

**ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ДАННЫЕ ОБ УЛЬТРАСКУЛЬПТУРЕ ПОВЕРХНОСТИ
ВНЕШНЕЙ ОБОЛОЧКИ ООСПОРЫ *CHARA ALTAICA* (STREPTOPHYTA: CHARALES)**

Р.Е. Романов

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: romanov_r_e@ngs.ru

Охарактеризована ультраструктура поверхности ооспор *Chara altaica* по данным сканирующей электронной микроскопии по образцам с юга Западной Сибири. Поверхность фоссы очень неравномерно рассеянно гранулированная, гранулы неправильные по форме, их размеры и плотность сильно варьируют, преобладают мелкие гранулы. Ребра ооспоры неравномерно рассеянно гранулированные или почти гладкие.

Ключевые слова: *Chara altaica*, внешняя поверхность ооспоры, ультраструктура, Западная Сибирь.

**THE PRELIMINARY DATA ABOUT ULTRASCULPTURE OF WALL EXTERNAL SURFACE
OF THE OOSPORE OF *CHARA ALTAICA* (STREPTOPHYTA: CHARALES)**

R.E. Romanov

Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: romanov_r_e@ngs.ru

The ultrasculpture of surface of the *Chara altaica* oospores by scanning electron microscopy was described from specimens collected in south of Western Siberia. The fossa surface is very irregularly sparsely granulated, the granules are irregular by shape, its dimensions and density are highly variable, and the small ones are prevailed. The wall surface between granules is smooth. The oospore ribs are irregularly sparsely granulated of nearly smooth.

Key words: *Chara altaica*, wall external surface of the oospore, ultrasculpture, Western Siberia.

ВВЕДЕНИЕ

Женские гаметангии харовых водорослей (оогонии) являются высокоорганизованными многоклеточными структурами, которые не имеют аналогов среди других водорослей¹. Зрелые ооспоры окружены восемью оболочками, в том числе двумя первичными и шестью вторичными, которые формируются после оплодотворения. Внешняя оболочка, сформированная внутренним слоем клеточной стенки спиральных клеток, окружающих зиготу, у всех современных видов несет почти параллельные друг другу спиральные ребра и нередко является орнаментированной (Leitch, 1989).

Зрелые ооспоры очень устойчивы к неблагоприятным условиям окружающей среды и, по-видимому, способны оставаться жизнеспособными в донных отложениях высохших водоемов (Soulié-Märsche, 2008). Инкрустированные карбонатом кальция оогонии нередко хорошо сохраняются длительное время. Оогонии (гирогониты) и ооспоры харовых водорослей в осадочных горных породах и донных отложениях во-

доемов используют для биостратиграфии и их корреляции, а также для палеоэкологических реконструкций (Kröpelin, Soulié-Märsche, 1991; García, 1994; Soulié-Märsche, 2008; и др.). К настоящему времени составлены ключи для определения ооспор современных видов для Средней Европы и Балтийского моря по данным световой микроскопии (Haas, 1994; Krause, 1997; Vedder, 2004) и Новой Зеландии – по результатам исследования с помощью световой и сканирующей электронной микроскопии (de Winton et al., 2007). Данные по ультраструктуре внешней и внутренней поверхностей оболочки позволяют уточнить идентификацию ооспор современных видов харовых водорослей в четвертичных осадках.

Ооспоры, почти идентичные по скульптуре внешней поверхности оболочки по данным световой микроскопии, могут сильно различаться по этой характеристике по результатам исследования с помощью СЭМ (John, Moore, 1987). Морфология ооспор харовых водорослей (внешний вид, количество спи-

¹ Оогонии харовых водорослей можно сопоставить лишь с оогониями представителей рода *Coleochaete* (Streptophyta: Charophyceae, Coleochaetales), которые после оплодотворения образуют вегетативными клетками таллома, формирующими псевдопаренхиму (Leitch, 1989; van den Hoek et al., 1995); при этом не формируется отдельная структура.

ральных ребер и особенно орнаментация) используется как стабильный таксономический признак (John, Moore, 1987; Nozaki et al., 1998; García, Chivas, 2004; Sakayama et al., 2005). Комплексный анализ этих данных и молекулярной филогении оказался пригоден для разграничения видов внутри рода *Nitella* (Sakayama et al., 2005), позволил описать новый для науки вид *Chara leptospora* Sakayama по материалам из Японии (Sakayama et al., 2009). Орнаментация внешней поверхности оболочки оказалась частично пригодной для разграничения ооспор новозеландских видов *Nitella*, тогда как для других родов были полезны другие признаки (de Winton et al., 2007).

Ультраскульптура внешней поверхности ооспор по данным СЭМ описана у многих видов харовых водорослей (John, Moore, 1987; John et al., 1990; Nozaki et al., 1998; Elkhiti et al., 2002; Mandal et al., 2002; García, Chivas, 2004; Mandal, Ray, 2004; Mann, Nambudiri, 2005; Sakayama et al., 2005, 2009; Chou et al., 2007; Urbaniak, 2007; Boszke, Cociag, 2008; Boszke et al., 2008; Hutorowicz, 2008; Kato et al., 2010). До недавнего времени такие данные отсутствовали для *Chara altaica* A. Br. in A. Br. et Nordst. 1882 emend. Hollerb. 1949. Ареал этого вида охватывает Среднюю Азию, Северный Казахстан, восточный макросклон Южного Урала, юг Западной Сибири, Хакасию, Тыву, Монголию, Китай и Японию (Голлербах, Красавина, 1983; Сафонова, 2003; Свири-

денко Б.Ф., Свириденко Т.В., 2005; Свириденко и др., 2007; Kato et al., 2010; оригинальные данные). Подробное описание морфологии ооспор *C. altaica* было выполнено по данным световой микроскопии (Голлербах, Красавина, 1983: 125): “ооспоры темно-коричневые, почти черные, овальные, на вершине с небольшим острием, при основании с небольшой выемкой, 554–660 мкм дл., 337–400 мкм шир., с 9–12 невысокими, но отчетливыми ребрами, без известковой обертки; наружная оболочка ооспор тонкая, коричневая, почти гладкая, с едва намечающейся неясной бугорчатостью”. Оболочка ооспор изотипа *C. altaica* “гранулированная или с мелкими рассеянными папиллами” (Wood, Imahori, 1964: icon and description 46). Ультраскульптуру поверхности ооспор типового образца из Горного Алтая и ряда других образцов *C. altaica* с помощью СЭМ исследовала Л.В. Жакова (личное сообщение), однако, к сожалению, они не были опубликованы. Недавно опубликованы результаты исследования ультраскульптуры ооспор этого вида по данным световой и электронной микроскопии по образцам из Японии (Kato et al., 2010).

Цель данной работы – охарактеризовать ультраскульптуру внешней поверхности оболочки ооспор *Chara altaica* по данным сканирующей электронной микроскопии по образцам с юга Западной Сибири.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследованные образцы (рис. 1) были отобраны в литоральной зоне степного озера Золотое в



Рис. 1. Внешний вид талломов *Chara altaica*. Видны зрелые ооспоры черного цвета.

окр. с. Усть-Волчиха Волчихинского района Алтайского края (бассейн внутреннего стока юга Обь-Иртышского междуречья, Западная Сибирь), на мелководном участке, подверженном волноприбойному воздействию с песчаного грунта 25 июля 2000 г. *Chara altaica* вегетировала вместе с *C. canescens* Desv. et Lois. in Lois. и *C. aspera* Willd. Талломы фиксировали 4%-м формалином. Собранные растения были слабо инкрустированы известью, их длительное хранение (более 8 лет) в слабом растворе формальдегида привело к полному растворению карбоната кальция в клеточных стенках растений. Зрелые ооспоры с наиболее темной оболочкой очищали от обволакивающих спиральных клеток вручную с помощью тонких препаровальных игл под микроскопом МБС-9. Очищенные ооспоры переносили в 40%-й раствор спирта, помещали на предметный столик, после высушивания напыляли сплавом золота и палладия и изучали при помощи сканирующего электронного микроскопа Hitachi H-3400N (Институт водных и экологических проблем СО РАН, г. Барнаул) 9 июня 2009 г. при ускоряющем напряжении 30 кВ. Ширину фоссы – углубления между ребрами, измеряли как расстояние между вершинами двух соседних ребер в экваториальной области ооспоры.

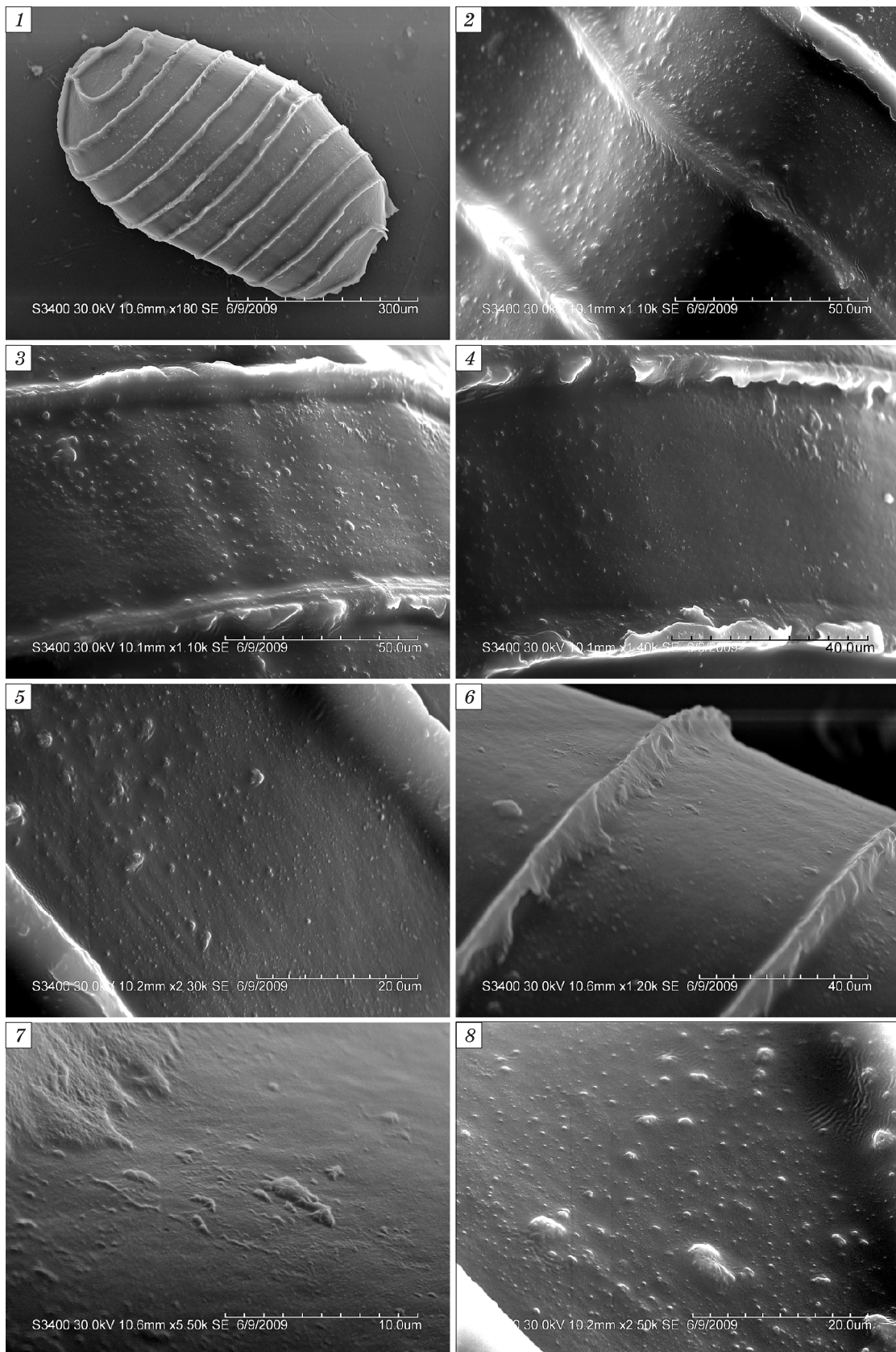


Рис. 2. Форма (1) и скульптура поверхности оболочки ооспора *C. altaica* (2–8).

Цена деления масштабной линейки: 1 – 30 мкм; 2, 3 – 5 мкм; 4, 6 – 4 мкм; 5, 8 – 2 мкм; 7 – 1 мкм.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Зрелые ооспоры *Chara altaica* черные в отраженном свете, эллипсоидные; их размеры: (472–741) × (243–378) мкм. Число спиральных ребер от 8 до 10 (рис. 2, 1), они невысокие и переходят в основании ооспоры в короткие конические шипы, окружающие пятигранное основание. Ширина фоссы составляет 40.8–82.3 мкм, среднее арифметическое – 56.6 ± 11.6 мкм, мода – 53.2 мкм.

Поверхность внешней оболочки фоссы неравномерно рассеянно гранулированная вплоть до почти гладкой (см. рис. 2, 2–8). Гранулы неправильные по форме, их размеры и плотность сильно варьируют с выраженным преобладанием мелких. Оболочка между гранулами гладкая. Ребра также неравномерно рассеянно гранулированные или практически гладкие.

Сравнительно-морфологическое исследование образцов ооспор из Японии и юга Западной Сибири показало, что в первом случае орнаментация поверхности оболочки ооспоры была представлена мелкими папиллами, рассеянными по фоссе (Kato et al., 2010). Ооспоры *C. altaica* с юга Западной Сибири отличались от ооспор из Японии по ультраскульптуре внешней поверхности, а именно, в последнем случае гранулы существенно не различались по размерам и были расположены очень редко (Kato et al., 2010). Образцы вида *C. altaica* из Японии и с юга Западной Сибири существенно отличаются от близкого к нему однодомного североамериканского вида *C. evoluta* T.F. Allen (Kato et al., 2010), у которого поверхность фоссы рав-

номерно неотчетливо мелко гранулированная (Mann, Nambudiri, 2005).

М.М. Голлербах и Л.К. Красавина (1983) предполагают гибридное происхождение двух однодомных видов – азиатского *C. altaica* и североамериканского *C. evoluta*, от очень близкого к ним двудомного *C. canescens*, ареал которого расположен в Северном полушарии² (Blindow, Schubert, 2004). В большинстве случаев *C. altaica* и *C. canescens* произрастают совместно в одном и том же местообитании, что также известно для *C. evoluta* и *C. canescens* (Голлербах, Красавина, 1983; Mann, Nambudiri, 2005). Можно предполагать, что ультраскульптура поверхности ооспор этих видов не имеет существенных различий или может послужить дополнительным дифференцирующим признаком. Литературные данные о результатах исследования морфологии поверхности ооспор *C. canescens* в световом микроскопе противоречивы: наружная оболочка сильно тонко гранулированная (Голлербах, Красавина, 1983: 121) или гладкая (Wood, Imahori, 1965: 158). По данным СЭМ у образцов этого вида из Северной Америки с о. Ньюфаундленд внешняя поверхность фоссы равномерно неотчетливо мелкогранулированная (Mann, Nambudiri, 2005), так же как и у близкого к нему однодомного вида *C. evoluta*. Окончательный вывод о сходстве или различиях сравниваемых видов по морфологическим признакам ооспор можно сделать только после сравнительного исследования большого количества материала, собранного из разных местонахождений с разными экологическими условиями.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные данные уточняют характеристику скульптуры поверхности ооспоры *C. altaica* по данным световой микроскопии (Голлербах, Красавина, 1983; Wood, Imahori, 1964; Kato et al., 2010). Скульптуру поверхности ооспоры можно использовать для систематики и идентификации представителей этого рода, но она менее разнообразна по сравнению с видами рода *Nitella* (Голлербах, Краси-

на, 1983; John et al., 1990; Mandal, Ray, 2004; Huttorowicz, 2008).

Автор благодарен В.В. Кириллову (ИВЭП СО РАН) за возможность работы со сканирующим электронным микроскопом, особая благодарность Е.Ю. Митрофановой и А.В. Дьяченко (ИВЭП СО РАН) за помощь в подготовке и электронно-микроскопическом анализе материала.

ЛИТЕРАТУРА

- Голлербах М.М., Красавина Л.К. Харовые водоросли – *Charophyta*. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 14. Л., 1983. 190 с.
- Сафонова Т.А. Харовые водоросли (*Charophyta*) в водоемах Западной Сибири // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Материалы II Междунар. науч.-практ. конф. Барнаул, 2003. С. 87–89.
- Свириденко Б.Ф., Пяк А.И., Свириденко Т.В. Находки харовых водорослей (*Charophyta*) в Монголии, Тыве и

Хакасии // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Материалы VI Междунар. науч.-практ. конф. Барнаул, 2007. С. 299–302.

Свириденко Б.Ф., Свириденко Т.В. Макроскопические водоросли оз. Толбо-Нуур (Западная Монголия) // Природные условия, история и культура Западной Монголии и сопредельных регионов: Материалы VII Междунар. конф. Кызыл, 2005. Т. 1. С. 283–286.

² Если не учитывать единственную недавнюю находку *C. canescens* в Южном полушарии, а именно, в Южной Австралии (Casanova, Nicol, 2009); жизнеспособные ооспоры этого вида, по предположению авторов, могли принести перелетные водоплавающие птицы с территории Сибири, Монголии и Северного Китая.

- Blindow I., Schubert H. *Chara canescens* Desv. and Loisel. in Loisel. 1810 // Charophytes of the Baltic Sea. Rugell, 2004. P. 70–81. (The Baltic Marine Biologist Publication; N 19).
- Boszke P., Bociąg K. Morphological variation of oospores in the population of *Chara rudis* A. Braun in a mesotrophic lake // Polish J. Ecol. 2008. V. 56, N 1. P. 139–147.
- Boszke P., Pelechaty M., Pukacz A. Oospore dimensions and wall ornamentation in *Chara braunii* // Biologia. 2008. V. 63, N 4. P. 457–460.
- Casanova M.T., Nicol J.M. *Chara canescens* (Characeae, Charophyceae) in the Southern Hemisphere // Charophytes. 2009. V. 1. P. 55–60.
- Chou J.-Yu, Wang W.-L., Chang J.-Sh. Three new members of Characeae (Charales, Chlorophyta) from Taiwan, including one endangered monospecific genus // Bot. Studies. 2007. V. 48. P. 117–126.
- Elkhiati N., Soulié-Märsche I., Ramdani M., Flower R. A study of the subfossil oospores of *Nitella opaca* (Charophyceae) from Megene Chitane (Tunisia) // Cryptogamie, Algologie. 2002. V. 23. P. 65–73.
- García A. Charophyta: their use in paleolimnology // J. Paleolimnol. 1994. V. 10, N 1. P. 43–52.
- García A., Chivas A.R. Quarternary and extant euryhaline *Lamprothamnium* Groves (Charales) from Australia: Gyrogonite morphology and paleolimnological significance // J. Paleolimnol. 2004. V. 31. P. 321–341.
- Haas J.N. First identification key for charophyte oospores from Central Europe // Europ. J. Phycol. 1994. V. 29. P. 227–235.
- Hutorowicz A. Oospores of *Chara tomentosa* from Holocene sediments of Lake Zeribar (Iran) // Biologia. 2008. V. 63, N 2. P. 162–166.
- John D.M., Moore J.A. An SEM study of the oospore of some *Nitella* species (Charales, Chlorophyta) with descriptions of wall ornamentation and an assessment of its taxonomic importance // Phycologia. 1987. V. 26, N 3. P. 334–355.
- John D.M., Moore J.A., Green D.R. Preliminary observations on the structure and ornamentation of the oosporangial wall in *Chara* (Charales, Chlorophyta) // British Phycolog. J. 1990. V. 25, N 1. P. 1–24.
- Kato S., Sakayama H., Morishima H., Sano S., Oomori Y., Kato N., Ito M., Kasai F., Watanabe M.M., Nozaki H. Morphology and molecular phylogeny of *Chara altaica* (Charales, Charophyceae), a monoecious species of the section *Desvauxia* // Cytologia. 2010. V. 75. P. 211–220.
- Kröpelin S., Soulié-Märsche I. Charophyte remains from Wadi Howar as evidence for deep mid-holocene freshwater lakes in the Eastern Sahara of Northwest Sudan // Quarternary Res. 1991. V. 36. P. 210–223.
- Krause W. Charales (Charophyceae). Jena: Elsevier, Spectrum Akademischer Verlag, 1997. 202 s. (Süßwasserflora von Mitteleuropa; B. 18).
- Leitch A.R. Formation and ultrastructure of a complex, multilayered wall around the oospore of *Chara* and *Lamprothamnium* (Characeae) // Europ. J. Phycol. (British Phycolog. J. till 1993). 1989. V. 24, N 3. P. 229–236.
- Mandal D.K., Blažencić J., Ray S. SEM study of compound oospore wall ornamentation of some members of Charales from Yugoslavia, Croatia and Slovenia // Archives of Biological Sciences. Belgrade, 2002. V. 54, N 1–2. P. 24–39.
- Mandal D.K., Ray S. Taxonomic significance of micromorphology and dimensions of oospores in the genus *Chara* L. (Charales, Chlorophyta) // Archives of Biological Science. Belgrade, 2004. V. 56, N 3–4. P. 131–138.
- Mann H., Nambudiri E.M.V. Charophytes of Insular Newfoundland II: *Chara evoluta* and *Chara canescens* // Can. Field-Naturalist. 2005. V. 119, N 1. P. 26–37.
- Nozaki H., Kodo M., Miyaji K., Kato M., Watanabe M.M., Kasaki H. Observations on the morphology and oospore wall ornamentation in culture of the rediscovered Japanese endemic *Nitella gracilens* (Charales, Chlorophyta) // Europ. J. Phycol. 1998. V. 33. P. 357–359.
- Sakayama H., Kasai F., Nozaki H., Watanabe M.M., Kawachi M., Shigyo M., Nishihiro J., Washitani I., Krienitz L., Ito M. Taxonomic reexamination of *Chara globularis* (Charales, Charophyceae) from Japan based on oospore morphology and rbcL gene sequences, and the description of *C. leptospora* sp. nov. // J. Phycology. 2009. V. 45. P. 917–927.
- Sakayama H., Miyaji K., Nagumo T., Kato M., Hara Y., Nozaki H. Taxonomic reexamination of 17 species of *Nitella* subgenus *Tieffallenia* (Charales, Charophyceae) based on internal morphology of the oospore wall and multiple DNA marker sequences // J. Phycology. 2005. V. 41. P. 195–211.
- Soulié-Märsche I. Charophytes, indicators for low salinity phases in North African sebkhet // J. African Earth Sci. 2008. V. 51, N 2. P. 69–76.
- Urbaniak J. Distribution of *Chara braunii* Gmelin 1826 (Charophyta) in Poland // Acta Soc. Bot. Pol. 2007. V. 76, N 4. P. 313–320.
- Van den Hoek C., Mann D.G., Jahns H.M. Algae. An introduction to phycology. Cambridge, 1995. 700 p.
- Vedder F. Morphologie und Taxonomie rezenter und subfossiler Characeen-Oosporen aus der Ostsee // Rostocker Meeresbiologische Beiträge. 2004. V. 13. S. 43–54.
- De Winton M.D., Dugdale T.M., Clayton J.S. An identification key for oospores of the extant charophytes of New Zealand // New Zealand J. Bot. 2007. V. 45. P. 463–476.
- Wood R.D., Imahori K. A revision of the Characeae. Second part. Iconograph of the Characeae. Weinheim, 1964. Icon. 1–395.
- Wood R.D., Imahori K. A revision of the Characeae. First part. Monograph of the Characeae. Weinheim, 1965. 904 p.