мембрана хлоропласта эвглены развивалась из плазмалеммы симбиотической водоросли.

Мнение С.П.Гиббса относительно симбиогенного происхождения хлоропластов поддерживают ряд авторов (Stewart, Mattox, 1975; Gibbs, 1978; Walne, 1980; Маргелис, 1983; Ветрова, 1986а, б, 1987; и др.). Однако, по данным А.Л.Шарифа с соавторами (Sharief et al., 1989), третья мембрана в хлоропластах эвгленофитовых образована не от наружной мембраны хлоропласта симбионта, как считают

традиционно, а из одной стенки эндоплазматической сети, которая плотно прилегает к наружной мембране оболочки хлоропласта, что создает впечатление существования вокруг хлоропласта трехмембранной системы. Это предположение подтверждается сходством белков (на молекулярном уровне) внешней (третьей) мембраны хлоропластов эвглен (*Euglena gracilis*) с белками эндоплазматической сети (Scharief et al., 1989).

По справедливому мнению С. Д. Шварцбаха (Schwartzbach, 1990), эвглены являются одними из организмов, у которых развилась способность быстро изменять набор ферментов в качестве реакции на изменение наличия доступных питательных веществ, и эта способность не могла не отразиться на биогенезе хлоропластов, митохондрий и микротел у этих организмов. Хотя данные молекулярной биологии свидетельствуют в пользу предположения эндосимбиотической природы митохондрий и пластид, однако не должна быть отброшена и теория компраментализации, согласно которой имела место постепенная прогрессивная эволюция от прокариот к эукариотам без явления эндосимбиогенеза (Lemoigne, 1995).

Таким образом, существующие ныне данные не позволяют принять теорию симбиогенеза в качестве основы для пересмотра путей возникновения и эволюции эвгленофитовых водорослей.

Поддерживая точку зрения Д. К. Зерова о самостоятельности *Euglenophyta* как отдельной филы эукариотических организмов, З. И. Ветрова (1986а, б) считает предками современных эвгленофитовых первичные гетеротрофные эукариоты. По ее мнению, длительное историческое развитие этих организмов шло по двум основным направлениям. Одно из них, вследствие дальнейшего усовершенствования организации клеток, привело к появлению современных фототрофных и производных от них сапрофитных представителей порядка *Euglenales*, второе (в результате нарастания специализации примитивных гетеротрофов, связанной с реорганизацией воспринимающего аппарата) привело к возникновению первичных голозойных форм с узкоспециализированным типом питания, из которых образовались высоко организованные современные представители порядка *Peranematales*.

Изучая ультраструктуру жгутиков, стратегию питания, а также возможные взаимоотношения этих критериев в процессе эволюционного развития *Euglenophyta*, П. Л. Вальне и Н. С. Даусон (Walne, Dawson, 1993а, б; Dawson, Walne, 1994) предлагают иную схему эволюционного развития *Euglenophyta*. В основу этой схемы помещены примитивные

фаготрофные (осмотрофные) эвгленоидные водоросли из порядков *Sphenomonadales* и *Heteronematales*, разделяющихся на две ветви. Первую ветвь составляют примитивные осмотрофные эвглены - *Eutreptiales* - *Distigma*, а вторую - фотоавтотрофные эвглены - *Eutreptiales* - *Eutreptia*, *Eutreptiella*. Первая ветвь - *Eutreptiales* - *Distigma* заканчивается группой *Rhodomonas* и *Menoidium*. Вторая ветвь - *Eutreptiales* - *Eutreptia*, *Eutreptiella* дает начало продвинутым эвгленоидным водорослям из родов *Euglena*, *Trachelomonas*, *Lepocinclis*, *Phacus*, *Strombomonas*, *Colacium*. Из последних происходят три группы эвгленоид, утративших хлоропласты - эндозойные (*Euglenosoma*, *Euglenomorpha*) и две группы вторично осмотрофных эвгленоидных водорослей. Наше мнение совпадает с мнением этих авторов о том, что первичные эвгленоиды были безжгутиковыми фаготрофными организмами, возникшими, возможно, от предковых форм с двумя гетеродинамичными жгутиками. Главной эволюционной тенденцией древних эвгленоид была редукция вентрального жгутика с соответствующими изменениями его субструктуры параллельно со сменой способа их питания от фаготрофии до фототрофии.

6.3. Классификационные схемы *Euglenophyta*. В данном подразделе даются описания классификационных схем эвгленологов, начиная от Г.Клебса (Klebs, 1883, 1893) и кончая З.И.Ветровой (1986а, б). Делается следующее заключение: 1) эвгленофитовые (*Euglenophyta*) всеми исследователями признаются отдельной филой растительного мира; 2) внутри отдела выделяется один класс *Euglenophyceae*; 3) большинством авторов *Euglenophyta* подразделяется на два порядка: *Euglenales* и *Peranematales*; 4) основными критериями при классификации *Euglenophyta* большинством авторов признаются тип питания, форма клеток, число жгутиков, степень метаболизма, наличие палочковой органеллы и строение хлоропластов.

6.4. Некоторые спорные вопросы системы *Euglenophyta*. Принятая классификация. Несмотря на многочисленные исследования, посвященные изучению эвгленофитовых, некоторые вопросы систематики этих водорослей являются спорными, среди них наиболее существенными являются следующие: 1) положение родов *Eutreptia* Perty, *Distigma* Ehr. и *Colacium* Ehr. и выделение их в особые семейства; 2) самостоятельность семейства *Astasiaceae* Klebs, *Menoidiaceae* Hollande, *Cyclidiopsidaceae* и рода *Monomorpha* Mereschk.; 3) объем порядка *Peranematales*. В данном подразделе обсуждается мнение разных исследователей эвгленофитовых водорослей, а также из-

лагаются собственные взгляды относительно объема и ранга вышеперечисленных таксономических категорий. Принятая нами система *Euglenophyta* включает один класс, два порядка и шесть семейств (см. ниже). Класс *Euglenophyceae* разделен нами на два порядка (*Euglenales* и *Peranematales*). В основу их выделения положен тип питания. Порядок *Euglenales* включает три семейства, выделенных на основании следующих критериев: число жгутиков и тип питания.

Объем порядка *Peranematales* эвгленологи принимают по-разному. Так, Б. Шуссниг (Schussnig, 1957) в порядок *Peranematales* включает лишь одно семейство *Peranemataceae*, Б. Фотт (Fott, 1959) вначале выделяет в составе перанемовых четыре семейства (*Peranemataceae*, *Anisonemataceae*, *Petalomonadaceae* и *Rhizaspidaeceae*), а затем (Fott, 1967), следуя Е. Г. Прингсгейму (Pringsheim, 1963), исключает из состава перанемовых семейство *Rhizaspidaeceae*. Позже Т. Г. Попова и Т. А. Сафонова (1976), принимая во внимание работы Дж. Миньо (Mignot, 1967), включают в данный порядок семейство *Scytomonadaceae*. Объем данного порядка у К. Стармаха (Starmach, 1983) совпадает с принятым Т. Г. Поповой и Т. А. Сафоновой (1976). В общем, принимая классификацию эвгленофитовых Б. Фотта (Fott, 1959), З. И. Ветрова (1980) в порядке *Peranematales* оставляет лишь два семейства: *Peranemataceae* и *Petalomonadaceae*. Семейство *Anisonemataceae* объединяется ею с *Peranemataceae*, *Scytomonadaceae* — с семейством *Petalomonadaceae*, а *Rhizaspidaeceae* вовсе исключается из состава эвгленофитовых водорослей. Однако правы были Б. Фотт (Fott, 1959), Т. Г. Попова, Т. А. Сафонова (1976) и К. Стармах (Starmach, 1983), считавшие *Rhizaspidaeceae* как самостоятельное семейство в порядке *Peranematales*. Представители данного семейства, как и другие эвгленофитовые, в качестве запасящего продукта накапливают парамилон, что свидетельствует об их принадлежности к данной группе водорослей. Появление ризоподиев вместо жгутиков у них объясняется, по-видимому, вторичностью появления данного органа как рудиментарного в связи с вторичным упрощением этих организмов в процессе их регрессивной эволюции.

Таким образом, в ряде классификаций эвгленофитовых водорослей, включая и наиболее поздние системы (Попова, 1966; Попова и Сафонова, 1976; Starmach, 1983; Ветрова, 1986а), нет определенных мнений об общем количестве родов и положении многих родов (например, *Mereschkowskiella* Skv., *Kolbeana* Skv., *Paradinemula* Monch., *Helikotropis* Pochm., *Clautriavia* Massart и др.) (Попова, 1966;

Bourrelly, 1970 и др.) в системе *Euglenophyta*.

Так, по данным Т.Г. Поповой (1966), отдел *Euglenophyta* включает в себя 54 рода, а по З.И. Ветровой (1989) - 58 родов. Однако при построении собственных систем эвгленофитовых эти авторы включают либо 33 рода (Попова, 1966; Попова и Сафонова, 1976), либо 30 (Ветрова, 1986а). По мнению других исследователей (Huber-Pestalozzi, 1955; Bourrelly, 1970; Starmach, 1983), отдел *Euglenophyta* включает более 40 родов, исключая паразитические формы.

Исходя из вышеизложенного и принимая за основу классификацию эвгленофитовых Б. Фотта (Fott, 1959), учитывая некоторые изменения, внесенные П. Буррелли (Bourrelly, 1970), К. Стармахом (Starmach, 1983) и З.И. Ветровой (1986 а), мы принимаем следующую систему эвгленофитовых водорослей:

Отдел EUGLENOPHYTA

Класс EUGLENOPHYCEAE

Порядок EUGLENALES Butschlii, 1883

Семейство EUTREPTIACEAE Hollande, 1942

Роды :Eutreptia Perty, 1852

Distigma Ehr., 1838

Euglenosoma Davis, 1947

Euglenamorpha Wenrich, 1924

Hegneria Brumpt et Lavier, 1924

Mereschkowskiella Skv., 1958

Distigmopsis Hollande, 1942

Семейство EUGLENACEAE Klebs, 1893

Роды :Trachelomonas Ehr., 1833

Strombomonas Defl., 1930

Euglena Ehr., 1830

Lepocincis Perty, 1849

Phacus Duj., 1841

Cryptoglena Ehr., 1831

Ascoglena Stein, 1878

Colactium Ehr., 1833

Khawkinia Jahn et McKibben, 1937

Astasia Ehr. emend. Duj., 1833, 1841

Cyclidiopsis Korsch., 1917

Euglenopsis Klebs, 1893

Etreptiella Da Cunha, 1913

Kolbeana Skv., 1966

Parmidium Christen, 1962

Helicotropis Pochmann, 1955

Семейство MENOIDIACEAE Hollande, 1942

Роды: *Gyropaigne* Skuja, 1939

Rhabdomonas Fres., 1858

Menoidium Perty, 1852

Menoidiomonas Skv., 1958

Порядок PERANEMATALES Klebs, 1892

Семейство PERANEMATACEAE Klebs, 1892

Роды: *Peranema* Duj., 1841

Heteronema Duj. emend Stein, 1841, 1878

Dinematomonas Silva, 1960

Jeningsia Schaeffer, 1918

Urceolus Mereschk., 1877

Anisonema Duj., 1841

Entosiphon Stein, 1878

Семейство PETALOMONADACEAE Hollande, 1942

Роды: *Petalomonas* Stein, 1859

Sphenomonas Stein, 1878

Tropidoscyphus Stein, 1878

Marsupiogaster Schew., 1893

Notosolenus Stokes emend. Skuja, 1844

Scytomonas Stein, 1878

Dylacosoma Skuja, 1964

Atractomonas Christen, 1962

Calycimonas Christen, 1962

Clautriavia Massart, 1920

Семейство RHIZASPIDACEAE Skuja, 1948

Роды: *Rhynchopus* Skuja, 1948

Rhizaspis Skuja, 1948

Эта система включает один класс, два порядка, шесть семейств и 46 родов.

ВЫВОДЫ

1. В Средней Азии обнаружено 217 видов, представленных 360 внутривидовыми таксонами (учитывая те, которые содержат номенклатурный тип вида), относящихся к одному классу, 2 порядкам, 5 семействам и 27 родам. Указанное число обнаруженных видов составляет 20,3% видов всей мировой флоры или 42,7% видов флоры

Euglenophyta Азии. 87 видов (126 внутривидовых таксонов или 35,0% состава флоры региона) указываются нами впервые для территории Средней Азии.

2. Систематический состав флоры эвгленофитовых региона характеризуется повышенной ролью семейства *Euglenaceae* (78,8% всего видового состава) и родов *Trachelomonas* (25,28%), *Euglena* (21,67%), *Phacus* (17,22%), *Lepocinclis* (7,78%) и *Strombomonas* (6,11%).

3. По структуре ведущих родов, флора эвгленофитовых Средней Азии наиболее близка к аналогичной флоре Центральным и Восточным равнин Китая. В Циркумбореальной области Голарктики отмечается повышение видового разнообразия рода *Petalomonas*, а в Восточноазиатской и Ирано-Туранской - ее снижение. Во флоре *Euglenophyta* Австралийского царства заметно повышается роль *Strombomonas*.

4. Можно предположить, что в связи с отступлением Тетиса и последними ледниковыми периодами, вызвавшими многократные изменения палеогеографических ландшафтов и аридизацию региона, происходили и существенные преобразования флоры эвгленофитовых водоемов Средней Азии.

5. Наибольшее число видов (внутривидовых таксонов) эвгленофитовых обнаружено в Памиро-Алайском районе Средней Азии (93,6%), меньше - Сырдарьинском (44,2%) и Амударьинском (36%). Наибольшее различие флоры и структуры ведущих родов эвгленофитовых отмечается между теми ботанико-географическими районами, которые принадлежат к разным физико-географическим природным странам Средней Азии, что свидетельствует о действии региональных (интразональных) факторов окружающей среды, таких как различие в геохимии ландшафтов, рельефе, гидро- и геоморфологии и др.

6. Из естественных водоемов наиболее благоприятными для развития эвгленофитовых водорослей явились эфемерные и пойменные водоемы, из искусственных - биологические пруды. Видовое разнообразие различных родов эвгленофитовых неодинаково в различных типах водоемов: большинство видов р. *Trachelomonas* предпочитают поймы рек и ручьев, рр. *Phacus* и *Lepocinclis* - искусственные водоемы (пруды), а представители р. *Euglena* оказались экологически более толерантными, чем предыдущие роды эвгленофитовых. Они с одинаковым успехом развивались в разнотипных водоемах Средней Азии, уступая р. *Trachelomonas* лишь в пойменных водоемах рек и ручьев.

7. Эвгленофитовые водоросли четко реагируют на условия произ-

растания в горных условиях в связи с поясностью. Подавляющее большинство видов приурочено к лесному поясу (до 2500 м н.у.м.), водоемы которого наиболее богаты органикой растительного и животного происхождения. Выше данного пояса резко сокращается видовое разнообразие эвгленофитовых водорослей. Высота 3800-4000 м н.у.м. является верхним пределом распространения этих водорослей в горных условиях Средней Азии.

8. Во флоре *Euglenophyta* Средней Азии выявлено 62 индикаторных таксона (около 20% общего состава). В наиболее освоенной равнинной части региона в альгоценозах заметно повышается роль индикаторов высоких зон загрязнения (*Euglena viridis*, *E. caudata*, *E. geniculata*, *Lepocinclis ovum* и др.), что свидетельствует об усиленном антропогенном евтрофировании водоемов.

9. Флора эвгленофитовых Средней Азии генетически неоднородна и представлена элементами разных флористических областей Земного шара (бореального, бореально-монтанного, неморального, древнесредиземноморского, мультирегионального). Ядро флоры составляют бореальные (34,5% всех видов), мультирегиональные (24,5%) и бореально-монтанные (23%) виды. Наличие древнесредиземноморского элемента и незначительное количество неморальных видов (7%), с одной стороны, а также преобладание бореальных и бореально-монтанных элементов, с другой, следует считать основной особенностью флоры *Euglenophyta* региона.

10. Для 217 видов флоры *Euglenophyta* региона характерно 32 типа ареалов - от охватывающих почти всю поверхность континентов (кроме Антарктиды) ряда плейрегиональных видов до ограниченных территорией Средней Азии эндемичных ареалов некоторых видов (*Trachelomonas legatovi*, *Euglena obtuso-caudata*) и внутривидовых таксонов (*Strombomonas eurystoma f. minor*, *S. planctonica f. bucharica*).

11. Преобладание во флоре эвгленофитовых Средней Азии видов с Евразийским типом ареала, и, особенно, видов, ареал которых охватывает территории Западной Сибири, Кавказа и Китая, обилие бореальных и мультирегиональных видов, а также слабо выраженный эндемизм флоры эвгленофитовых региона (1,0%) позволяют предположить большую роль аллохтонных элементов в формировании данной флоры, по-видимому, проникнувших из Западной Сибири, Кавказа и Китая.

12. Размерные признаки эвгленофитовых водорослей в природных локальных популяциях подвержены разной степени изменчивости. Изменчивость размерных признаков у этих водорослей носит клинальный

характер и представляет собой у родов *Trachelomonas* и *Phacus* геоклину, а у рода *Euglena* - экоклину. Статистически высокая степень достоверности различий размерных признаков между группами популяций видов *Trachelomonas volvocina*, *Phacus pleuronectes* и *Euglena deses* свидетельствует о существовании у этих видов географических рас или подвидов.

13. Виды у эвгленофитовых водорослей неравноценны и политипичны. Их можно разделить на два типа: 1) клональные, состоящие из: а) одноклональных, б) многоклональных популяций и 2) смешанные (состоящие из форм, возникших, очевидно, при половом процессе, а затем размножающихся вегетативно). В систематике эвгленофитовых следует применять морфолого-географический политипический стандарт вида, а среди внутривидовых категорий наряду с разновидностью и формой различается подвид.

14. Считая наиболее приемлемой классификацию эвгленофитовых Б.Фотта (Fott, 1959) и учитывая некоторые изменения, внесенные в нее П.Буррелли (Bourrelly, 1970), К.Стармахом (Starmach, 1983) и З.И.Ветровой (1986 а), мы относим *Euglenophyta* к одному классу (*Euglenophyceae*), двум порядкам (*Euglenales*, *Peranematales*), шести семействам (*Eutreptiaceae*, *Euglenaceae*, *Menoidiaceae*, *Peranemataceae*, *Petalomonadaceae*, *Rhizaspidaceae*) и 46 родам.

Основные положения диссертационной работы отражены в 37 публикациях, основными из которых являются:

Хисориев Х. Новые эвгленовые для флоры водорослей Таджикистана //Изв. АН ТаджССР. Отд. биол. наук, 1978а. - 70, N1. - С. 3-6.

Хисориев Х. Водоросли р. Кафирниган //Биол. основы рыб. хоз-ва респ. Ср. Азии и Казахстана. - Фрунзе: Илим, 1978б. - С. 179-181.

Хисориев Х. Систематическая структура водорослей водоемов системы очистных сооружений г. Душанбе //Изв. АН ТаджССР. Отд. биол. наук, 1979, N3. - С. 9-15.

Хисориев Х. Интенсивность развития планктонных водорослей в водоемах очистных сооружений г. Душанбе //Укр. ботан. журн., 1981. - 38, N2. - С. 58-61.

Хисориев Х. Об эвгленовых водорослях водоемов хребта Газимайлик. - М., 1984. - 11 с. - Деп. в ВИНТИ 22.02.1984, N102884.

Хисориев Х. Эвгленовые водоросли водоемов Гиссарского хребта //Изв. АН ТаджССР. Отд. биол. наук. - 1986. - 105, N4. - С. 26-30.

Хисориев Х. Эколого-флористическое исследование эвгленовых водорослей некоторых водоемов Курган-Тюбинской области. - М., 1987а а. - 17 с. - Деп. в ВИНТИ 15.08.87, N506087 Деп.

Хисориев Х. О распространении видов рода *Euglena* Ehr. в водоемах Центрального и Южного Таджикистана //Мат. респ. науч.-теор. конф. мол. уч. и спец. Таджикистана. - Душанбе: Дониш, 1987в. - С. 16-18.

Хисориев Х. Первое сообщение об эвгленовых водорослях Северного Таджикистана //Вестник Тадж.ГУ. Сер. биол., 1990, N4. - С. 52-56.

Хисориев Х. Эвгленовые водоросли Центрального и Южного Таджикистана. - М., 1993. - 46 с. - Деп. в ВИНТИ 02.08.93, N2193- B93.

Хисориев Х. Состояние изученности *Euglenophyta* водоемов Средней Азии //Альгология. - 1994. - 4, N4. - С. 73-82.

Хисориев Х. Альгофлора Памира: История изучения и видовой состав //Там же. - 1995а. - 5, N3. - С. 311-324.

Хисориев Х. Систематический список водорослей, обнаруженных в водоемах и почвах Памира. - Киев, 1995б. - 70 с. - Деп. в ГНТБ Украины 07.02. N297-УК 95.

Хисориев Х. Географическая изменчивость размерных признаков эвгленофитовых водорослей //Альгология, 1995в. - 5, N4. - С. 392 - 406.

Хисориев Х. Анализ флоры *Euglenophyta* Средней Азии и юга Казахстана //Там же, 1996а. - 6, N3. - С. 314-326.

Хисориев Х. Ботанико-географический анализ флоры *Euglenophyta* Средней Азии //Там же, 1996б. - 6, N4 - С. 377-385.

Хисориев Х. Эколого-географические особенности флоры *Euglenophyta* Средней Азии //Эколого-физиологические исследования водорослей и их значение для оценки состояния природных вод. - Ярославль, 1996в. - С. 101-103.

Хисориев Х. Эвгленофитові водорості (*Euglenophyta*) водойм Середньої Азії (морфологія, систематика, філогенія, флора, екологія, географічне поширення та основні риси флорогенезу).

Дисертація на здобуття наукового ступеня доктора біологічних наук за спеціальністю 03.00.01 - ботаніка. Рукопис. Інститут бо-

таніки ім. М.Г.Холодного НАН України. Київ, 1997.

Проведено цілеспрямоване дослідження та узагальнення даних про флору евгленофітових водоростей водойм Середньої Азії. Виявлено 217 видів, представлених 360 внутрішньовидовими таксонами (враховуючи ті, які мають номенклатурний тип виду), що відносяться до одного класу, двох порядків, п'яти родин та 27 родів. Серед них 9 родів (*Distigma* Ehr., *Cryptoglena* Ehr., *Ascoglena* Stein, *Khawkinaea* Jahn et McKibben, *Menoidium* Perty, *Entosiphon* Stein, *Sphenomonas* Stein, *Notosolenus* Stokes emend. Skuja, *Scytomonas* Stein) і 87 видів вперше наводяться для Середньої Азії. Встановлені закономірності та специфіка зонального поширення видового складу *Euglenophyta*. Проведено ботаніко-географічний аналіз флори евгленофітових водоростей регіону та встановлена її генетична неоднорідність. Зроблено припущення щодо часу та гіпотетичного місця проникнення *Euglenophyta* на територію Середньої Азії. На прикладі модельних видів родів *Trachelomonas* Ehr., *Euglena* Ehr., *Phacus* Duj. і *Lepocinclis* Perty встановлено, що мінливість розмірних ознак евгленофітових водоростей у природних популяціях має клинальний характер і являє собою у родів *Trachelomonas* і *Phacus* геокліну, а у *Euglena* - еокліну. Зроблено висновок, що в систематиці евгленофітових слід застосовувати морфолого-географічний політипічний стандарт виду, а серед внутрішньовидових категорій, поряд з різновидністю та формою, виділяти підвид.

Ключові слова: водорості, флора, морфологія, екологія, географія, філогенія, систематика, флорогенез, *Euglenophyta*.

Hisoriev N. Euglenal algae (*Euglenophyta*) of the water bodies of Middle Asia (flora, morphology, ecology, geography, phylogeny and main features of florogenesis).

Thesis for degree of Doctor of biological sciences on the speciality 03.00.01 - botany. Manuscript. M.G.Kholodny Institute of Botany, National Academy of Science of Ukraine. Kyiv, 1997.

The purposeful study and generalization of the data on flora of euglenal algae of water bodies of Middle Asia were conducted. A total of 217 species represented by 360 infraspecific taxa (considering those contained the nomenclature types of species) belonged to one class, two orders, five families and 27 genera were found. Among them 9 genera (*Distigma* Ehr., *Cryptoglena* Ehr.,

Ascoglena Stein, *Khawkinea* Jahn et McKibben, *Menoidium* Perty, *Entosiphon* Stein, *Sphenomonas* Stein, *Notosolenus* Stokes emend. Skuja, *Scytomonas* Stein) and 87 species were recorded for the first time for Middle Asia. The regularity and specific of the zone distribution of the species composition were determined. A botanical-geographical analysis of the region flora of euglenal algae was carried out and a genetic heterogeneity was established. It was made a suggestion about the time and hypothetic site of the origin of *Euglenophyta* on the territory of Middle Asia. Using some modal species of genera *Trachelomonas* Ehr., *Euglena* Ehr., *Phacus* Duj. and *Lepocinctis* Perty as an example it was found that the size variation of euglenal algae in the natural populations had clinalic character and was presented by the geoclina in the genera *Trachelomonas* and *Phacus* and by the ecoclina in the genus *Euglena*. It was made the conclusion that the morphologo-geographical polytypical standart of a species should be used in the systematic of *Euglenophyta*. Among the infraspecific categories a subspecies should be distinguished as well as a variety and form.

Підписано до друку 10.04.97р. Формат 60x84/16.
Ум. друк. арк. 2,0. Обл.-вид. арк. 2,0.
Наклад 100. Зам. 117.

Відділ оперативної поліграфії
Центру Міжнародної освіти
227-12-75, 227-37-86

1-2-919

AB 37.589