

УДК 582.261 +
577.95:577.49

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

О ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛАХ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ МОРСКИХ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ В КУЛЬТУРАХ

А. М. Рощин, В. Н. Лекамцева, Н. А. Луценко

Показано наличие лунных ритмов у *Chaetoceros curvisetus*, обуславливающих переход водоросли к аукоспорообразованию с наступлением 4-го или 8-го новолуния. Описан новый тип жизненного цикла у *Coscinodiscus granii*, у которого в отличие от известного типа клетки достигают максимальных размеров в результате двух последовательных аукоспорообразований и у которого возможно одновременное существование нескольких субпопуляций с клетками разных размеров. Сезонные колебания естественного освещения вызывают изменение длительности периода между двумя аукоспорообразованиями у *Melosira* sp. и *Ch. curvisetus* и расширение или сокращение диапазона размеров клеток у *C. granii*.

Представления о жизненном цикле диатомовых водорослей [9, 10] сводятся к тому, что после некоторого периода вегетативного роста, сопровождающегося прогрессивным измельчением клеток, наступает фаза аукоспорообразования, которая восстанавливает размеры клеток до исходной величины, характерной для каждого вида. У многих планктонных диатомовых имеется, кроме того, стадия покоящихся спор, обеспечивающая сохранение видов в неблагоприятные сезоны [1, 4]. Продолжительность периода между двумя аукоспорообразованиями колеблется от нескольких лет до нескольких месяцев, причем многолетние циклы отмечаются главным образом у пресноводных видов [2, 5, 12], а более короткие — у морских [11]. Так как переход от вегетативной фазы к аукоспорообразованию принято связывать с измельчением клеток до определенного предела [8, 9], при этом уже подразумевается, что условия, благоприятствующие быстрому размножению, а следовательно, и измельчению клеток, должны сокращать длительность периода между аукоспорообразованиями, и наоборот.

Мы изучали влияние сезонных изменений естественного освещения на продолжительность жизненных циклов трех видов морских диатомовых водорослей: *Melosira* sp., *Chaetoceros curvisetus* Cl. и *Coscinodiscus granii* Gough. Цикл развития *C. granii* прослежен также при контролируемых условиях освещения и температуры.

Альгологически чистые культуры водорослей выращивали в чашках Петри при естественном освещении от окна, выходящего на север, и комнатной температуре на видоизмененной среде Гольдберга [3] с добавлением 30 мг $\text{Na}_2\text{SiO}_3 \cdot 9\text{H}_2\text{O}$, 3 мг $\text{Na}_2\text{-ЭДТА}$ и 5 мг цистина на 1 л трижды пастеризованной морской воды. Водоросли ежедневно просматривали под бинокулярным микроскопом при увеличении 25 $\times$. Пересев на свежую среду производили до появления признаков перенаселения. Отмечали

сроки начала и завершения аукоспорообразования. Молодые клетки или колонии, сформировавшиеся из аукоспор, переводили в отдельную культуру для дальнейших наблюдений до следующего аукоспорообразования: *S. ghanii* дополнительно культивировали в термостатированной камере при температуре 18—20°С и освещенности 2,5—3,0 тыс. лк. Культуры освещали снизу люминесцентными лампами дневного света в течение 9 ч в сутки. Каждый раз, когда наступало аукоспорообразование, измеряли диаметр 50 клеток материнской культуры и 50 крупных клеток, сформировавшихся из аукоспор.

Melosira sp. введена в культуру из планктона Карадагской бухты в августе 1969 г. Первое аукоспорообразование началось 13 ноября 1969 г., второе — 26 мая 1970 г., третье — 8 августа 1970 г. Сезонные изменения естественного освещения оказали весьма существенное влияние на продолжительность жизненного цикла: цикл, включающий зимний сезон с минимальным уровнем инсоляции, продолжался примерно 6,5 месяца, тогда как в летнее время период между аукоспорообразованиями составил только 2,5 месяца.

Chaetoceros curvisetus введен в культуру 14 марта 1969 г. Начало первого аукоспорообразования отмечено 17 июля 1969 г., второго — 12 ноября 1969 г., третьего — 1 июля 1970 г. У этого вида, как и у предыдущего, мы наблюдали в течение года два цикла неравной длительности. Летне-осенний цикл продолжался около 4 месяцев, а цикл, включающий зимний сезон, занял около 8 месяцев. Сопоставив даты перехода культур к аукоспорообразованию с фазами луны, мы обнаружили, что этот момент совпадает с новолунием: начало ближайшего новолуния отмечено соответственно 14 июля 1969 г., 10 ноября 1969 г. и 3 июля 1970 г. К тому же в культуре водоросли, взятой из планктона в сентябре 1969 г., образование аукоспор началось 12 декабря, а новолуние наступило 9 декабря 1969 г. Таким образом, можно полагать, что в основе жизненных циклов *Ch. curvisetus* лежат лунные ритмы, на которые накладывается еще сезонный фактор.

Лунные ритмы у диатомовых водорослей отмечены впервые, хотя они давно известны у бурых и зеленых водорослей, для которых чередование фаз луны синхронизирует освобождение гамет или спор [13]. В отношении роли лунных ритмов для *Ch. curvisetus* мы можем привести следующие наблюдения. Период аукоспорообразования у этого вида продолжается всего 2—3 недели, причем в каждой колонии только 1—2 клетки превращаются в аукоспоры, а остальные постепенно отмирают. Интенсивное отмирание клеток наблюдается на протяжении всего периода аукоспорообразования и к концу его завершается полностью, так что в культурах остаются только быстро размножающиеся колонии новой генерации. Попытки культивирования этого вида при искусственном освещении продолжительностью 9 ч в сутки привели к десинхронизации процессов образования аукоспор и отмирания вегетативных клеток; при этом наличие темновых периодов, имитирующих новолуние, сильно ускоряло появление аукоспор, но не отмирание клеток. Так, в культуре, полученной в результате аукоспорообразования, начавшегося 12 ноября 1969 г., на окне новое аукоспорообразование началось лишь в июле 1970 г., а при искусственном освещении уже в конце февраля 1970 г. В последнем случае в каждой колонии было по 3—4 аукоспоры, но отмирания клеток не наблюдалось; в результате ни одна аукоспора не превратилась в крупную клетку. Вскоре формирование аукоспор прекратилось, продолжался вегетативный рост водоросли. Подобное явление повторилось в середине марта, а в культуре, полученной от аукоспорообразования в декабре, то же самое было в начале января и во второй декаде марта 1970 г. Эти наблюдения показывают, что отмирание клеток необходимо для успешного аукоспорообразования и что чередование фаз луны, по-видимому, синхронизирует их наступление. Но пока не ясно, связано ли отмирание клеток с выходом

мужских гамет, или же оно обеспечивает какие-то гетеротрофные потребности аукоспор.

В море *Ch. curvisetus* встречается круглый год и имеет два максимума численности — весной и осенью [4]. На основании того, что сроки аукоспорообразования весеннего и осеннего штаммов не совпадают, можно заключить, что весной и осенью 1969 г. вегетировали разные популяции, лунные ритмы которых смещены относительно друг друга на месяц. С точки зрения лунных ритмов можно несколько иначе интерпретировать роль покоящихся спор. Если бы они отсутствовали, то ежегодное смещение жизненных циклов на 11 дней [6] привело к тому, что сроки вегетации постепенно передвинулись на неблагоприятные сезоны. Вероятно, прорастание покоящихся спор обеспечивает присутствие в планктоне нескольких популяций со смещенными лунными ритмами,

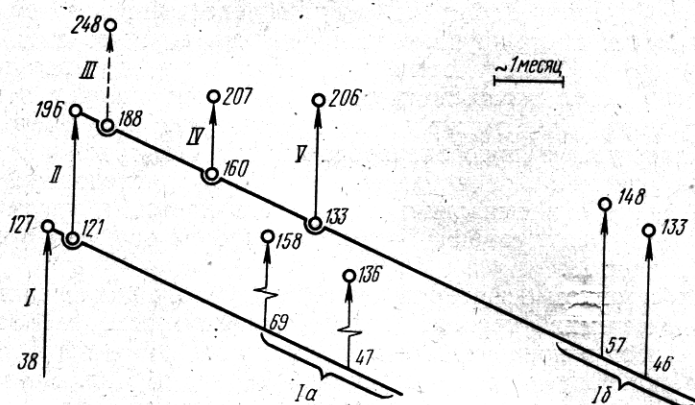


Схема жизненного цикла *Coscinodiscus granii*. Стрелками и арабскими цифрами показано увеличение диаметра клеток (в мк) за счет аукоспор. Остальные обозначения в тексте

и среди них найдутся такие, вегетация которых совпадает с наиболее благоприятными периодами сезона. Эта мысль подтверждается следующим. В течение весны и лета 1970 г. мы ежемесячно вводили в культуру один штамм. Мартовский штамм перешел к аукоспорообразованию в начале июня, апрельский — в начале июля, майский и июньский — в конце июля, июльский — в начале сентября. Интересно, что у апрельского штамма 1970 г. аукоспорообразование началось в один день с третьим аукоспорообразованием у мартовского штамма 1969 г. Столь точное совпадение может говорить о достаточно жесткой связи перехода к аукоспорообразованию с регулярными внешними ритмами.

Coscinodiscus granii введен в культуру в октябре 1969 г. Фрагмент жизненного цикла водоросли, схематически изображенный на рисунке, в условиях искусственного освещения занял около 9 месяцев, причем структура жизненного цикла оказалась совершенно отличной от того, что мы наблюдали у двух предыдущих видов. У этих видов жизненный цикл сводится к простому чередованию фазы вегетативного роста с фазой аукоспорообразования, а размеры клеток увеличиваются за счет аукоспор сразу от минимума до максимума. Жизненный цикл *C. granii* включает несколько разнотипных аукоспорообразований. Одно из них начинается, когда диаметр клеток уменьшается примерно до 70 мк, и продолжается до предельного измельчения, в наших условиях до 33 мк. Аукоспорообразование этого типа мы назвали терминальным (рис., I, Ia, Ib). По времени терминальное аукоспорообразование, занимающее более 2 месяцев, самое продолжительное. По мере измельчения клеток материнской культуры уменьшается диаметр клеток, образующихся из аукоспор. Изучение жизненного цикла было начато имен-

но с терминального аукоспорообразования (рис., I), когда средний диаметр клеток составлял 38 мк, а из аукоспор получались клетки диаметром 127 мк. В культурах этих крупных клеток началось новое аукоспорообразование (II), продолжавшееся примерно 2 недели и охватившее лишь небольшую часть популяции; большинство клеток продолжало вегетативное деление и закончило свой путь терминальным аукоспорообразованием Ia. В результате аукоспорообразования II получились клетки диаметром $196 \pm 14,8$ мк; таким образом, были достигнуты предельные размеры, характерные для этой водоросли в планктоне Черного моря [4]. Тем не менее далее последовало еще одно аукоспорообразование (III), подобное аукоспорообразованию II, но безрезультатное, так как формирующиеся аукоспоры или обесцвечивались, или давали уродливые образования, и только четыре клетки сформировались полностью, но и они погибли, ни разу не поделившись. Очевидно, для жизнеспособности таких крупных клеток нужны какие-то специфические условия. В связи с этим уместно вспомнить о так называемой летней форме *S. granii* с клетками диаметром до 380 мк, которая встречается в Северном море [7]. Что же касается той части популяции, которая не была вовлечена в аукоспорообразование III (рис.), то по ходу измельчения клеток здесь наблюдались еще 2 аукоспорообразования (IV и V), также охватывавших лишь часть клеток и увеличивавших размеры до исходного уровня; затем последовало терминальное аукоспорообразование Ib.

При естественном освещении схема жизненного цикла сильно изменялась лишь в зимний период. Терминальное аукоспорообразование I на окне началось в конце ноября 1969 г., но в начале декабря прекратилось и возобновилось уже в середине февраля 1970 г. По-видимому, интенсивность освещения в этот период недостаточна для образования аукоспор, хотя и обеспечивает некоторую минимальную скорость вегетативного деления клеток. В культурах крупных клеток, полученных в конце ноября — начале декабря 1969 г., аукоспорообразования II вообще не было, и в марте 1970 г. сразу началось терминальное аукоспорообразование Ia, а после него начался второй этап укрупнения клеток. Таким образом, на зимний период не только прерывается терминальное аукоспорообразование, но и предотвращается образование клеток максимальных размеров. Можно думать, что мелкие клетки более устойчивы к неблагоприятным условиям, вследствие чего вид, не имеющий покоящихся спор, сохраняется в неблагоприятные сезоны. С другой стороны, в благоприятные периоды структура жизненного цикла допускает одновременное существование нескольких субпопуляций с клетками разных размеров.

По литературным данным [1], у многих видов рода *Coscinodiscus* диапазон размеров клеток в планктоне морей настолько широк, что увеличение диаметра от минимума до максимума в результате одного аукоспорообразования не представляется возможным. Тип жизненного цикла, который мы наблюдали у *S. granii*, по-видимому, не является исключением.

Разным типам жизненного цикла, очевидно, соответствуют и разные принципы заполнения ареала. Если *Ch. curvisetus* заполняет свой ареал серией популяций со смещенными во времени лунными ритмами, то *S. granii* — несколькими субпопуляциями с клетками разных размеров. По-разному влияют на жизненные циклы сезонные изменения естественного освещения: у *Melosira* sp. и *Ch. curvisetus* происходит удлинение или сокращение периода между аукоспорами, а у *S. granii* — увеличение периода между терминальным аукоспорообразованием.

Литература

1. Диатомовый анализ, кн. 1. М., Гостеолиздат, 1949.
2. Ермолаева Л. М. Об образовании аукоспор у водоросли *Cyclotella Meneghiniana* Ktz. Докл. АН СССР, 1953, т. 91, № 1.
3. Кабанова Ю. Г. О культивировании в лабораторных условиях морских планктонных диатомовых и перидиниевых водорослей. Тр. Ин-та океанологии, 1961, т. 47.
4. Прошкина-Лавренко А. И. Диатомовые водоросли планктона Черного моря. М. — Л., Изд-во АН СССР, 1955.
5. Скабичевский А. П. К биологии *Melosira baicalensis* (K. Meyer) Wisl. Русск. гидробиол. журн., 1929, т. 8, № 4—5.
6. Эмме А. М. Биологические часы. Новосибирск, 1967.
7. Drebes G. Subdiözie bei der zentrischen Diatomee *Coscinodiscus granii*. Naturwissenschaften, 1968, Bd. 55, H. 5.
8. Erben K. Untersuchungen über Auxosporenentwicklung und Meioseauslösung an *Melosira nummuloides*. Arch. Protistenk., 1959, Bd. 104, H. 1.
9. Erben K. Sporulation. In: Physiology and biochemistry of algae. R. A. Lewin, ed., Academic Press, New York and London, 1962.
10. Fritsch F. E. The structure and reproduction of the algae. Vol. 1. University Press, Cambridge, 1935.
11. Gross F. Life history of some marine plankton diatoms. Phil. Trans. Roy. Soc., B, 1937, vol. 228.
12. Nipkow H. F. Ueber das Verhalten der Skelette planktischer Kieselalgen in geschichteten Tiefenschlamm des Zürich- und Baldeggersees. Zeitschr. Hydrobiol., 1928, Bd. 4, H. 1.
13. Sweeney B. M., Hastings J. W. Rhythms. In: Physiology and biochemistry of algae. R. A. Lewin, ed., Academic Press, New York and London, 1962.

Рекомендована Карадагским отделением
Института биологии южных морей
АН УССР

Поступила
19 апреля 1971 г.