

СЕЗОННЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ ЧЕРНОМОРСКИХ ДИНОФИТОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ РОДА *CERATIUM*: *C. FURCA*, *C. FUSUS*, *C. TRIPOS* (DINOPHYCEAE)

АНТОН М. ЛЯХ* и ЮЛИЯ В. БРЯНЦЕВА**

Аннотация. В работе описан сезонный полиморфизм трех видов черноморских динофитовых рода *Ceratium*. Сезонные формы выделены по значениям размеров, объемов, площадей поверхностей и морфометрических индексов. У всех видов ширина, объемы и площади поверхности теки были выше в холодное время года. Длины рогов зависели от сезона: у *C. fusus* и *C. tripos* длина рогов увеличивались в 1,3-1,5 раза к зиме, в то время как у *C. furca* – в 1,5 раза к лету. К гидрологической зиме отнесен период с температурой поверхностного слоя моря менее 12°, к лету – более 20°. Подтверждено существование «летних» и «зимних» форм видов рода, которые являются адаптацией организмов к сезонным изменениям гидрологических условий.

Ключевые слова: *Ceratium*, сезонные морфотипы, одноклеточные водоросли, фитопланктон, Черное море

Институт биологии южных морей НАН Украины, пр. Нахимова 2, 99011, Севастополь, Украина;
* antonyakh@yahoo.com, ** brekall5@gmail.com

Введение

Динофитовые водоросли рода *Ceratium* Shrank относятся к группе полиморфных организмов – изменения размеров и форм оболочек представителей рода связаны с вариациями температуры и солености воды. В работах (KOFOLD 1909; HASLE & NORDLI 1951; LÓPES 1955, 1966; NIELSEN 1956; КИСЕЛЕВ 1969; DOWIDAR 1972; DOTNE-LINDGREN & ЕКВОНМ 1975; НЕЗЛИН 1981; КИММЕЛ & HOLT 1988; HANSEN & LARSEN 1992; LINDSTRÖM 1992; DEL CASTILLO *et al.* 2003; GLIGORA 2003) приводятся данные о сезонной изменчивости некоторых размеров (ширины, высоты, длин рогов) и объемов динофитовых, тогда как данные о других размерах, их соотношениях, площадях поверхностей и связанных с ними морфометрических индексах отсутствуют. Недостающая информация важна для понимания стратегий адаптации динофитовых водорослей к термогалинным изменениям и для проверки гипотезы о существовании «летних» и «зимних» морфотипов динофитовых (Незлин 1981), о которых многие отечественные

исследователи забыли (устные сообщения).

Цель работы – на основе новых морфометрических данных выявить сезонные закономерности изменения форм панцирей трех видов динофитовых рода *Ceratium*.

Материалы и методы исследований

Данные о динофитовых водорослях собраны в ходе экологического мониторинга побережья Севастополя (Черное море). Пробы фитопланктона отбирали ежемесячно в период с ноября 2008 г. по ноябрь 2011 г. в открытых водах в двух милях от берега. Пробы отобраны 5 литровым батометром с приповерхностного горизонта и слоя максимальной интенсивности биолюминесценции (МИБ). Положения слоя МИБ и профиль температуры определяли вертикальным зондированием толщи воды прибором «Salpa M» (Токарев *и др.* 2013). Обработка проб выполнена по модифицированной методике (Брянцева *и др.* 2009). Исследовано три вида динофитовых, встречающихся у Севастополя на протяжении года: *Ceratium furca* (Ehr.) Clap. & Lachm., *C. fusus* (Ehr.) Dujard. и *C. tripos* (O.F. Müll.) Nitzsch.

Для измерения микроводорослей использованы фотографии, полученные при помощи фотоаппарата Canon PowerShot A630 соединенного с тубусом микроскопа. Каждый организм был промерен в 10 (*C. fusus*, *C. tripos*) или 12 местах (*C. furca*) в программе ImageJ (СИНЕОКОВ 2014). При помощи геометрических моделей в программе «3D-Динофлагеллята» (3d-microalgae.org) были вычислены объемы (V , мкм^3) и площади поверхностей (A , мкм^2) панцирей динофитовых. Схемы измерений и геометрические модели приведены в работе (ЛЯХ и БРЯНЦЕВА 2011). По значениям объемов и поверхностей были рассчитаны индексы удельной поверхности A/V (мкм^{-1}) и сферичности формы клеток: $\omega = \pi^{1/3} (6V)^{2/3} / A$ (БРЯНЦЕВА 2005).

Сезонные формы динофитовых выделены на основе значений морфометрических признаков, сгруппированных по гидрологическим сезонам. Гидрологические сезоны разделены по величине температуры в приповерхностном горизонте моря. Для группировки данных использованы периоды, когда в водной толще термоклин стабилен («лето») или отсутствует («зима»). Для проверки гипотезы о различии морфохарактеристик в зимний и летний сезоны использован критерий Манна-Уитни с уровнем значимости $p < 0,01$. Распределения значений морфохарактеристик в оба сезона проиллюстрированы расщепленными скрипичными диаграммами (MAXWELL 2013). Проверка гипотез и визуализация данных выполнены на языке R.

Результаты исследований

Изменение температуры приповерхностного горизонта моря за исследованный период представлено на Рис. 1 Г. К гидрологической зиме отнесен период с приповерхностной температурой менее 12°C , к лету – выше 20°C . При таких температурах происходит перестройка термогалинной структуры вод Черного моря: при прогреве воды формируется сезонный термоклин, который при выхолаживании разрушается и наступает зимняя гомотермия (СЕРИКОВА и др. 2013). Показано, что в зимний и летний

гидрологические сезоны изменяется форма и значения морфометрических характеристик рассматриваемых видов (Рис. 1 и 2).

Приведенные ниже результаты проверены статистически с уровнем значимости $p < 0,01$, поэтому далее по тексту при сравнении морфохарактеристик в разные сезоны выражение «достоверно (не) различаются» опускается, но подразумевается. Выражение «не меняются» означает «не меняются в среднем», т.е. различия между средними величинами в теплый и холодный периоды достоверно друг от друга не отличались.

***Ceratium tripos* (O.F. Müll.) Nitzsch.** (Рис. 1 Б). *Высота и ширина тела* стабильны, по сезонам не изменяются, *пропорции тела* тоже. *Все три рога* зимой длиннее, чем летом, поэтому, *суммарная длина нижних рогов и высота тела* больше зимой. *Основания рогов* зимой шире. В течение одного сезона размеры боковых рогов варьируют. *Объемы и поверхности* из-за различия в размерах рогов больше в холодный период года. *Удельные поверхности* достоверно не отличаются. *Индекс сферичности формы* отражает реакцию микроводорослей на сезонные изменения условий и в холодный период ниже, чем в теплый.

Адаптация к изменению температуры: наблюдается сезонная вариабельность формы оболочек микроводорослей, которая выражается в изменении размеров рогов – зимой рога становятся длиннее и шире, летом короче и уже. Размеры и пропорция тела в теплый и холодный сезоны не различаются. Изменение длины рогов приводит к аналогичным изменениям объемов и поверхностей панцирей клеток.

Индикаторы сезонных изменений: длина рогов.

***Ceratium fusus* (Ehr.) Dujard.** (Рис. 1 В). *Высота и ширина тела* в холодный период больше, чем в теплый; *пропорции тела* постоянные. *Оба рога* зимой длиннее; во все сезоны нижний рог преимущественно длиннее верхнего. *Объемы и поверхности* больше в холодный период года. *Удельные поверхности* различаются, выше в теплый период. *Индексы сферичности формы* не отличаются.

Адаптация к изменению температуры:

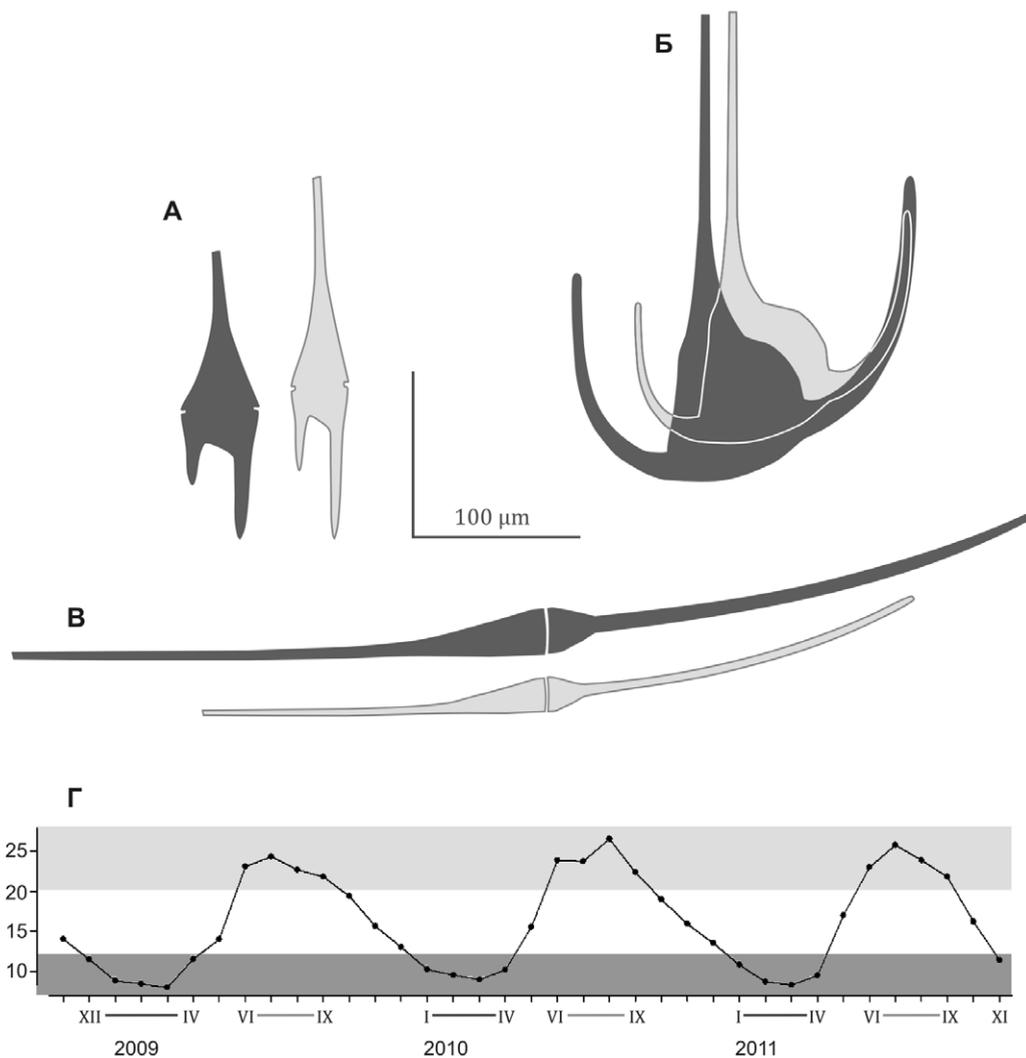


Рис. 1. Сезонные формы динофитовых водорослей в зимний (темный) и летний (светлый) периоды: А – *Ceratium furca*; Б – *C. tripos*; В – *C. fusus*. Г – изменение температуры в поверхностном горизонте моря; цветом выделены гидрологические сезоны.

Fig. 1. Seasonal forms of dinoflagellata in winter (dark) and summer (white): А – *Ceratium furca*; Б – *C. tripos*; В – *C. fusus*. Г – Temperature in sea surface layer; color indicates winter and summer hydrological seasons.

ярко выражена сезонная вариабельность формы панцирей – в холодное время года клетки длиннее и шире, чем в теплое, поэтому зимой объемы и поверхности клеток больше, чем летом. Изменение общей длины вызвано изменением длины рогов и тела.

Индикаторы сезонных изменений: длина и ширина клетки.

***Ceratium furca* (Ehr.) Clap. & Lachm.** (Рис. 1 А). Длина эпитеки в холодный период меньше, а ширина тела больше, поэтому пропорции тела по сезонам различаются. Нижние рога в холодный период короче и шире. Максимальная длина клетки и удельные поверхности больше в теплый период года, тогда как объемы, площади поверхностей и индексы сферичности формы больше зимой.

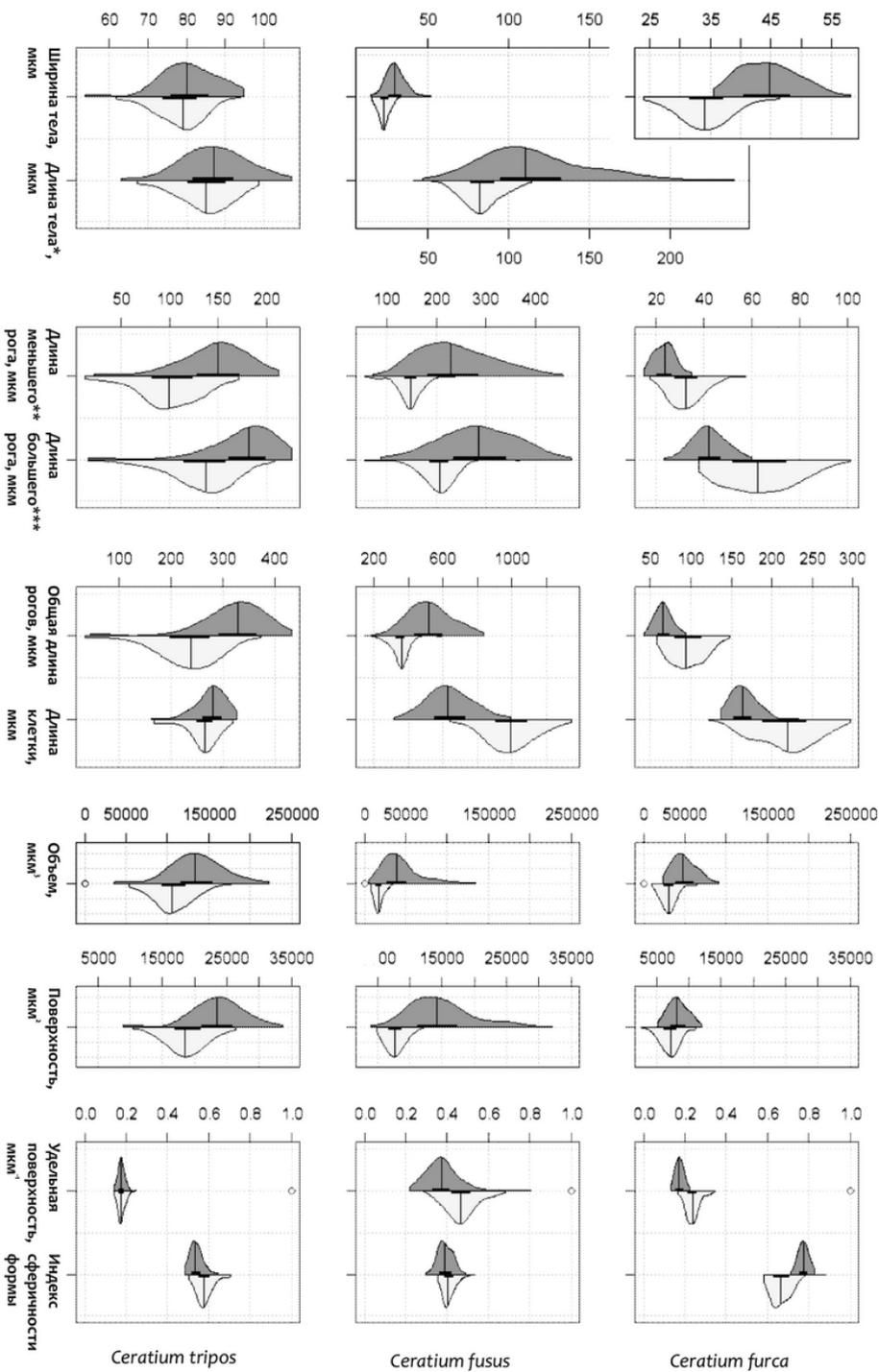


Рис. 2. Значения морфометрических характеристик трех видов инфузорных в зимний (темный) и летний (светлый) периоды. Графики показывают форму распределения данных: **горизонтальная линия** – медиана; **черная вертикальная полоса** – интерквартильный размах. **Fig. 2.** Morphometric values of three *Ceratium* species in winter (dark) and summer (white). Violin plots are used to display data distribution; **horizontal line** indicates median; **dark vertical strip** indicates interquartile range.

Адаптации к изменению температуры: выраженная сезонная вариабельность формы оболочек микроводорослей – общая длина и ширина клетки меняются противоположным образом, из-за чего в холодный период года микроводоросли становятся шире и короче, в теплый – уже и длиннее. Длина нижних рогов меняется однотипно с общей длиной клетки. Объемы и поверхности в большей степени зависят от ширины, из-за чего в холодное время года они выше, чем в теплое.

Индикаторы сезонных изменений: длина и ширина клетки, длина нижних рогов и верхней части тела. Эти изменения можно выразить значением индекса сферичности.

Общие закономерности. У всех указанных видов ширина клеток, объемы и площади поверхности клеточных оболочек были выше в холодное время года.

Межвидовые различия. Представители *C.fusus* и *C.tripos* имели схожие адаптационные стратегии – у них в зимний период длина рогов увеличивалась в 1,3-1,5 раза. У *C.fusus*, наоборот, длина рогов к зиме уменьшалась, а к лету возрастала в 1,5 раза.

Обсуждение

Анализ показал, что стратегии адаптации динофитовых водорослей к сезонным изменениям температуры видоспецифичны. Выделены участки клеточных оболочек, реагирующие на подобные изменения – их размер служит хорошим индикатором реакции микроводорослей на внешние температурные воздействия.

Главными факторами, определяющими сезонный полиморфизм динофитовых, являются температура и связанная с ней и соленостью плотность воды. Температура влияет на интенсивность обмена (GILLOOLY *et al.* 2001) и скорость роста микроводорослей (GILLOOLY *et al.* 2002; HUNPHRIES 2013), при низкой температуре динофитовые перестают делиться (ВАЕК *et al.* 2008). Корреляция размеров и объемов рассматриваемых видов с приповерхностной температурой моря была высокой и достоверной (Незлин 1981; Лях и др. 2011). Плотность воды определяет условия для плавучести микроводорослей – клетка парит в слое воды до тех пор, пока ее

форма способна противостоять погружению. С ростом клетки и увеличением ее веса (при старении и изменении химического состава цитоплазмы) сопротивление формы погружению оказывается недостаточным, баланс нарушается, клетка опускается в холодные глубины, где перестает делиться и погибает. Зимой, при высокой плотности воды преобладают стареющие относительно крупные формы динофитовых, которые распределены в верхнем перемешанном слое более менее равномерно. Летом интенсификация процессов деления приводит к уменьшению размеров микроводорослей.

Наиболее ярко сезонный полиморфизм выражен у теплолюбивого вида *C.furca*, который имеет самые короткие рога среди рассмотренных видов и в большей степени зависит от условий для плавучести. Летом в верхнем фотическом слое количественно преобладают те представители вида, у которых форма панциря эффективно противостоит погружению – она более вытянутая, соответственно, с меньшим значением индекса сферичности.

На изменение формы панцирей также влияют другие факторы: наличие биогеов, вертикальные миграции, степень выедания зоопланктоном и т.д. Все они слабо заметны на фоне сезонной изменчивости и требуют дополнительных исследований.

Цитируемые источники

- БРЯНЦЕВА Ю.В. 2005. Индекс формы одноклеточных водорослей как новый морфометрический критерий. *Экология моря* 67: 27–31.
- БРЯНЦЕВА Ю.В., СИЛАКОВ М.И., ЛЯХ А.М., ГЕОРГИЕВА Е.Ю. 2009. Использование новых методик обработки данных по фитопланктону при проведении биофизического мониторинга. *Рыбное хозяйство Украины* 63 (4): 26–27.
- КИСЕЛЕВ И.А. 1969. Планктон морей и континентальных водоемов. Т. 1. Вводные и общие вопросы планктологии. Наука, Ленингр. отд., Ленинград.
- ЛЯХ А.М., БРЯНЦЕВА Ю.В. 2011. Оптимизация измерений представителей трех видов динофитовых водорослей рода *Neoceratium* (Dinophyceae). *Морской экологический журнал* 10 (2): 66–72.
- ЛЯХ А.М., БРЯНЦЕВА Ю.В., ГЕОРГИЕВА Е.Ю., СИЛАКОВ М.И. 2011. Сезонная изменчивость значений морфохарактеристик черноморских динофлагеллят рода *Ceratium* Shrank (Dinoflagellata).

Ботаніка та мікологія: проблеми і перспективи на 2011-2020 роки (Матеріали Всеукраїнської наукової конференції, Київ, 6-8 квітня 2011 року): 197-198. Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного, Київ.

- НЕЗЛИН Н.П.** 1981. Сезонные изменения размеров и формы клеток массовых видов планктонных водорослей Черного моря. *Океанический планктон и первичная продукция*: 83-92. Наука, Москва.
- СЕРИКОВА И.М., БРЯНЦЕВА Ю.В., ВАСИЛЕНКО В.И.** 2013. Особенности сезонной динамики структуры поля биолюминесценции и её сопряжённость с параметрами динофлагеллят. *Морской экологический журнал* 12 (4): 87-95.
- СИНЕОКОВ И.** 2014. Измеряем микроводоросль в программе ИмеждДжей (ImageJ). <http://3d-microalgae.org/blog/?go=all/izmeryaem-mikrovodorosl-v-programme-imagej/>
- ТОКАРЕВ Ю.Н., МЕЛЬНИКОВ В.В., ЖУК В.Ф., ВАСИЛЕНКО В.И.** 2013. Новый метод экспрессной обработки и анализа данных гидробиологических съёмок в экспедиционных условиях. *Морской экологический журнал* 12 (2): 63-68.
- БАЕК S.H., SHIMODE S., KIKUCHI T.** 2008. Growth of dinoflagellates, *Ceratium furca* and *Ceratium fusus* in Sagami Bay, Japan: The role of temperature, light intensity and photoperiod. *Harmful Algae* 7 (2): 163-173.
- DEL CASTILLO M.E.M., RESENDIZ M.E.Z., OKOLODKOV Y.B., UGARTE I.H.S.** 2003. *Ceratium balechii* sp. nov. (Dinophyceae: Gonyaulacales) from the Mexican Pacific. *Hidrobiológica* 13 (1): 75-91.
- DOTNE-LINDGREN A., ЕКБОМ G.** 1975. *Ceratium hirundinella* in lake Erken: horizontal distribution and form variation. *Int. Rev. Gesamten Hydrobiol.* 60 (1): 115-144.
- DOWIDAR N.M.** 1972. Morphological variations in *Ceratium egyptiacum* in different natural habitats. *Mar. Biol.* 16 (2): 138-149.
- GILLOOLY J.F., BROWN J.H., WEST G.B., SAVAGE V.M., CHARNOV E.L.** 2001. Effects of size and temperature on metabolic rate. *Science* 293: 2248-2251.
- GILLOOLY J.F., CHARNOV E.L., WEST G.B., SAVAGE V.M., BROWN J.H.** 2002. Effects of size and temperature on developmental time. *Nature* 417: 70-73.
- GLIGORA M., PLENKOVIĆ-MORAJ A., TERNJEJ I.** 2003. Seasonal distribution and morphological changes of *Ceratium hirundinella* in two Mediterranean shallow lakes. *Hydrobiologia* 506-509 (1-3): 213-220.
- HASLE G.R., NORDLI E.** 1951. Form variation in *Ceratium fusus* and tripos populations in cultures and from the sea. *Mat. Naturv. Klasse* 4: 1-25.
- HANSEN G., LARSEN J.** 1992. Dinoflagellater i danske farvande. In: THOMSEN H.A. (ed.), Plankton i de indre danske farvande. Havforskning fra Miljøstyrelsen: 45-155. Copenhagen.
- HUMPHRIES S.** 2013. A physical explanation of the temperature dependence of physiological processes mediated by cilia and flagella. *PNAS* 110 (36): 14693-14698.
- KIMMEL B.L., HOLT J.R.** 1988. Nutrient availability and patterns of polymorphism in the freshwater dinoflagellate *Ceratium hirundinella*. *Arch. Hydrobiol.* 113 (4): 577-592
- KOFOID C.A.** 1909. Mutations in *Ceratium*. *Bull. Mus. Comp. Zool.* 52 (13): 213-253.
- LINDSTRÖM K.** 1992. *Ceratium* in Lake Erken: vertical distribution, migration and form variation. *Nordic J. Bot.* 12: 541-556.
- LÓPEZ J.** 1955. Variación alométrica en *Ceratium tripos*. *Invest. Pesq.* 2: 131-160.
- LÓPEZ J.** 1966. Variación y regulación de la forma en el género *Ceratium*. *Invest. Pesq.* 30: 325-427.
- MAXWELL B.J.** 2013. Split violin plots. <http://mbjoseph.github.io/blog/2013/06/24/violin/>
- NIELSEN J.** 1956. Temporary variations in certain marine *Ceratia*. *Oikos* 7: 256-272.

SEASONAL POLYMORPHISM OF THE BLACK SEA DINOFLAGELLATES FROM GENUS *CERATIUM*: *C. FURCA*, *C. FUSUS*, *C. TRIPOS* (DINOPHYCEAE)

ANTON M. LYAKH* & YULIA V. BRYANTSEVA**

Abstract. The seasonal polymorphism of the three species from genus *Ceratium* were described in the paper. The seasonal forms were distinguished by the sizes, biovolumes and surface areas of cells theca, and values of morphometric indexes. The breadth, biovolumes and surface areas of all species were higher in cold period. The length of the horns of *C. fusus* and *C. tripos* was 1.3-1.5 times higher in winter while the length of the horns of *C. furca* was 1.5 times higher in summer. The winter and summer periods were distinguished by the sea surface temperature: in winter the temperate was lower 12°, and in summer it was higher 20°. It is confirmed that species of the genus *Ceratium* has "summer" and "winter" forms which are the adaptations to seasonal changes of hydrological conditions.

Key words: *Ceratium*, seasonal forms, unicellular algae, phytoplankton, Black Sea

Institute of Biology of the Southern Seas, Nakhimov av. 2, 99011 Sevastopol, Ukraine; * antonlyakh@yahoo.com, ** brekall5@gmail.com