



МОРФОЛОГИЯ, ФИЛОГЕНИЯ И  
СИСТЕМАТИКА ЦИМБЕЛЛОИДНЫХ  
ДИАТОМОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

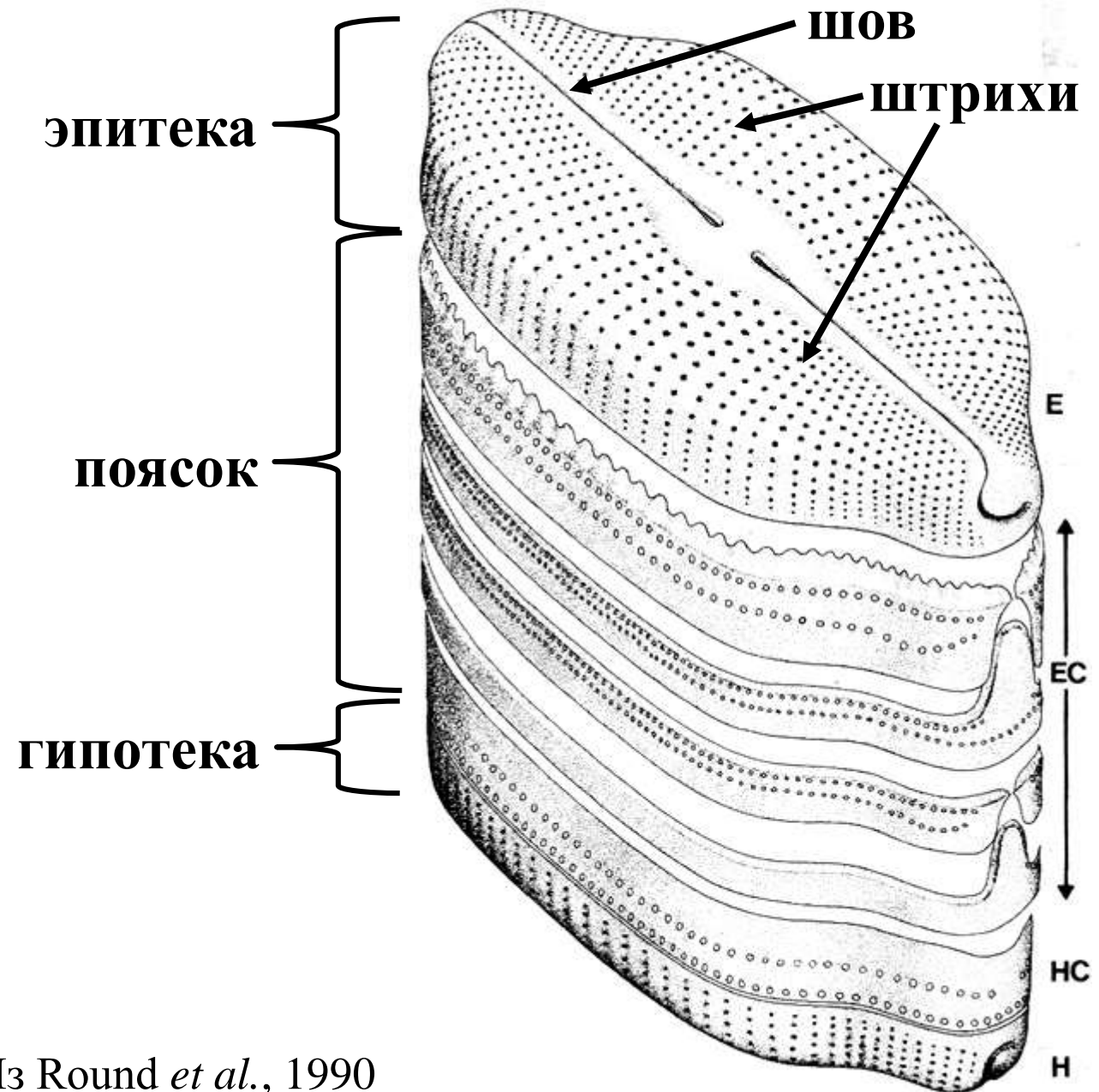
МИРОНОВ АНДРЕЙ

РУКОВОДИТЕЛЬ: ЧУДАЕВ Д.А.

# Введение

Диатомовые водоросли –  
одноклеточные или  
колониальные организмы,  
широко распространенные в  
наземных, водных и  
воздушных средах.

Клетки диатомей покрыты  
**кремнеземным панцирем**,  
состоящим из двух створок  
(эпитеки и гипотеки) и пояска.



Из Round *et al.*, 1990

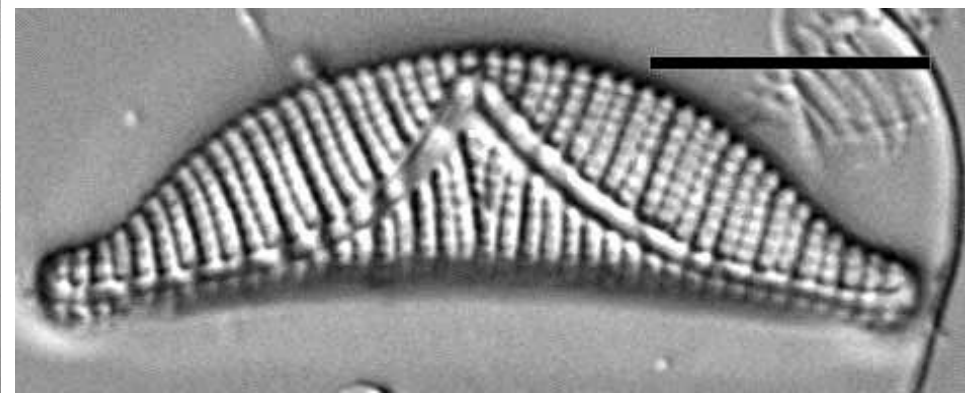
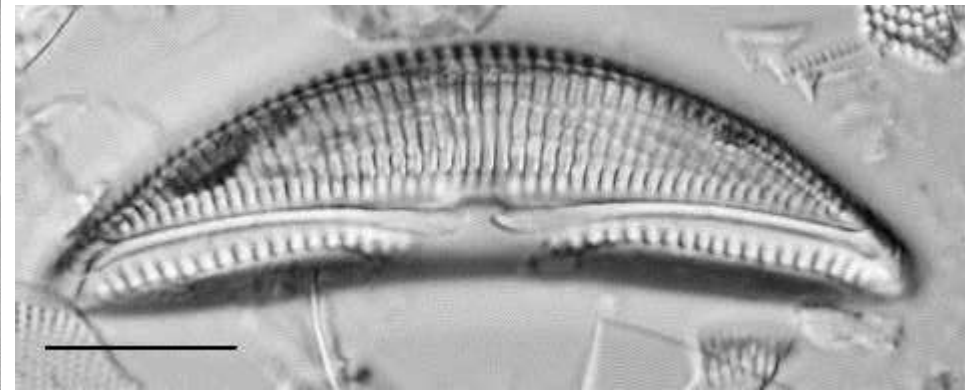
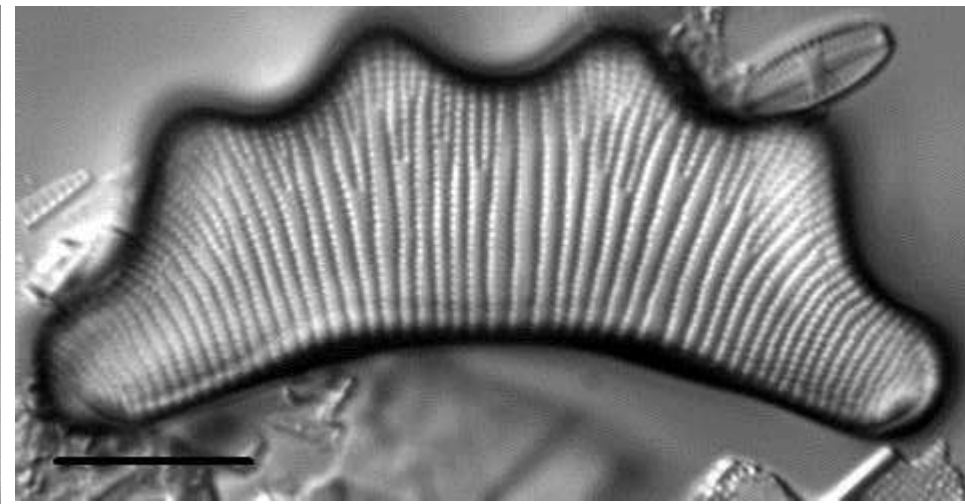
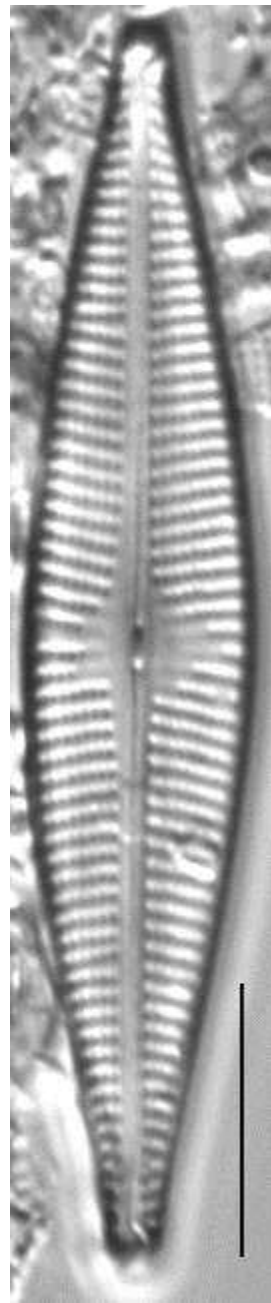
# Введение

Створки различных таксонов чрезвычайно разнообразны, поэтому выделение новых родов и видов обычно производится на основе морфологии панциря.

## **Нетаксономические группы:**

навикулоидные, ницшиоидные, эвнотиоидные, амфороидные, эпитемиоидные и другие.

Из Spaulding *et al.*, 2021

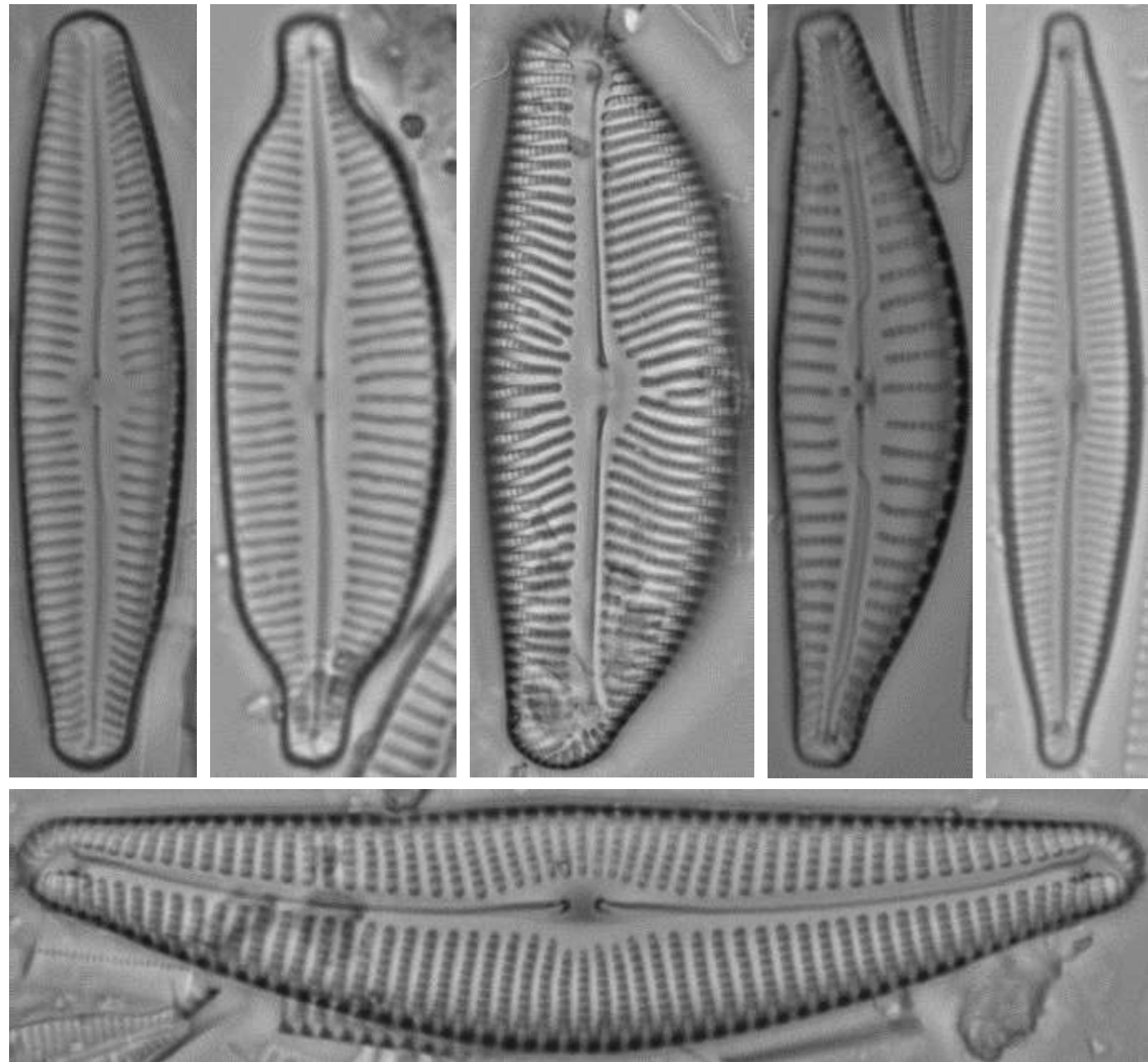


# Введение

**Цимбеллоидные диатомеи** —  
нетаксономическое объединение  
двушовных пеннатных диатомовых  
водорослей.

Их створки симметричны  
относительно поперечной оси и  
асимметричны относительно  
продольной оси.

Из Mironov *et al.*, 2022



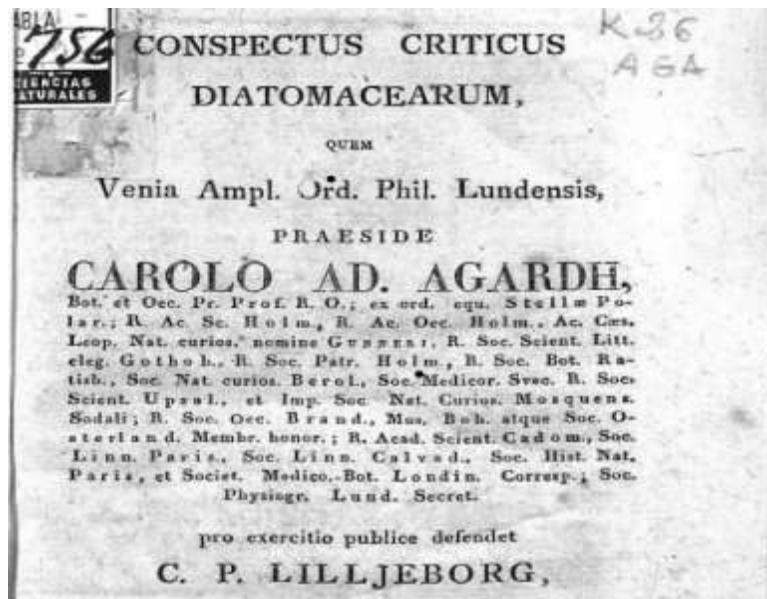
A scanning electron micrograph (SEM) of a diatom frustule, showing its intricate, elongated, and slightly curved structure. The surface is covered in fine, regular pores. The frustule is surrounded by smaller, fragmented pieces of similar material. The background is dark, highlighting the light-colored, textured surface of the diatom.

РАЗВИТИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ О  
СИСТЕМАТИКЕ ЦИМБЕЛЛОИДНЫХ  
ДИАТОМОВЫХ

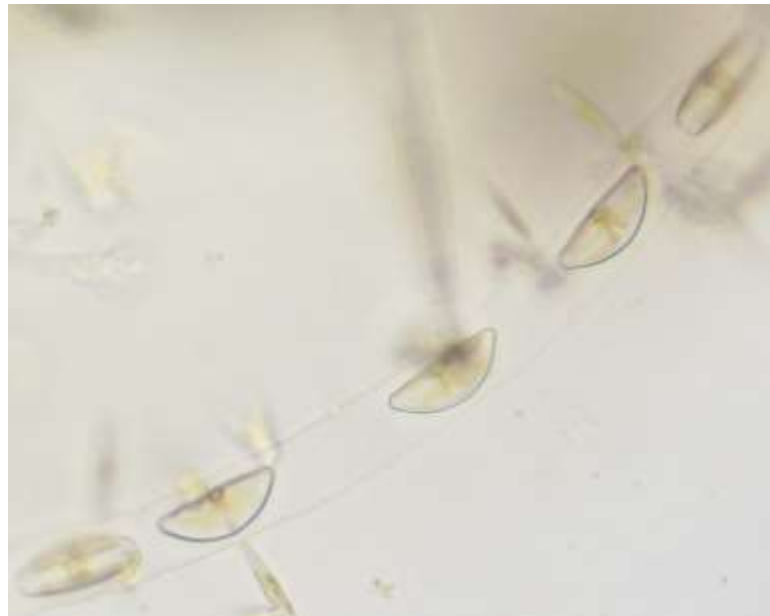
В 1830–1982 гг.

Изучение цимбеллоидных  
диатомей началось с  
описания рода *Symbella*  
(Agardh, 1830).

Позже представлены  
характеристики *Cocconeis*  
(Ehrenberg, 1832) и  
*Encyonema* (Kützing, 1834), а  
также семейства  
*Symbellaceae* (Kützing, 1844).



Из Agardh, 1830



В 1830–1982 гг.

Проведены исследования разнообразия *Cymbellaceae* в

Европе (Hustedt, 1930),

СССР (Забелина и др.,

1951) и США (Patrick &

Reimer, 1975).

Новые таксоны описаны на

основе тонких

морфологических признаков

панциря.

ventral abwärts gerichteten Polpalten. Axialarea eng, Zentralarea klein oder kaum entwickelt, kreisförmig. Transapikalstreifen kräftig, 7–10 in 10  $\mu$ , leicht radial, an den Enden parallel bis schwach konvergent, in der Mitte oft von ungleicher Länge, durchweg grob querliniert, etwa 20 Linien in 10  $\mu$ . Litoral im Süß- und leicht salzigem Wasser, überall verbreitet und häufig.

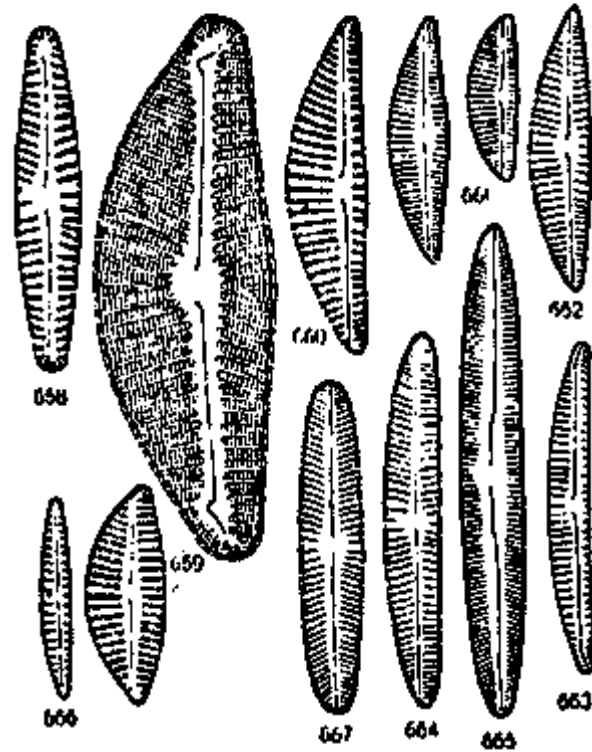
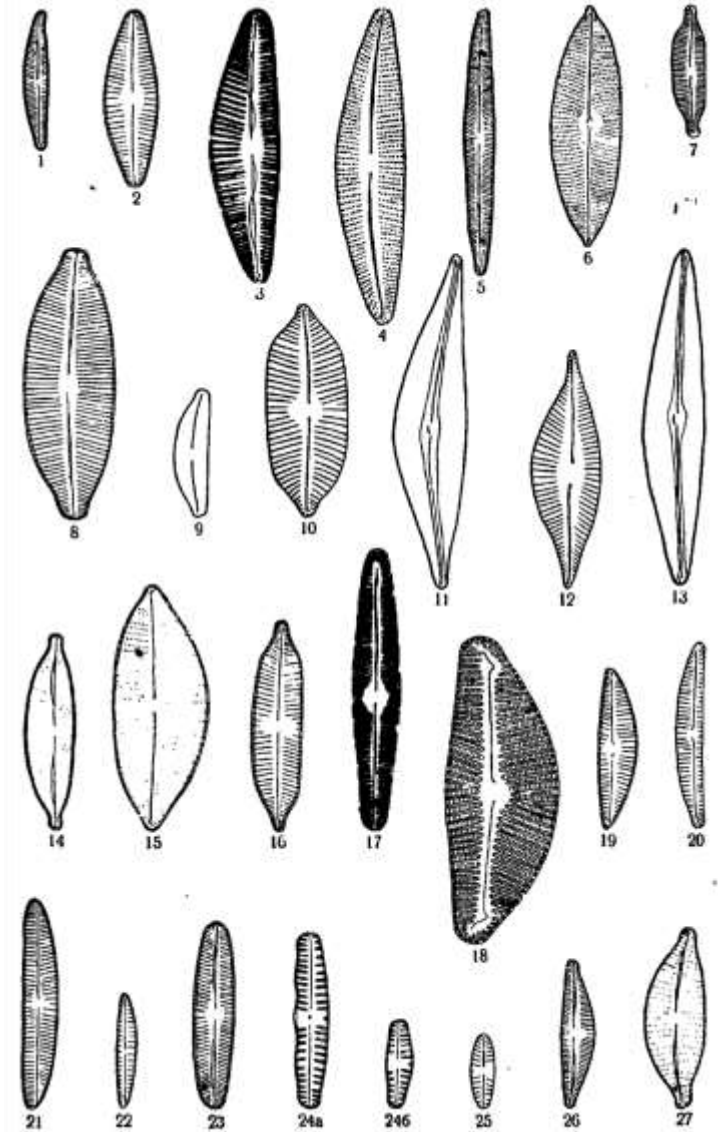


Fig. 658–667. 658 *Cymbella lacustris*. 659 *C. prostrata*. 660 *C. turgida*. 661 *C. ventricosa*. 662 *C. hebridica*. 663 *C. gracilis*. 664 *C. norvegica*. 665 *C. incerta*. 666 *C. perpusilla*. 667 *C. aequalis*. 1000/ $\times$ . (Original.)

Из Hustedt, 1930



Из Забелина и др., 1951

В 1982–2003 гг.

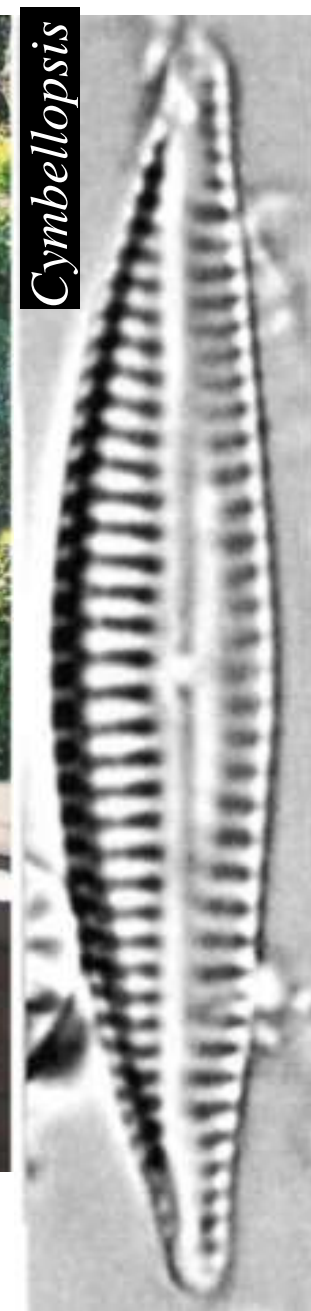
Работы К. Краммера:

- **1982** – изучение морфологии *Cymbella*, выделение 3 подродов;
- **1997** – изучение родов *Cymbellopsis*, *Encyonema*, *Encyonopsis*;

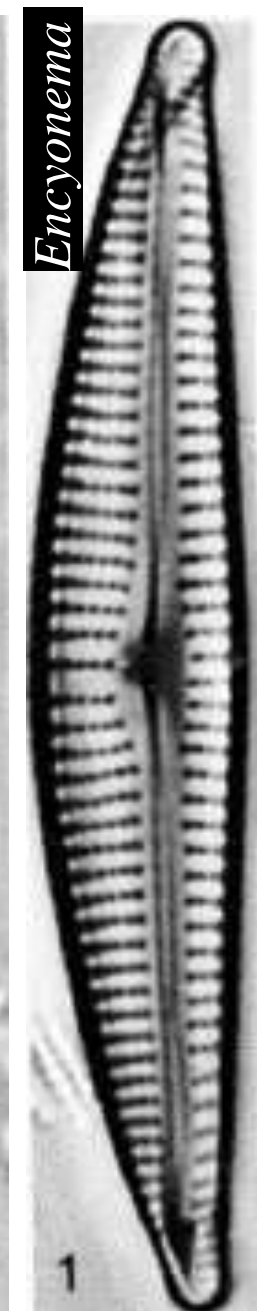


Из Lange-Bertalot. & Metzeltin, 2010;  
Krammer, 1997

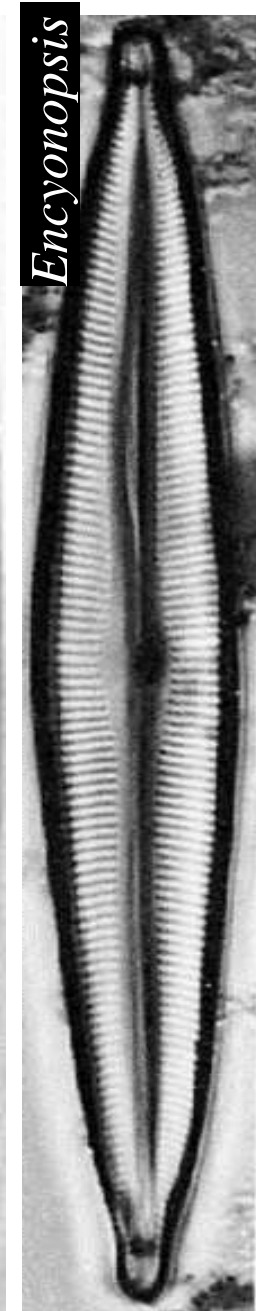
*Cymbellopsis*



*Encyonema*



*Encyonopsis*

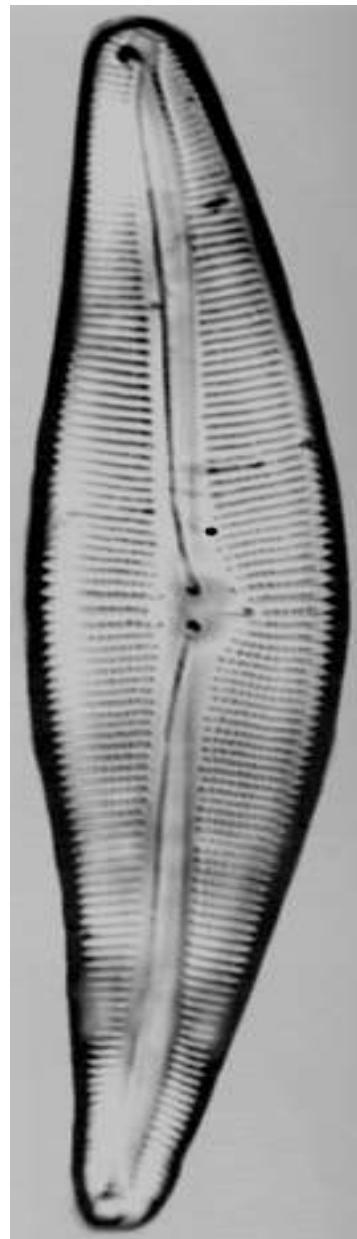




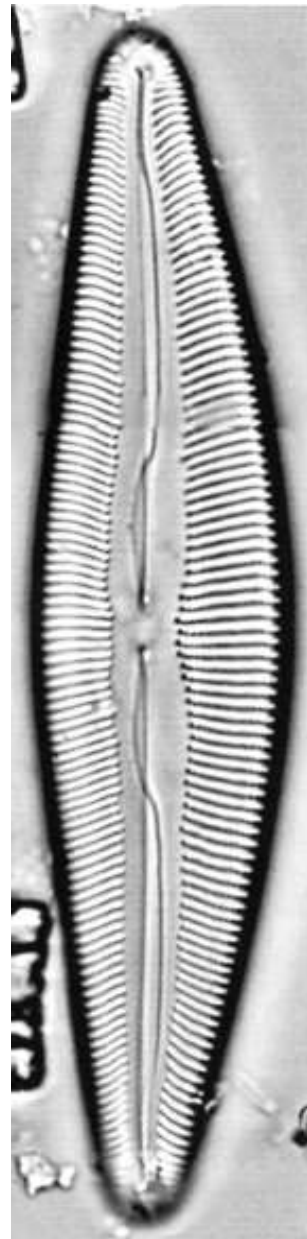
В 1982–2003 гг.

Работы К. Краммера:

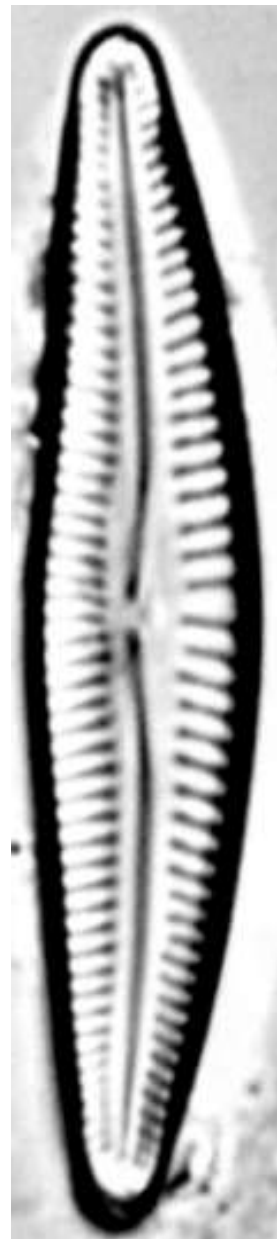
- 2002 – подробный анализ строения панциря у *Cymbella*;
- 2003 – описание *Afrocymbella*, *Cymbopleura*, *Delicata nom. inval.*, *Gomphocymbellopsis*, *Navicymbula*



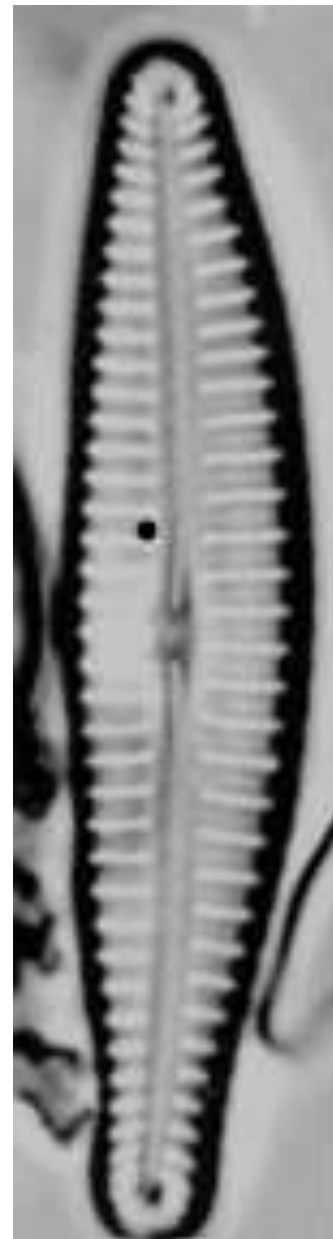
*Afrocymbella*



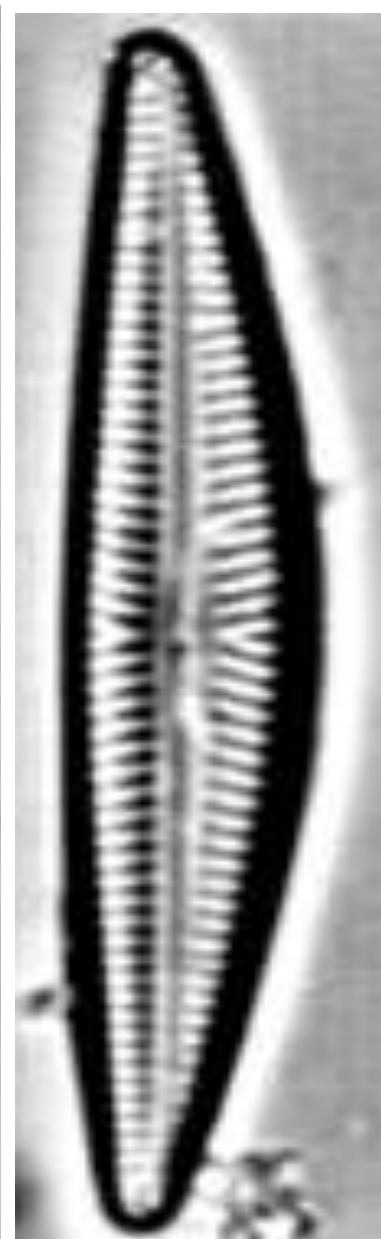
*Cymbopleura*



*Delicata*



*Gomphocymbellopsis*



*Navicymbula*

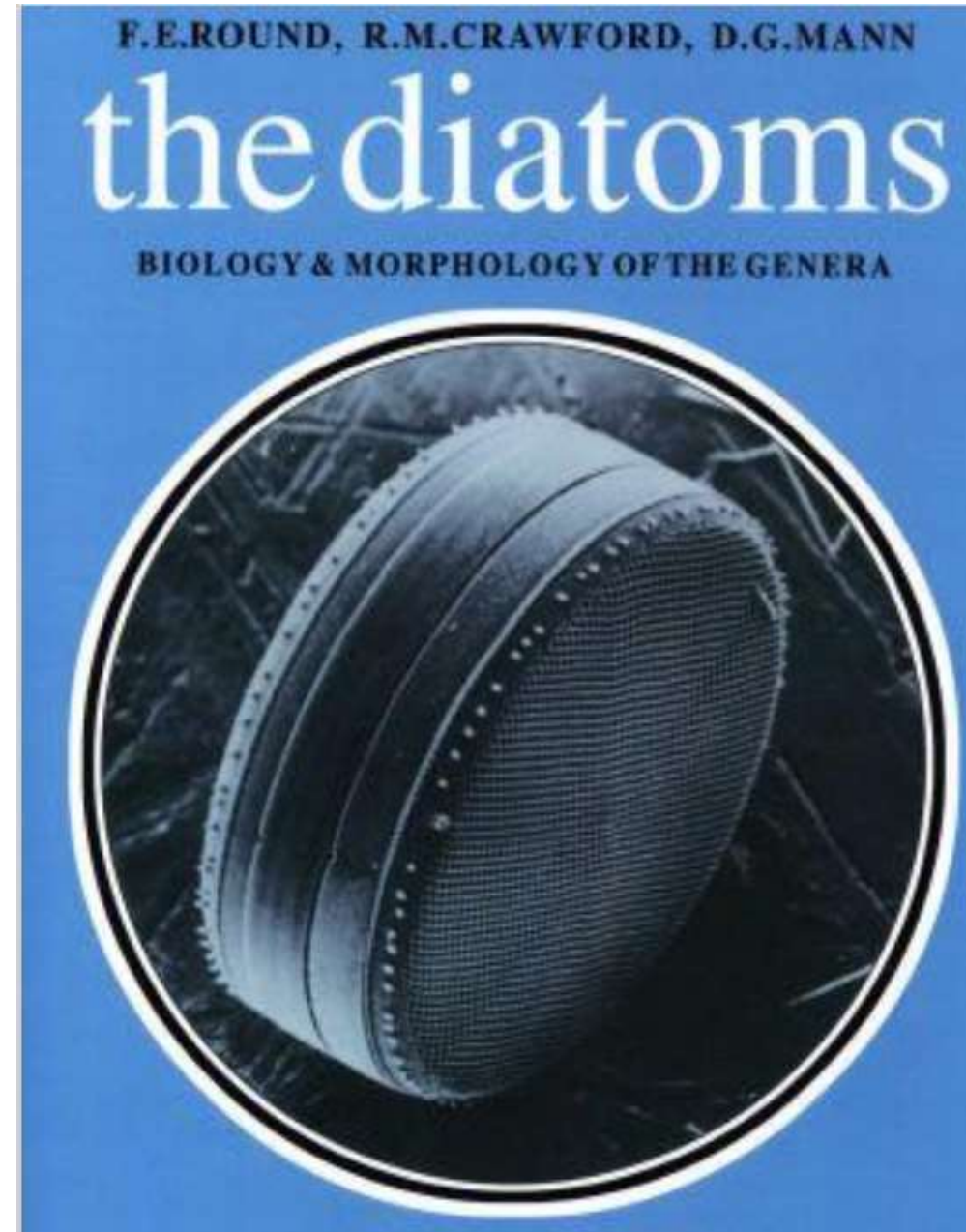
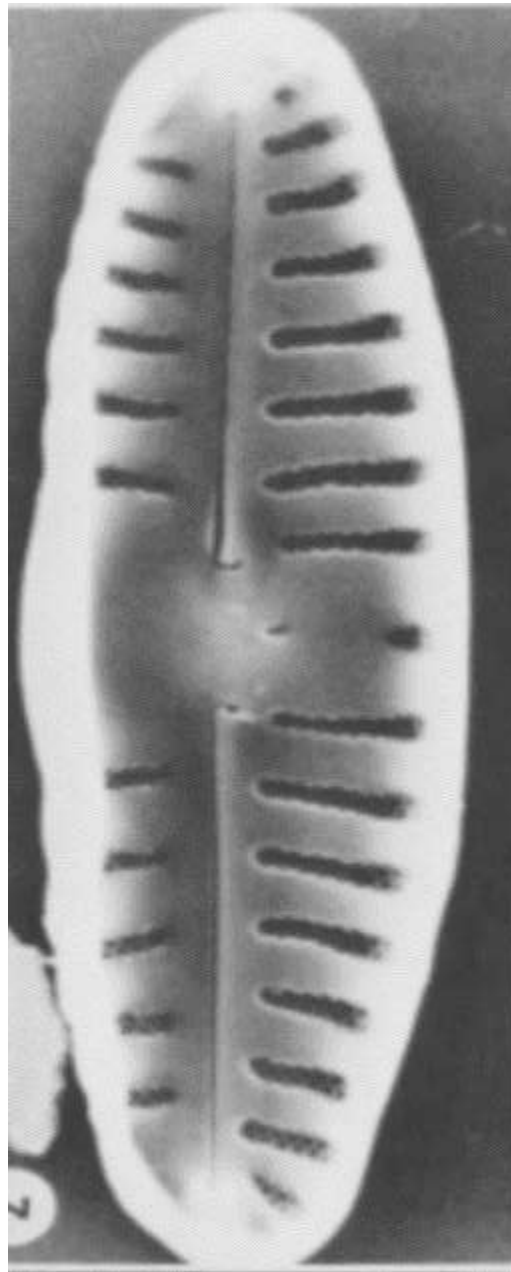
Из Krammer, 2003

В 1982–2003 гг.

Другие публикации:

- **1987** – выделение *Reimeria* (Kociolek & Stoermer, 1987);
- **1990** – восстановление рода *Encyoneta* и описание порядка *Cymbellales* (Round *et al.*, 1990).

Из Kociolek & Stoermer, 1987;  
Round *et al.*, 1990

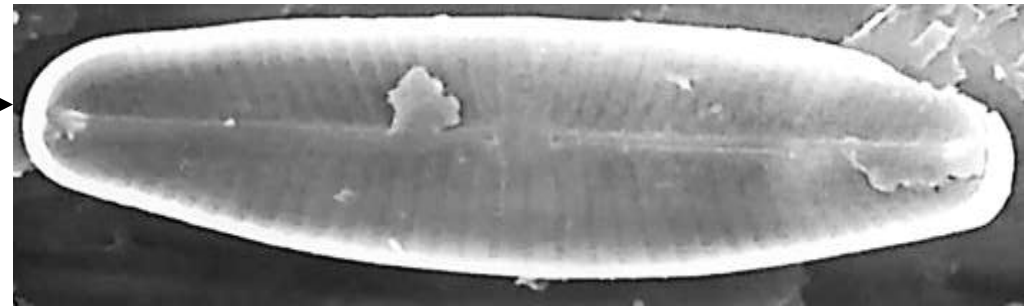


# После 2003 г.

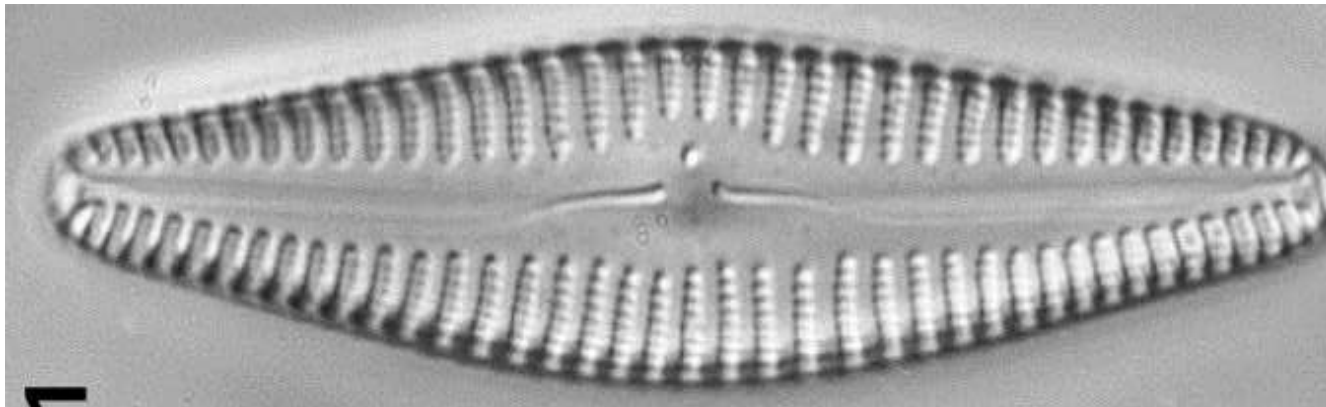
В 2007 описан род-эндемик о. Охрид (С. Македония) – *Krsticiella*.

Род *Cymbellafalsa* описан при изучении диатомовой флоры водоемов Монголии.

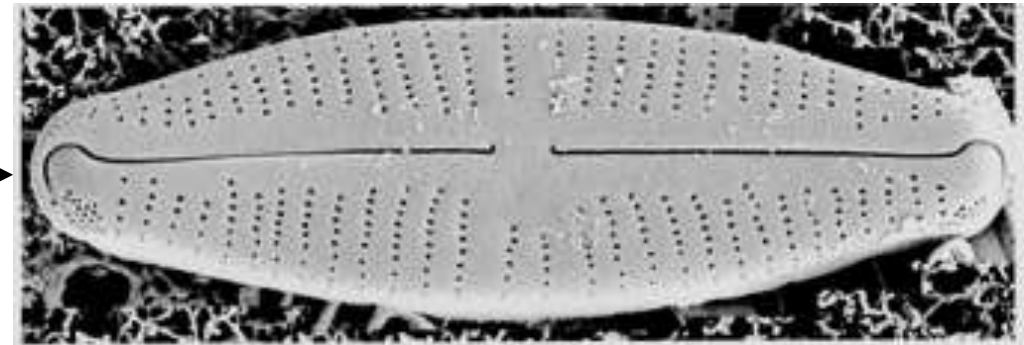
В ходе исследования диатомей Непала обнаружен род *Oricumba*.



Из Levkov *et al.*, 2007



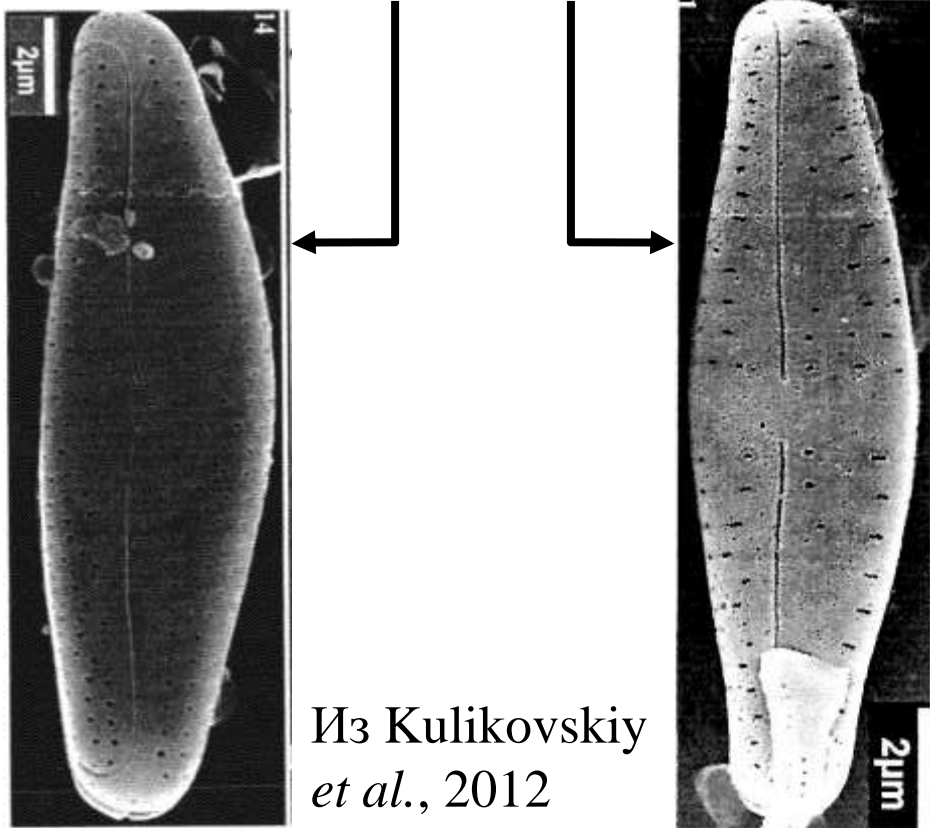
Из Jüttner *et al.*, 2010



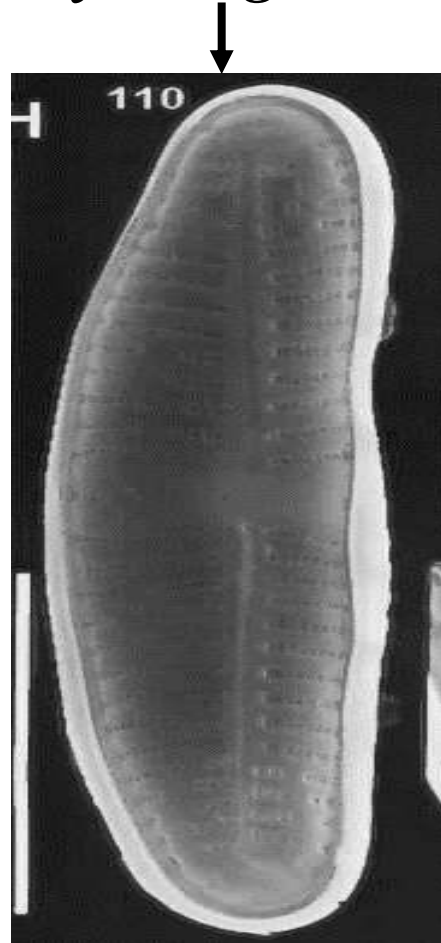
Из Metzeltin *et al.*, 2009

# После 2003 г.

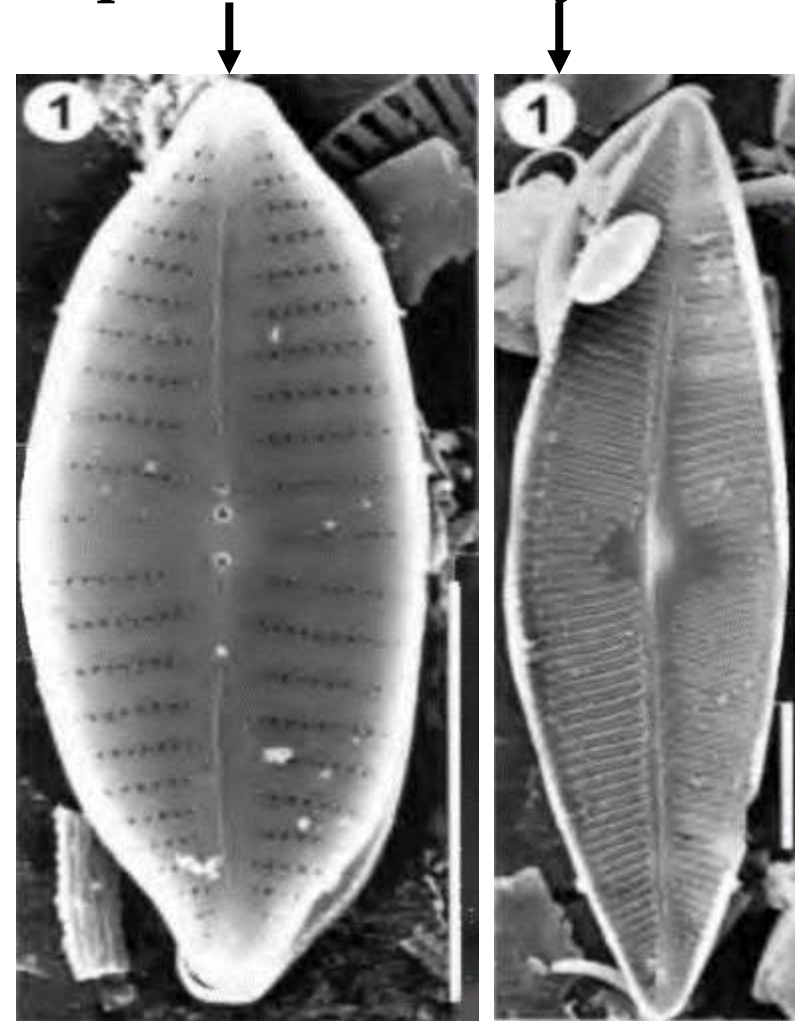
В ходе исследования  
альгофлоры Байкала описаны  
роды *Kozhowia* и *Skvortzowia*.



Позже в Байкале обнаружены следующие роды:  
*Cymbelgeia*, *Pseudocymbopleura*, *Yasnitskya*.



Из Bukhtiyarova &  
Pomazkina, 2013

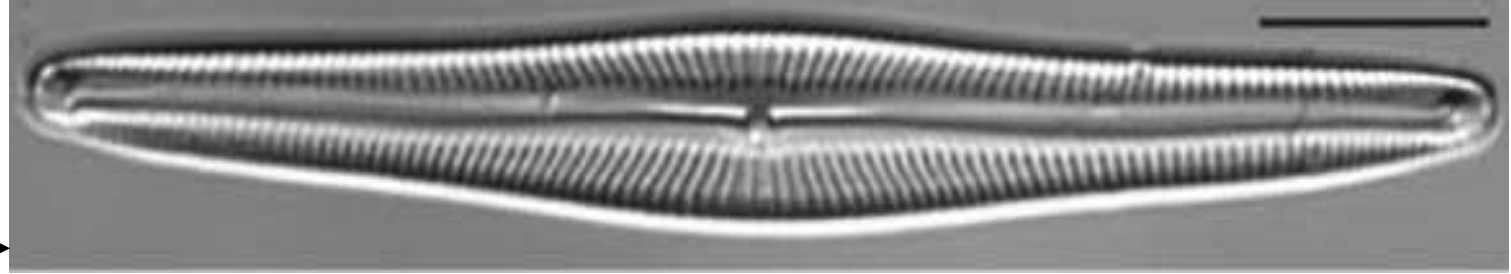


Из Помазкина, Родионова, 2014

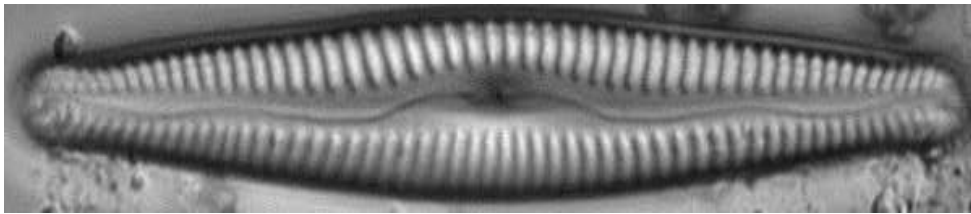
# После 2003 г.

Из Bahls, 2015

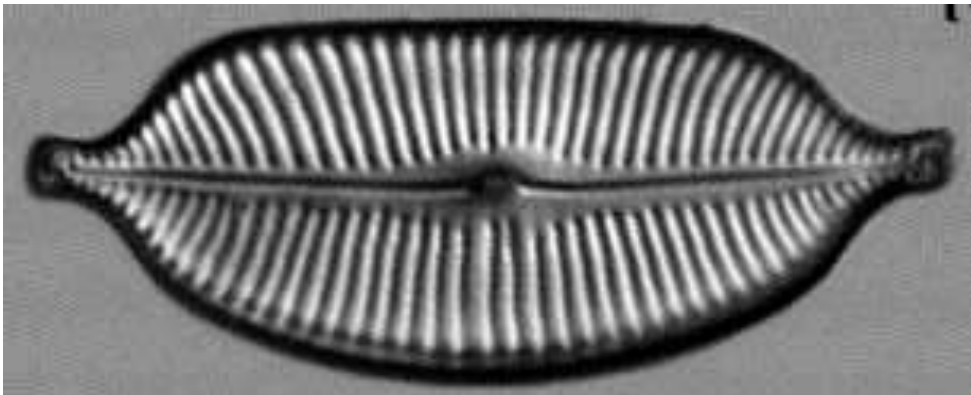
Л. Бальс выделил часть видов рода *Encyonopsis* в новый таксон *Kurtkrammeria*.



В системе озер Малили (о. Сулавеси, Индонезия) открыто 3 новых рода диатомей с цимбеллоидным типом симметрии *Celebesia*; *Karthickia*; *Alveocymba*.



Из Kapustin  
*et al.*, 2017



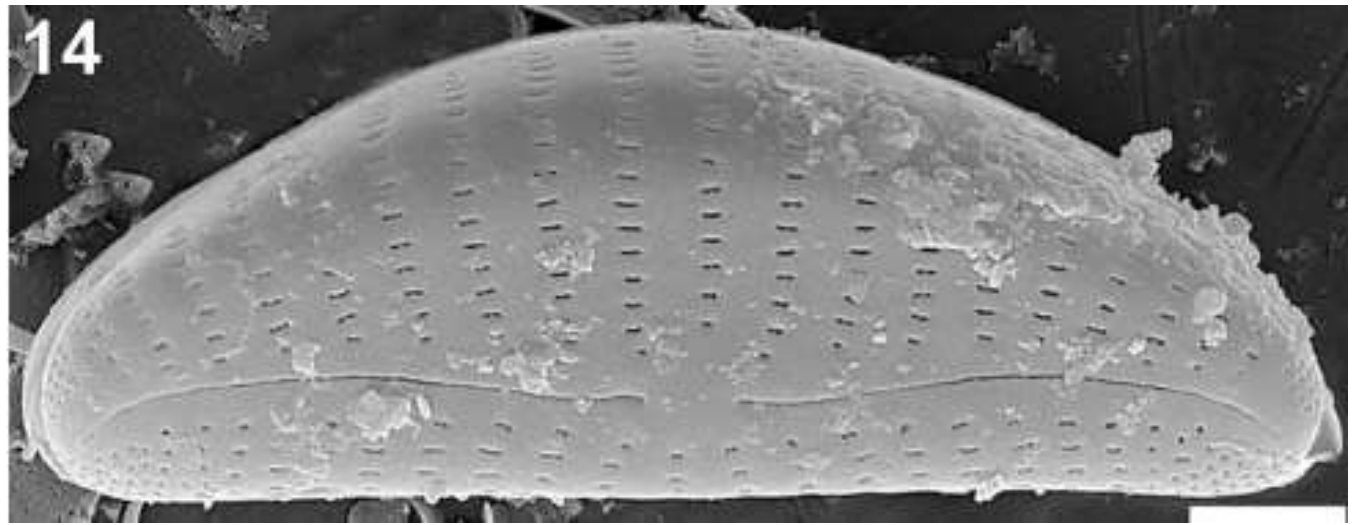
Из Glushchenko  
*et al.*, 2017

Из Kapustin *et al.*, 2020



# После 2003 г.

В рамках исследования,  
посвященного диатомеям  
водоемов Монголии выделен  
новый род *Vladinikolaevia*.



Из Kulikovskiy *et al.*, 2022

! Значительная часть описанного в этот период многообразия цимбеллоидных диатомовых составлена таксонами-эндемиками, которые обитают в уникальных водоемах.

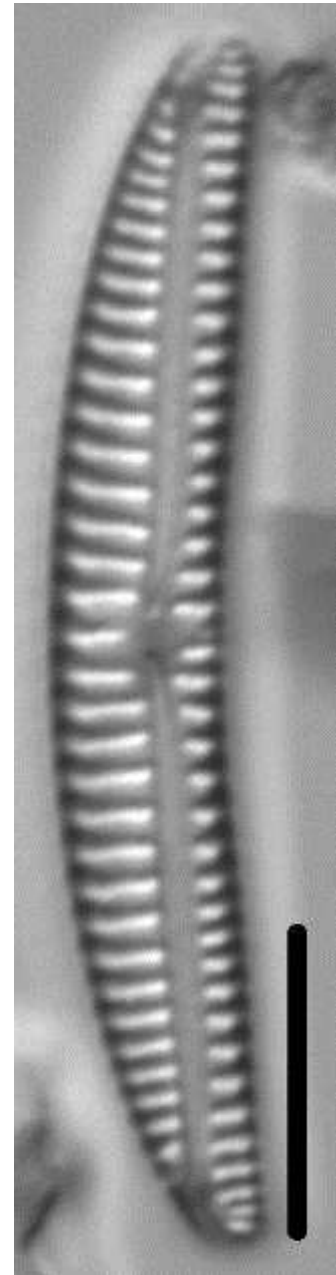
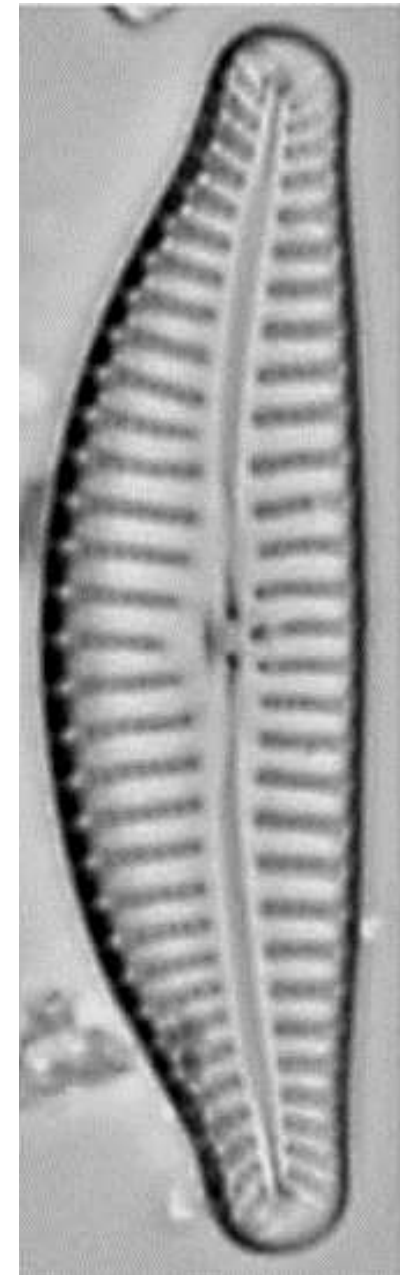
The image is a scanning electron micrograph (SEM) showing various diatom frustules. The central focus is a large, elongated, and slightly curved frustule with a highly regular, repeating pattern of small, rectangular pores (striae) arranged in parallel lines. This structure is characteristic of a centric diatom. Surrounding this central structure are several other frustules of different shapes and sizes, some appearing more rounded or fragmented. The background is dark, which makes the light-colored, textured surfaces of the diatoms stand out. The overall appearance is that of a complex, three-dimensional biological structure.

РАЗНООБРАЗИЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ  
ПРИЗНАКОВ ЦИМБЕЛЛОИДНЫХ  
ДИАТОМОВЫХ

# Асимметрия панциря

- **Слабо** дорзивентральные: *Celebesia distinguenda*, *Delicatophycus gobinianus*, *Encyonema sibericum* и др.;
- **Средняя степень** дорзивентральности: *Symbella affinis*, *Symbella mexicana* и др.;
- **Сильно** дорзивентральные *Symbellopsis apiculata*, *Encyonema lunatum*, *Encyonema obscurum* и др.

Из Kapustin *et al.*, 2017;  
Mironov *et al.*, 2022;  
Spaulding *et al.*, 2021





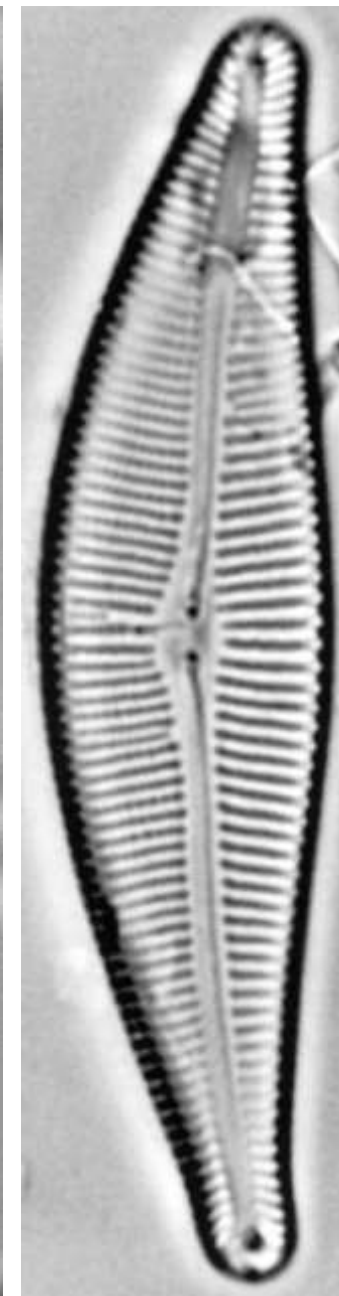
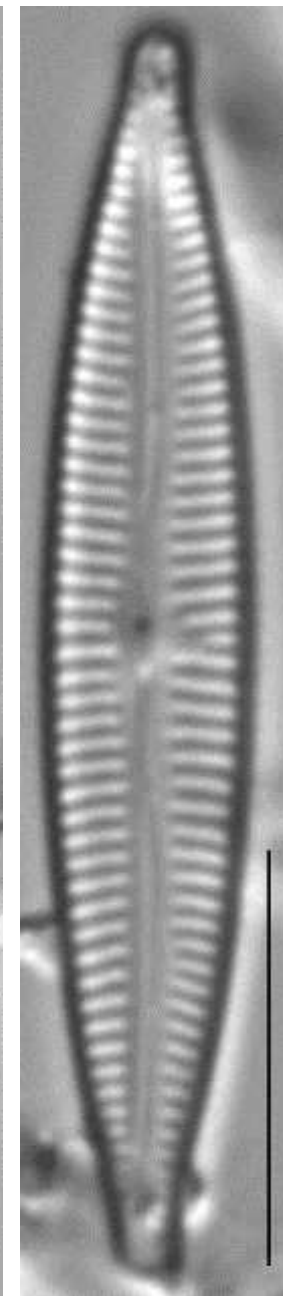
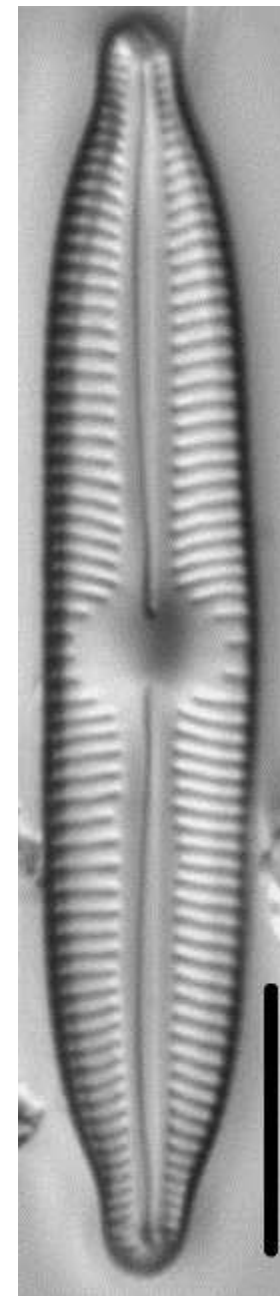
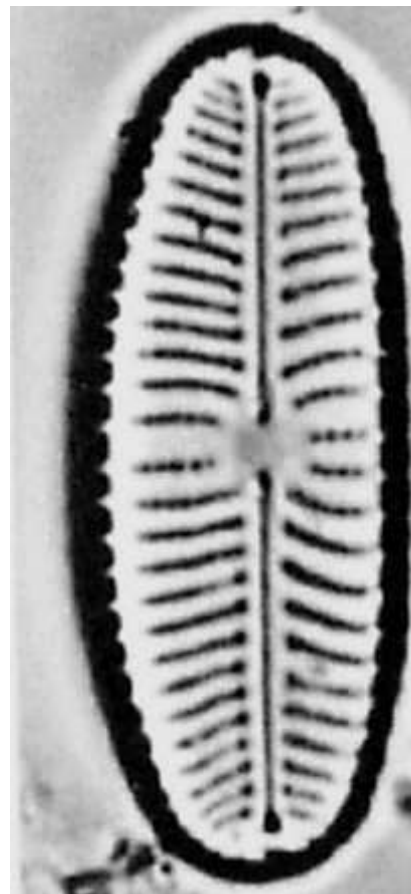
# Очертания створок

Характерны самые разнообразные типы очертаний:

- **Эллиптические** (*Encyonopsis behrei*);
- **Линейные** (*Cymbopleura hybrida*);
- **Ланцетные** (*Encyonopsis cesatii*);
- **Ромбовидные** (*Afrocymbella beccarii*).

... и промежуточные между ними.

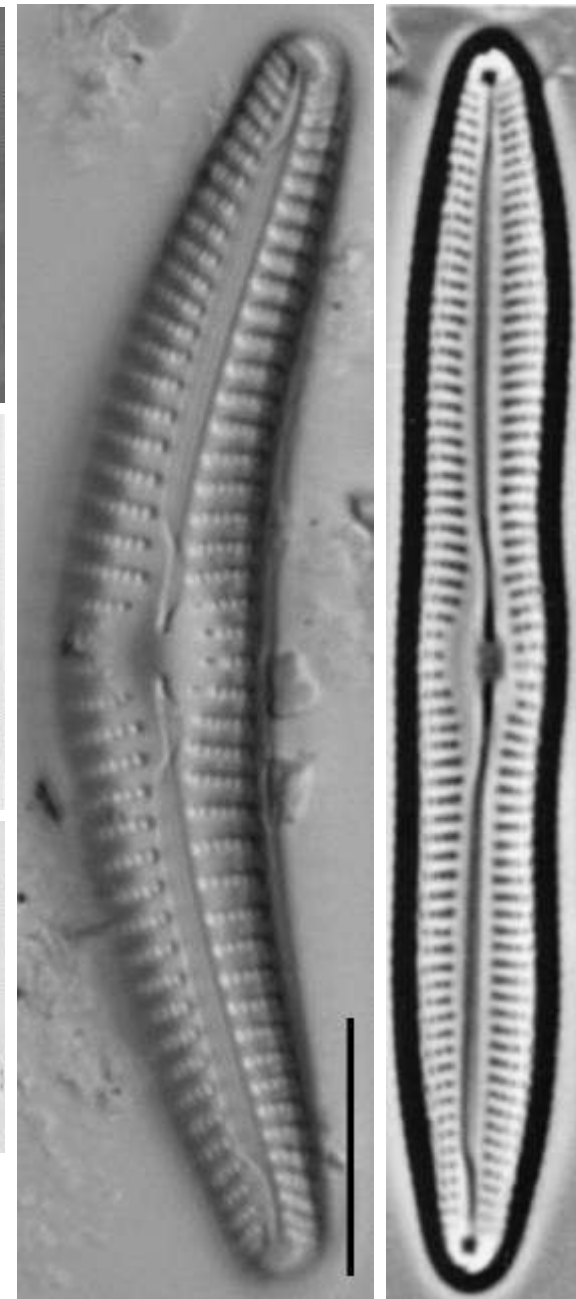
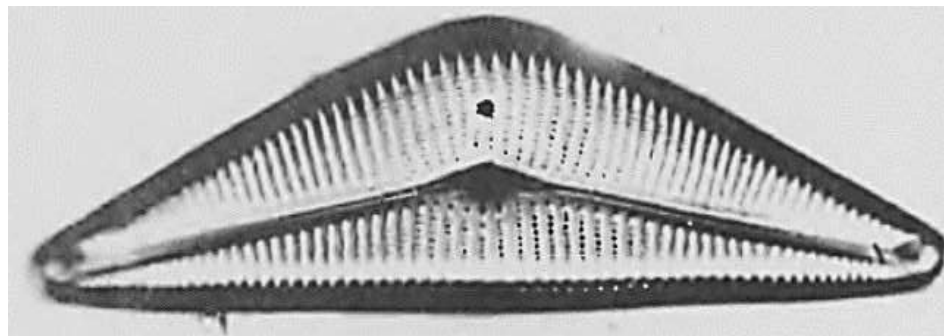
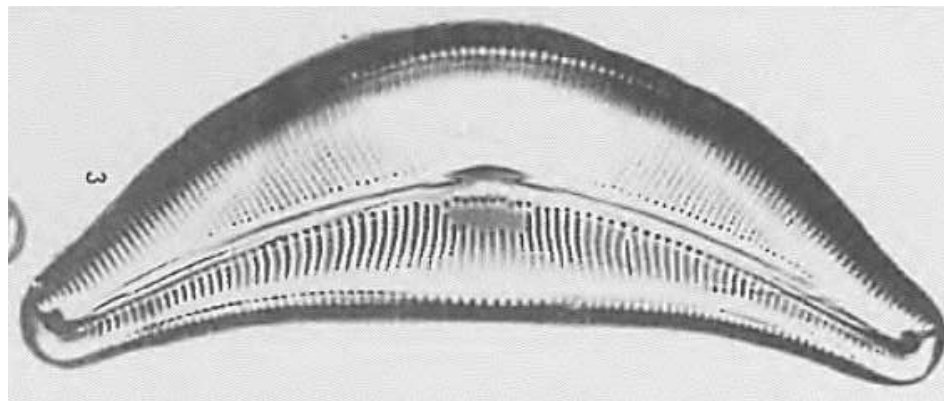
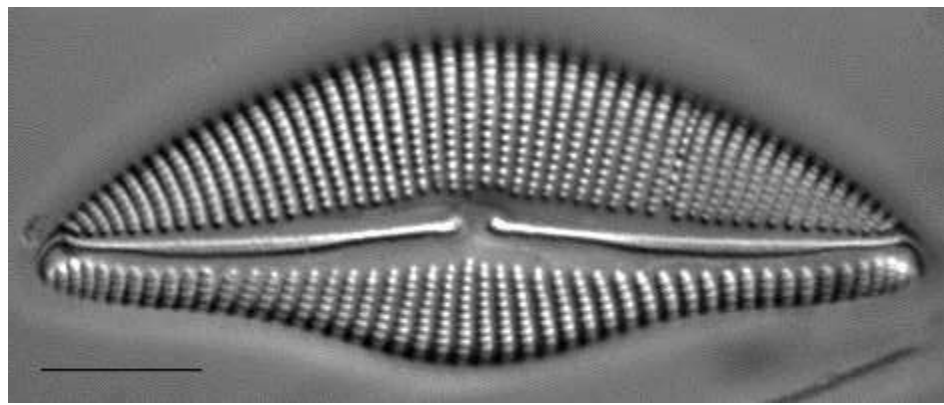
Из Krammer, 1997;  
Spaulding *et al.*, 2021



# Очертания створок

## Необычные очертания:

- Выпуклость в центре (*Encyonema temperei*);
- Полукруглый (*Symbella stuxbergii*) или треугольный (*Symbella terrafuegiana*) дорзальный край;
- Вентральная вогнутость (*Symbella cleve-eulerae*);
- Волнистые края (*Symbopleura truncata*).

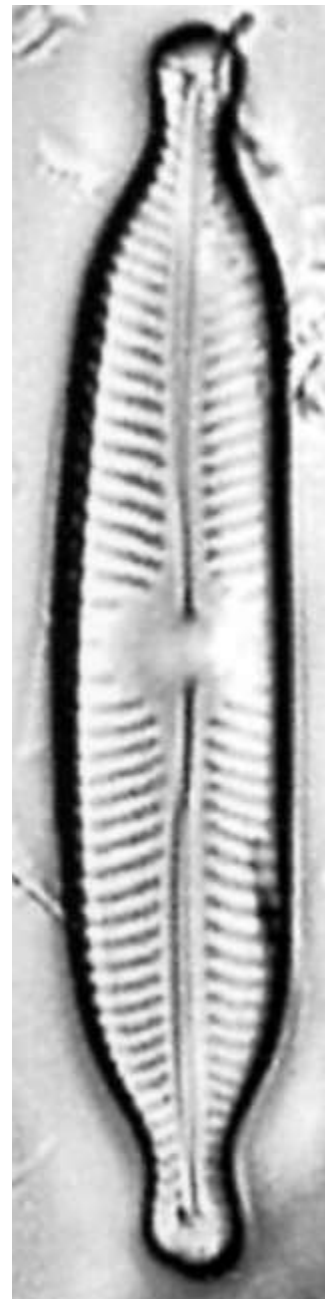
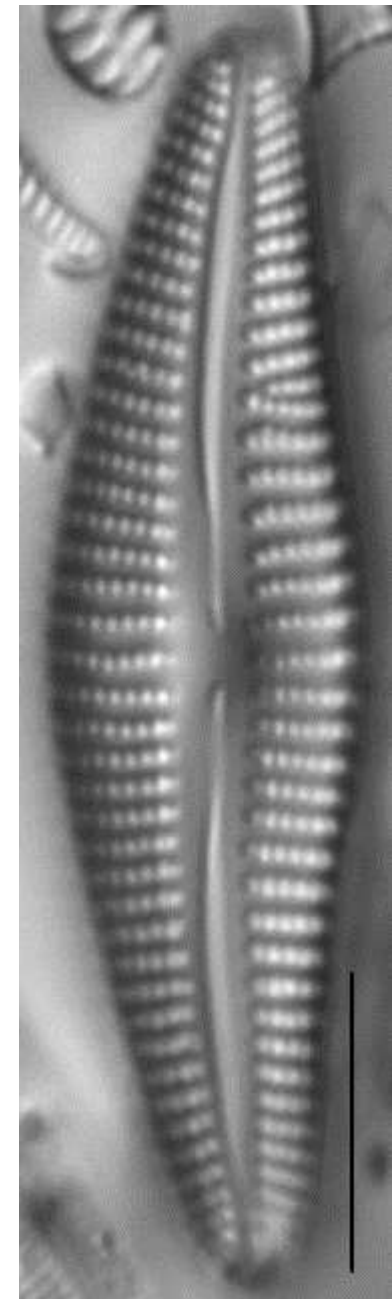
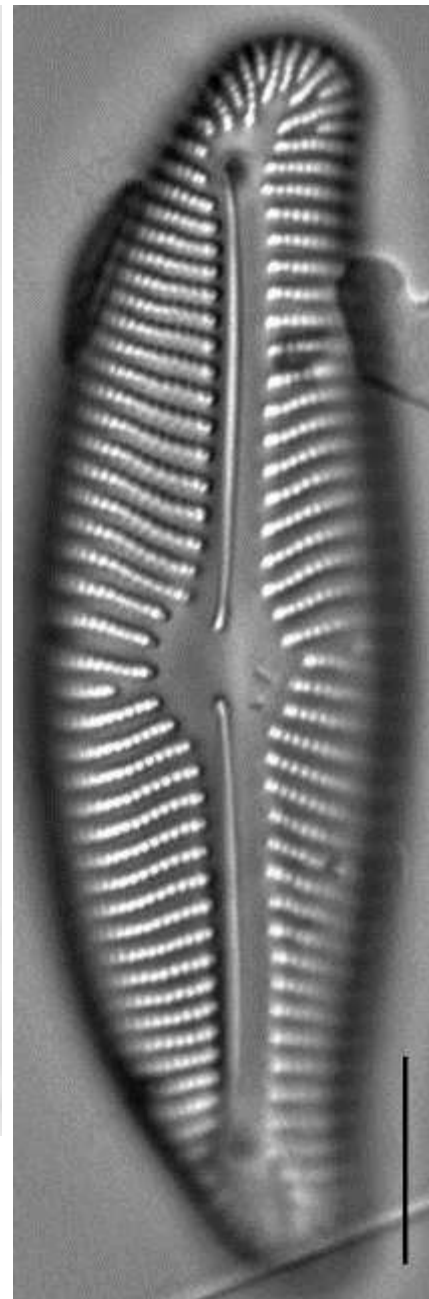
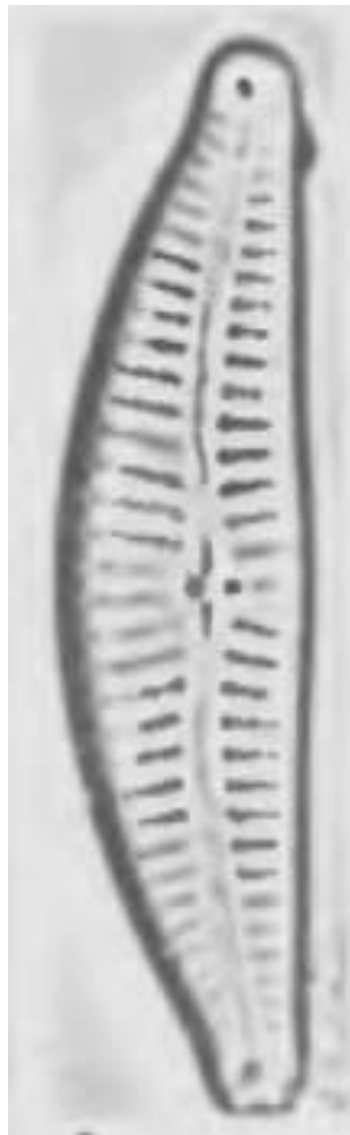


Из Krammer, 2002; 2003;  
Spaulding *et al.*, 2021

# Полюса створок

Самой разнообразной формы:

- **Клювовидные** (*Cymbella excisa*);
- **Закругленные** (*Encyoneta leibleinii*);
- **Клиновидные** (*Cymbella neoleptoceros*);
- **Головчатые** (*Cymbopleura linearis*).



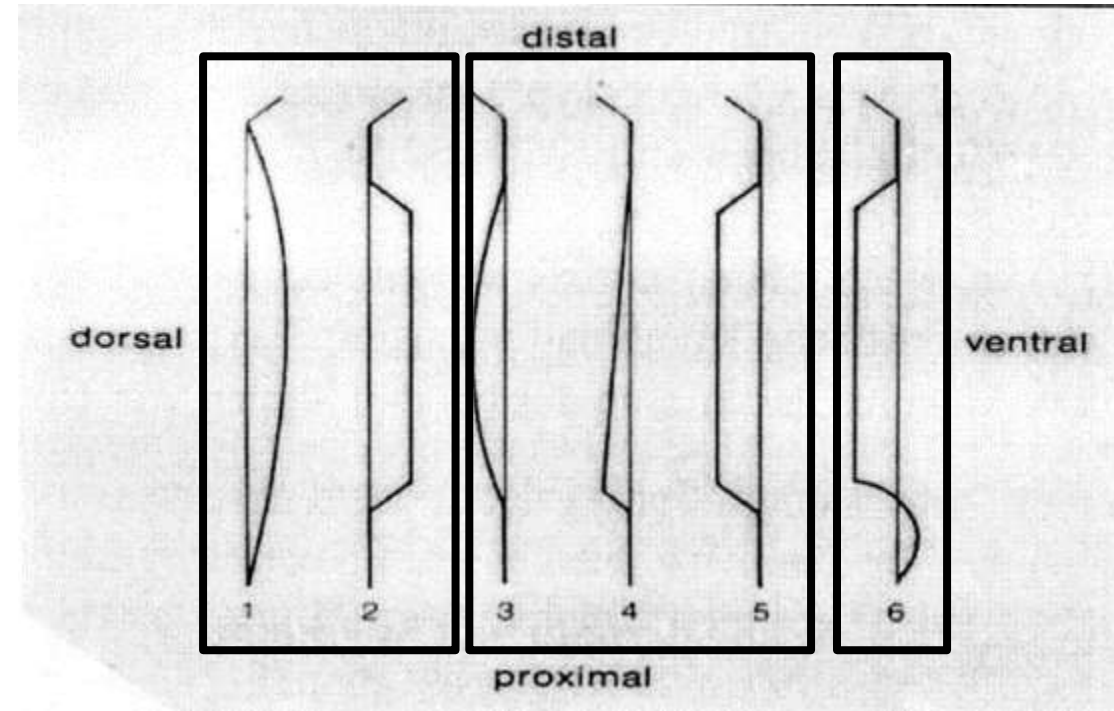
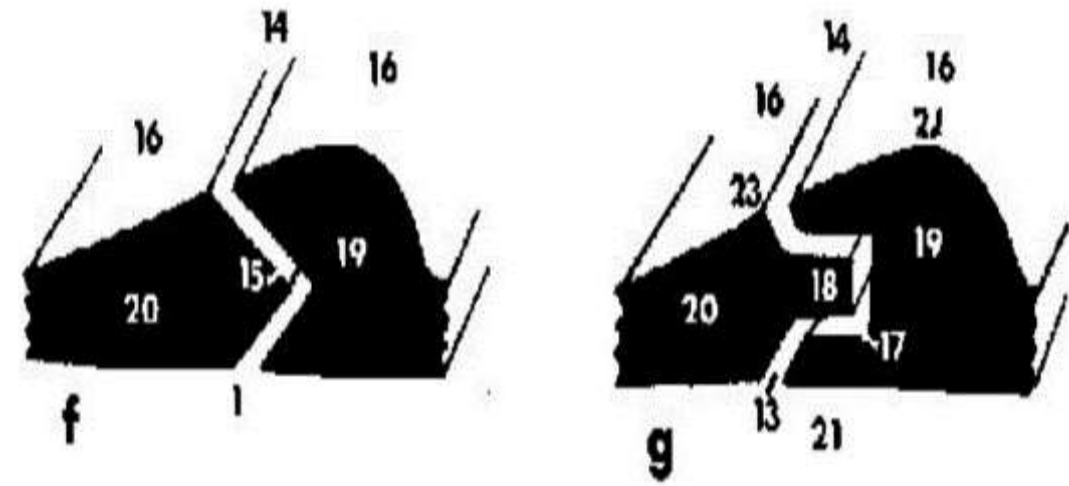
Из Krammer, 2002; 2003;  
Spaulding *et al.*, 2021

# Организация шва

Два типа организации: складчатый и «ключ-прорезь».

По взаимному расположению щелей:

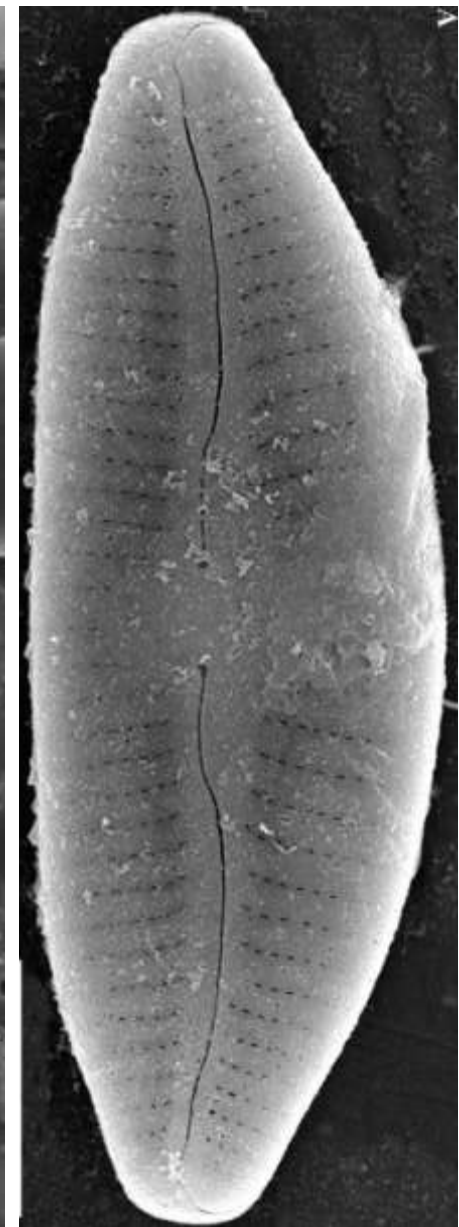
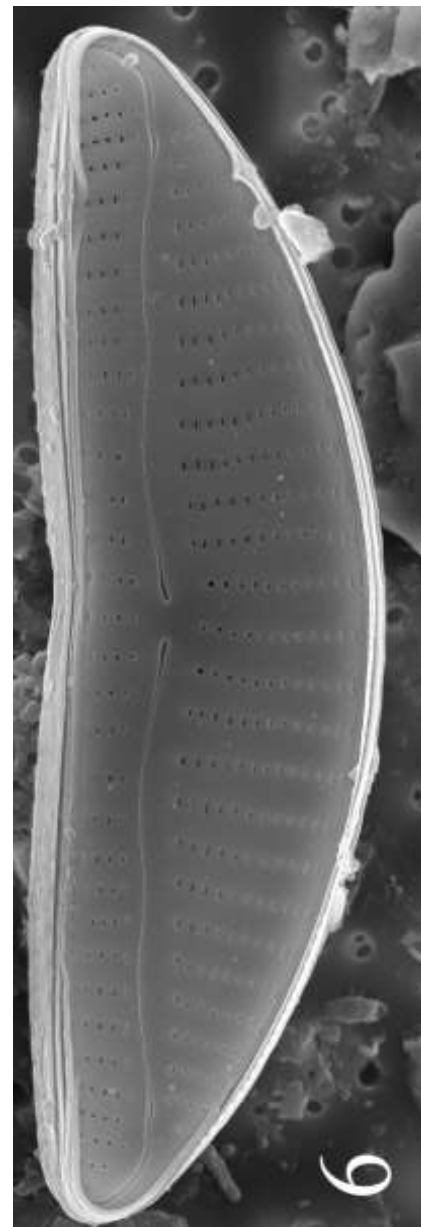
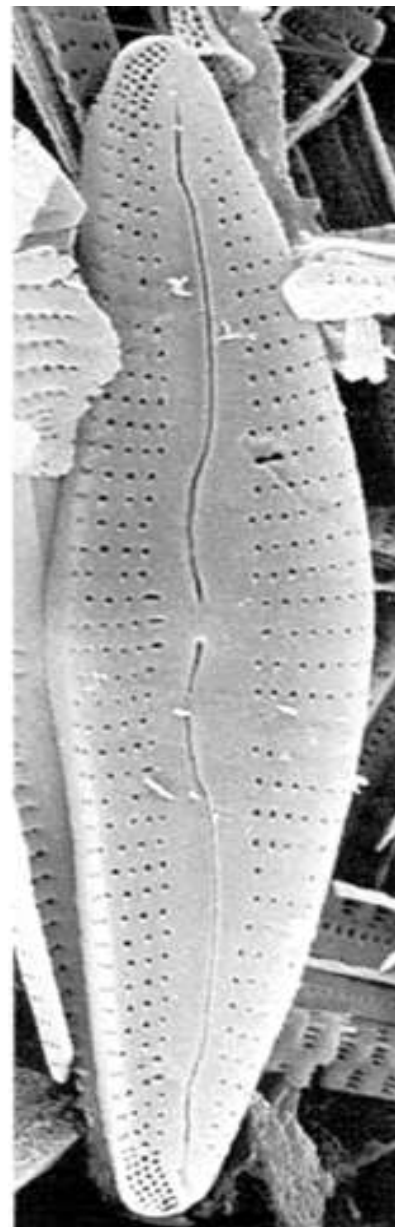
- Нитевидный (*Karthickia*, *Reimeria* и др.);
- Вентрально-расширенный (*Encyoneta*, *Encyonopsis* и др.);
- Дорзально-расширенный (*Symbella*, *Symbopleura* и др.);
- Обратно-расширенный (*Afrosymbella*, *Symbella*, *Symbopleura* и др.)



Из Krammer, 1982; 1997

# Окончания шва

- «*Symbella*»-тип (и проксимальные, и дистальные окончания изогнуты дорзально);
- «*Encyonema*»-тип (проксимальные окончания изогнуты дорзально, дистальные — вентрально);
- «*Symbopleura*»-тип (проксимальные окончания изогнуты вентрально, дистальные — дорзально).

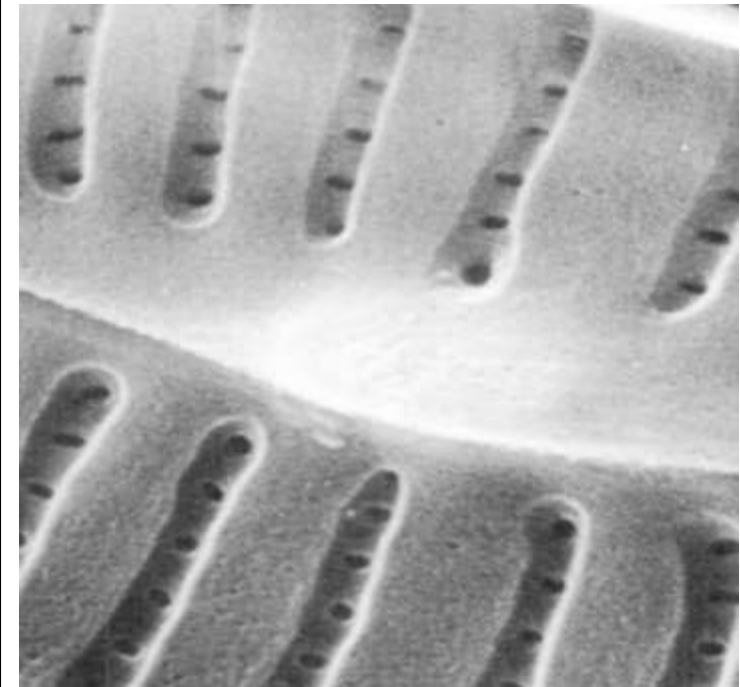
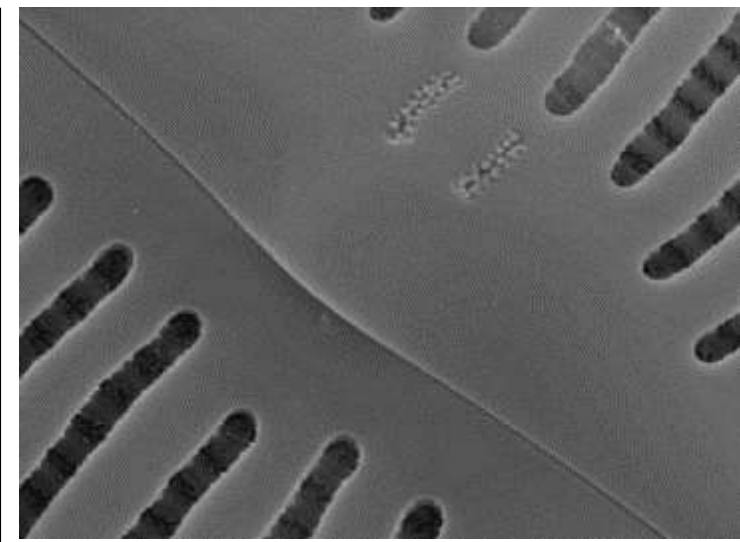
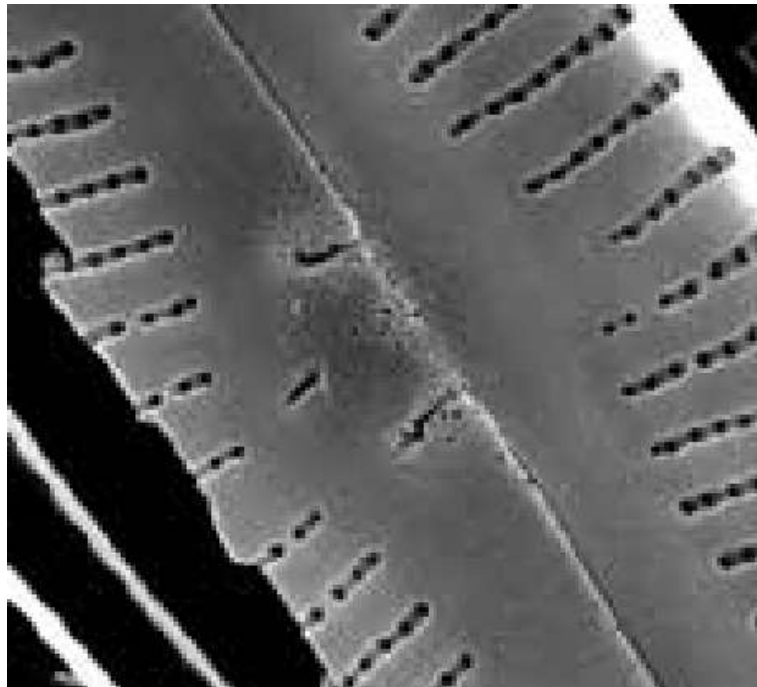
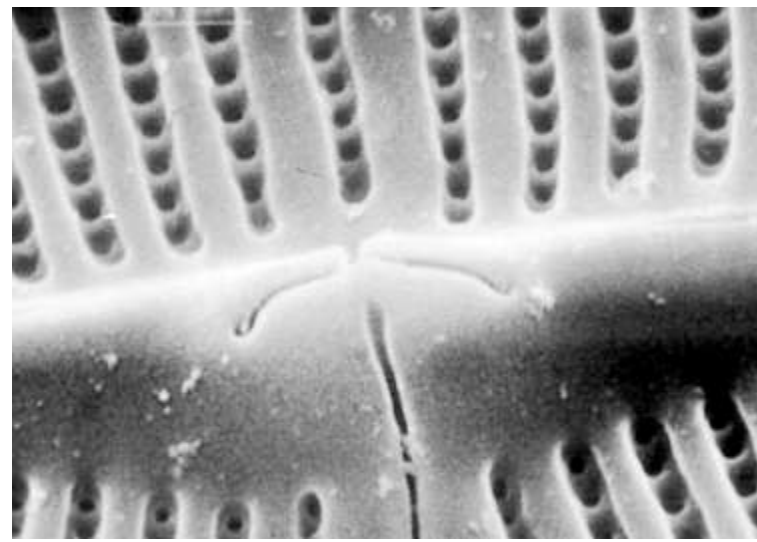


Из Krammer, 2003; Bahls *et al.*, 2013; Glushchenko *et al.*, 2021

# Интермиссио

«Разрыв» между  
проксимальными  
окончаниями шва (изнутри  
панциря):

- **Есть** у *Afrocymbella*,  
*Reimeria*, *Skvortzowia* и др.;
- **Нет** у *Alveocymba*,  
*Gomphocymbellopsis*,  
*Oricymba* и др.

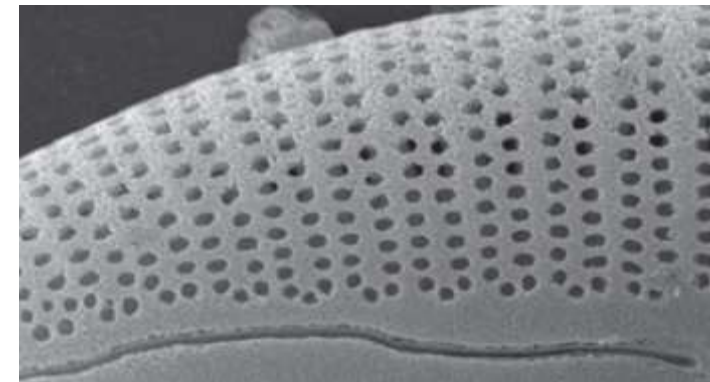
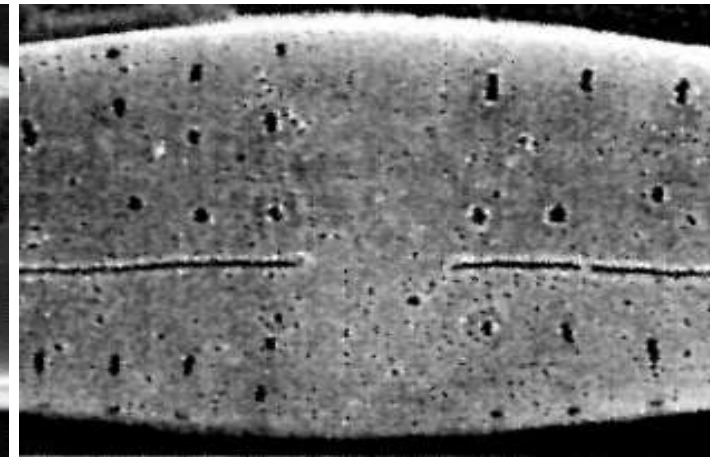
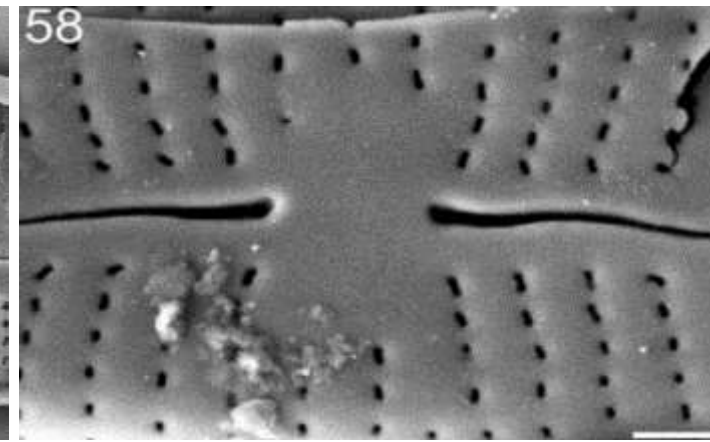
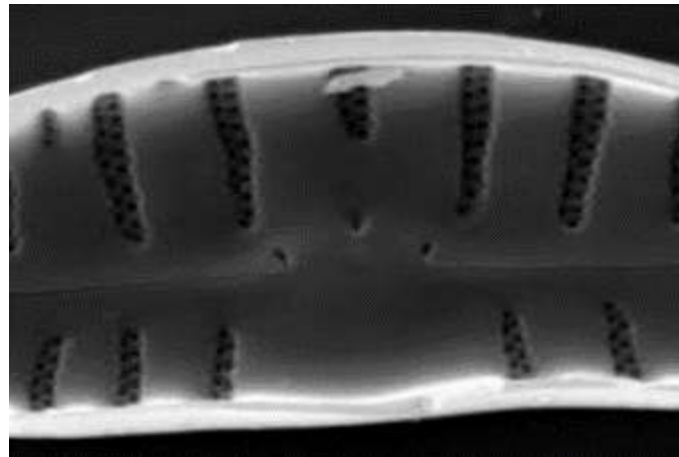
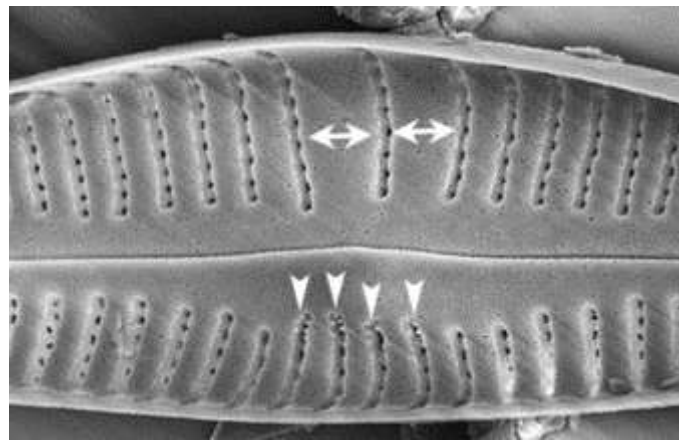


Из Krammer, 2003; Jüttner *et al.*, 2010; Bahls, 2015

# Штрихи

## Особенные случаи:

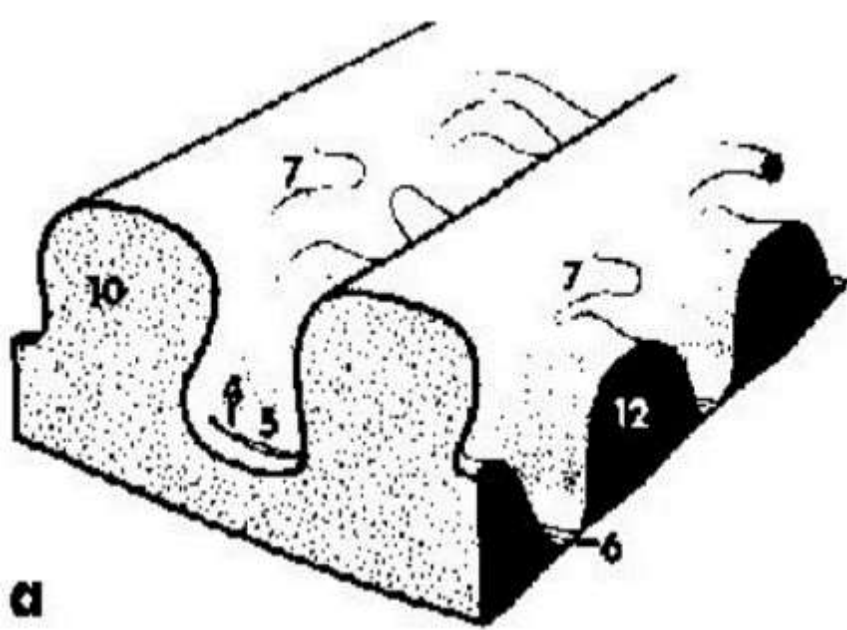
- Неравномерное расположение (*Delicatophycus williamsii*);
- Укороченные штрихи (*Encyonopsis riflensis*);
- Семифасция (*Cymbelgeia*, *Reimeria*);
- Фасция (*Skvortzowia*);
- Двурядные штрихи (*Alveocymba*, *Celebesia*, *Reimeria*, некоторые *Cymbella*).



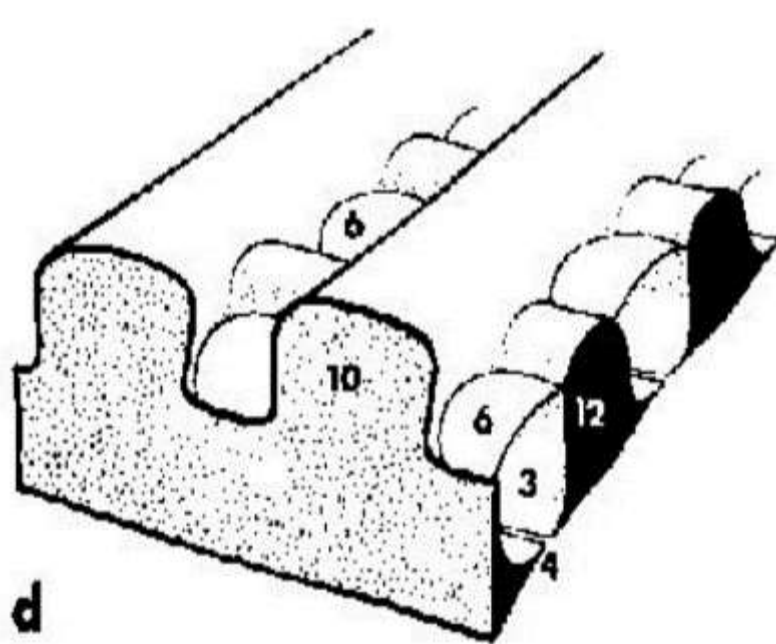
Из Levkov & Ector, 2010;  
Kulikovskiy *et al.*, 2012;  
Graeff & Kociolek, 2013;  
B. Liu *et al.*, 2018;  
Kapustin *et al.*, 2020.

# Ареолы и альвеолы

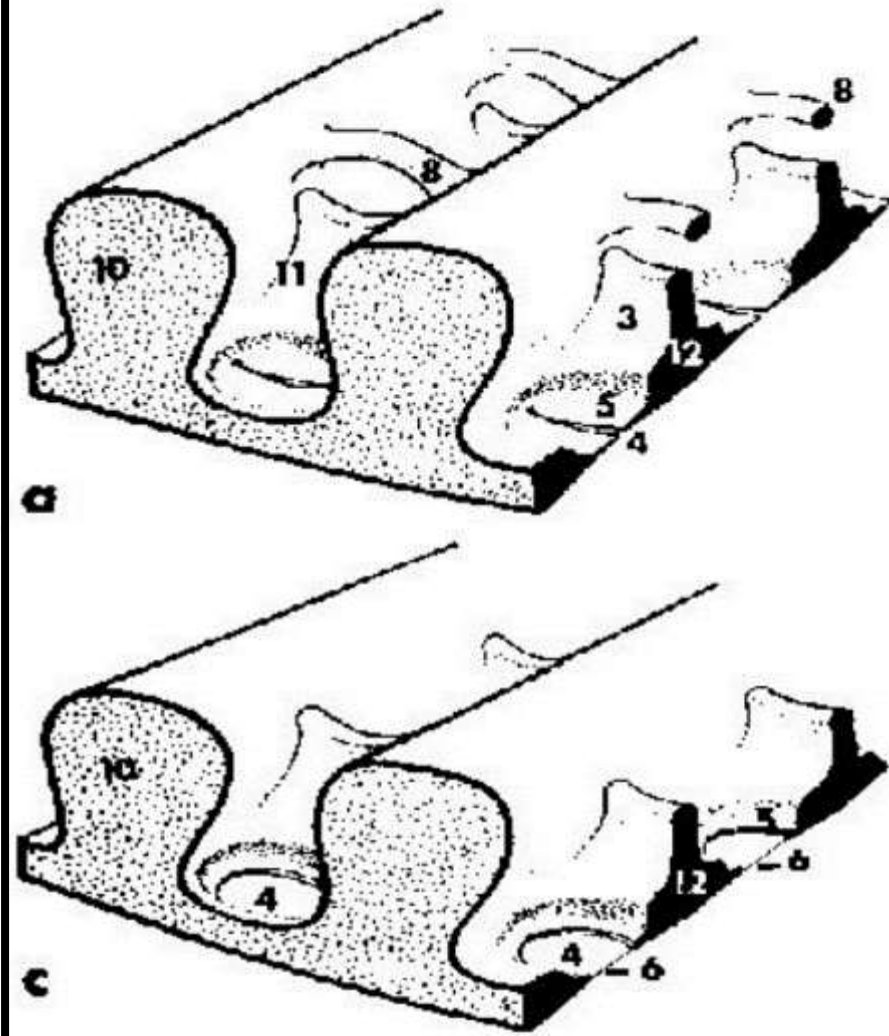
Три типа строения ареол:



«*Encyonema*»



«*Navicula lineolatae*»



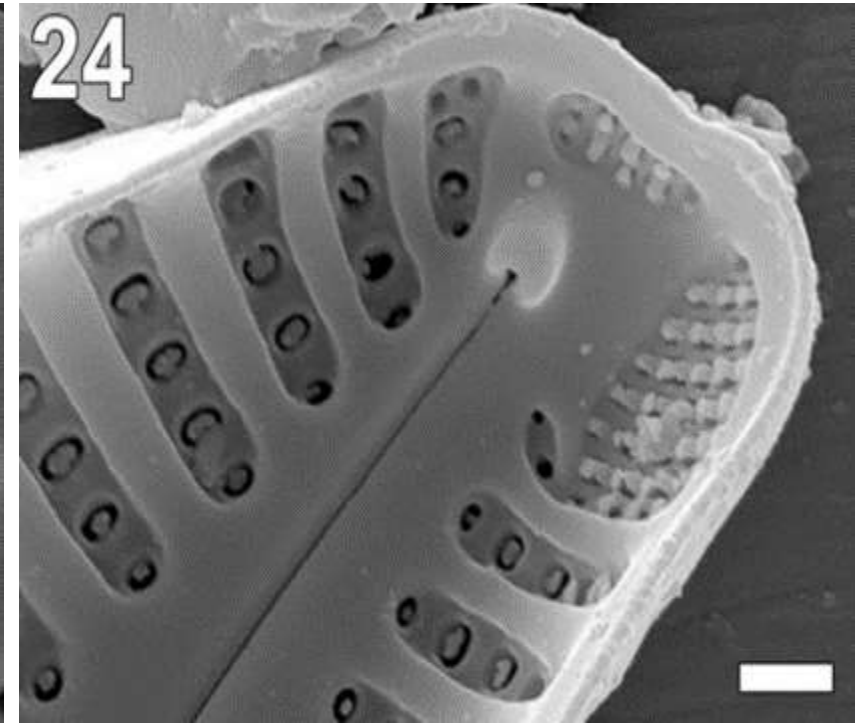
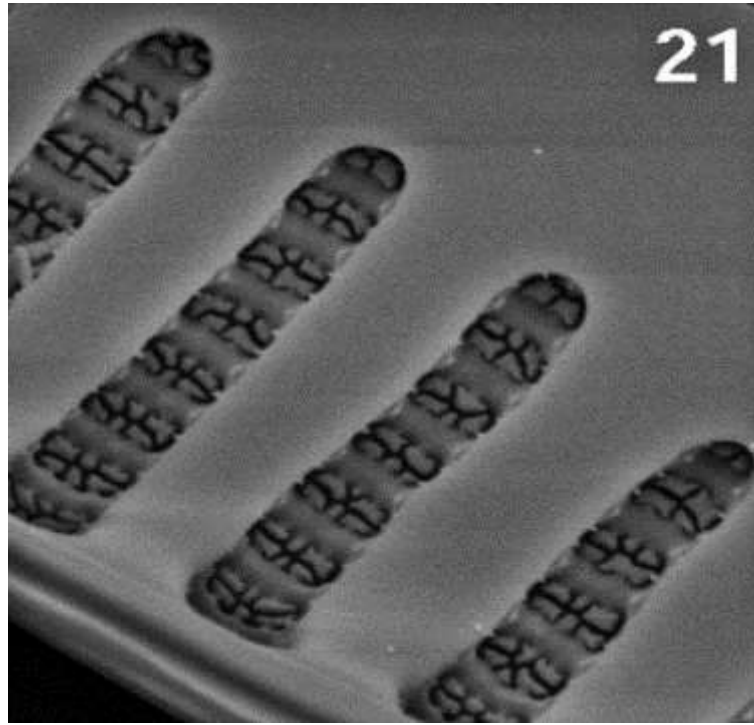
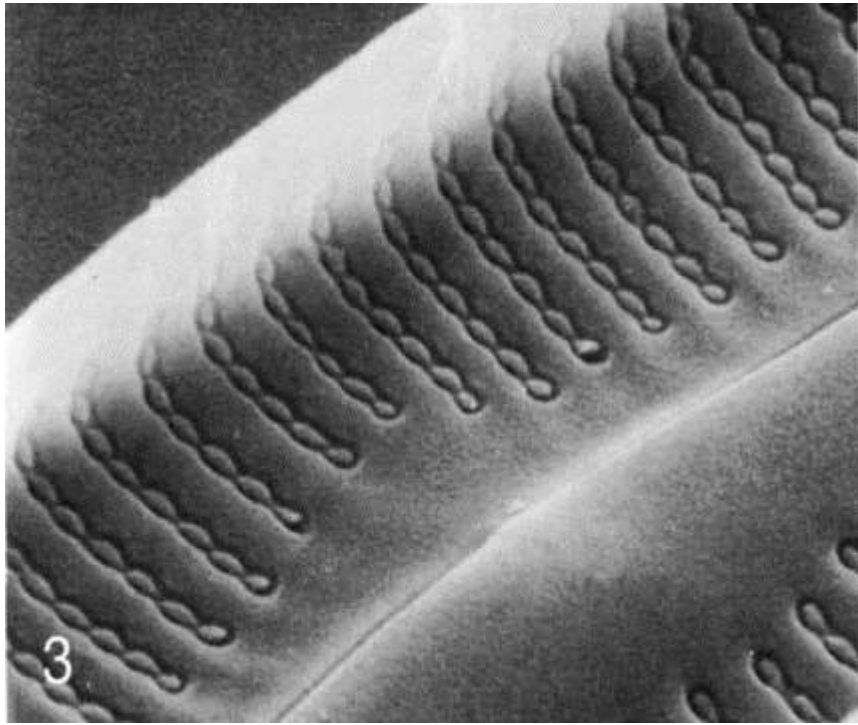
«*Cymbella/Cymbopleura*»

Из Krammer, 1982



# Окклюзии ареол

- Гимен (ситовидная мембрана) – *Encyonopsis*, *Krsticiella*, *Kurtkrammeria*;
- Вола (выросты боковых стенок ареолы) – *Oricymba* и *Cymbellopsis*;
- Форикула (крышечка на широкой ножке) – *Karthickia*, *Reimeria*, *Cymbella* и др.

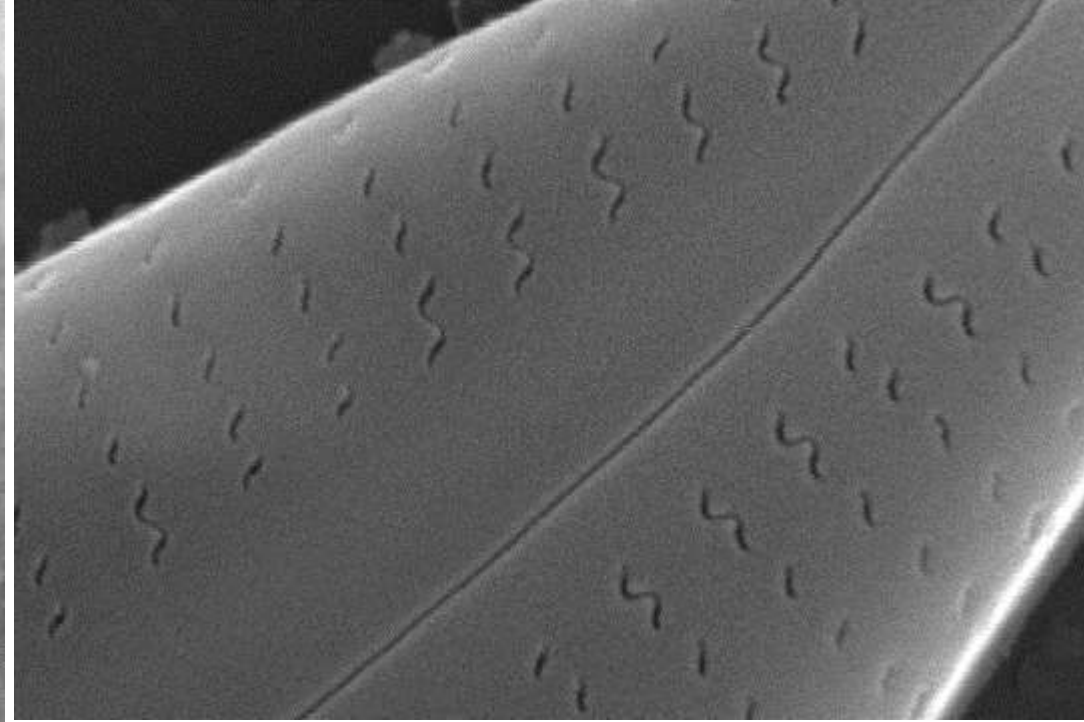
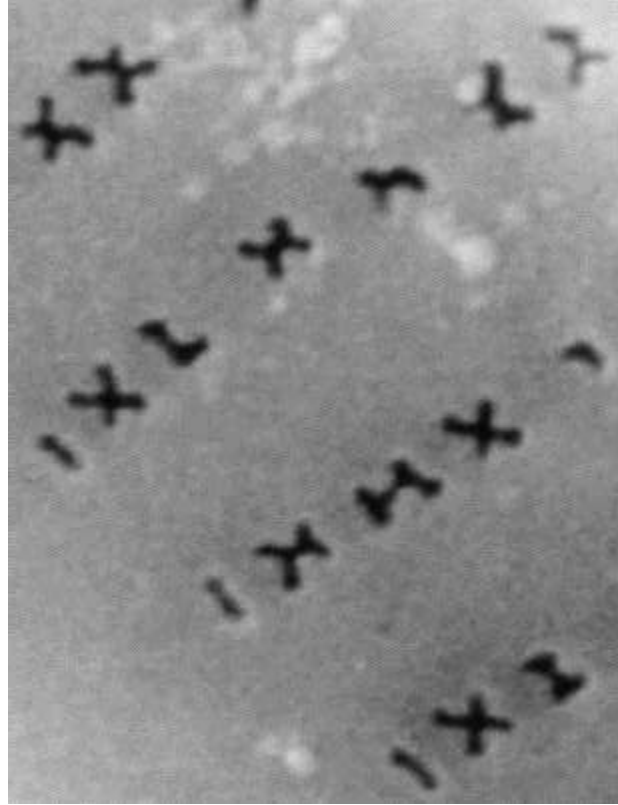
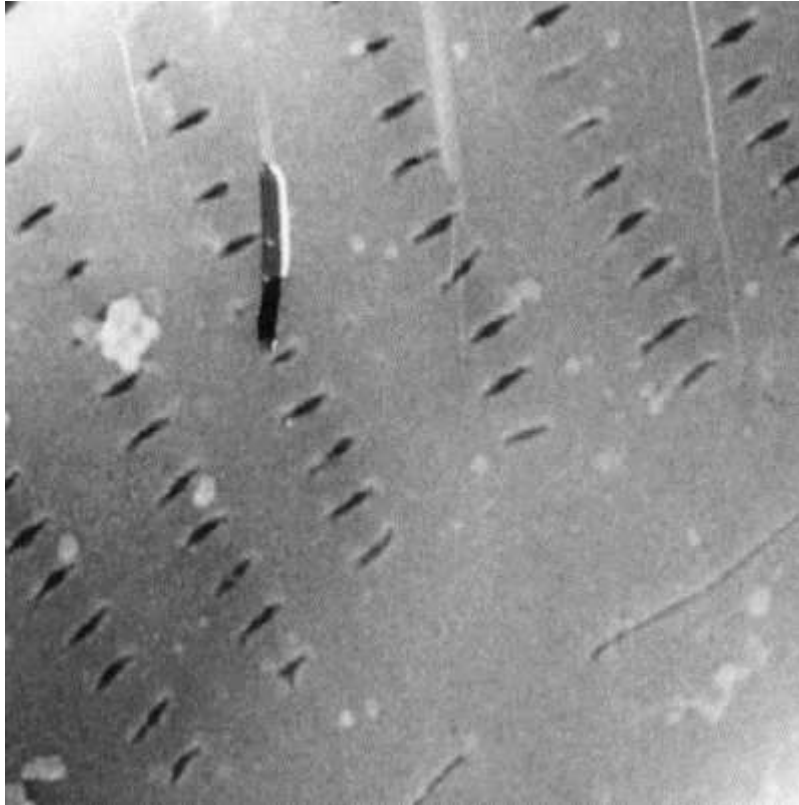


Из Krammer, 1997; Jüttner *et al.*, 2010; Kulikovskiy *et al.*, 2022

# Окклюзии ареол

Особенные формы отверстий:

- **Нерегулярная и X-образная** форма отверстий – *Cymbellopsis*;
- **Волнистые** отверстия – *Delicatophycus*.

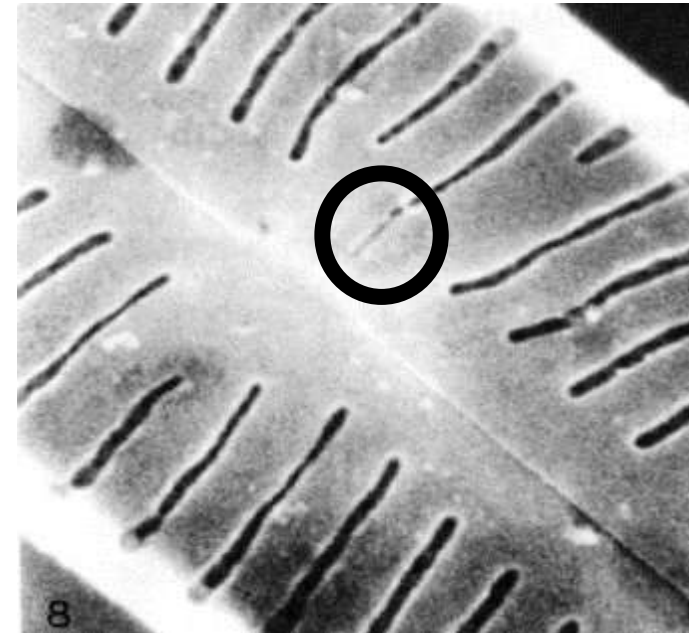
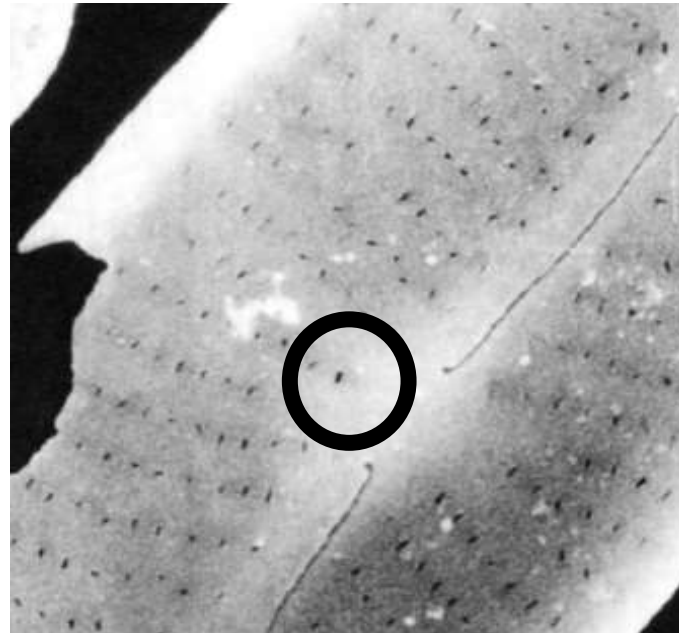
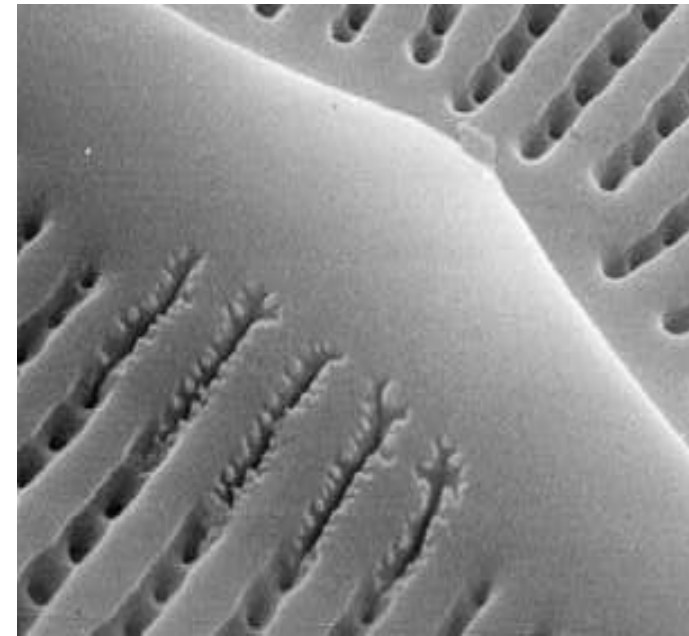
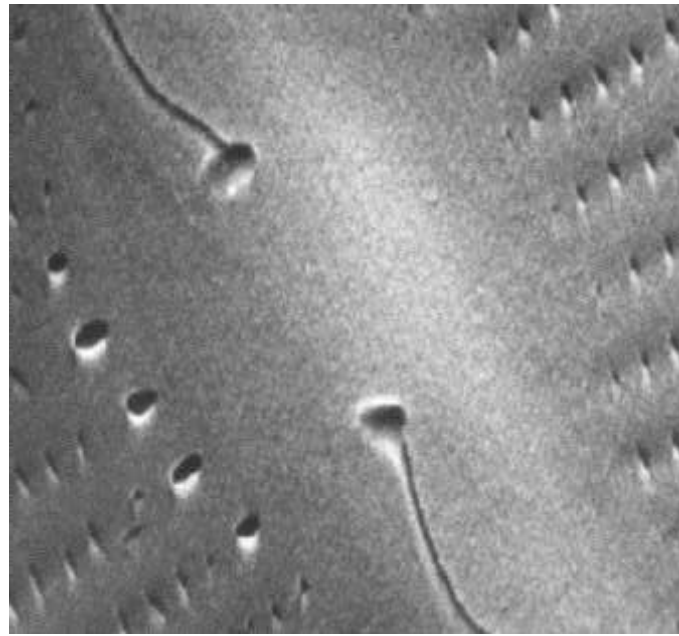


Из Krammer, 1997; Mironov *et al.*, 2022.

# СТИГМЫ И СТИГМОИДЫ

**СТИГМЫ** – поры, морфологически явно отличные от ареол (дорзальные, вентральные, центральные).

**СТИГМОИДЫ** – дорзальные изолированные ареолы (*Afroscymbella*, *Encyonema*).

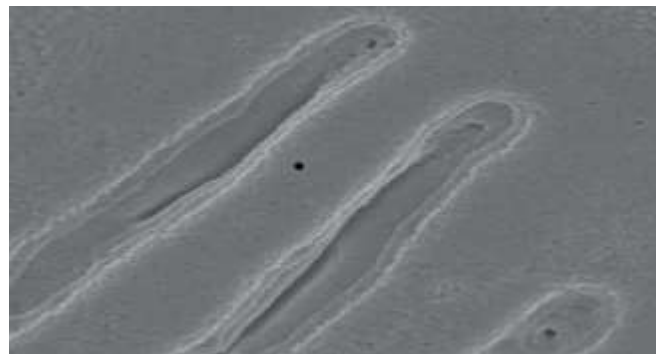
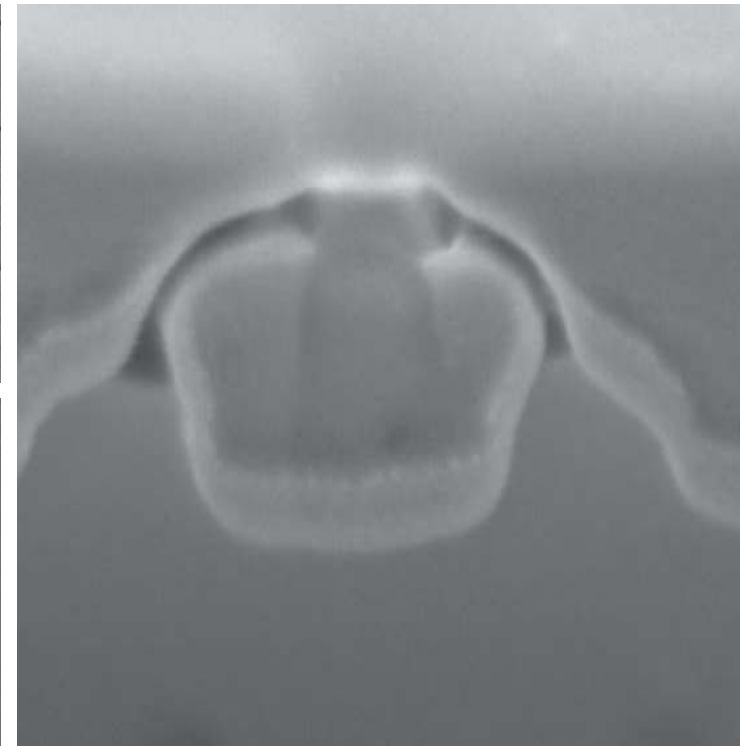
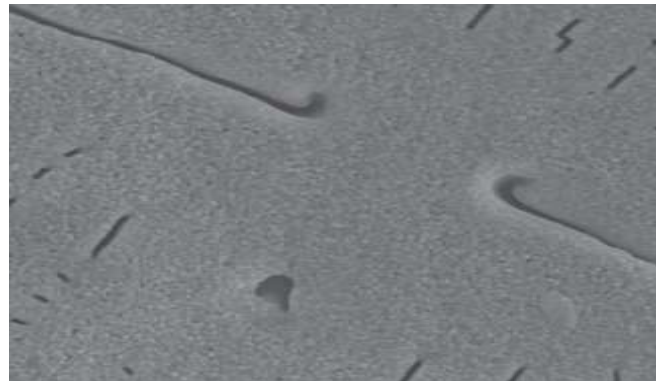
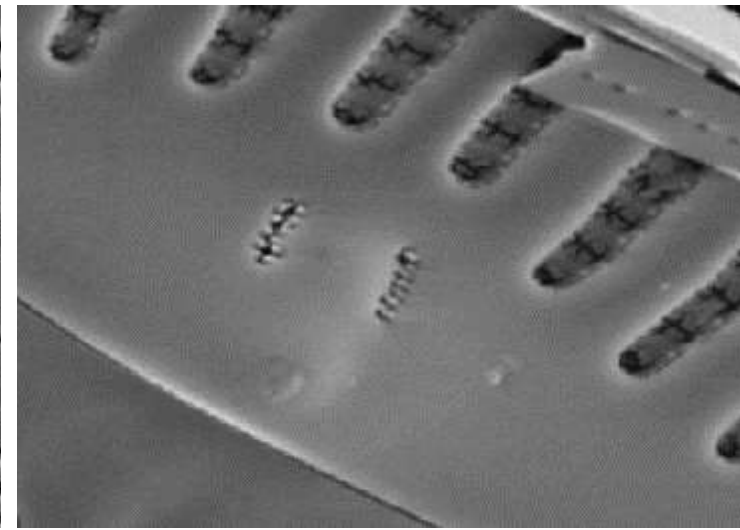
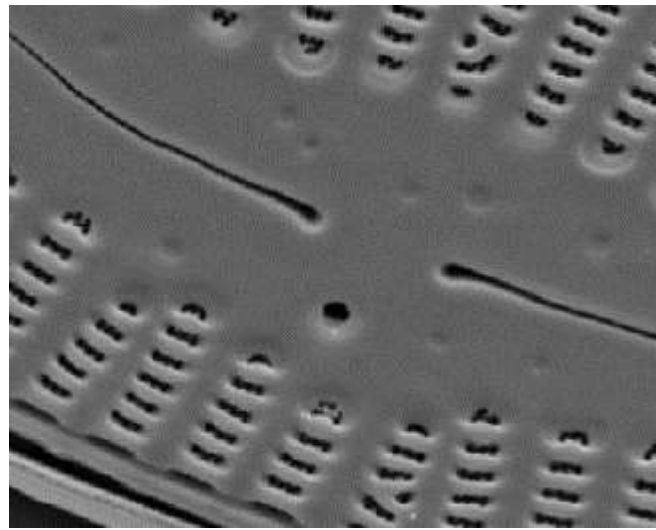


Из Krammer, 1997; 2002

# СТИГМЫ И СТИГМОИДЫ

Необычное строение:

- *Oricymba* – круглое отверстие снаружи, 1 или 2 щелевидных изнутри;
- *Karthickia* – 1 наружное и 2 внутренних щелевидных отверстия внутри альвеол центральных штрихов.



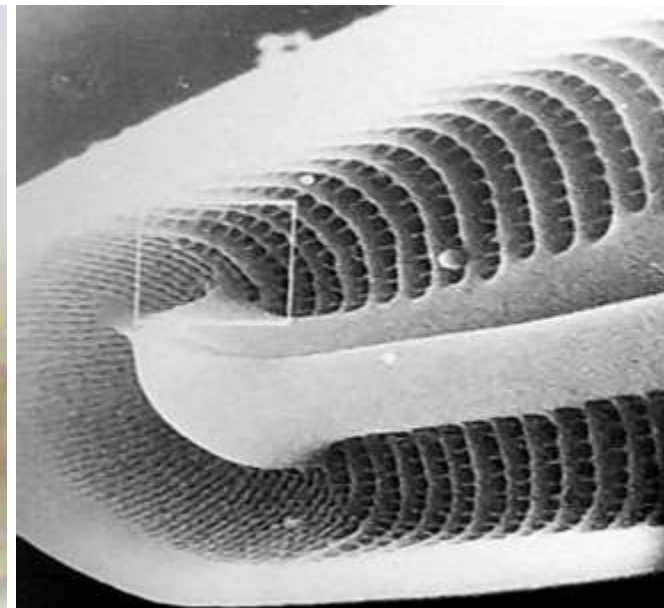
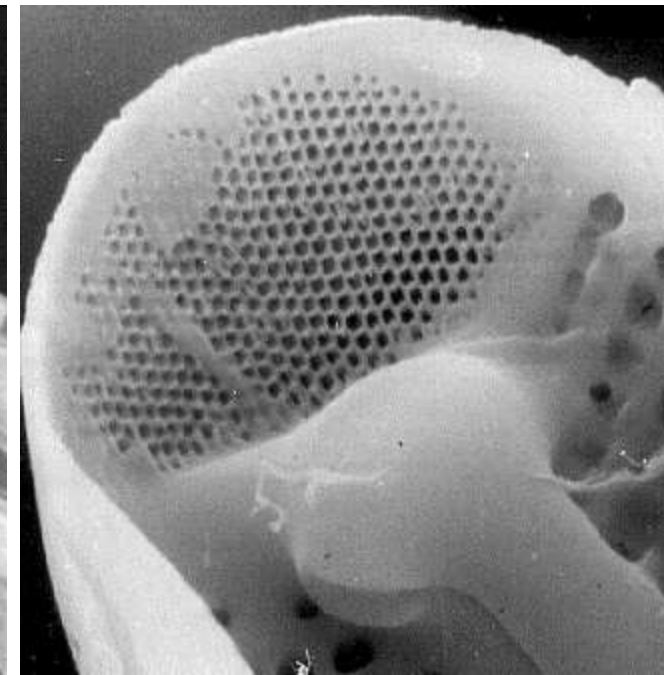
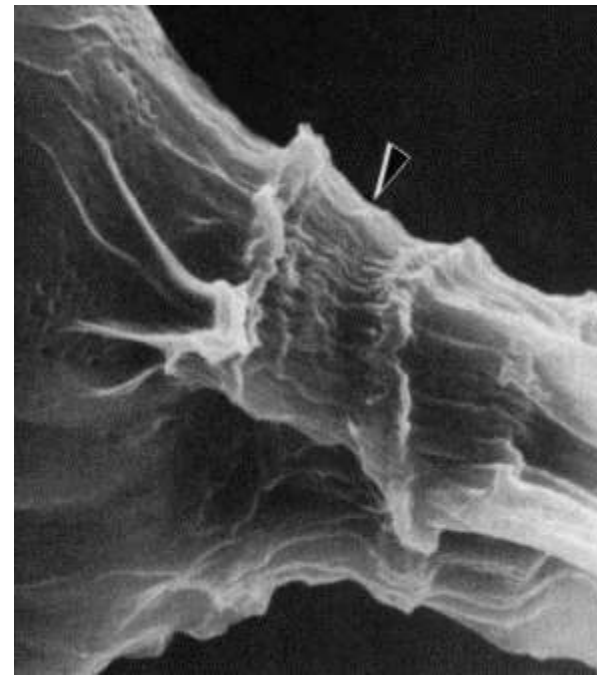
Из Jüttner *et al.*, 2010; Yana *et al.*, 2022

# Апикальные поровые поля

Расположены на обоих полюсах, участвуют в секреции слизи.

**Два типа организации:**

- Собрание беспорядочно расположенных пор без каких-либо дополнительных структур;
- Ряды пор с реберной или альвеолярной сетью.



Из Krammer, 1982; 2002; Terao *et al.*, 1993

# Пластиды

В клетках единственный H-образный хлоропласт:

- Смещен дорзально у *Cymbella* и *Cymbopleura*;
- Смещен вентрально у *Encyonema*.



Из Cox, 1996



A scanning electron micrograph (SEM) of a diatom frustule, showing its elongated, spindle-like shape and intricate surface texture. The frustule is composed of silica and exhibits a central longitudinal groove and numerous small, regularly spaced pores. The background is dark, highlighting the three-dimensional structure of the diatom.

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ  
ОТНОШЕНИЯ МЕЖДУ РОДАМИ  
ЦИМБЕЛЛОИДНЫХ ДИАТОМОВЫХ

# ЭВОЛЮЦИЯ

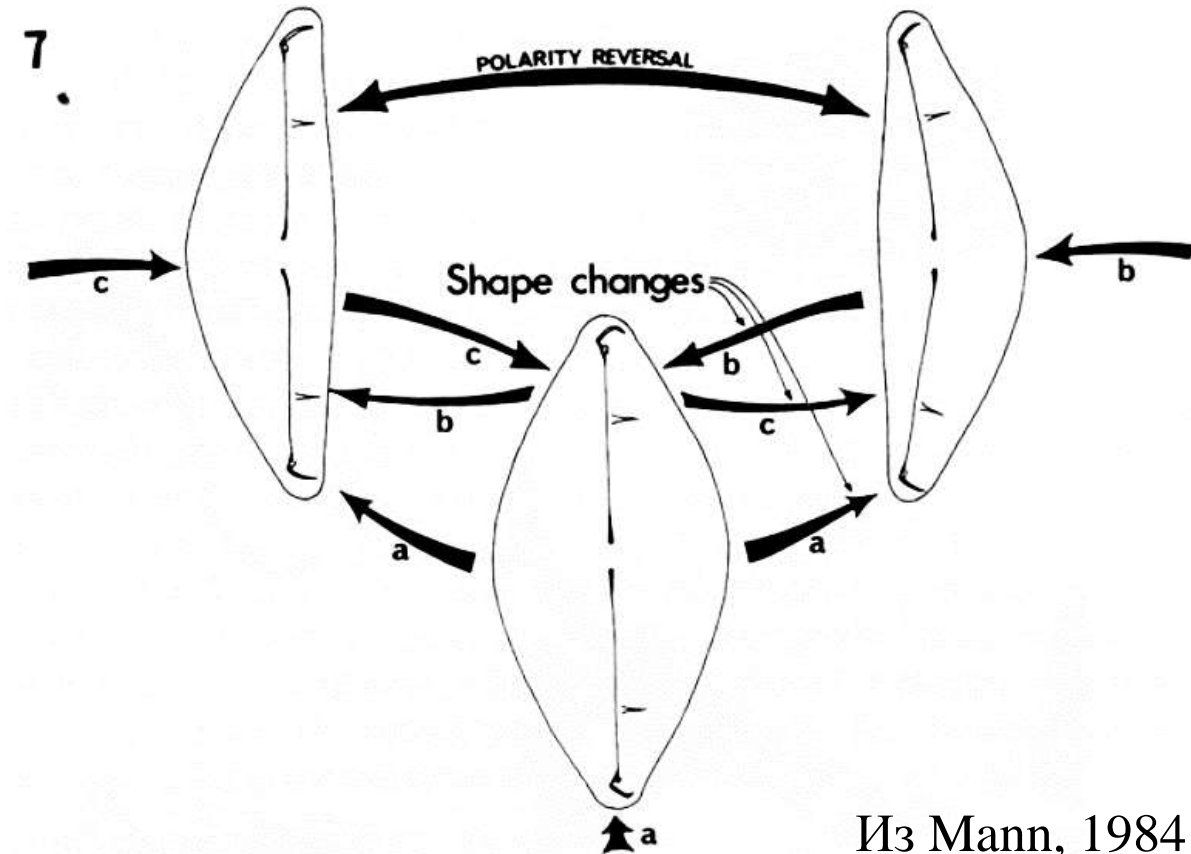
Д. Манн (Mann, 1984) поставил под сомнение монофилетичность *Cymbella* s.l.

Три пути эволюции:

- От общего навикулоидного предка (a);
- Дорзивентральность → навикулоидность → дорзивентральность (b/c);
- Изменение дорзивентральности через реверсию.



Из Round *et al.*, 1990



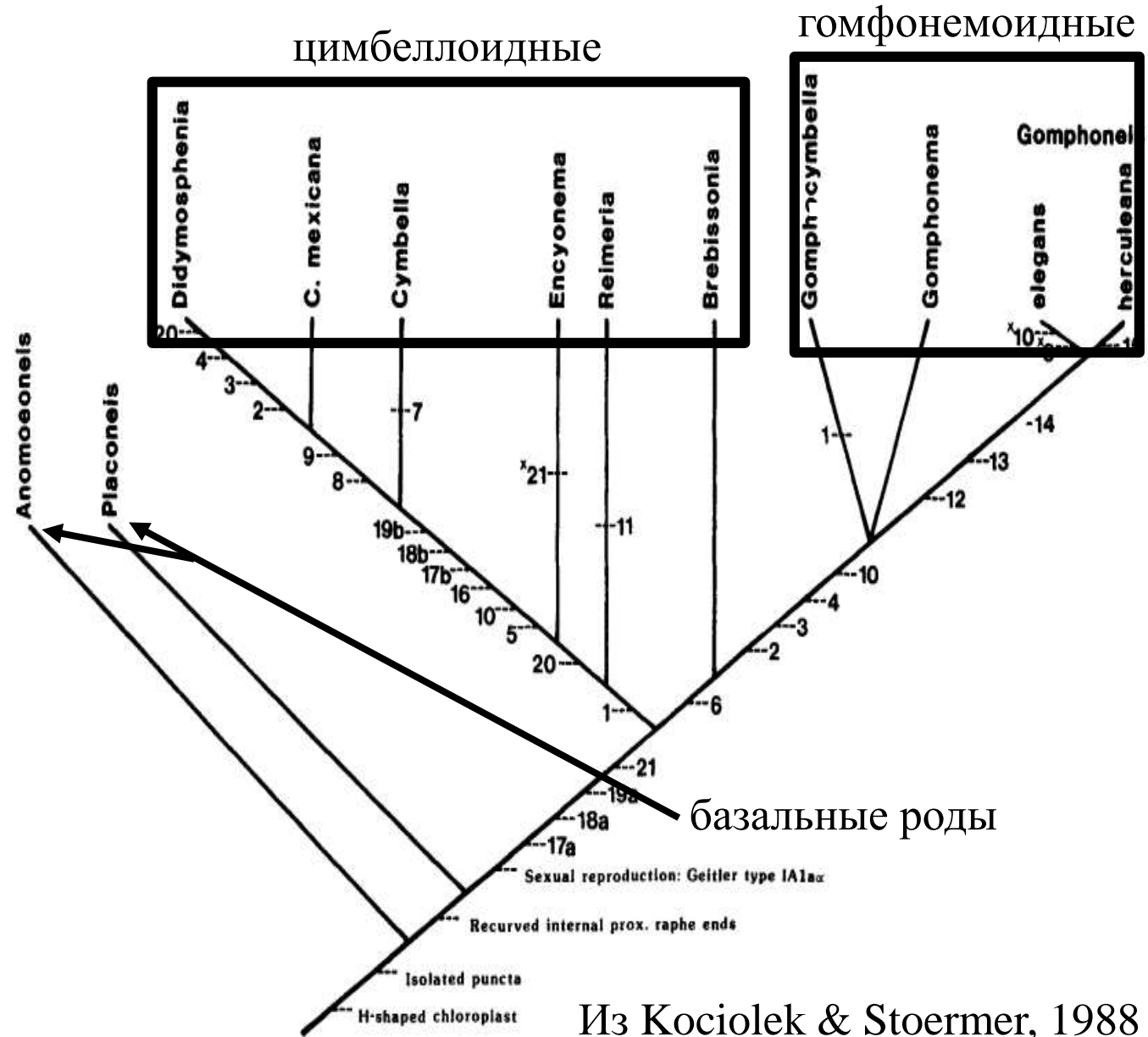
Из Mann, 1984



# ЭВОЛЮЦИЯ

Основные этапы эволюции (по Kociolek & Stoermer, 1988):

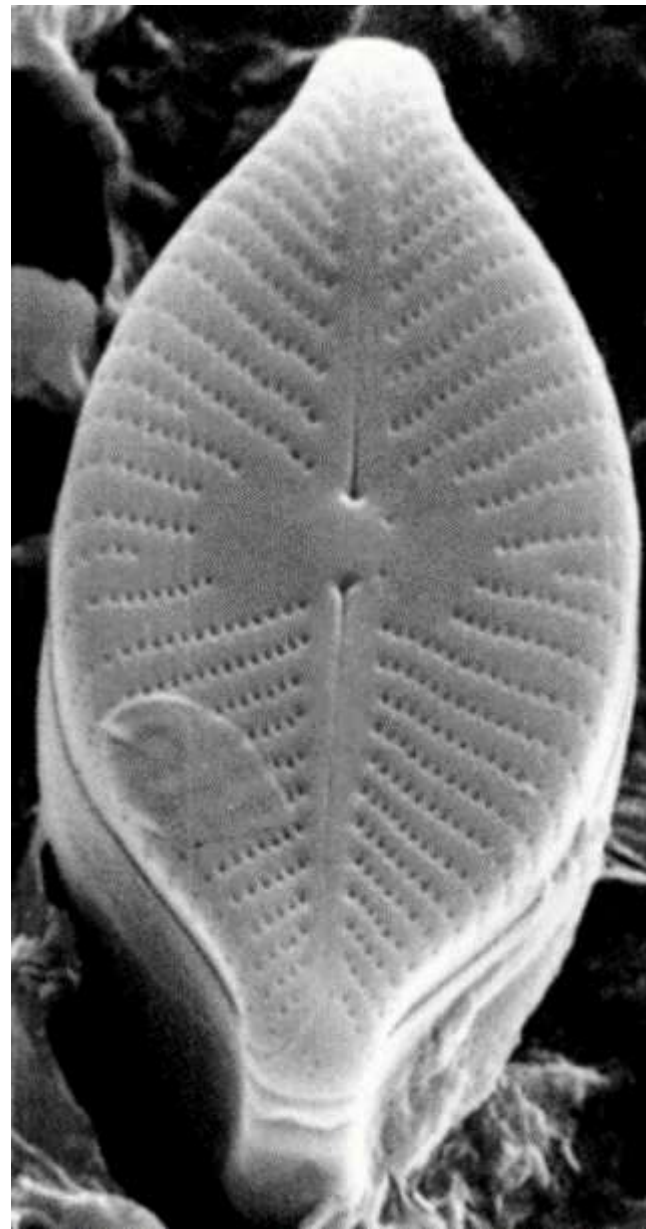
- Обособление рода *Reimeria*;
- Появление *Encyonema* за счет вторичной утраты АПП;
- Возникновение рода *Cymbella*, представители которого отличаются наличием стигм с выростами панциря;
- Выделение *Didymosphenia* (с трансапикальной асимметрией).



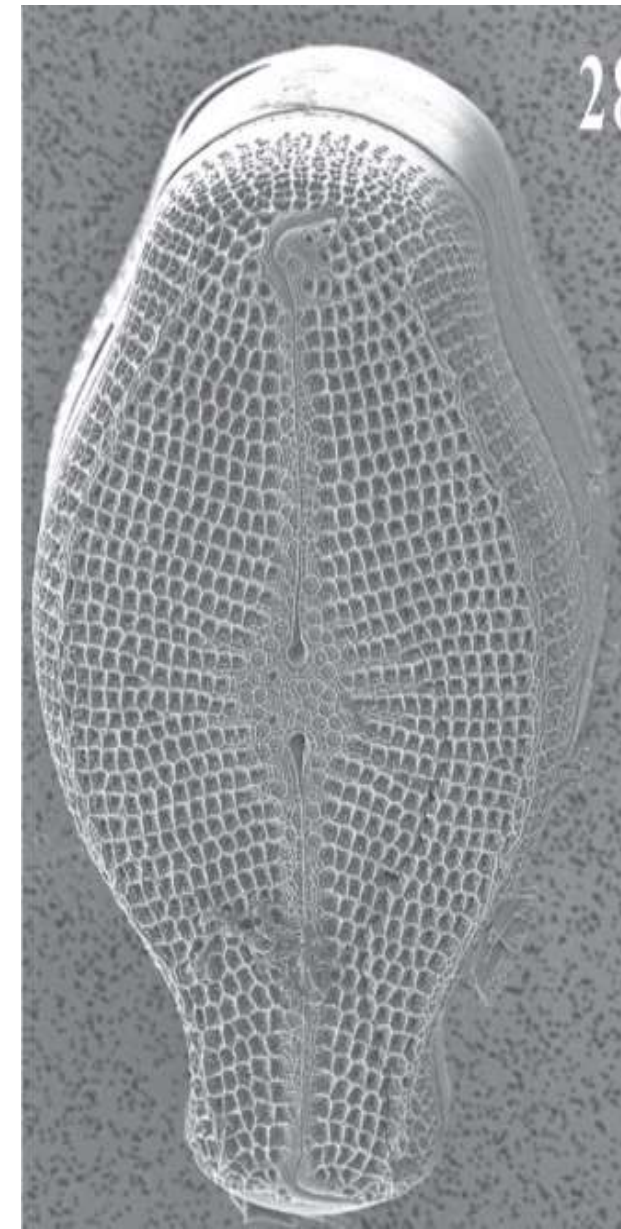
# Молекулярная генетика

- Bruder & Medlin (2007): *Placoneis* – базальный род порядка Symbellales;
- Kermarrec *et al.* (2011): *Didymosphenia* принадлежит к Symbellaceae, *Symbella* и *Symbopleura* – близкородственные роды.

Из Cox, 1987;  
Khan-Bureau *et al.*, 2016



*Placoneis*

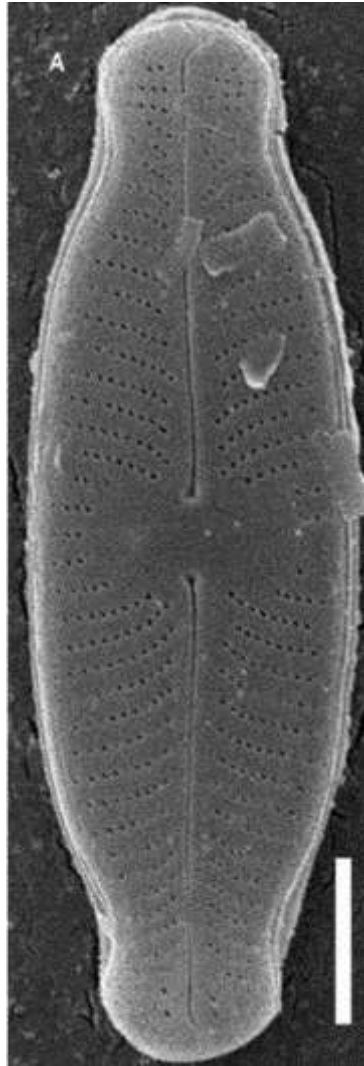


*Didymosphenia*

# Молекулярная генетика

- Nakov *et al.* (2014): рода *Symbella* и *Symborpleura* полифилетичны, *Placoneis* – базальный парафилетичный род;
- Kulikovskiy *et al.* (2014): *Geissleria* и *Placoneis* – близкие родственники.

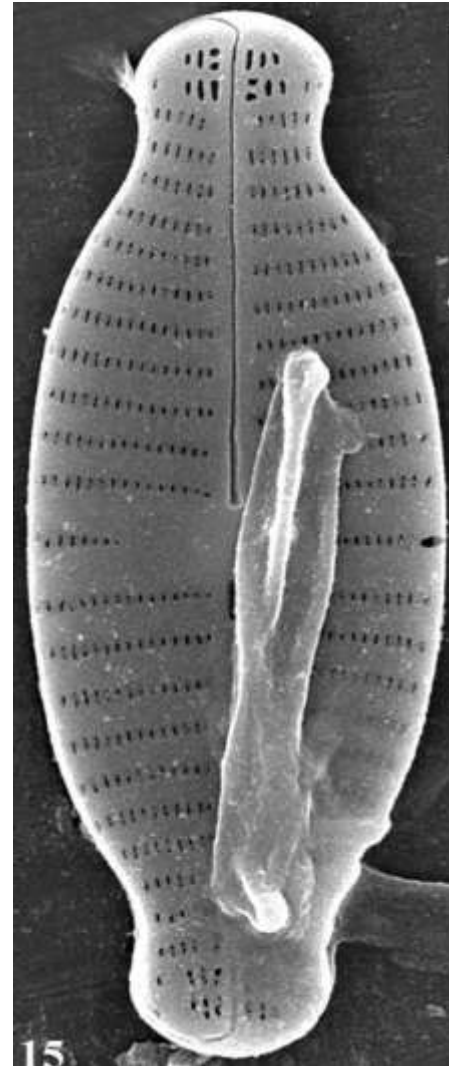
Из Kulikovskiy *et al.*, 2014;  
Kezlya *et al.*, 2021



*Placoneis*



*Geissleria*





The image shows a high-magnification, grayscale micrograph of a diatom frustule. The surface is covered in a regular, grid-like pattern of small, rectangular pores. A prominent, curved line, likely a valve margin or a specific structural boundary, runs across the field of view. The lighting creates a bright, curved highlight along the top and bottom edges, emphasizing the three-dimensional structure of the silica-based organism.

СИСТЕМА ЦИМБЕЛЛОИДНЫХ  
ДИАТОМОВЫХ

# Первые системы

- Первые попытки систематизации цимбеллоидных диатомей – **конец XIX века**;
- Затем их выделяли в семейство **Cymbellaceae** или включали в **Naviculaceae**.

## Gomphocymbelloideae.

Zellkörper mindestens zu einem Hauptschnitt asymmetrisch. Entweder die Apikalachse oder die Transapikalachse oder beide Achsen heteropol, Pervalvarachse isopol. Zwischenbänder oft vorhanden, Septen fehlen. Raphe vom Typus der Navicularaphe, mit mehr oder weniger ausgebildeten Knoten, häufig aus der Mittellinie der Schale verschoben, aber nicht deutlich gekielt, ohne Kielpunkte.

A. Zellkörper zur Transapikalebene asymmetrisch.

I. Beide Polspalten der Raphe plötzlich winklig zurückgebogen, Schalen oft leicht dorsiventral gebaut.

*Didymosphenia* (S. 367).

II. Polspalte am Fußpol der Schale nahezu in der Verlängerung der Raphe verlaufend, nicht vollkommen zurückgebogen.

a. Zellkörper zur Apikalebene symmetrisch.

*Gomphonema* (S. 367).

b. Zellkörper zur Apikalebene asymmetrisch.

*Gomphocymbella* (S. 366).

B. Zellkörper zur Transapikalebene symmetrisch.

I. Pervalvarachse wenig gebogen, fast gerade.

*Cymbella* (S. 347).

*Amphora* (S. 341).

II. Pervalvarachse stark gebogen.

Из Hustedt, 1930

## 16. Family Naviculaceae Kützing 1844

*Amphipleura* Kütz.

*Amphiprora* Ehr.

*Amphora* Ehr.

*Anomoeoneis* Pfitzer

*Berkeleya* Grev.

*Berkella* Ross & Sims

*Brebissonia* Grun.

*Caloneis* Cleve

*Capartogramma* Kufferath

*Catenula* Mereschk.

*Catillus* Hendey

*Cistula* Cleve

*Cymatoneis* Cleve

→ *Cymbella* C.A. Agardh

*Diatomella* Grev.

*Dictyoneis* Cleve

*Didymosphenia* M. Schmidt

*Dimidiata* Hajós

Из Simonsen, 1979

# НОВЫЕ СИСТЕМЫ

По Round *et al.* (1990):

- В составе Cymbellaceae 5 родов с цимбеллоидной или слабо навикулоидной симметрией;
- В Gomphonemataceae – 4 рода с гомфонемоидной симметрией и цимбеллоидный род *Reimeria*.

3. CYMBELLALES D. G. Mann, *ord. nov.*  
Rhoicospheniaceae Chen & Zhu 1983  
*Rhoicosphenia, Campylopyxis, Cuneolus,*  
*Gomphoseptatum, Gomphonemopsis*  
Anomoeoneidaceae D. G. Mann, *fam. nov.*  
*Anomoeoneis, Staurophora*

Cymbellaceae Greville 1833  
*Placoneis, Cymbella, Brebissonia, Encyonema,*  
*Gomphocymbella*

Gomphonemataceae Kützing 1844  
*Gomphonema, Didymosphenia, Gomphoneis,*  
*Reimeria, Gomphopleura\**

Из Round *et al.*, 1990

# НОВЫЕ СИСТЕМЫ

- Соx (2015) – разделение родов на семейства по строению хлоропласта и стигм.

<b>Cymbellaceae</b>	<b>Gomphonemataceae</b>
Хл-т Н-образный, дорзальный. СТИГМЫ	Хл-т многолопастной, вентральный. СТИГМОИДЫ
<i>Afrocymbella</i>	<i>Delicata nom. inval.</i>
<i>Brebissonia</i>	<i>Encyonema</i>
<i>Cymbella</i>	<i>Encyonopsis</i>
<i>Cymbellafalsa</i>	<i>Geissleria</i>
<i>Cymbellopsis</i>	<i>Gomphoneis</i>
<i>Cymbopleura</i>	<i>Gomphonema</i>
<i>Didymosphenia</i>	<i>Placoneis</i>
<i>Gomphocymbella</i>	<i>Pseudencyonema</i>
<i>Oricymba</i>	<i>Reimeria</i>



# Современные базы данных

- «**Algaebase**» - 25 родов в Cymbellaceae, в том числе 19 цимбеллоидные;
- «**Diatombase**» - 24 рода в Cymbellaceae, в том числе 16 цимбеллоидные;
- В обеих базах:  
*Krsticiella* → Naviculaceae,  
*Reimeria* → Gomphonemataceae.



Из Guiry & Guiry *et al.*, 2023

A scanning electron micrograph (SEM) showing several elongated, segmented biological structures, likely nematodes or similar organisms. The structures are light gray against a dark background. One structure in the center is highly detailed, showing a series of transverse segments with small, dark, hair-like projections. Another structure to the right is smoother and has a small, circular, textured area near its tip. The overall appearance is that of a microscopic biological specimen.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

# Заключение

- Проведен **обзор публикаций**, в которых были описаны 23 рода цимбеллоидных диатомей;
- Проанализированы основные **структурные особенности панциря** (на примере 9 признаков);
- Рассмотрены важнейшие публикации по **филогении и систематике** группы;
- Результаты исследования могут быть использованы более углубленного изучения цимбеллоидных диатомей.



СПАСИБО ЗА ВНИМАНИЕ!

# Благодарности

- Дмитрию Алексеевичу Чудаеву за чуткое руководство и неоценимую помощь в написании курсовой работы;
- Антону Михайловичу Глущенко за полезные советы и ценные замечания;
- Родным и близким за невероятную моральную и физическую поддержку;
- Цимбеллоидным диатомеям за то, что они такие красивые!

