

## МИКОЛОГИЯ И АЛЬГОЛОГИЯ

УДК 582.262.24

СКУЛЬПТУРА КЛЕТОЧНОЙ СТЕНКИ *EUASTRUM* RALFS:  
НОВЫЕ ПРИЗНАКИ РОДА

О.В. Анисимова

Звенигородская биологическая станция имени С.Н. Скадовского, биологический факультет,  
Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова;  
Россия, 119234, г. Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12  
e-mail: flora\_oa@mail.ru

Проведено изучение скульптуры клеточной стенки на примере 66 видов *Euastrum* Ralfs с помощью сканирующего электронного микроскопа. Детально описаны специфические ямки на клеточной стенке (скробикулы), характерные для некоторых десмидиевых водорослей. На основе особенностей строения, размеров и распределения их по поверхности клетки скробикулы разделены на четыре группы: крупные двухуровневые с большим числом пор, сгруппированные вокруг поры, мелкие беспоровые и округлые однопоровые. Показано, что первые три типа скробикул характерны только для рода *Euastrum* и могут служить дополнительным критерием этого рода.

**Ключевые слова:** *Euastrum*, клеточная стенка, десмидиевые, таксономия, сканирующий электронный микроскоп.

Род *Euastrum* — один из крупных родов в семействе Desmidiaceae, насчитывает по разным данным от 189 до 265 видов. Традиционно этот род выделяли, как и другие десмидиевые водоросли, по морфологическим признакам. В качестве основных из них Дж. Ральфс [1] указывает наличие глубокой перетяжки между полуклетками, края которых волнистые или разделены на боковые и полярную лопасти; последняя, в свою очередь, имеет срединный вырез. Поверхность полуклеток неровная, с вздутыми буграми в центре или по краям, бородавками и ямками. Большое разнообразие форм и признаков привело к тому, что описано много таксонов, обладающих слабо выраженными признаками, служащими основой для выделения рода.

Проведенные молекулярно-генетические исследования ряда таксонов десмидиевых водорослей показали, что многовидовые роды полифелитичны. Эти таксоны требуют ревизии. Так, представители *Euastrum* входят в состав нескольких высокоустойчивых клад вместе с *Cosmarium* [2]. Сопоставление молекулярных данных и морфологических признаков, традиционно используемых систематиками, на данный момент не вносит ясности в понимание филогенетических связей у десмидиевых, а значит, необходимо проводить поиск других признаков, которым ранее не отводили большой роли. До настоящего времени понижения рельефа клеточной стенки (ямкам, бороздам, впадинам), в отличие от вздутий, бородавок и шипиков, не уделялось должного внимания.

**Материалы и методы**

Было проведено изучение скульптуры клеточной оболочки на примере 66 видов из рода *Euastrum*,

имеющих широкое географическое распространение. В работе использованы природные образцы водорослей, собранные автором в разнотипных водоемах из четырех регионов России: Московская обл. (7 водоемов), Тверская обл. (2), республика Карелия (8), республика Алтай (10) в период с 1998 по 2015 гг., а также предоставленные коллегами: А.А. Котовым — из республики Саха (2015 г., 1 озеро) и М.Я. Войтеховым — из Псковской обл. (2014 г., 1 болото). Ряд изучаемых структур описан по микрофотографиям из литературы [3–8].

Для сохранения образцов использовали 40%-ный формалин и комплексный фиксатор FAA (формалин, уксусная кислота, этиловый спирт) [9]. Препараты для сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) готовили путем обезвоживания материала в возрастающей концентрации этилового спирта (30°, 50°, 70°, 96°) по 10 мин с последующим перемещением в 100%-ный ацетон. Высушивание препаратов в критической точке производили в жидком CO<sub>2</sub> в приборе Hitachi HCP-2 Critical Point Dryer (Япония). На готовые препараты напыляли сплав платины и палладия на установке IB-3 Ion Coater (Япония). Приготовленные препараты изучали с помощью СЭМ Jeol JSM-6308LA (Япония) и CamScan (Англия).

**Результаты и обсуждение**

Бугры — вздутия и бородавки — часто встречаемые структуры, хорошо заметные на поверхности клеток. В роде *Euastrum* они располагаются закономерно: вздутия, как указывается в диагнозах рода, встречаются в числе от 1 до нескольких (до 7), занимают центральную часть полуклетки; боро-

давки группируются по краям лопасти и в центре полуклетки. В редких случаях встречаются шипики — они чаще всего покрывают всю поверхность клетки или располагаются на вздутиях. Изредка в литературе встречается термин “срединные поры” — углубления в центральной части полуклетки [1, 10, 11]. К сожалению, крупноклеточных видов *Euastrum* не много, а у мелких представителей структура оболочки хорошо различима только при использовании специальных методов микроскопии, в частности сканирующей электронной. В связи с этим, многие структуры оболочки описаны не достаточно точно.

При изучении поверхности клеточной стенки представителей *Euastrum* в СЭМ мы обращали особое внимание на специфические ямки — скробикулы (лат. *scrobiculae*), расположение, размер и число которых у разных видов варьирует. Известны исследования процессов формирования, строения и распределения пор у десмидиевых водорослей [12, 13], однако подобной работы относительно скробикул не проводилось. Публикаций, в которых частично описаны углубления клеточной стенки десмидиевых крайне мало [3, 21–24]. Авторы сводят любые вогнутости на поверхности клеточной оболочки к общему термину “*scrobiculatus*”. “...Клеточная стенка изрыта небольшими ямочками, которые могут быть более или менее глубокими. Поры имеются только в углублениях, по одной в центре каждого” [3]. На наш взгляд, эти структуры не следует путать с ячеистостью оболочек, которые равномерно покрывают клетку и часто снабжены

центральной порой, например, как у *Cosmarium* или у *Actinotaenium*. В скробикулах *Euastrum* поры встречаются редко и, наоборот, чаще находятся на возвышениях оболочки.

Известно, что выпуклые структуры (шипы, бородавки, вздутия) на поверхности клеток десмидиевых водорослей формируются за счет изгиба наружу вторичного целлюлозного слоя [12]. Исследования проводили на представителях родов *Cosmarium* и *Micrasterias*, что объясняет отсутствие информации о вогнутостях клеточной стенки, которые крайне редко встречаются у этих таксонов. Клетки, несущие первичный слой оболочки (до линьки) имеют менее выраженный рельеф. Проведенное нами изучение скробикул с внутренней стороны клеточной стенки показало, что все скробикулы — это впячивание вовнутрь вторичной оболочки (обратное бородавкам или вздутиям), однако изнутри они практически не выражены (рис. 1, 2, 3). Многие клетки *Euastrum* имеют скробикулы, расположение их закономерно и часто приурочено к группам бородавок или вздутий. По своей форме и размерам скробикулы можно разделить на четыре группы.

Группа I — это скробикулы по размерам крупнее других, образованные двумя уровнями углублений (рис. 1, 1–3). Больше по диаметру — неглубокое, округлое или треугольное, 4,9–10,1 мкм в поперечнике, пронизано порами. Внутри него располагается меньшее по размерам (1,24–1,90 мкм) углубление, глубокое, чаще округлое, реже слегка вытянутое, без пор. Эти скробикулы располагаются

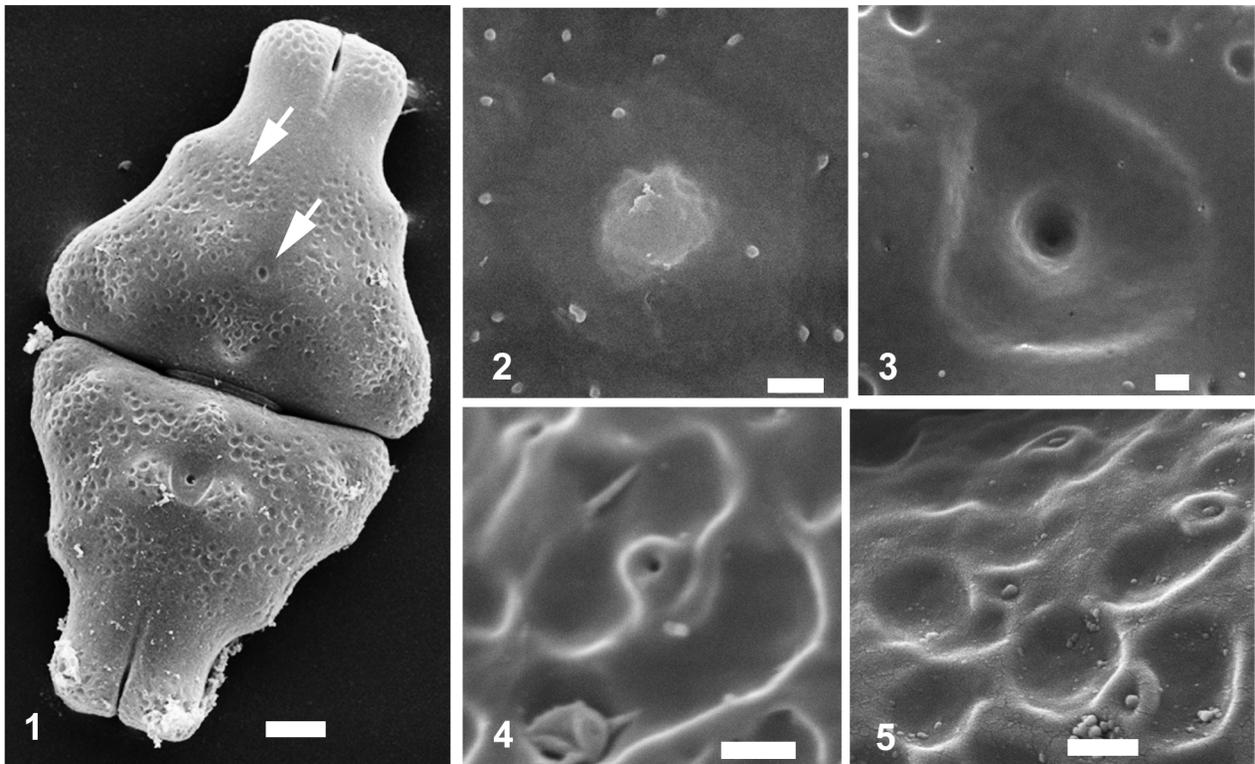


Рис. 1. 1 *Euastrum didelta* — (стрелками показано расположение скробикул). Скробикулы группы I: 2 — вид изнутри, 3 — вид снаружи, 4, 5 — скробикулы группы II (вид снаружи). Масштабная линейка: 1 — 10 мкм, 2–5 — 1 мкм

вблизи центра полуклетки в числе от 1 до 7. Такая структура описана ранее как пора первого типа ( $P_1$ ) [13], однако проведенное нами исследование 23 таксонов *Euastrum* показывает, что во внутреннем углублении этих скробикул поры отсутствуют всегда. Скробикулы этой группы встречены нами у видов *Euastrum ampullaceum* Ralfs, *E. ansatum* Ehr. ex Ralfs, *E. bidentatum* Näg., *E. crassum* Ralfs, *E. didelta* Ralfs, *E. humerosum* Ralfs, *E. inerme* (Ralfs) Lund., *E. oblongum* Ralfs, *E. pinnatum* Ralfs, *E. pulchellum* Bréb., *E. aboense* Eلفv.; и по данным литературы: у *E. abruptum* Nordst., *E. latipes* Nord., *E. pectinatum* var. *brasiliense* K. Förster et F. Eckert, *E. subintegrum* var. *brasiliense* Grönbl., *E. evolutum* (Nordst.) West et G.S. West, [3], *E. croasdaleae* Coesel et Dingley [18], *E. praemorsum* (Nordst.) Schmidle, *E. scottii* Coesel et Van Geest, *E. sympagum* var. *elobatum* (Grönblad et A.M. Scott) Coesel, *E. osmondii* Couté et Rousselin [19], *E. pseudopectinatum* Schmidle [20], *E. ruzickae* Van Westen [21].

Группа II объединяет скробикулы более мелкие (3,4–4,4 мкм в поперечнике), представляющие собой розетку из 2–4 углублений-сегментов, окружающих пору, расположенную в центре розетки на возвышении клеточной стенки (рис. 1, 4, 5).

Скробикулы этого типа обычно располагаются по всей поверхности клетки, за исключением вершин вздутых и лопастей. В своем обзоре Г. Неухаус и О. Киермаер [13] обозначают поры в таком окружении как разновидность  $P_2$ . Наше исследование показало, что скробикулы этого типа характерны только для рода *Euastrum* (*E. aboense*, *E. ampullaceum*, *E. ansatum*, *E. crassum*, *E. didelta*, *E. humerosum*, *E. inerme*, *E. oblongum*, *E. pinnatum*, и *E. latipes* [3], *E. ruzickae* [21]). Таким образом, и данный тип пор, сопутствующих этим скробикулам, следовало бы выделять в самостоятельную группу.

Группа III — это беспоровые скробикулы разнообразных очертаний: от мелких округлых (0,4–1,5 мкм) или вытянутых (2,5–2,7 мкм) до кольцевидных (3,0–3,5 мкм). Такие скробикулы могут располагаться единично вблизи центра полуклетки или небольшими группами между лопастями или под верхушечным вырезом (рис. 2, 1–4). Реже они покрывают почти всю лицевую поверхность полуклетки. Это часто встречающиеся скробикулы, они обнаружены у *Euastrum bidentatum*, *E. binale* Ehr. et Ralfs, *E. coesellii* Kouwets, *E. denticulatum* F. Gay, *E. dubium* Näg., *E. elegans* Ralfs, *E. insulare* (Wittrock) J. Roy, *E. pulchellum*, *E. validum* West et

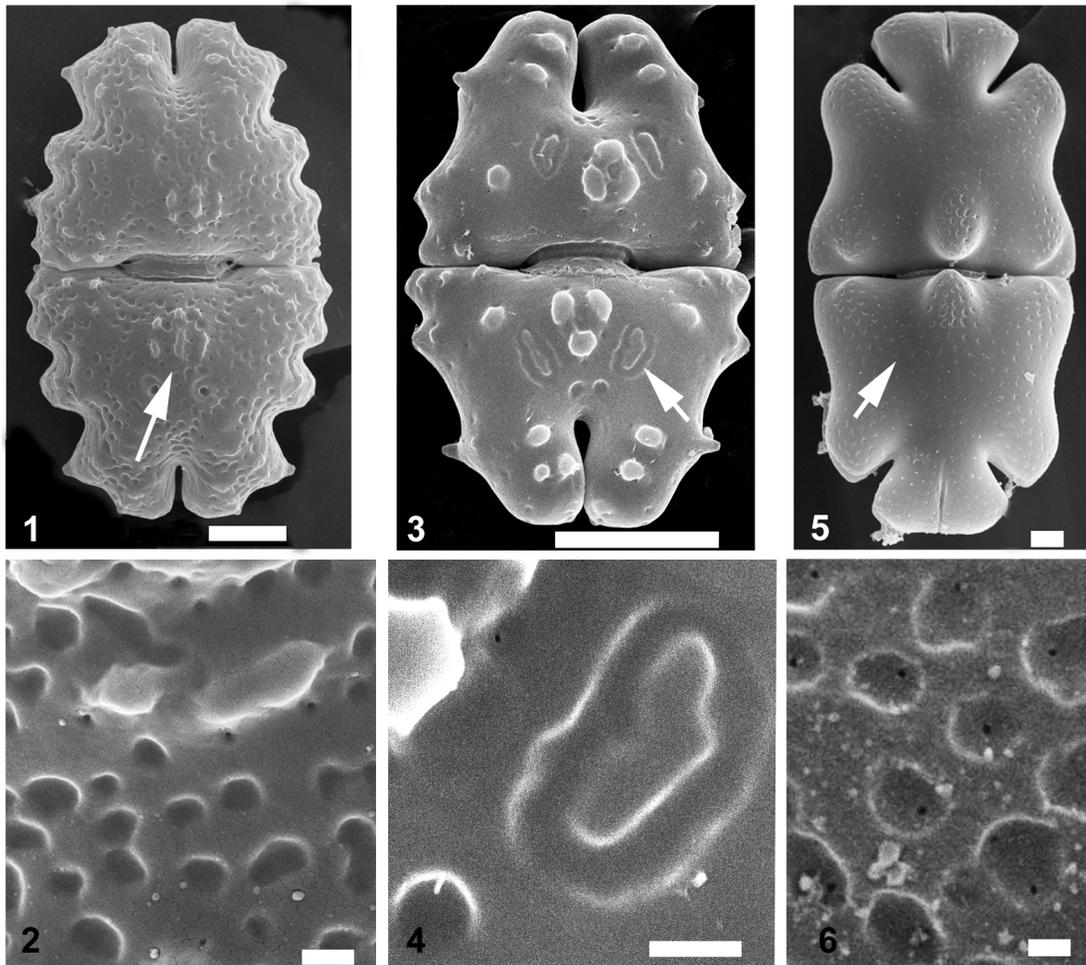


Рис. 2. 1 — *E. bidentatum*, 2 — скробикулы III группы, 3 — *E. elegans*, 4 — кольцевидная скробикула III группы, 5 — *Euastrum oblongum*, 2 — скробикулы IV группы. Стрелками показано расположение скробикул. Масштабная линейка: 1, 3, 5 — 10 мкм, 2, 3, 4 — 1 мкм

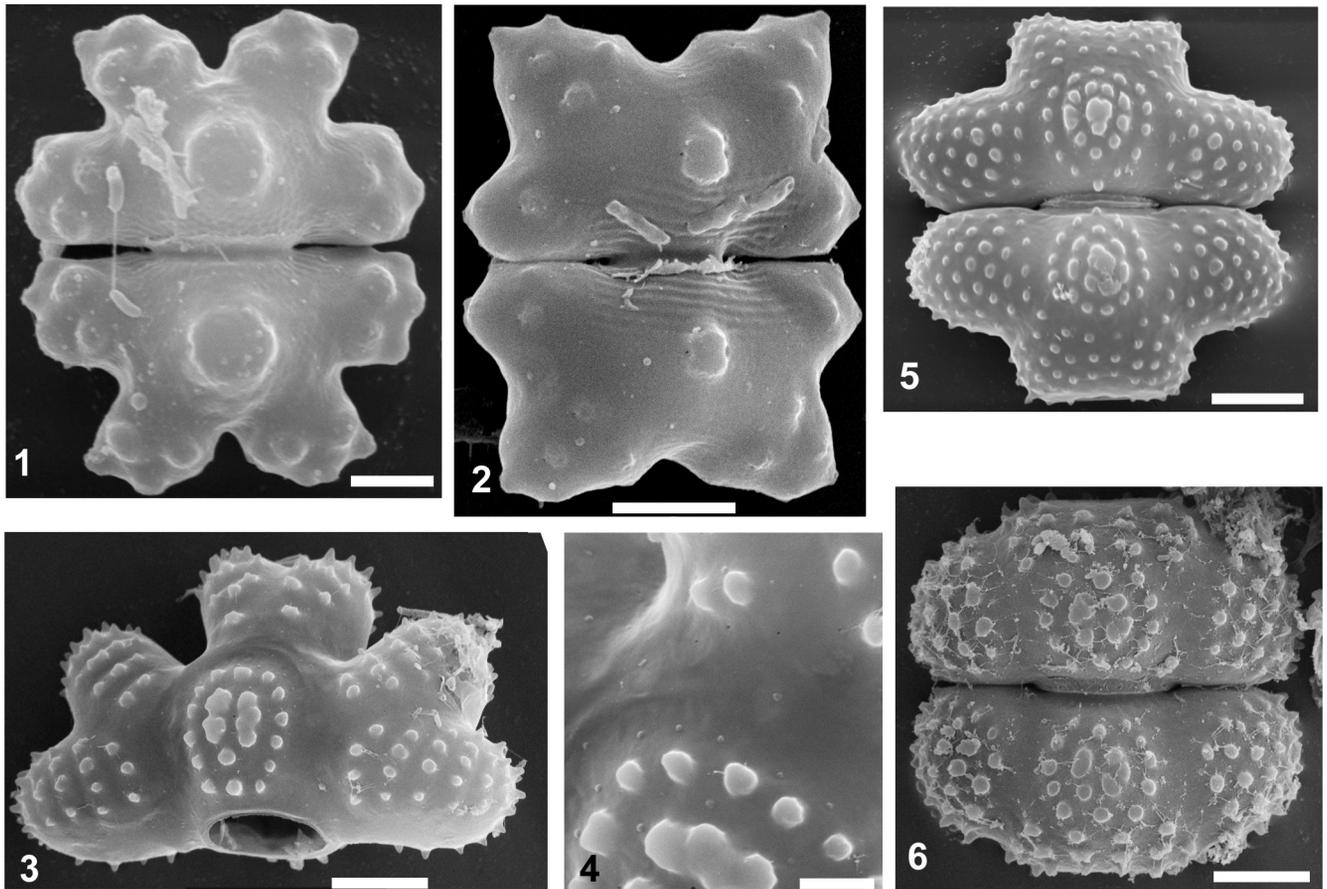


Рис. 3. 1 — *Euastrum pseudotuddalense*, 2 — *E. gayanum*, 3, 4 — *E. germanicum*, 5 — *Cosmarium protractum*, 6 — *C. ornatum*. Масштабная линейка: 1, 2 — 3 мкм, 3, 5, 6 — 10 мкм, 4 — 1 мкм

G.S.West, а также у *E. acanthophorum* Turn. [22], *E. scrobiculosum* Coesel et Dingley [18], *E. lacustre* (Messik.) Coesel и *E. montanum* West et G.S. West [23], *E. luetkemuelleri* F. Ducell. и *E. turnerii* West [24], *E. evolutum* и *E. abruptum* [3].

Группа IV объединяет скробикулы 1,3–1,6 мкм диаметром, чаще всего округлых очертаний, глубокие, с ровными краями, содержащие одну пору (рис. 2, 5, 6). Скробикулы IV типа встречаются главным образом на вздутиях и вершинах лопастей. Анализу были подвергнуты 13 видов: *Euastrum aboense*, *E. ampullaceum*, *E. crassum*, *E. didelta*, *E. humerosum*, *E. inerme*, *E. insigne* Hassall ex Ralfs, *E. oblongum*, *E. pinnatum*, *E. ventricosum* P. Lundell; *E. gauthierii* Bourg. и *E. quadriceps* Nordst. [3], *E. croasdaleae* [18], *E. sinuosum* Kütz. [22]. Г. Неухаус и О. Киермаер [13] считают, что поры ( $P_3$ ), расположенные в таких скробикулах, характерны только для рода *Euastrum*. Однако наше исследование показывает, что они встречаются по крайней мере у представителей двух родов: *Cosmarium connatum* Bréb. ex Ralfs, *C. obliquum* Nordst., *C. taxichondrum* Lund. и *C. scrobiculatum* F.E. Fritsch et Rich [24], *C. stephensii* Rich [3] и *Xanthidium uncinatum* (Ralfs) Štátný, Skaloud et Neustupa, *X. antilopaenum* Kütz.

Кроме того, существует группа видов *Euastrum*, у которых скробикулы отсутствуют. Среди них

можно выделить мелкоклеточные виды (*E. biverrucosum* A.A. Gontcharov et M.M. Watanabe, *E. gayanum* De Toni, *E. pseudotuddalense* Messikom.) и виды с более крупными клетками, у которых оболочка в области вздутий и на лопастях несет концентрические ряды бородавок (рис. 3, 1–4). Это такие виды как *Euastrum divergens* Joshua, *E. gemmatum* Ralfs, *E. germanicum* (Schmidle) W. Krieg., *E. hieronymusii* Schmidle, *E. horicawae* Hinode, *E. hypochondroides* West & G.S. West, *E. mononcyllum* (Nordst.) Racib., *E. okavangicum* Coesel et Van Geest, *E. platycerum* Reinsch, *E. sphyroides* Nordst., *E. spinulosum* Delp., *E. subhypochondrum* F.E. Fritsch et Rich, *E. substellatum* Nordst., *E. verrucosum* Lund. Вызывает сомнение правильность отнесения этих таксонов к роду *Euastrum*, так как у всех клеток верхушечный вырез отсутствует, а “боковые лопасти” правомерно назвать “вздутыми боками”. Такой же план орнаментации имеет ряд видов *Cosmarium*, таких как *C. ornatum* Ralfs и *C. protractum* (Näg.) De Bary (рис. 3, 5, 6). Подобной точки зрения придерживается и П. Косел [25], который сделал такое заключение на основании изучения расположения бородавок, формы клеток и географической приуроченности видов. Отсутствие скробикул в совокупности с данными исследований последовательностей малой субъединицы рДНК [2], которые

показали большее сходство видов *E. germanicum*, *E. spinulosum* и *E. verrucosum* с родом *Cosmarium*, можно предположить, что эта группа видов должна быть выведена из рода *Euastrum*.

Таким образом, у всех видов *Euastrum*, исследованных нами, встречен тот или иной тип скробикул или сочетание разных типов; выявлена группа видов не имеющих скробикул. Наблюдается тенденция — крупные одиночные скробикулы I и II типов встречаются у крупноклеточных видов (40–210 мкм длиной), а III типа — у мелкоклеточных (не более 60 мкм длиной). Скробикулы IV типа нельзя рассматривать в качестве критерия рода *Euastrum*, так как они встречаются у представителей других родов. Можно предположить, что характер расположения бородавок и скробикул I–III типов

в своем сочетании представляются четкими дополнительными критериями рода *Euastrum*. Однако для точного выяснения положения этих водорослей в системе сем. Desmidiaceae необходимо проводить более детальное изучение поверхности оболочки, а также молекулярно-филогенетические и эколого-географические исследования.

Автор выражает свою признательность коллегам, предоставившим материал А.А. Котову и М.Я. Войтехову. Исследования проведены на оборудовании Центра коллективного пользования МГУ имени М.В. Ломоносова при финансовой поддержке Министерства образования и науки РФ и выполнены в рамках государственного задания МГУ часть 2, п. 01 10.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Ralfs J., Jenner E.* The British Desmidie. London: Reeve, Benham, and Reeve, 1848. 226 p.
2. *Gontcharov A.A., Melconian M.* In search of monophyletic taxa in the family Desmidiaceae (Zygnematomyxozoa, Viridiplantae): the genus *Cosmarium* // *Am. J. Bot.* 2008. Vol. 95. N 9. P. 1079–1095.
3. *Coûté A., Tell G.* Ultrastructure de la paroi cellulaire des Desmidiaceae au microscope électronique à balayage // *Beihefte zur Nova Hedwigia.* 1981. Vol. 68. P. 7–50.
4. *Coesel P.F.M.* Taxonomical, geographical and ecological notes on *Euastrum mononcyllum* var. *germanicum* Schmidle (Chlorophyta, Desmidiaceae) // *Arch. Protistenk.* 1978. Bd. 120. S. 436–445.
5. *Gontcharov A.A., Watanabe M.* Rare and new desmids (Desmidiaceae, Chlorophyta) from Japan // *Phycol. Res.* 1999. Vol. 47. N 4. P. 233–240.
6. *Kouwets F.A.C.* The taxonomy, morphology and ecology of some smaller *Euastrum* species (Conjugatophyceae, Desmidiaceae) // *Br. Phycol. J.* 1984. Vol. 19. N 4. P. 333–347.
7. *Salazar C.* Desmidiaceae (Zygothryxales) asociadas a *Hymenachne amplexicaulis* (Poaceae) en una sabana tropical inundable, Venezuela // *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales.* 2007. Vol. 166. P. 95–131.
8. *Wei Y.* SEM study of cell walls of 24 desmids (Desmidiaceae, Chlorophyta) from China // *Chin. J. Oceanol. Limnol.* 1991. Vol. 9. N 3. P. 263–276.
9. *Gough S.B., Garvin T.W., Woelkerling W.J.* On processing field and culture samples of desmids (Desmidiales, Chlorophyta) for scanning electron microscopy // *Europ. J. Phycol.* 1976. Vol. 11. N 3. P. 245–250.
10. *Косинская Е.К.* Флора споровых растений СССР. Конъюгаты или сеплангии. Десмидиевые водоросли. М., Л.: АН СССР, 1960. Т. 5. Ч. 2. Вып. 1. 706 с.
11. *Coesel P.F.M., Meesters K.J.* Desmids of the lowlands. Mesotaeniaceae and Desmidaceae of the European lowlands. Zeist: KNNV Publishing, 2007. 351 p.
12. *Mix M.* Die Feinstruktur der Zellwinde bei Mesotaeniaceae und Gonatozygaceae mit einer vergleichenden Betrachtung der verschiedenen Wandtypen der Conjugatophyceae und fiber deren systematischen Wert // *Arch. Mikrobiol.* 1972. Bd. 81. S. 197–220.
13. *Neuhaus G., Kiermayer O.* Formation and distribution of cell wall pores in desmids // *Cell Biology Monographs. Cytomorphogenesis of Plants.* 1981. Vol. 8. P. 215–231.
14. *Анисимова О.В., Терлова Е.Ф.* Род *Euastrum* Ehenberg (Conjugatophyceae) в болотах Московской области // *Вопросы современной альгологии.* 2015. № 1 (8). URL: <http://algology.ru/665>
15. *Anisimova O.V.* New species of desmids (Conjugatophyceae, Charophyta) to the algae flora of Moscow region // *Moscow Univ. Biol. Sci. Bull.* 2015. Vol. 70. N 2. P. 78–81.
16. *Coûté A., Thérézien Y.* Quelques Desmidiées de Guyane française étudiées au M.E.B. // *Rev. Hydrobiol. Trop.* 1986. Vol. 19. N 1. P. 31–44.
17. *Coute A., Illits A.* Étude en microscopie électronique a balayage de quelques desmidiacées (Chlorophyta, Zygothryxales) des lacs andins boliviens // *Cryptogamie, Algologie.* 1988. Vol. 9. N 1. P. 13–26.
18. *Coesel P.F.M., Dingley M.* Taxonomic and biogeographical notes on North Australian desmids // *Syst. Geogr. Pl.* 2005. Vol. 75. N 1. P. 35–50.
19. *Coesel P.F.M., Van Geest A.* Taxonomic and biogeographical notes on Okavango desmids (Zygnematomyxozoa, Streptophyta) // *Syst. Geogr. Pl.* 2008. Vol. 78. N 1. P. 27–46.
20. *Coesel P.F.M., Van Geest A.* New or otherwise interesting desmid taxa from the Bangweulu region (Zambia). 1. Genera *Micrasterias* and *Allorgeia* (Desmidiales) // *Pl. Ecol. Evol.* 2014. Vol. 147. N 3. P. 392–404.
21. *Van Westen M.* Taxonomic notes on desmids from the Netherlands // *Phytotaxa.* 2015. Vol. 238. N 3. P. 230–242.
22. *Gontcharov A.A., Watanabe M., Watanabe M.M.* Contribution to the desmid flora of Papua New Guinea II // *Bull. Natn. Sci. Mus. Tokyo.* 2001. Ser. B. Vol. 27. N 4. P. 93–107.
23. *Coesel P.F.M.* Taxonomic Implications of SEM revealed cell wall sculpturing in some small-sized desmid species (Chlorophyta, Conjugatophyceae) // *Acta Bot. Neel.* 1984. Vol. 33. N 4. P. 385–398.
24. *Štásmý J.* Desmids (Conjugatophyceae, Viridiplantae) from the Czech Republic; new and rare taxa, distribution, ecology // *Fottea.* 2010. Vol. 10. N 1. P. 1–74.
25. *Coesel P.F.M.* Diversification of the *Euastrum mononcyllum* group of desmids (Chlorophyta, Desmidiaceae) // *Syst. Geogr. Pl.* 2000. Vol. 70. P. 263–273.

Поступила в редакцию 14.03.2016 г.

Принята в печать 06.06.2016 г.

## MICOLOGY AND ALGOLOGY

ARCHITECTURE OF CELL WALL OF *EUASTRUM* RALFS:  
NEW GENUS CRITERION*O.V. Anissimova*

*Skadovsky Zvenigorod Biological Station, School of Biology, Lomonosov Moscow State University;  
Leninskiye gory 1-12, Moscow, 119234, Russia  
e-mail: flora\_oa@mail.ru*

Cell wall ornamentation of 66 species of the genus *Euastrum* Ralfs was studied by scanning electron microscopy. Particular for desmids depressions of cell wall (scrobicules) were described. Scrobicules were divided in four groups on the basis of morphology, size and distribution: large with two layers and some pores, grouped around a pore, small without pore and round with a pore. It was shown that first three types of scrobicules were specific only for *Euastrum* and were proposed as addition criterion for this genus.

**Ключевые слова:** *Euastrum*, cell wall, *Desmidiaceae*, taxonomy, scanning electron microscopy.

**Сведения об авторе:**

*Анисимова Ольга Викторовна* — канд. биол. наук, вед. науч. сотр. Звенигородской биологической станции биологического факультета МГУ. Тел.: 8-495-939-27-64, e-mail: flora\_oa@mail.ru