

МИКОЛОГИЯ И АЛЬГОЛОГИЯ

УДК 582.26:581.4+582.261/296

**МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА
STEPHANODISCUS MINUTULUS (KÜTZING) CLEVE ET MÖLLER
(BACILLARIOPHYTA) ИЗ ОЗЕРА ДАЛЬНЕЕ (КАМЧАТКА)****М.С. Куликовский*, Н.А. Шкурина, Г.А. Белякова**(кафедра микологии и альгологии; e-mail mx-kulikovsky@yandex.ru)

Была изучена морфологическая изменчивость *Stephanodiscus minutulus* (Kützing) Cleve et Möller из оз. Дальнее (Камчатка). Были показаны слабо или сильно окремненные морфотипы со створками с выпуклым или вогнутым центром. На основе полученных данных было определено таксономическое положение других мелкоклеточных *Stephanodiscus* из других водоемов Камчатки.

Ключевые слова: диатомовые, вариабельность, морфотип, створки, экология.

Stephanodiscus minutulus (Kützing) Cleve et Möller относится к широко распространенным видам в водоемах России [1]. На Камчатке этот вид известен из отложений раннего плейстоцена Центральной камчатской депрессии [2] и широко распространен в современных сообществах фитопланктона озер региона [3, 4]. В оз. Дальнее *S. minutulus* (= *S. astraea* var. *minutula* (Kütz.) Grun.) по своему количественному развитию и биомассе входит в состав доминирующего комплекса видов [5].

Однако идентификация многих мелкоклеточных центрических диатомовых водорослей часто вызывает определенные затруднения по причине высокой изменчивости этих организмов. Так, у центрических диатомовых С.И. Генкалом [6] была установлена морфотипическая, сезонная, межпопуляционная и межгодовая изменчивость. В ряде работ виды центрических диатомей из водоемов Камчатки не определены до вида и отнесены к “комплексу мелкоклеточных *Stephanodiscus*” [3, 5]. В то же время точная идентификация представителей *Bacillariophyta* необходима для прогнозирования изменений в автотрофном компоненте этих экосистем для рыбохозяйственных целей, так как многие озера Камчатки являются нерестово-нагульными водоемами нерки [7].

В связи с этим особый интерес представляет изучение популяции мелкоклеточного *Stephanodiscus minutulus* из оз. Дальнее, описание морфологии и уточнение его таксономии.

Материалы и методы

Материалом послужили сетные и батометрические пробы планктона, отобранные в 1946, 1957, 1964–1970, 1972, 1977, 1979, 1981, 2000, 2002, 2003 гг. сотрудни-

ками КамчатНИРО и хранящиеся в лаборатории мониторинга озерных экосистем. Пробы отбирали в центральной части озера малой планктонной сетью Джеди из слоя воды 0–50 м и батометром Нансена с горизонтов 0, 5, 10, 20, 30, 40, 50 м. Фиксация организмов проводилась 4%-м формалином.

Для удаления органической части пробы обрабатывали перекисью водорода при нагревании. Изучение диатомовых водорослей проводили с использованием световой (Микмед-1, Olympus kamedia) и сканирующей электронной (Cam Scan S-2) микроскопии.

Характеристика озера Дальнее. Озеро Дальнее расположено у юго-восточных берегов Камчатского по-ва в бассейне р. Паратунка, впадающей в Авачинскую губу. В 5 км к северу от него находится оз. Ближнее. Долины обоих озер тектонического происхождения. Их образование связано с возникновением Авачинской губы [8].

Согласно А.Н. Сирину [9], в предледниковое время на месте долин обоих озер были морские проливы, соединяющие Авачинскую губу с заливами, находившимися на месте теперешней долины р. Паратунка. В верхнем плейстоцене мощные ледники спустились с верховьев рек Паратунка, Левая Тополовая и Малая Быстрая. Именно ледники (при условии поднятия западного берега Авачинской бухты) явились причиной превращения прежних проливов в озера. Вместе с тем вся эта местность является районом молодого четвертичного вулканизма [7]. Благодаря этим процессам накапливалось много рыхлых материалов для флювиогляциальных отложений, которые слагают перешеек между озерами и Авачинской губой [10].

В связи с позднейшими процессами поднятия в районе берега Авачинской губы и опусканием до-

* Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. 152742, Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н.

лины р. Паратунка изменилось направление стока из оз. Дальнее: он стал осуществляться через реки Дальняя и Малая Быстрая в р. Паратунка. В связи с такой историей формирования оз. Дальнее отдельные литоральные его зоны очень различаются по происхождению и по свойствам. Литораль северного и южного его берегов, расположенная под крутыми уступами коренных пород, имеет не только другое происхождение, но и другой гидрохимический состав грунтовых вод по сравнению с литоралью у западного и восточных берегов озера [7].

Озеро Дальнее имеет продолговатую форму, вытянутую в широтном направлении. Северное и юж-

ное побережья высокие, гористые, местами скалистые; восточное и западное — низменные. Берега озера заросли тальником, березняком и ольховником.

Водоем характеризуется следующими морфометрическими показателями: длина — 2,51 км, средняя ширина — 0,54 км, длина береговой линии — 6,1 км, площадь озера — 1,36 км², максимальная глубина — 60,0 м, средняя глубина — 31,5 м, объем — 42,8 млн м³, площадь бассейна — 11,3 км² [10].

Средний многолетний уровень озера расположен на 29,7 м выше уровня моря. Для формы котловины озера характерен большой средний угол наклона — 10°39'. Дно оз. Дальнее, начиная с глубины 30 м,

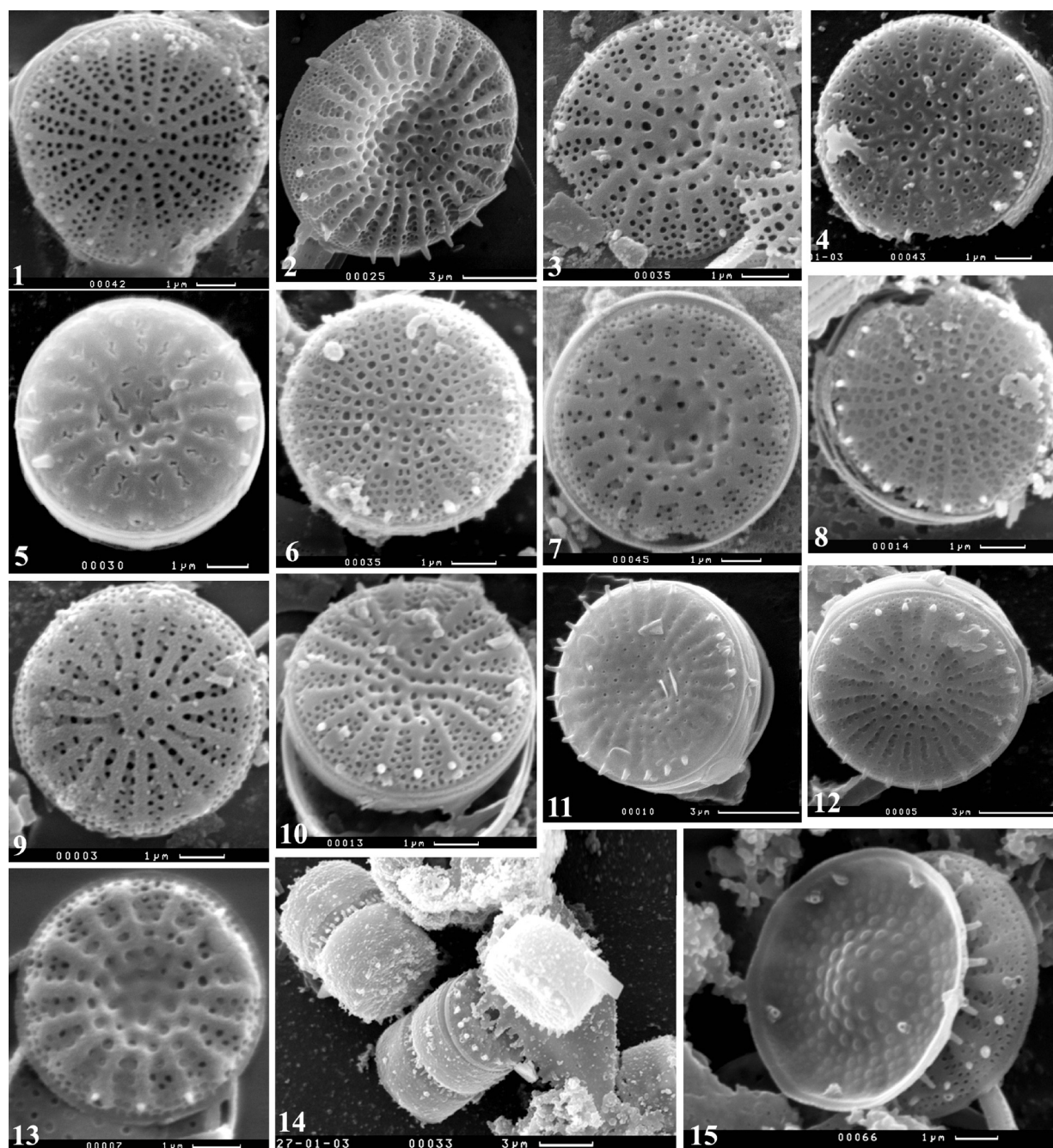


Рис. 1. Электронные микрофотографии створок *Stephanodiscus minutulus* (СЭМ): 1–14 — створки с наружной поверхности, 15 — створка с внутренней поверхности

а на западном склоне — с глубины 15 м, покрыто слоем ила, который состоит главным образом из панцирей диатомовых водорослей [10].

Вода оз. Дальнее мало минерализована (суммарная концентрация ионов — 67 мг/л) и относится к гидрокарбонатно-кальциевому типу (HCO_3^- — 34,6 мг/л; Mg^{2+} — 1,5 мг/л; $\text{Na}^+ + \text{K}^+$ — 5,5 мг/л). Для ионного состава воды выполняется соотношение $\text{HCO}_3^- > \text{Ca}^{2+} + \text{Mg}^{2+}$, что характерно для вод, образованных растворением продуктов выветривания изверженных основных пород. Подробная гидрохимическая характеристика озера приведена в работах [7, 11].

Результаты и обсуждение

В пробах из оз. Дальнее створки мелкоклеточных *Stephanodiscus* морфологически неоднородны. Известно, что для *S. minutulus* характерна морфотипическая изменчивость — наличие нежноструктурных, грубо-структурных панцирей, а также створок с плоским или выпукло-вогнутым рельефом [1, 6, 12]. В пробах

мы наблюдали створки как типичных *S. minutulus* с плоским или выпукло-вогнутым рельефом (рис. 1, 1—4, 5—13; рис. 2, 1—3), так и сильно окремнелых, с нарушением в строении ареол (рис. 2, 4—6). Последний морфотип был ошибочно описан ранее как новый род *Pseudostephanodiscus* Siem [12]. Особенностью популяции оз. Дальнее являются сильно окремнелые створки с ярко выраженным выпуклым центром — “грубоструктурный” морфотип (рис. 2, 7—13).

Для *S. minutulus* характерно наличие двух опор, однако в редких случаях наблюдались и три опоры. В популяции из оз. Дальнее нами зафиксирована только одна створка с тремя опорами у центрального выроста (рис. 2, 3). По-видимому, количество опор центрального выроста у представителей рода *Stephanodiscus* не всегда является константным. Так, в популяциях *Stephanodiscus triporus* Genkal et Kuzmin с обычно 3 опорами центрального выроста зафиксированы створки с 2 и 4 опорами [13], а в популяциях *S. meyeri* Genkal et Popovskaya с преобладанием 2 опор центрального выроста встречались экземпляры и с 1 опорой [14].

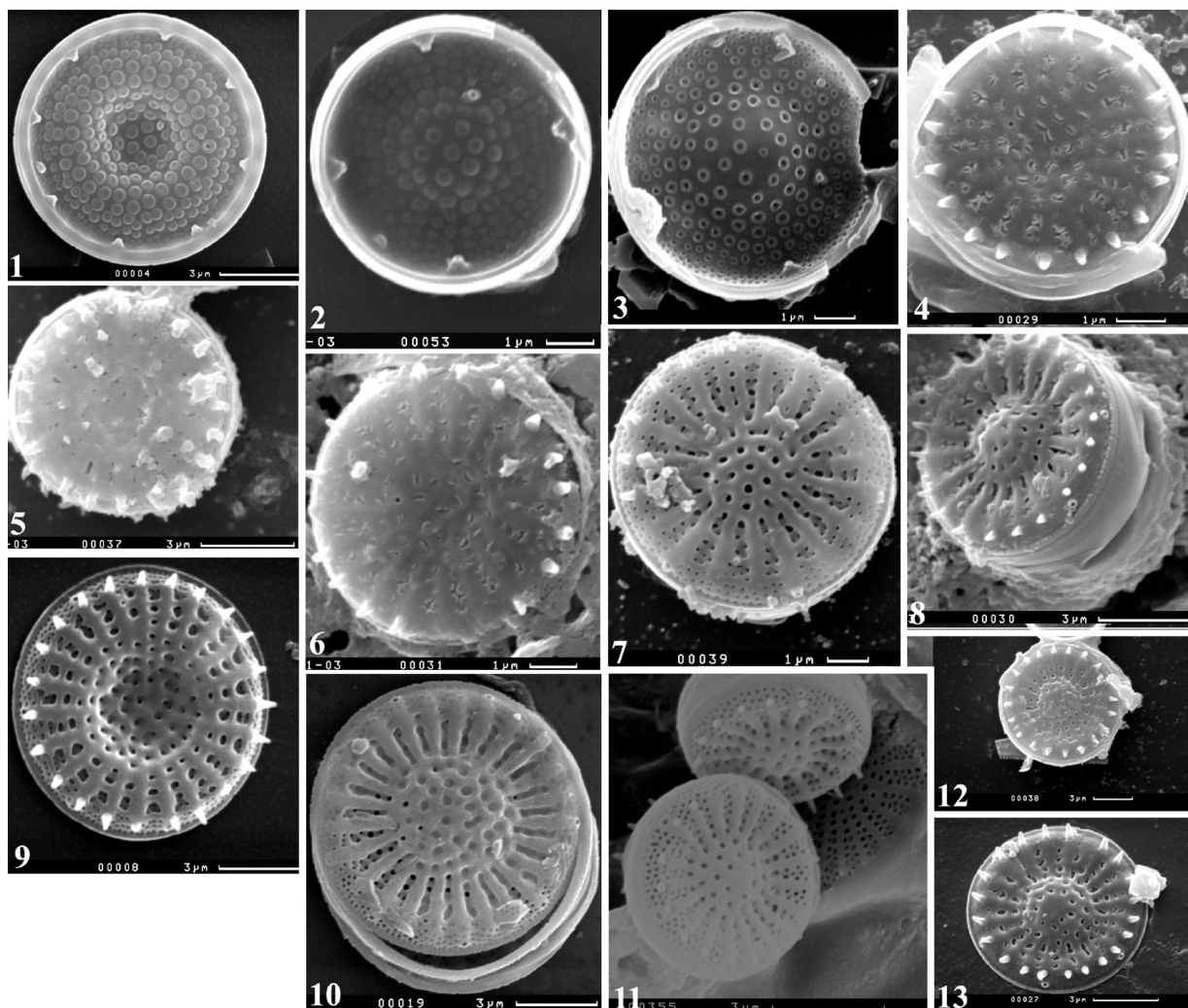


Рис. 2. Электронные микрофотографии створок *Stephanodiscus minutulus* (СЭМ): 1—3 — створки с внутренней поверхности, 3 — створка с центральным выростом с тремя опорами, 4—13 — створки с наружной поверхности

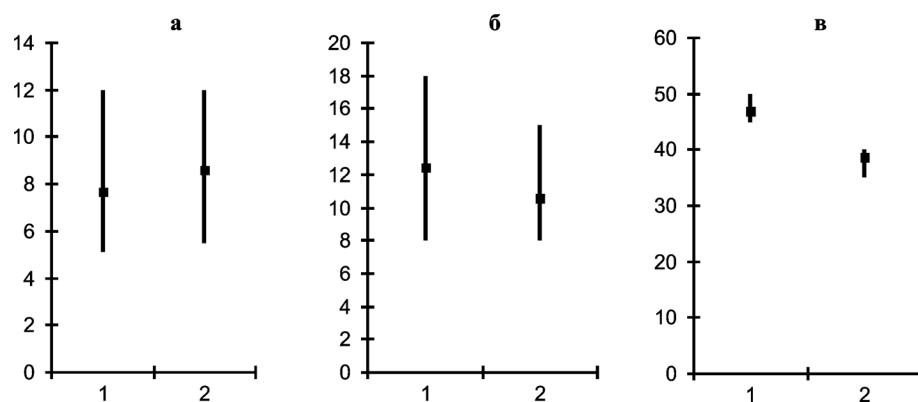


Рис. 3. Изменчивость морфологических признаков в исследованной выборке из оз. Дальнее. По оси абсцисс — 1 — “типичный” морфотип, 2 — “грубоструктурный” морфотип. По оси ординат — размах признака (вертикальная линия) и его среднее арифметическое значение (квадрат); а — диаметр створки в мкм, б — количество штрихов в 10 мкм, в — количество ареол в 10 мкм

При анализе количественных характеристик диатомей в популяции из оз. Дальнее мы отдельно провели промеры на створках “типичных” морфотипов и “грубоструктурного” морфотипа. При этом количественные характеристики “грубоструктурного” морфотипа по диаметру и количеству ребер в 10 мкм полностью укладываются в лимиты *Stephanodiscus minutulus* (рис. 3). Различия между этими морфотипами выявлены по числу ареол в 10 мкм (рис. 3), однако данные по этому признаку полностью укладываются в диагноз по *S. minutulus* (рис. 2, 3). Более того, лимиты этого признака варьируются в очень широких пределах и характеризуются большой изменчивостью (на основе коэффициента вариации) у *S. minutulus* [1].

В материале из оз. Дальнее нами установлены характерные для *S. minutulus* пределы этого признака (рис. 1, таблица). При изучении вышеупомянутого вида в пробах из водоемов Японии были зафиксированы диатомовые с диаметром 15 мкм [15]. Размерные характеристики являются наиболее вариabельными признаками у диатомовых водорослей [1, 6, 12] и при идентичности прочих качественных и количественных (связанных с ультраструктурными элементами панциря) признаков не могут служить основой для выделения новых таксонов. Так, ранее в синонимии к *Stephanodiscus carconensis* Grunow var. *carconensis* был сведен мелкоклоточный *S. carconensis* var. *pusilla* Grunow [16]. Позднее,

при изучении центральных диатомовых из оз. Бива (Япония), к подобному выводу независимо друг от друга пришли С.И. Генкал [1] и М. Kato et al. [17], что повлекло сведение мелкоклоточного *Stephanodiscus pseudosuzukii* Tuji et Kociolek в синонимии к *S. suzukii* Tuji et Kociolek.

При изучении *S. minutulus* из японских водоемов Н. Kobayasi et al. [15] также показали морфологическую изменчивость рельефа лицевой части панциря и континуум от плоских до сильно выпуклых в центре створок с наличием гиалинового кольца на границе лицевой части и загиба створки.

Приводим морфологическое описание *S. minutulus* из оз. Дальнее.

Stephanodiscus minutulus (Kütz.) Round. — *Cyclotella minutula* Kütz., *Stephanodiscus perforatus* Genkal et Kuzmin, *S. parvus* Stoerm. et Håk., *S. astraea* var. *minutula* (Kütz.) Grun., *S. rotula* var. *minutula* (Kütz.) Ross et Sims, *S. rugosus* Siem. et Chud.

Клетки одиночные или в коротких колониях. Панцирь дисковидный. Створки плоские, с выпуклым или вогнутым центром, слабо или сильно окремелые, 5,3–12 мкм в диаметре. Ребра — 8–18 в 10 мкм, на загибе заканчивающиеся шипами, иногда без них. Штрихи радиальные, в центре обычно одинарные и двух-четырёхрядные на краю створки. У сильно окремелых створок может проявляться гиалиновое кольцо на границе лицевой части створки с загибом. Двугубый вырост один, располагается на загибе створки в кольце краевых выростов. Краевые выросты с тремя опорами. Вблизи центра располагается центральный вырост с 2 опорами, единично — с 3 опорами.

Образование сильно окремелых створок у диатомовых водорослей многие авторы связывают с большим содержанием кремния в воде (цит. по [18]). Возможно, это объясняет образование грубоструктурных морфотипов в изученном водоеме, так как, по гидрохимическим данным, вода оз. Дальнее характеризуется высоким содержанием SiO_2 [7]. Перспективность образования “грубоструктурного” морфотипа, возможно, связана и с тенденцией ухода

Диапазоны изменчивости основных количественных признаков двух видов рода *Stephanodiscus*

Вид	Диаметр	Количество ребер в 10 мкм	Количество ареол в 10 мкм	Число ареол на конце штриха	Источник
<i>S. minutulus</i>	3,5–12,5	8–25	18–65	2–4	Генкал, 2007
	2,5–12,5	8–25	20–65	2–4	Генкал, 2010
	4–10	15–20	30–35	2–3	Козыренко и др., 1992
	2–12	—	—	—	Håkansson, 2002
	5,3–12	8–18	35–50	2–4	Наши данные

S. minutulus от колониальной формы к одиночным клеткам в этом озере. Грубоструктурный морфотип отмечался в пробах в виде отдельных клеток, тогда как плоские “типичные” створки диатомеи этого вида образовывали короткие колонии (рис. 1, 14–15). Подобные особенности были ранее зафиксированы в популяциях *Stephanodiscus tenuis* Hustedt и *S. binderanus* var. *oestrupii* (Cleve) Cleve (цит. по [18]). Надо отметить, что колониальность не рассматривается многими исследователями в качестве прогрессивного признака [19, 20], так как поровый аппарат (через который происходит связь протопласта с внешней средой) имеет меньшее соприкосновение с окружающей водой и соответственно влечет за собой меньшую ассимиляцию питательных веществ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Генкал С.И., Куликовский М.С., Стенина А.С. Изменчивость основных структурных элементов створки некоторых видов рода *Navicula* (Bacillariophyta) // Биология внутренних вод. 2007. № 2. С. 20–25.
2. Лупкина Е.Г. К характеристике плиоценовой и плейстоценовой диатомовой флоры Тигильского района Западной Камчатки // Ископаемые диатомовые водоросли СССР. М., 1968. С. 41–44.
3. Лепская Е.В. Особенности фито- и микропланктонного сообщества озера Курильское во второй половине 90-х годов XX века // Исследование водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2002. Вып. 6. С. 165–171.
4. Лепская Е.В., Рассел Ч. Доминантная флора лососевых озер юга Камчатки (Россия) // Альгология. 1999. Т. 9. № 2. С. 73.
5. Шкурина Н.А., Лепская Е.В., Белякова Г.А. Диатомовые водоросли озера Дальнее (Камчатка) // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2004. Вып. 7. С. 88–93.
6. Генкал С.И. О морфологической изменчивости *Stephanodiscus hantzschii* Grun. и *Stephanodiscus minutulus* (Kütz.) Cleve et Möller (Bacillariophyta) // Альгология. 1996. Т. 6. № 4. С. 353–360.
7. Крохин Е.М. Нерестилища красной (*Oncorhynchus nerka* Walb.) (Очерк геоморфологии, температурного режима и гидрохимии) // Вопр. ихтиол. 1960. Вып. 16. С. 89–110.
8. Дмитриев В.О., Ежов В.В. К вопросу о происхождении Авачинской губы // Вопр. геогр. Камчатки. 1977. Т. 7. С. 45–49.
9. Сирин А.Н. Геоморфология и новейшая тектоника Паратунской долины на Камчатке // Тр. лаб. вулк. 1960. Вып. 18.
10. Крогиус Ф.В., Крохин Е.М., Менишуткин В.В. Тихоокеанский лосось — нерка в экосистеме озера Дальнего (Камчатка). 1987. Л., 196 с.
11. Вецлер Н.М., Уколова Т.К., Свириденко В.Д. Многолетняя изменчивость содержания кислорода и минерального фосфора в озере Дальнее (Камчатка) // Водные ресурсы. 2007. Т. 34. № 6. С. 713–719.
12. Genkal S.I., Håkansson H. The problem of distinguishing the newly described diatom genus *Pseudostephanodiscus* // Diatom Research. 1990. Vol. 5. N 1. P. 15–23.
13. Поповская Г.И., Генкал С.И., Лихошвай Е.В. Диатомовые водоросли планктона озера Байкал. Новосибирск, 2002. 168 с.
14. Генкал С.И., Поповская Г.И., Бондаренко Н.А. Новые данные по морфологии, экологии и распространению *Stephanodiscus meyeri* (Bacillariophyta) // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 9. С. 1329–1334.
15. Kobayasi H., Kobayashi H., Idei M. Fine structure and taxonomy of the small and tiny *Stephanodiscus* (Bacillariophyceae) species in Japan. 3. Co-occurrence of *Stephanodiscus minutulus* (Kütz.) Round and *S. parvus* Stoerm. & Håk. // Jap. J. Phycol. 1985. Vol. 33. N 4. P. 293–300.
16. Tuji A., Nozaki K., Nakanishi M. Taxonomy of Lake Biwa centric diatoms // Kyoto Univ. Ecol. Res. Center. 1998. Vol. 3. N 21. P. 13.
17. Kato M., Tanimura Y., Fukusawa H., Yasuda Y. Intraspecific variation during the life cycle of a modern *Stephanodiscus* species (Bacillariophyceae) inferred from the fossil record of Lake Suigetsu, Japan // Phycologia. 2003. Vol. 42. N 3. P. 292–300.
18. Генкал С.И., Корнева Л.Г. Морфология и систематика некоторых видов рода *Stephanodiscus* Ehr. // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. Л., 1990. С. 219–236.
19. Simonsen R. The diatom system: ideas on phylogeny // Bacillaria. 1979. Vol. 2. P. 9–71.
20. Николаев В.А., Харвуд Д.М. Морфология, таксономия и система классификации центральных диатомовых водорослей. СПб., 2002. 118 с.
21. Lepskaya E.V. Common *Stephanodiscus* Ehr. species in salmon Kamchatka Lakes // Proceedings of the 16th International Diatom Symposium. Greece: University of Athens, 2001. P. 333–346.

* * *

Работа выполнена при финансовой поддержке фонда Президента РФ (МК-5872.2010.4).

**MORPHOLOGY AND TAXONOMY OF *STEPHANODISCUS MINUTULUS*
(KÜTZING) CLEVE ET MÖLLER (BACILLARIOPHYTA)
FROM THE LAKE DAL'NEE (KAMCHATKA)**

M.S. Kulikovskiy, N.A. Shkurina, G.A. Belyakova

Morphological variability of *Stephanodiscus minutulus* (Kützing) Cleve et Möller from the Lake Dal'nee (Kamchatka, Russia) are studied. Slightly and strongly silicification morphotips with valves elevated or depressed in the centre are shown. Taxonomical place small-cell *Stephanodiscus* from another Kamchatka waterbodies with help of published data is specified.

Key words: *diatom, variability, morphotip, valve, ecology.*

Сведения об авторах

Куликовский Максим Сергеевич — канд. биол. наук., науч. сотр. Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. E-mail: max-kulikovsky@yandex.ru

Шкурина Наталья Александровна — аспирантка кафедры микологии и альгологии биологического факультета МГУ. Тел: 8-495-939-54-82.

Белякова Галина Алексеевна — канд. биол. наук., доц. кафедры микологии и альгологии биологического факультета МГУ. Тел: 8-495-939-27-49; e-mail: adm-odo@yandex.ru