

УДК 582.263(234.853)

## ФОРМИРОВАНИЕ И МОРФОЛОГИЯ СТОМАТОЦИСТ ЗОЛОТИСТЫХ ВОДОРОСЛЕЙ (CHRYSOPHYCEAE, SYNUROPHYCEAE) В ПЛАНКТОНЕ ВОДОЕМОВ ЮЖНОГО УРАЛА

<sup>1</sup>Снитко Л.В., <sup>1</sup>Снитко В.П., <sup>2</sup>Блинов И.А.

<sup>1</sup>ФГБПН «Ильменский государственный заповедник», Миасс, e-mail: lvs223@yandex.ru;

<sup>2</sup>Институт минералогии УрО РАН, Миасс, e-mail: ivan\_a\_blinov@mail.ru

В планктоне малых озер и прудов Южного Урала зафиксировано формирование стоматоцист хризофитовых. Формирующиеся стоматоцисты с чешуйками на поверхности обнаружены с февраля по начало мая. Исследование с применением сканирующей электронной микроскопии позволило идентифицировать 4 формирующиеся стоматоцисты: *Mallomonas caudata*, *M. striata*, *M. elongata*, *M. matvienkoeae*, и провести предварительную классификацию обнаруженных в современном планктоне сформировавшихся стоматоцист. Образование стоматоцист в малых пресноводных озерах и прудах Южного Урала происходит в зимне-весенний период в условиях низких температур. Обнаружены стоматоцисты двух известных групп морфотипов: неорнаментированные, принадлежащие двум подтипам, с воротничком и без воротничка, а также орнаментированные с простой и сложной орнаментацией. Гладкие неорнаментированные стоматоцисты, продуцированные золотистыми водорослями *Chryso-sphaerella brevispina*, *Dinobryon* sp. sp., являются самыми многочисленными в планктоне пресноводных водоемов Южного Урала в зимне-весенний период. Большинство из обнаруженных стоматоцист не идентифицированы с конкретным известным морфотипом. Комплексное применение электронной микроскопии с рентгеноспектроскопией позволило отличить некоторые морфотипы стоматоцист хризофитовых от лориков эвгленид рода *Trachelomonas*. Выявлены экологические условия формирования стоматоцист хризофитовых.

**Ключевые слова:** золотистые водоросли, стоматоцисты, таксономия, экология, распространение, Южный Урал

## THE FORMATION AND MORPHOLOGY OF STOMATOCYSTS GOLDEN ALGAE (CHRYSOPHYCEAE, SYNUROPHYCEAE) IN THE PLANKTON OF WATER BODIES OF THE SOUTH URALS

<sup>1</sup>Snitko L.V., <sup>1</sup>Snitko V.P., <sup>2</sup>Blinov I.A.

<sup>1</sup>Ilmen State Nature Reserve, Ural Branch RAS, Miass, e-mail: lvs223@yandex.ru;

<sup>2</sup>Institute of Mineralogy, Ural Branch of RAS, Miass, e-mail: ivan\_a\_blinov@mail.ru

Formation of stomatocysts Chrysophyta (Chrysophyceae, Synurophyceae) was found in the plankton of small lakes and ponds of the South Urals. Forming stomatocysts with scales on the surface were found from February to early May. The study using scanning electron microscopy allowed to identify 4 emerging stomatocysts: *Mallomonas caudata*, *M. striata*, *M. elongata*, *M. matvienkoeae*, and preliminary classification found in modern plankton formed stomatocysts. Formation of stomatocysts in small freshwater lakes and ponds of the southern Urals occurs in winter and spring at low temperatures. Stomatocysts of two known groups of morphotypes were found: non-normalized, belonging to the 2nd subtypes with collar and without collar, and also found ornamented with simple and complex ornamentation. Smooth, not ornamented stomatocysts, protezirovaniye Golden algae *Chryso-sphaerella brevispina*, *Dinobryon* sp. sp., are the most abundant in the plankton of freshwater reservoirs of the South Urals in the winter-spring period. Most of the found stomatocysts are not identified with a specific known morphotype. Integrated use of electron microscopy with x-ray spectroscopy allowed to distinguish between some morphotypes of stomatocysts Chrysophyta from lorica structure Euglenophyta of the genus *Trachelomonas*. Identified environmental conditions for the formation of stomatocysts Chrysophyta.

**Keywords:** Chrysophyceae, stomatocysts, taxonomy, ecology, distribution, South Urals

Золотистые водоросли составляют значительную долю в биомассе фитопланктона континентальных водоемов умеренных широт, развиваясь преимущественно в малопродуктивных олиготрофных озерах. Кремниевые стоматоцисты (статоспоры) являются характерной покоящейся стадией жизненного цикла золотистых водорослей классов Chrysophyceae и Synurophyceae. Впервые в России исследования стоматоцист были проведены в Сибири [1, 2], на северо-западе России [3–5]. На Южном Урале специальные исследования хризо-

фитовых начаты в недавнее время [6, 7]. В регионе распространены водоемы с пресной нейтрально-щелочной водой с высоким разнообразием и обилием фитопланктона мезо-эвтрофного уровня, летом уровень развития в малых озерах может достигать гипертрофии. Золотистые водоросли в регионе определяют облик зимне-весеннего планктона. При исследованиях впервые для Южного Урала обнаружены стоматоцисты Chrysophyta. Формирование стоматоцист отмечено в зимне-весенний период.

### Материалы и методы исследования

В ряде малых водоемов Южного Урала лесной, лесостепной и степной зоны, а также отдельных водоемов Среднего Урала, с 2014 по 2017 г. проведен круглогодичный отбор планктонных проб. Живые пробы просматривались на световом микроскопе (СМ) Nikon Eclipse E600 с использованием объективов Nikon 60×/0.80, 40×/0.65 Ph2, 10×/0.25 Ph1. Изучение кремниевых структур панцирей и фотосъемка велись на сканирующем электронном микроскопе (СЭМ) Tescan Vega 3Sbu при увеличении 2–20×103. Для этого аликвоту сгущенного планктона наносили на токопроводящий скотч и высушивали, напыление золотом производили с помощью ионно-плазменного напылителя Quorum Q150R ES. Кремниевый состав оболочки стоматоцист хризофитовых оценивали с помощью рентгеноспектрального микроанализатора Oxford Instruments X-act.

Обследованные водоемы принадлежат Обскому (Тоболо-Исетскому) речному бассейну и бассейну реки Урал. Ледостав происходит в конце октября или начале ноября, сход льда отмечен в начале мая. В местах сбора проб измеряли температуру воды, водородный показатель (рН), электропроводность (УЭП), прозрачность по диску Секки, цветность, проводился химический анализ воды.

Прозрачность воды изменялась от 1,5 м до 3,5 м, с минимумом 0,8 м в летние месяцы при развитии цианобактерий в эвтрофных мелководных озерах. Цветность воды колебалась в различные сезоны от 32о до 87о по Pt–Co шкале, значения рН изменялись в диапазоне 6,5–7,4. Все обследованные водоемы пресные и характеризовались следующим диапазоном УЭП 86–559  $\mu\text{S cm}^{-1}$ .

### Результаты исследования и их обсуждение

Стоматоцисты обнаружены в следующих водоемах: озерах Южного Урала в лесной зоне – Ильменское, Кошкуль, Барахтан, Киалимском водохранилище, прудах верхнего течения реки Миасс, в лесостепной зоне – Уйский пруд; на Среднем Урале – оз. Таватуй. Водоемы расположены вдоль 60° восточной долготы, в широтном диапазоне от 56°40' до 54°20' северной широты.

Процесс формирования стоматоцист хризофитовых впервые был отмечен с февраля до начала мая 2015 г. в подледном планктоне озер региона. Среди них с сохранившимися чешуйками на поверхности отмечены ст. *Mallomonas caudata* Ivanov emend. Krieger, ст. *M. striata* Asmund, ст. *M. elongata* Reverdin, ст. *M. matvienkoeae* Asmund et Kristiansen. В оз. Ильменское в феврале при температуре воды 3,9°C, рН 7,2, УЭП 350  $\text{мкС}\cdot\text{см}^{-1}$  найдены стоматоцисты *M. caudata*, в апреле при температуре воды 2,5°C, рН 7,5, УЭП 278  $\text{мкС}\cdot\text{см}^{-1}$  – *M. elongata*. Стоматоцисты *M. striata* и *M. matvienkoeae* отмечены в оз. Таватуй в мае при температуре воды 7,2°C, рН 7,5, УЭП 215  $\text{мкС}\cdot\text{см}^{-1}$ .

В зимне-весенний период 2016–2017 гг. наиболее часто во многих водоемах Южного Урала встречали формирующиеся стоматоцисты *M. striata* (рис. 1).

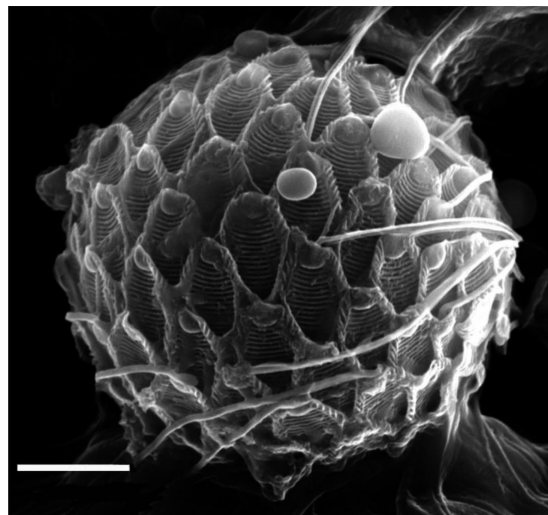


Рис. 1. Формирующаяся стоматоциста *Mallomonas striata* с сохранившимися чешуйками, наиболее часто встречаемая в подледном и весеннем планктоне ряде озер и прудов Южного Урала в 2016–2017 гг. СЭМ. Масштабная линейка 5  $\mu\text{м}$

Своеобразие процесса формирования стоматоцист состоит в том, что оболочка разрастается не вокруг протопласта, как у представителей других групп водорослей, а закладывается внутри клетки, эндогенно. При формировании стоматоцист происходит разрастание, изменение липидного состава, чешуйки на первоначальном этапе сохраняются. По оставшимся чешуйкам можно определить принадлежность стоматоцисты к виду. Образование цист происходит при половом и бесполом (автогамном и гологамном) размножении. Инцистирование часто связано с изменением химических и физических свойств воды, факторы, при которых происходит формирование стоматоцист золотистых водорослей, мало изучены.

Формирующиеся стоматоцисты *M. striata* были отмечены в прудах верхнего течения реки Миасс – Устиновский, Смородинка, Старогородский, Киалимском водохранилище, Уйском пруде на реке Уй, оз. Кошкуль в подледный период и сразу после схода льда при рН 7,2–7,5, температуре 3,2–7,9°C и УЭП 190–345  $\text{мкС}\cdot\text{см}^{-1}$ . Отмечены новые местонахождения формирующихся стоматоцист *M. caudata* в оз. Барахтан в мае при температуре воды 10°C, рН 6,6, УЭП 119  $\text{мкС}\cdot\text{см}^{-1}$ .

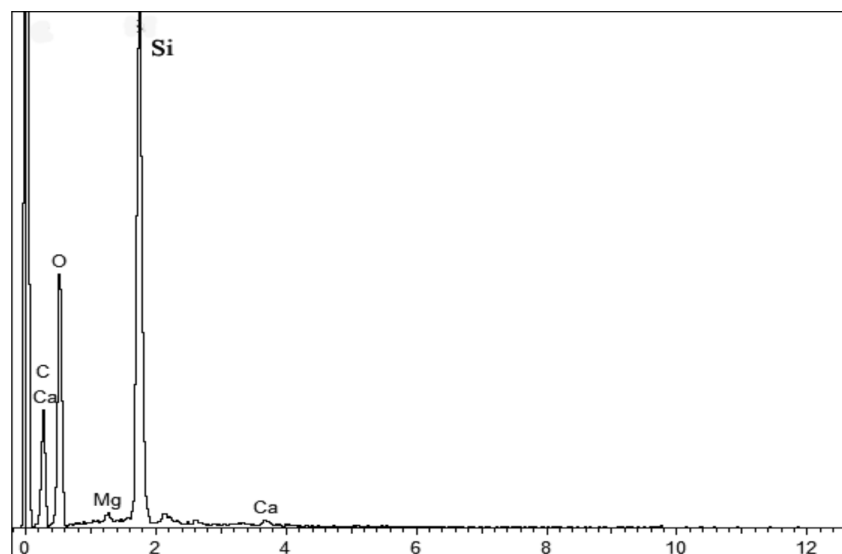


Рис. 2. Энерго-дисперсионный спектр стоматоцист хризофитовых показал преобладание в химическом составе кремния (Si) – максимальный пик спектра

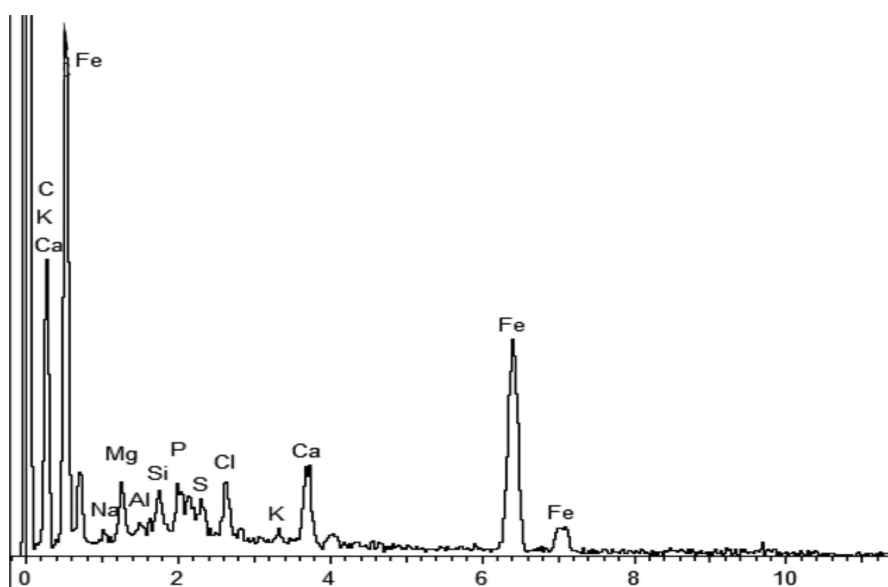


Рис. 3. Энерго-дисперсионный спектр лорики эвгленид рода *Trachelomonas* (*T. hispida*) показывает преобладание в химическом составе железа, кальция (Fe, Ca) и незначительное содержание кремния (Si)

В обследованных водоемах были обнаружены также уже сформировавшиеся стоматоцисты хризофитовых различных типов. При морфологическом визуальном сходстве некоторых гладких и орнаментированных цист с домиками эвгленид рода *Trachelomonas* выполняли проверку химического состава оболочки с помощью рентгеноспектрального микроанализатора: энерго-дисперсионный спектр химических элементов, входящих в состав стоматоци-

сты, показал преобладание кремния (рис. 2), в отличие от домиков эвгленид, в составе которых преобладает железо, кальций, иногда марганец (рис. 3).

Рентгеноспектрометрический метод позволяет отличить морфологически схожие организмы друг от друга: стоматоцисту 230 Duff et Smol, 1994, принадлежащую *Mallomonas areolata* Nygaard, от лорики эвгленовой водоросли *Trachelomonas hispida* (Perty) F. Stein (рис. 4).

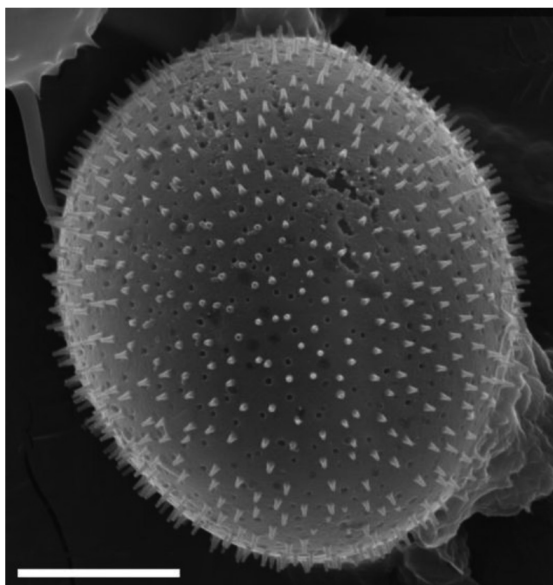


Рис. 4. Микрофотография вида *Trachelomonas hispida* (Euglenophyta), морфологически схожего со стоматоцистой 230 (Duff et Smol, 1994), принадлежащей *Mallomonas areolata* (Chrysophyta). СЭМ. Масштабная линейка 5 мкм

Принадлежность организма, представленного на микрофотографии (рис. 4) к эвгленидам определена по энерго-дисперсионному спектру, в котором отсутствует информация о преобладании кремния (Si) в составе оболочки (рис. 3): на графике присутствует незначительный пик Si. Как чешуйки представителей Chrysophyceae и Synuraphyceae, так и их стоматоцисты имеют преимущественно кремнистый состав. Поскольку оболочка формируется эндогенно, а не образуется в результате

абсорбции или инкрустации солями в водной среде, преобладание кремния является хорошим диагностическим признаком для отличия стоматоцист от морфологически схожих лориков эвгленид.

Для полностью сформировавшихся стоматоцист, на поверхности которых не сохранилось чешуек, были предложены различные таксономические схемы. Обнаруженные в современном планктоне озер и прудов Южного Урала сформировавшиеся стоматоцисты были разделены на группы морфотипов в соответствии с работами К.Е. Duff, J.P. Smol [8, 9], В.А. Zeeb, К.Е. Duff, J.P. Smol [10], В.А. Zeeb, J.P. Smol [11], А.Д. Фирсовой [12–14] и Л.Н. Волошко [15]. Группы морфотипов отличаются по форме строения воротничка и характеру орнаментации. Выявлены стоматоцисты первого морфотипа – неорнаментированные, двух подтипов: с воротничком и без воротничка. Также обнаружены стоматоцисты второго типа орнаментированные (рис. 5).

Представленное изображение неорнаментированной стоматоцисты без воротничка (рис. 5, слева) отнесено нами к морфотипу стоматоцисты 15 Duff et Smol, 1988 em. Zeeb et Smol, 1993 (сферическая гладкая, пора вдавленная), продуцирована золотистой водорослью *Chrysosphaerella brevispina* Korschikov. Гладкая стоматоциста с воротничком обратноконической формы диаметром 3,2 мкм, высотой 2,5 мкм, изображенная в центре (рис. 5), продуцирована видами рода *Dinobryon*. Гладкие стоматоцисты вышеуказанных морфотипов являются самыми многочисленными в планктоне пресноводных водоемов Южного Урала.

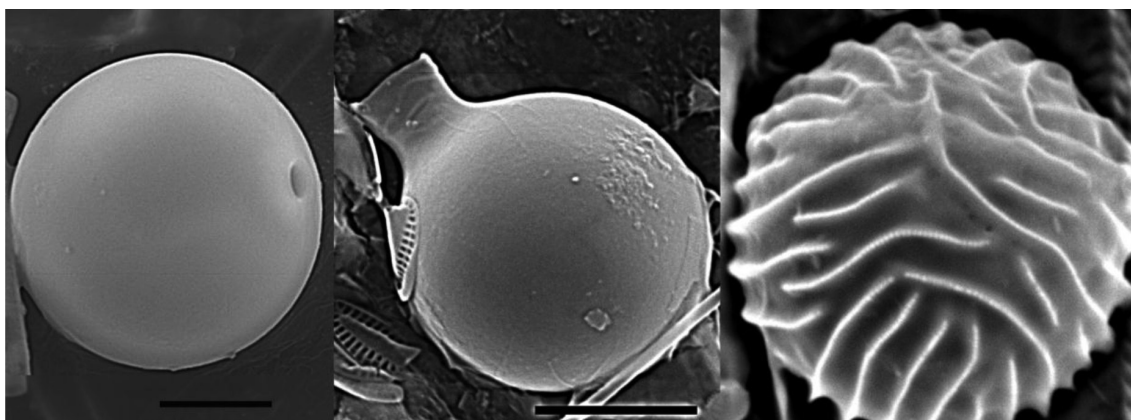


Рис. 5. Представители стоматоцист водоемов Южного Урала, принадлежащие к морфотипам неорнаментированных стоматоцист (подтипы без воротничка и с воротничком) и к морфотипу орнаментированных стоматоцист (справа). СЭМ. Масштабная линейка 5 мкм

В обследованных водоемах Южного Урала обнаружены орнаментированные стоматоцисты различных подтипов: с гребневидными выростами на поверхности, с шипами различной длины, стоматоцисты со сложной комбинированной орнаментацией в виде шипов и трубчатых выростов. Орнаментированная стоматоциста с гребневидными выростами, изображение на рис. 5 (справа), не отнесена к конкретному морфотипу, напоминает стоматоцисту 111 Zeeb, Duff, Smol, 1990. Диаметр обнаруженных стоматоцист изменялся в пределах 2–13 мкм.

### Заключение

Таким образом, формирование стоматоцист современного планктона в условиях малых пресноводных озер и прудов Южного Урала происходит в зимне-весенний период. Обнаружены стоматоцисты всех известных групп морфотипов и подтипов: неорнаментированные, принадлежащие двум подтипам, с воротничком и без воротничка, а также орнаментированные с простой и сложной орнаментацией. Большинство из обнаруженных стоматоцист не идентифицированы с конкретным известным морфотипом и требуют дальнейшего исследования методом культивирования для определения точной видовой принадлежности.

*Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Комплексной программы фундаментальных исследований Проекта № 18-5-5-43 Уральского отделения РАН.*

### Список литературы

1. Баженова О.П., Митрофанова Е.Ю., Шаховал В.Е. Стоматоцисты хризофитовых водорослей из водных объектов Омского Приртышья и озера Телецкого (Горный Алтай, Россия) // Сибирский экологический журнал. 2012. № 4. С. 571–578.
2. Фирсова А.Д., Кузьмина А.Е., Томберг И.В., Потемкина Т.Г., Лихошвай Е.В. Сезонная динамика формирования стоматоцист хризофитовых водорослей в планктоне Южного Байкала // Известия РАН. Серия Биологическая. 2008. № 5. С. 589–596.
3. Волошко Л.Н. Хризофитовые (Chrysophyceae, Synurophyceae) водоемов Севера России: дис. ... докт. биол. наук. Санкт-Петербург, 2013. 373 с.
4. Волошко Л.Н. Золотистые водоросли (Chrysophyta) водоемов Севера России. Разнообразие стоматоцист // Ботанический журнал. 2016. Т. 101. № 11. С. 1257–1281.
5. Волошко Л.Н. Золотистые водоросли севера России. СПб.: Реноме, 2017. 380 с.
6. Снитыко Л.В., Снитыко В.П., Блинов И.А., Волошко Л.Н. Золотистые водоросли (Chrysophyta) в водоемах восточных предгорий Южного и Среднего Урала // Ботанический журнал. 2016. Т. 101. № 12. С. 1361–1378.
7. Снитыко Л.В., Волошко Л.Н. Золотистые водоросли (Chrysophyceae, Synurophyceae) в подледном планктоне озер Восточных предгорий Южного Урала // Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем III: материалы Международной конференции (Санкт-Петербург, 23–27 октября 2017 г.). СПб.: Свое издательство, 2017. С. 301–304.
8. Duff K.E., Smol J.P. Chrysophycean stomatocysts from the postglacial sediments of a High Arctic Lake. Canadian Journal of Botany. 1988. vol. 66. P. 1117–1128.
9. Duff K.E., Smol J.P. Chrysophycean stomatocyst flora from British Columbia (Canada) lakes. Nova Hedwigia. 1994. vol. 58. P. 353–389.
10. Zeeb B.A., Duff K.E., Smol J.P. Morphological descriptions and stratigraphic profiles of chrysophycean stomatocysts from the recent sediments of Little Round Lake, Ontario. Nova Hedwigia. 1990. vol. 51. P. 361–380.
11. Zeeb B.A., Smol J.P. Chrysophycean stomatocyst flora from Elk Lake, Clearwater County, Minnesota. Canadian Journal of Botany. 1993. vol. 71. P. 737–756.
12. Фирсова А.Д. Разнообразие современных и ископаемых стоматоцист золотистых водорослей некоторых водоемов Азии и их стратиграфическое значение: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва, 2008. 20 с.
13. Фирсова А.Д., Лихошвай Е.В. Атлас цист хризофитовых водорослей озера Байкал. Новосибирск: Наука, 2006. 148 с.
14. Firsova A.D., Bessudova A.Yu., Sorokovikova L.M., Tomberg I.V., Likhoshway Ye.V. The Diversity of Chrysophycean Algae in an Arctic Zone of River and Sea Water Mixing, Russia. American Journal of Plant Sciences. 2015. no. 6. P. 2439–2452.
15. Волошко Л.Н. Таксономия стоматоцист и их роль в изучении хризофитовых // Водоросли: проблемы таксономии экологии и использование в мониторинге: сборник материалов III Международной научной конференции (Ярославль, 25–29 августа 2014 г.). Ярославль: Филигрань, 2014. С. 37–39.