

УДК 582.26:577.95

БОТАНИКА

ОСОБЕННОСТИ ОНТОГЕНЕЗА МОРСКИХ ЦЕНТРИЧЕСКИХ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ В КЛОНОВЫХ КУЛЬТУРАХ

А. М. Рощин

В клонových культурах изучен онтогенетический цикл двух видов центрических диатомовых водорослей Черного моря. На основании результатов настоящего исследования и ранее опубликованных данных выделены простой и сложный типы онтогенетического цикла. Рассмотрены видовые различия в длительности вегетативной и репродуктивной фаз онтогенеза. По-видимому, существует зависимость между особенностями онтогенеза водорослей в клонových культурах, формой полового процесса и плотностью популяции видов в море.

В предыдущих сообщениях [1, 4] были изложены результаты изучения онтогенеза четырех видов морских центрических диатомовых водорослей. Отмечены видовые различия как в длительности вегетативной и репродуктивной фаз, так и в самой структуре жизненного цикла.

В данной статье описывается онтогенез еще двух видов — *Coscinodiscus janischii* A. S. и *Ditylum brightwellii* (West) Grun. — и обобщаются результаты наблюдений по всем шести видам.

Выращивание клонových культур водорослей и наблюдения за ними проводили по описанной ранее методике [4]. В периоды аукоспорообразования измеряли диаметр или ширину створки 50 клеток материнской культуры и 50 клеток, сформировавшихся из аукоспор. В культурах крупноклеточного вида *C. janischii* легко различаются не только аукоспоры и молодые крупные клетки, но и половые клетки — оогонии и сперматогонангии. Оогонии представляют собой широкие сильно пигментированные клетки. Сперматогонангии распознаются по делению их содержимого на две, четыре, восемь, шестнадцать и т. д. частей. Удаётся наблюдать и подвижные сперматозоиды, выходящие из сперматогонангиев.

Клоновая культура *C. janischii* была выведена в конце августа 1971 г. 21 октября диаметр клеток составлял в среднем 175 мкм. Образование аукоспор началось 2 ноября 1971 г. и 19 ноября, по истечении 2,5 недели, прекратилось. 9 ноября диаметр старых клеток составил $172 \pm 4,9$ мкм, молодых — $293 \pm 17,1$ мкм. С этого дня молодые клетки, полученные из аукоспор, культивировали отдельно.

С 18 октября 1971 г., еще до наступления аукоспорообразования, субкультуру клона непрерывно освещали светом интенсивностью 3000 лк. Уже 22 октября в ней появились первые аукоспоры. 10 ноября средний диаметр старых и молодых клеток составил 166 и 327 мкм со-

ответственно. Следовательно, при непрерывном освещении переход к ауксоспорообразованию ускорился, и из аукоспор формировались более крупные клетки.

В основной культуре, выращиваемой при естественном освещении от окна, обращенного на север, в августе 1972 г. наблюдалось образование оогониев. 21 августа средний диаметр вегетативных клеток составлял 248 мкм, оогониев — 239 мкм, т. е. в оогонии превращались преимущественно более мелкие клетки. Оогонии встречались в культуре около месяца (диаметр клеток составлял 230—260 мкм), после чего они перестали появляться, и продолжался вегетативный рост. В этот период мужских половых клеток в культуре не было; оогонии, не превращаясь в аукоспоры, сильно вытягивались в направлении первальварной оси и в конце концов отмирали. Ауксоспорообразование началось лишь 16 марта 1973 г. и продолжалось в течение трех недель, по 6 апреля. 29 марта диаметр старых клеток составил $154 \pm 4,9$ мкм, молодых — $275 \pm 12,2$ мкм. В период ауксоспорообразования, как и осенью 1971 г., в культуре было много сперматогонангиев. Мелкие клетки продолжали размножаться еще более четырех месяцев, до конца августа 1973 г. При среднем диаметре клеток 100 мкм началось интенсивное отмирание культуры; при этом минимальный диаметр клеток составлял 92 мкм. В культуре мелких клеток было много сперматогонангиев, а также встречались оогонии. Образования аукоспор не происходило, вероятно, потому, что при диаметре меньше 150 мкм сперматогенез в мужских половых клетках не завершается; выхода сперматозоидов в среду не наблюдалось.

Таким образом, клон *C. janischii* при диаметре клеток от 230 до 360 мкм вел себя как однополый женский; при уменьшении диаметра клеток примерно до 180 мкм клон вел себя как обоеполый. Период между двумя последовательными ауксоспорообразованиями в клоновой культуре занял 16 месяцев, а само ауксоспорообразование продолжалось в течение трех недель.

Появление оогониев в период между двумя ауксоспорообразованиями нельзя считать случайным событием. Об этом свидетельствует следующий факт. 18 сентября 1972 г. в культуру был введен из планктона новый клон. С 15 ноября его выращивали при непрерывном освещении 3000 лк. Первые аукоспоры появились 24 ноября; средний диаметр клеток составлял 186 мкм. На следующий день крупные клетки, образовавшиеся из аукоспор, были переведены в отдельную культуру. Менее чем через месяц, 22 декабря, при среднем диаметре клеток 269 мкм в этой культуре стали появляться оогонии, т. е. повторилось предыдущее наблюдение. Следует отметить, что в планктоне Черного моря диаметр клеток этого вида достигает 427 мкм [2]. В наших культурах клетки, образовавшиеся из аукоспор, были значительно мельче, особенно при естественном освещении. По-видимому, в естественной популяции возможно оплодотворение крупных оогониев сперматозоидами, формирующимися в мелких сперматогонангиях, и образование более крупных клеток.

При изучении онтогенеза *C. granii* было отмечено [4], что у этого вида вскоре после терминального ауксоспорообразования в культуре крупных клеток вновь появляются аукоспоры и образуются еще более крупные клетки. Если при терминальном ауксоспорообразовании в культурах встречаются в небольшом количестве мужские половые клетки, то при втором ауксоспорообразовании их не бывает. Очевидно, второе укрупнение клеток происходит за счет автогамного образования аукоспор. Можно полагать, что появление оогониев в культуре крупных клеток *C. janischii* — явление того же порядка, только без оплодотворения аукоспоры не образуются.

Онтогенез *D. brightwellii* изучали дважды, в 1969 и 1973 гг. В 1969 г. клоновую культуру выращивали с середины мая, а с 28 июня культивировали клетки, полученные из ауксоспор. 13 ноября, после 3,5 месяца вегетативного роста, вновь появились крупные клетки. Их удаляли из культуры. Такое же кратковременное ауксоспорообразование повторилось 8 декабря 1969 г. и 12 января 1970 г. В клоновой культуре 1973 г. также наблюдались три последовательные вспышки ауксоспорообразования: 13 марта, 24 апреля и 29 мая. Ширина мелких клеток в периоды ауксоспорообразования составляла в среднем 22, 19 и 18 мкм соответственно, крупных — 63, 62 и 58 мкм. 28 июня культура мелких клеток умерла. Потомство первого ауксоспорообразования (от 13 марта) вновь перешло к ауксоспорообразованию 28 июня 1973 г., т. е. фаза вегетативного роста и в этом случае продолжалась 3,5 месяца.

D. brightwellii отличается от других видов тем, что ауксоспоры у него образуются не постоянно, а небольшими порциями с интервалами примерно в один месяц. Эта особенность вида отмечена еще Гроссом [5].

Проведенные в 1969—1973 гг. исследования онтогенеза шести видов морских центрических диатомовых водорослей — *Melosira* sp., *Chaetoceros curvisetus*, *Coscinodiscus granii* [4], *Skeletonema costatum* [1], *Coscinodiscus janischii* и *Ditylum brightwellii* — позволяют сделать некоторые выводы. У перечисленных видов неодинакова прежде всего сама структура онтогенетического цикла. Здесь можно выделить простой тип онтогенеза, наблюдавшийся у *Melosira* sp., *Sc. costatum*, *Ch. curvisetus* и *D. brightwellii*, и сложный тип, характерный для *Coscinodiscus*. Простой тип онтогенеза сводится к обычному чередованию вегетативной и репродуктивной фаз. В ходе вегетативной фазы клетки постепенно уменьшаются по размеру, и по достижении некоторого предела клон вступает в репродуктивную фазу. Образовавшаяся из ауксоспор крупноклеточная генерация вновь размножается вегетативно, пока не начнется новая репродуктивная фаза, и т. д. Онтогенетический цикл *C. janischii* несколько сложнее. Способность к образованию оогониев при диаметре клеток 230—260 мкм указывает на возможность появления в естественных условиях более крупноклеточной субпопуляции, которую в клоновой культуре получить не удается. Еще более сложная структура онтогенетического цикла наблюдалась у *C. granii* [4]. В клоновой культуре этого вида получают субпопуляции с клетками разных размеров. Математические расчеты показали [3], что теоретически диаметр клеток может увеличиваться примерно до 460 мкм. Однако в естественных условиях эти возможности реализуются далеко не полностью. В Черном море максимальный диаметр клеток *C. granii* составляет 200 мкм [2]. В культуре такие клетки получались в результате двух ауксоспорообразований, но по мере их измельчения в ходе вегетативного размножения наблюдалось еще два промежуточных ауксоспорообразования, прежде чем началось терминальное ауксоспорообразование [4].

У изученных видов неодинакова длительность онтогенетического цикла. У *Sc. costatum* в течение года удается наблюдать три последовательных цикла [1], у *Ch. curvisetus* — только два [4], а у *C. janischii* один онтогенетический цикл занимает в клоновой культуре более года. Это объясняется прежде всего неодинаковой продолжительностью фазы вегетативного роста — наиболее короткая вегетативная фаза (2,5 месяца) отмечена у самых мелкоклеточных видов *Sc. costatum* и *Melosira* sp., а наиболее длительная (1 год и 4 месяца) — у самого крупноклеточного вида *C. janischii*. Однако эта зависимость не строго однозначна. Так, у *D. brightwellii* клетки крупнее, чем у *Ch. curvisetus*, а фаза вегетативного роста, наоборот, у первого вида несколько короче (3,5 месяца), чем у второго (4 месяца). Следует также отметить, что у тех ви-

дов, у которых в течение года наблюдается больше одного цикла, длительность вегетативной фазы существенно зависит от сезона [1, 4]. Вегетативный рост *Sc. costatum* в летний период продолжался 4 месяца, зимой и ранней весной — по 2,5 месяца. У *Melosira* sp., наоборот, летом вегетативная фаза длилась 2,5 месяца, а в осенне-зимний период — 6,5 месяца. Клон *Ch. curvisetus* размножался вегетативно 4 месяца в летне-осенний сезон и 8 месяцев в осенне-зимне-весенний период.

Продолжительность репродуктивной фазы у изученных видов также неодинакова, но закономерность здесь другая. У трех видов — *Sc. costatum*, *Ch. curvisetus* и *C. janischii* — аукоспорообразование занимает всего 2—3 недели. У *Melosira* sp. аукоспорообразование продолжается 2,5 месяца, и в летний период столько же длится вегетативная фаза. Это значит, что к моменту образования последних аукоспор потомство первых аукоспор уже готово перейти к новому аукоспорообразованию, т. е. в благоприятных летних условиях аукоспорообразование может продолжаться непрерывно. У *D. brightwellii*, как отмечалось выше, аукоспоры образуются небольшими порциями с интервалами примерно в один месяц. В культурах клона 1973 г. как раз через месяц после последней вспышки аукоспорообразования потомство первых аукоспор дало первые аукоспоры. Следовательно, и в этом случае наблюдается та же тенденция монотонного распределения вспышек аукоспорообразования во времени. У *C. granii* терминальное аукоспорообразование продолжается более двух месяцев, но, кроме того, за счет дополнительных аукоспорообразований возникают более крупноклеточные субпопуляции с последовательными сроками перехода к терминальному аукоспорообразованию. Усложнение структуры жизненного цикла у этого вида, очевидно, способствует еще большему рассредоточению аукоспорообразования во времени.

Таким образом, можно отметить две противоположные тенденции в распределении полового воспроизведения во времени: 1) максимальной синхронности перехода клона к репродуктивному воспроизведению (*Sc. costatum*, *Ch. curvisetus* и *C. janischii*); 2) максимальной рассредоточенности репродуктивного воспроизведения вплоть до постоянного аукоспорообразования (*Melosira* sp., *D. brightwellii*, *C. granii*). Если репродуктивная фаза короткая по сравнению с вегетативной фазой, то поколение, возникшее из аукоспор, также более или менее одновременно подойдет к следующему аукоспорообразованию. И наоборот, если длительность вегетативной и репродуктивной фаз сравнима, то при этом происходит разновременный, несинхронный переход нового поколения к половому воспроизведению.

Можно ожидать, что отмеченные различия связаны с формой полового процесса. У центрических диатомовых водорослей известны две формы полового процесса: оогамия и внутриклеточная автогамия [6—8]. Успешное осуществление оогамного полового процесса зависит от вероятности встречи мужских и женских гамет, а эта вероятность тем больше, чем выше плотность популяции вида и чем синхроннее переход всей популяции от вегетативного размножения к половому воспроизведению. Автогамное воспроизведение, наоборот, не зависит от встречи гамет и может быть успешным при как угодно малой плотности популяции. В этом случае не требуется синхронного перехода к аукоспорообразованию большей части популяции. Напротив, рассредоточение полового воспроизведения во времени, по-видимому, увеличивает вероятность выживания таких видов. Исходя из этих соображений, можно предположить, что виды с короткой репродуктивной фазой оогамны, а виды с продолжительным периодом аукоспорообразования автогамны. Из трех видов с короткой репродуктивной фазой два вида — *Sc. costatum* и *Ch. curvisetus* — характеризуются массовым размножением в Черном море [2]. Третий вид — *Coscinodiscus janischii*, хотя и не счи-

тается массовым, наиболее обилен из всех 14 видов рода *Coscinodiscus*, обитающих в Черном море [2]. Виды с рассредоточенным во времени аукоспоробразованием отличаются малой плотностью популяции в море [2]. Следовательно, можно говорить о связи особенностей онтогенеза видов в клоновых культурах с формой полового процесса и с массовостью их размножения в море.

Длительность онтогенетического цикла, очевидно, также имеет приспособительное значение. Известно [2], что большинство планктонных диатомовых Черного моря — сезонные виды. Онтогенетический цикл у этих видов должен быть достаточно коротким, чтобы он мог уложиться в один сезон; в остальные сезоны года нужна покоящаяся стадия, которая обычно представлена покоящимися спорами [2]. Усложненная структура онтогенетического цикла характерна для видов, не имеющих покоящихся спор. Вероятно, она каким-то образом компенсирует отсутствие стадии покоя.

Литература

1. Кустенко Н. Г., Рошин А. М. Особенности онтогенеза морской диатомовой водоросли *Skeletonema costatum* (Grev.) Cl. Биол. науки, 1974, № 10.
2. Прошкина-Лавренко А. И. Диатомовые водоросли планктона Черного моря. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1955.
3. Рошин А. М. О характере укрупнения клеток *Coscinodiscus granii* Gough. Биол. науки, 1973, № 5.
4. Рошин А. М., Лекамцева В. Н., Луценко Н. А. О жизненных циклах некоторых видов морских диатомовых водорослей в культурах. Биол. науки, 1973, № 3.
5. Gross F. The life history of some marine plankton diatoms. Philosoph. Transact. Roy. Soc. London, 1937, Ser. B, vol. 228, № 548.
6. Lewin J. C., Guillard R. R. L. Diatoms. Ann. Rev. Microbiol., 1963, vol. 17.
7. Morris I. An Introduction to the Algae. London, Hutchinson, 1967.
8. Schultz M. E., Trainor F. R. Production of male gametes and auxospores in the centric diatoms *Cyclotella meneghiniana* and *C. cryptica*. Journ. Phycol., 1968, vol. 4, № 2.

Рекомендована Карадагским отделением Института биологии южных морей АН УССР

Поступила
28 декабря 1973 г.