

А. Д. ФИРСОВА, А. Ю. БЕССУДОВА



Ключевые слова: золотистые водоросли, Арктика, индикаторы качества воды.

Key words: Chrysophycean Algae, Arctic, indicators of quality of water

Глядя на хрустальную прозрачность байкальской воды, трудно даже представить себе, что она перенасыщена жизнью: в одном литре может содержаться от нескольких тысяч до миллиона клеток микроскопических водорослей. Именно водоросли делают воду поистине живой, насыщая ее кислородом, а также являются главным звеном пищевой цепи всех водных организмов. В световой микроскоп в образцах такой воды иногда можно увидеть клетки золотистого цвета – как будто каждая из них отразила солнечный лучик. Это и есть золотистые водоросли, которые широко распространены по всему миру, но особенно многочисленны в холодных пресных водах северных широт, что свидетельствует об их важном месте в водных экосистемах Арктики

Золотистые водоросли (хризофитовые, Chrysophytes) получили свое название не даром: их скопления действительно отливают золотом в солнечном свете, что видно даже невооруженным глазом. Такая окраска объясняется присутствием в клетках каротиноидов – пигментов фотосинтеза, среди которых больше всего золотистого фукоксантина.

Золотистые могут вести как «одиночный» одноклеточный, так и «коммунальный» образ жизни, образуя колонии. Несмотря на наличие фотосинтезирующих пигментов, среди которых встречается и хлорофилл, в своих пищевых пристрастиях они не ограничиваются солнечным светом. Большинство золотистых – миксотрофы с широким спектром питания. При этом они могут захватывать не только растворенные в воде минеральные и органические вещества, но и крупные пищевые частички, например зерна крахмала, и даже другие живые микроорганизмы – бактерии, дрожжи и небольшие водоросли (Волошко, 2008; Kristiansen, 2005). И на аппетит им жаловаться не приходится: одна клетка водоросли рода *Ochromonas* способна за час поглотить почти две сотни бактерий!

Такие нестандартные для обычных фототрофов вкусы совместно с рядом других адаптаций помогают золотистым водорослям успешно выживать в суровых условиях Арктики, в том числе при недостаточном освещении.



ФИРСОВА Алена Дмитриевна – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник отдела ультраструктуры клетки Лимнологического института СО РАН (Иркутск). Автор и соавтор 20 научных работ



БЕССУДОВА Анна Юрьевна – аспирант отдела ультраструктуры клетки Лимнологического института СО РАН (Иркутск). Автор и соавтор 8 научных работ

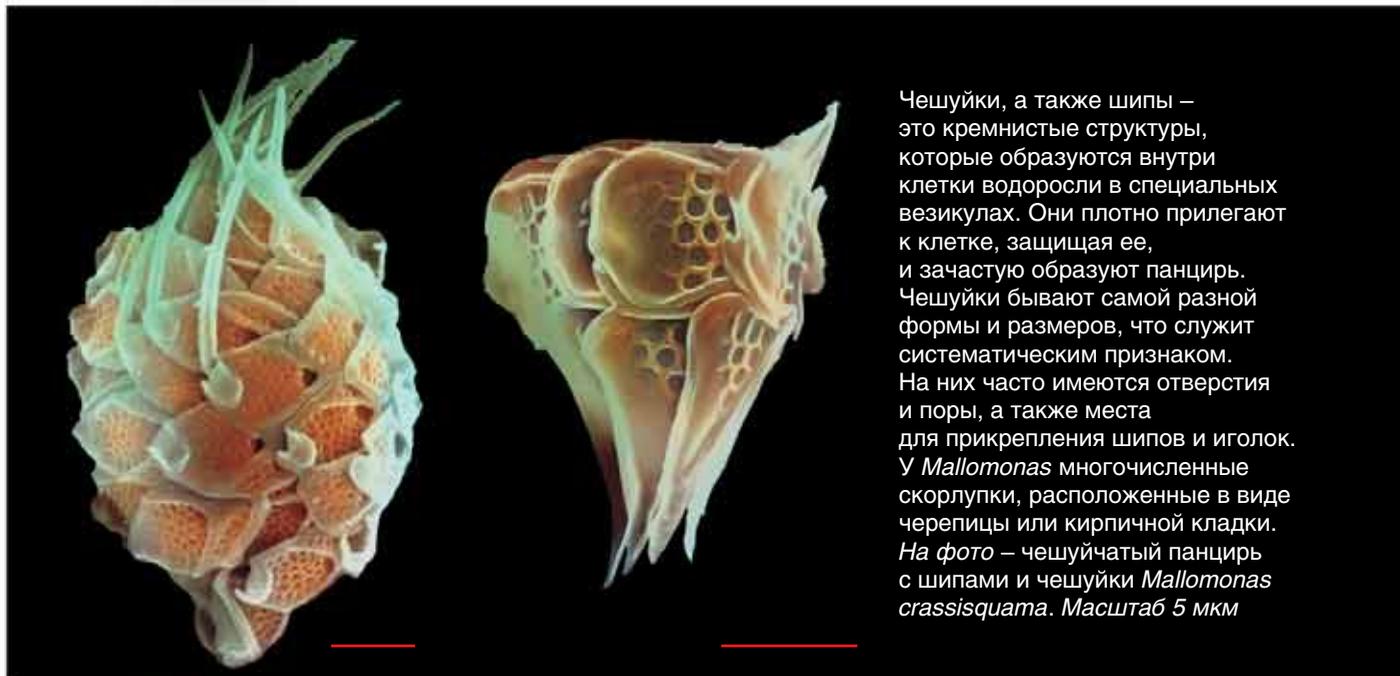
Построено на века

Клетки золотистых водорослей устроены внутри довольно однотипно и имеют стандартный для эукариотической клетки набор органоидов – от ядра до митохондрий. Но зато внешний вид и образ жизни их представителей настолько разнообразны, что отнести эти создания к одной систематической группе сможет лишь ученый-альголог.

Для золотистых водорослей наиболее обычны *монадные* (постоянной формы) клетки, часто со жгутиками (от одного до четырех), которые удерживают «добычу», пока она не попадет в клетку в виде пищевого пузырька-вакуоли. Но встречаются и амебовидные формы, способные образовывать выросты-псевдоподии. Большинство клеток золотистых «голые», т.е. лишены клеточной оболочки, но некоторые из них покрыты кремневыми чешуйками, которые могут образовывать панцирь. Есть и такие, которые обзавелись даже настоящими «домиками» из клетчатки, пропитанными углекислой известью, солями железа или кремнеземом.

Ранее в мировой базе данных в разделе, относящемся к отделу *Ochrophyta*, выделялись два класса: собственно *хризофитовые* (Chrysophyceae Pascher) и *синурофитовые* (Synurophyceae R. A. Andersen), но благодаря последним молекулярно-генетическим исследованиям все эти кремний-зависимые организмы сейчас относят к классу хризофитовых.

Многие представители обоих классов имеют панцири из кремнистых чешуек с шипами, не только защищающими клетку, но и позволяющими ей парить в толще воды (Kristiansen, 2005). Чешуйки размером всего в несколько микрон имеют ажурную, специфичную для каждого вида структуру, рассмотреть которую можно только в электронный микроскоп.



Чешуйки, а также шипы – это кремнистые структуры, которые образуются внутри клетки водоросли в специальных везикулах. Они плотно прилегают к клетке, защищая ее, и зачастую образуют панцирь. Чешуйки бывают самой разной формы и размеров, что служит систематическим признаком. На них часто имеются отверстия и поры, а также места для прикрепления шипов и иголок. У *Mallomonas* многочисленные скорлупки, расположенные в виде черепицы или кирпичной кладки. На фото – чешуйчатый панцирь с шипами и чешуйки *Mallomonas crassisquama*. Масштаб 5 мкм

Несмотря на тонкость и кажущуюся хрупкость, кремнистые чешуйки не разрушаются после гибели клеток и многие миллионы лет могут сохраняться в донных отложениях. Так, самые древние находки, предположительно хризофитовых водорослей, датируются возрастом 630 млн лет и относятся к протерозою и раннему палеозою (Allison, Hilgert, 1986; Knoll, 2003).

Многие из этих древних видов благополучно дожили и до наших дней. Кстати сказать, в эоценовых отложениях Жираф, расположенных на северо-западе Канады, среди видов золотистых водорослей было обнаружено три древних вида (*Chrysophaerella brevispina* Korshikov, *Mallomonas multiunca* var. *pocosinensis* Siver и *M. insignis* Penard.), которые нами были найдены и в Арктике, о чем речь пойдет ниже.

Примечательным свойством золотистых водорослей является их способность в конце вегетации и при неблагоприятных условиях образовывать внутри клетки особые, причудливые кремнистые структуры – *стоматоцисты*, в которых прячется зооспора. Снабженная жгутиками или ресничками, эта шустрая «голая» клетка, которую иногда называют еще «бродяжкой», служит для бесполого размножения. Каждая стоматоциста имеет одну прикрытую пробочкой пору, через которую при благоприятных условиях

Домик (лорика), в отличие от панциря, не прилегает к клеточной поверхности. Клетки либо не прикрепляются к внутренним стенкам в домиках (например, *Dinobryon*), либо прикрепляются с помощью длинных стебельков. Лорики бывают самой разной формы: шаровидные, яйцевидные, колбовидные, цилиндрические и др., размеры их колеблются от 2 до 70 мкм. Домики могут иметь одно крупное или много мелких отверстий, а поверхность орнаментирована выростами или утолщениями. Домики прикрепляются к субстрату с помощью подошвы либо толстой слизистой ножки или тонкого стебелька. На фото – лорика *Dinobryon suecicum*. Масштаб 10 мкм



Схема классификации органического мира Т. Кавалье-Смита (2003), в которой впервые были выделены в отдельное царство хромисты, включающие в себя золотистые водоросли

История изучения золотистых водорослей насчитывает уже более 200 лет. Их «крестным отцом» стал датчанин О. Ф. Мюллер, простой домашний учитель, изучавший микроскопическую жизнь прудов и озер Копенгагена. В 1786 г. он не только описал, но и очень подробно зарисовал колониальный вид золотистых водорослей, который ошибочно назвал *Volvox uva*. Результаты своих исследований он опубликовал в книге под названием *Animalcula Infusoria* («Микроскопические животные»), куда вошел и описанный им вид водорослей. Позже выдающийся немецкий ученый Х. Г. Зренберг переименовал этот и ряд других видов водорослей, которые фигурируют под такими названиями и в современной систематике. Работы Зренберга не теряли своей актуальности вплоть до появления электронной микроскопии.

После Мюллера еще целый ряд исследователей посвятили свою жизнь изучению этих интереснейших организмов. Среди них – Д. Вилларс, в публикации о флоре провинции Дофине описавший строение внутриклеточных филаментов этих водорослей (Villars, 1789), а также Ф. Р. вон Штейн, в 1878 г. выпустивший большой труд *Der Organismus der Flagellaten*. Однако несмотря на такую долгую историю изучения, золотистые водоросли и по сей день остаются во многом «террой инкогнита». Не зря известный исследователь К. Сандгрэн, многие годы посвятивший себя этому объекту, назвал их «одной из самых интригующих групп пресноводных водорослей» (По Duff, Zeeb, Smol, 1995)



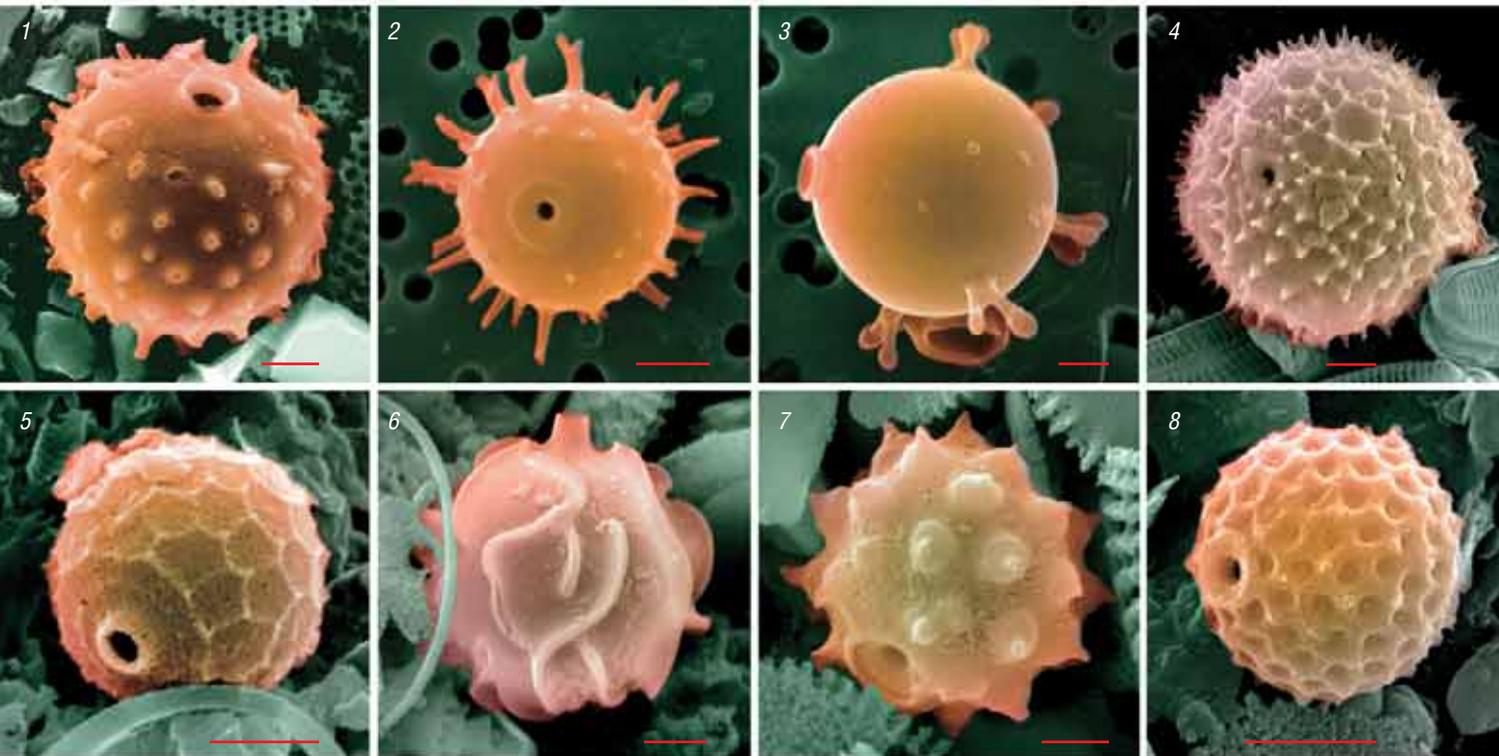
Стоматоциста золотистой водоросли вида *Spiniferomonas trioralis* из арктических озер

ИЗ ГЛУБИНЫ ВЕКОВ

Золотистые водоросли, наряду со своими собратьями, – одни из древнейших созданий на Земле. Точно указать положение этой группы на «родословном древе» жизни не так-то просто, поскольку благодаря все более расширяющимся молекулярно-генетическим исследованиям современная систематика живых организмов находится в постоянном движении. До наступления генетической эры все клеточные организмы подразделялись на четыре царства: бактерии, грибы, растения и животные. И в наши дни в учебниках для 5 класса средней школы (например, (Эдл, 2013)) приводится подобная классификация. Может быть, это и к лучшему, так как, чтобы разобраться в самых последних схемах органического мира, требуется солидный багаж биологических знаний.

Уже в 2003 г. английский биолог Т. Кавалье-Смит выделил среди эукариотов (высших организмов с оформленным клеточным ядром, к которым относятся и водоросли) пять царств: простейшие, грибы, растения, животные и хромисты.

Хромисты возникли в результате слияния двух разных эукариотических клеток. Одна из них была «поглощена» и превратилась во внутриклеточную органеллу – хлоропласт, в котором осуществляется фотосинтез. К царству *Chromista* относится 3 группы, в том числе Гетероконтофитовые водоросли. Последние называются «гетероконтами» (разножгутиковыми), потому что подвижные клетки этого типа имеют два жгутика разной длины и функций. На сегодня они включают в себя 10 классов водорослей, в том числе золотистые (*Chrysophyceae*)



зооспоры освобождаются и развиваются в новые организмы.

Сканирующая электронная микроскопия выявила огромное разнообразие морфотипов стоматоцистов, каждый из которых имеет особенную, отличную от других орнаментацию в виде всевозможных выростов, шипов, гребней и т. п. Первым исследователем, описавшим более 170 морфотипов и создавшим первую систему их идентификации, стал датский ученый-долгожитель Г. Нигард (1903—2002). На сегодняшний день описано уже более тысячи морфотипов стоматоцист и издано несколько атласов-определителей.

К сожалению, к какому из видов относится та или иная стоматоциста, удалось установить пока для небольшого (чуть более 160) числа морфотипов. Усилия, предпринимающиеся для такой идентификации, вполне оправданы: стоматоцисты прекрасно сохраняются в донных осадках и могут служить важным маркером для палеолимнологии. Установлено, например, что соотношение количества стоматоцист и створок диатомей в отложениях служит важным показателем «плодородия» (биологической продуктивности) водоемов (Smol, 1986). Сегодня эта характеристика широко используется в анализе голоценовых осадков.

Учитывая важность объекта, на Первом международном хризифитовом симпозиуме в 1986 г. была учреждена специальная группа, которая создала строгие правила для описания морфологии стоматоцист.

Морфотипы стоматоцист очень разнообразны и видоспецифичны, но установить их видовую принадлежность крайне сложно, так как стоматоцисты совершенно не похожи на вегетирующие клетки и их нужно культивировать в лабораторных условиях, что не всегда возможно. На фото – стоматоцисты из плиоценовых отложений оз. Байкал (1); планктона оз. Байкал (2, 3); голоценовых осадков оз. Эльгыгытгын (4); миоценовых осадков Охотского моря (5); голоцен-верхнеплейстоценовых осадков оз. Хубсугул (6, 7); миоценовых отложений Витимского плоскогорья (8)

В полных жизни холодных водах севера

В современных *олиготрофных* (бедных биогенными элементами и низкопродуктивных) пресноводных водоемах золотистые водоросли играют особо важную роль в потоке углерода через пищевые цепи. Большинство их видов очень чутко реагирует на изменения окружающей среды (кислотность, изменения концентрации фосфора, солености и др.), поэтому являются признанными биоиндикаторами качества вод.

Золотистые распространены по всему миру, в том числе в арктических широтах, включая Архипелаг Франца Иосифа и олиготрофные озера и водоемы Гренландии (Panzenbock *et al.*, 2000; Kristiansen *et al.*, 1995). Исследователи давно обратили внимание, что особенно хорошо они развиваются именно в арктических олиготрофных



Отбор проб сетью Джели в термокарстовом озере на о. Сибирякова



На карте, включающей северо-восточный район Карского моря, устье р. Енисей и Нижний Енисей, точками обозначены термокарстовые озера небольшого размера, преимущественно безымянные, где проводился отбор

водах, где составляют до 60—80% от общей численности микроводорослей и до 50—70% биомассы фитопланктона. Это свидетельствует о важной роли золотистых водорослей в водных экосистемах арктического региона (Charvet *et al.*, 2012). Масимума своей численности они достигают в холодное время года: обычно ранней весной, поздней осенью или даже зимой.

Арктическая Россия, суровая и труднодоступная, является очень чувствительной экосистемой. На многие



километры здесь простирается бескрайняя тундра. Большую часть года (до 200–300 дней) эти территории скованы льдом и покрыты слоем снега. Важнейшая часть экосистемы – термокарстовые озера, которые образуются в результате просадки земной поверхности, происходящей из-за вытаивания подземного льда и многолетнемерзлых льдистых пород. Такие водоемы составляют почти 95% от всех арктических озер.

В сентябре 2009 г. сотрудникам иркутского Лимнологического института СО РАН посчастливилось принять участие в комплексной экспедиции на судне «Советская Арктика» и проделать путь от нижнего Енисея по Енисейскому заливу, охватив прибрежную часть Карского моря. Помимо речных и морских вод, мы исследовали мелкие озера, в основном термокарстовые, в бассейне Нижнего Енисея.

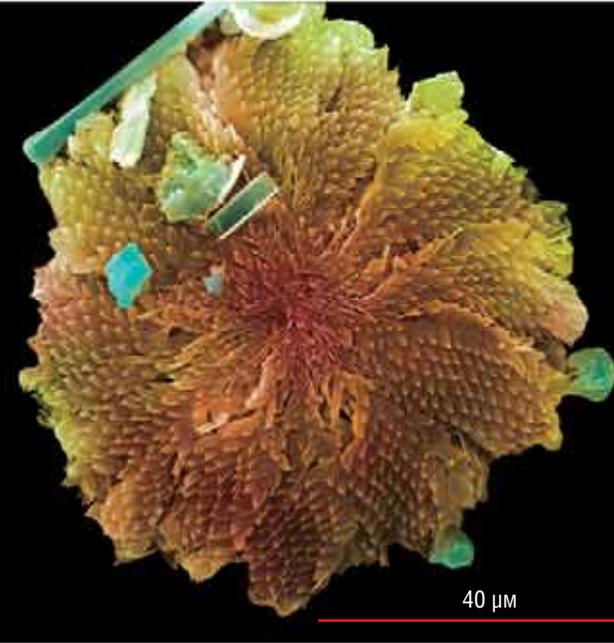
Больше всего нас интересовали планктонные виды водорослей, имеющие кремнистые структуры, которые могут сохраняться в осадках и служить своеобразной летописью водоемов. Поскольку экспедиция была комплексной, для каждого водоема параллельно определяли целый ряд гидрохимических показателей воды (обычно исследователям приходится ограничиваться значениями кислотности (pH) и температуры).

Вернувшись в институт, мы приступили к анализу проб с помощью электронной микроскопии. В результате нам удалось составить первое описание золотистых водорослей в восьми труднодоступных озерах арктического региона России, куда вошло 38 их видов, относящихся к классу *Chrysophyceae*.

Большинство из этих видов широко распространены в этом регионе, хотя среди обнаруженных нашлись



Эту кустистую колонию золотистой водоросли *Dynobryon cylindricum* из оз. Байкал удалось застать в момент цистообразования. Динобрию, как широко распространенный вид, часто используют для исследований внутреннего строения клетки. На микроскопических снимках хорошо видны продолговатые домики-лорики и округлые стоматоцисты. *Световая и электронная микроскопия*



Чтобы парить в толще воды, клетки *Synura petersenii*, покрытые кремнистыми чешуйками, объединяются в колонии. «Нежные» колонии чаще всего распадаются при фиксации, поэтому такой снимок – редкая удача

и редкие. Интересной находкой оказался достаточно редкий вид *Synura synuroidea*, который ранее обнаруживали в Северной Америке, Канаде и Европе. Оказывается, эта золотистая водоросль может развиваться и в суровых условиях Арктики. Особенный интерес вызвали виды, характерные исключительно для северных широт, например, эндемик флоры северной Евразии *Synura punctulosa*, встречающийся только в озерах России и Финляндии (Kristiansen, Preisig 2007; Волошко, 2012). В пробах из арктических термокарстовых озер было обнаружено и 50 различных морфотипов стоматоцист. Большинство из них принадлежит широко распространенным видам, но имеются и редкие, которые, возможно, принадлежат именно арктическим видам.

Изучение особенностей строения и экологии золотистых водорослей, обитающих в сложных условиях Арктики, дает уникальную информацию об этой древней и столь важной для водоемов группы водорослей. Пополняя копилку разнообразия их видов, расширяя географию распространения и экологические параметры среды обитания этих организмов, мы одновременно получаем возможность судить об экологических условиях, существовавших в водоемах многие тысячи и даже миллионы лет назад.

В ближайшее время мы планируем исследовать керны отложений из уникального оз. Ворота, расположенного на полюсе холода в Якутии. Будут и еще экспедиции, например в ту же Якутию, для изучения этих удивительных организмов. Такие экспедиции не только расширяют наши знания об окружающем мире, но и доставляют огромное эстетическое удовольствие!

Литература

Волошко Л. Н. Современная система золотистых водорослей // *Ботанический журнал*. 2008. Т. 93. № 8. С. 1250–1264.

Фирсова А. Д., Чебыкин Е. П. К озёрам на полюсе холода // *НАУКА из первых рук*. 2015. Т. 63. № 3. С. 74–87.

Charvet S., Vincent W. F., Lovejoy C. *Chrysophytes and other protists in High Arctic lakes: molecular gene surveys, pigment signatures and microscopy* // *Pol. Biol.* 2012. V. 35. P. 733–748.

Duff K. E., Zeeb B. A., Smol J. P. *Atlas of Chrysophycean Cysts*. Edited by H. J. Dumont / *Developments in Hydrobiology* 99. Kluwer Academic Publishers Dordrecht. Boston. London. 1995. 189 p.

Kristiansen J. *Golden algae: a biology of chrysophytes*. A.R.G. Gantner Verlag. Königstein. Germany. 2005. 167 p.

Kristiansen J., Wilken Redder L., Jürgensen T. A bloom of *Mallomonas acaroides*, a silica-scaled chrysophyte, in the crater pond of a pingo, northwest Greenland // *Polar Biol.* 1995. V. 15. P. 319–324.