УДК 582.26 : 581. (4 + 5) + 582.261/296 + 582.26 + 581.9 Бот. журн., 2015 г., т. 100, № 4

© С. И. Генкал,[1] Т. А. Чекрыжева,[2] С. Ф. Комулайнен[3]

К СИСТЕМАТИКЕ *CYCLOTELLA COMENSIS* (*BACILLARIOPHYTA*)

S. I. GENKAL, T. A. CHEKRYZHEVA, S. F. KOMULAYNEN. TO THE TAXONOMY OF *CYCLOTELLA COMENSIS* (*BACILLARIOPHYTA*)

[1] Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742 Борок Ярославской обл., Некоузский р-н
E-mail: genkal@ibiw.yaroslavl.ru
[2] Институт водных проблем Севера Карельского научного центра РАН
185003 Петрозаводск, пр. Ал. Невского, 50
E-mail: tchekryzheva@mail.ru
[3] Институт биологии Карельского научного центра РАН
185910 Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11
E-mail: komsf@mail.ru
Поступила 22.10.2014
Окончательный вариант получен 02.02.2015

Изучение *Cyclotella comensis* по материалам из озер, водохранилищ и рек Республики Карелия с использованием сканирующей электронной микроскопии показало широкую изменчивость морфологических признаков и позволило уточнить экологию и ареал этого вида в России и свести в синонимы его *C. estonica*.

Ключевые слова: озера, реки и водохранилища, Карелия, *Bacillariophyta*, *Cyclotella comensis*, *C. pseudocomensis*, *C. estonica*, морфология, систематика, сканирующая электронная микроскопия.

Вид *Cyclotella comensis* Grunow описан в 1882 г. (Van Heurck, 1882). Он относится к мелкоразмерным водорослям, по данным отечественных исследователей диаметр створки варьирует от 4.8 до 14.4 мкм (Козыренко и др., 1992; Корнева, Генкал, 1996; Генкал и др., 2006; Михеева, Генкал, 2006; Генкал, Трифонова, 2009), зарубежных — от 2.6 до 16.5 (Krammer, Lange-Bertalot, 1991; Scheffler, Morabito, 2003; Scheffler et al., 2005; Houk et al., 2010). Электронно-микроскопические исследования показали наличие центрального, краевых и двугубого выростов, их расположение и строение (Klee, Steinberg, 1987; Scheffler, 1994; Scheffler, Morabito, 2003; Scheffler et al., 2005; Генкал и др., 2006; Михеева, Генкал, 2006; Houk et al., 2010). Из озер и водохранилищ Эстонии был описан новый вид *C. estonica* Laugaste et Genkal (Генкал, Лаугасте, 1985), а затем — еще один сходный по морфологии с *C. comensis* вид — *C. pseudocomensis* Scheffler (Scheffler, 1994). Позднее у *C. comensis* был выделен морфотип *minima*, который имеет небольшие размеры — 2.6—6.7 мкм, и было отмечено, что *C. pseudocomensis* является синонимом *C. comensis* (Scheffler, Morabito, 2003).

По последним литературным данным, *C. comensis* характерен для пелагической зоны альпийских и субальпийских озер Европы (Houk et al., 2010). В России известны находки этого вида из озер Кольского п-ова, стариц р. Иркут (Восточная Сибирь), в притоках Ладожского озера (Вуокса, Йиоки, Свирь), р. Нарве и Нарвском водохранилище, оз. Светлоярском (территория Нижнего Новгорода), оз. Хотавец (Вологодская обл.), сфагновых болотах Пензенской обл. (Козыренко и др..1992; Корнева, Генкал, 1996; Генкал, Куликовский, 2006; Генкал и др., 2006; Генкал, Трифонова, 2003, 2006, 2009). В водоемах и водотоках Карелии ранее *C. comensis* не отмечался (Альгофлора.., 2006). Недавно этот вид, по данным световой микроскопии, был зафиксирован в восточных притоках Ладожского озера (Олонка, Тулокса, Янис) (Трифонова и др., 2008) по результатам изучения фитопланктона с помощью электронной микроскопии в озерах бассейна р. Кемь (Генкал, Чекрыжева, 2013).

Цель исследования: проведение сравнительного анализа морфологии *C. comensis* из водоемов и водотоков Карелии со сходными видами, уточнение экологии и ареала этого вида.

Материал и методка

Материалом послужили пробы фитопланктона и фитобентоса из более 60 водоемов и водотоков Карелии разного типа (озера, водохранилища, реки). Освобождение створок диатомей от органических веществ проводили методом холодного сжигания (Балонов, 1975). Препараты водорослей исследовали в сканирующем электронном микроскопе JSM-25S в ЦКП электронной микроскопии Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН.

Результаты исследования и обсуждение

C. comensis был обнаружен в 8 исследованных озерах и реках (табл. 1, 2), хотя, согласно обобщающей монографии V. Houk et al. (2010), вид обитает только в озерах. Диаметр створки варьировал от 7.9 до 13.6 мкм, что соответствует литературным данным (табл. 2). Число штрихов в 10 мкм изменялось от 16 до 22 и совпало с данными других исследователей (табл. 3). На створке близ центра имеется один вырост с 2, редко с 1 опорой (табл. III, *4—6*), с наружной поверхности он часто имеет вид отверстия с утолщенным краем и располагается в одном из углублений (табл. I, *1*; II, *4*; III, *2*). Эти данные соответствуют литературным (Klee, Steinberg, 1987; Scheffler, 1994; Scheffler, Morabito, 2004; Scheffler et al., 2005; Генкал и др., 2006; Михеева, Генкал, 2006; Houk et al., 2010). Исключение составляют отдельные формы из оз. Хотавец, на створках которых центральный вырост отсутствует (Корнева, Генкал, 1996, табл. II, *5*). Краевые выросты с 2 опорами располагаются в углублении на 3—6-м ребре (табл. III, *3—6*), что также соответствуют данным других исследователей (табл. 2). Двугубый вырост расположен вблизи альвеол, ориентация его щели варьирует от радиальной до тангентальной (табл. III, *3*, *4*, *6*), что было отмечено нами ранее (Михеева, Генкал, 2006). Створки имеют тангентально-волнистый рельеф, центральная часть створки бугорчатая, иногда гладкая, с крупными и/или мелкими углублениями, расположенными радиально или беспорядочно (табл. I; II; III, *1*, *2*). Такой рельеф створки характерен для морфотипа *comensis* в отличие от морфотипа *minima*, створки которого плоские или слегка выпуклые и имеют меньший диаметр створки (табл. 2). На границе лицевой части створки с ее загибом расположены небольшие гранулы (табл. I; II; III, *1*, *2*), иногда они встречаются в небольшом количестве и на лицевой части створки (табл. I, *1*, *3*; II, *3*, *6*; III, *1*, *2*). На иллюстрациях *C. comensis* других исследователей также хорошо заметны эти гранулы (Klee, Steinberg, 1987; Scheffler, Morabito, 2003; Scheffler et al., 2005; Генкал и др., 2006; Михеева, Генкал, 2006; Houk et al., 2010), иногда они имеются и на самом загибе створки (табл. I, II) (Scheffler et al., 2005; Houk et al., 2010).

Вид *C. comensis* отмечен нами в озерах и реках с разным составом центрических диатомовых водорослей (табл. 4), но наиболее часто встречается вместе с *Aulacoseira ambigua*, *A. islandica*, *A. subarctica*, *Discostella pseudostelligera*, *Handmannia comta*, *Melosira varians.*

В монографии V. Houk с соавт. (2010) *C. pseudocomensis* приводится в качестве отдельного вида, но в комментариях к последнему и *C. comensis* отмечается, что в морфологическом аспекте между этими видами имеется переход, и эти два вида конспецифичны. Требуются дополнительные молекулярно-генетические исследования для уточнения видовой самостоятельности этих таксонов. Однако, поскольку эти виды различаются по экологии (*C. comensis* предпочитает олиготрофные водоемы, а *C. pseudocomensis* встречается в олиготрофных/мезотрофных — умеренно

ТАБЛИЦА 1

Гидрологические и гидрохимические характеристики обследованных озер, их географические координаты (Озера.., 2013; Каталог.., 2001)

Название	Площадь, км^2	Средняя глубина, м	$\Sigma_и$, мг/л	pH	Цветность, Pt—Co шкалы	Трофность	Высота над уровнем моря, м	Координаты, град	
								с. ш.	в. д.
Верхнее Латво	1.3	3.1	9.9	5.9	110	Мезотр.	225.6	64°49′	29°54′
Нижнее Латво	1.3	2.7	14.5	6.2	80	Олиготр.	224.6	64°50′	29°53′
Мягрозеро	5.0	5.6	110.6	8.3	5	Мезотр.	63.4	62°29′	34°50′
Шуезеро	41.9	5.4	26.8	6.8	60	»	102.4	64°27′	33°58′
Рапсудозеро	0.88	3.4	12.3	6.9	15	Евтр.	147.9	62°15′	33°18′

Примечание. $\Sigma_и$ — сумма ионов.

эвтрофных водоемах), для практических целей они в этой публикации фигурируют в качестве отдельных видов. По данным V. Houk et al. (2010), у *C. pseudocomensis* несколько больше штрихов в 10 мкм и краевые выросты располагаются реже, чем у *C. comensis* (табл. 3). Кроме того, выпуклости на створке *C. pseudocomensis* более круглые, чем у *C. comensis*. Однако W. Scheffler, G. Morabito (2003) приводят фотографии створок *C. comensis* из типового местонахождения — оз. Ломо как с крупными, так и мелкими выпуклостями и совпадающие для *C. comensis* и *C. pseudocomensis* диапазоны изменчивости числа штрихов в 10 мкм и частоты расположения краевых выростов (табл. 3). R. Klee, Ch. Steinberg (1987) также для *C. comensis* приводят микрофотографии створок с крупными и мелкими выпуклостями. В последней публикации, посвященной *C. comensis*, *C. pseudocomensis* и *C. costei* Druart et Straub, показано, что между этими видами нет четких морфологических и генетических различий и все они принадлежат к одному видовому комплексу (Kistenich et al., 2014).

C. estonica по общему абрису наружной и внутренней поверхности створки сходен с *C. comensis*, и диапазоны изменчивости количественных признаков у этих видов совпадают, за исключением несколько большего числа штрихов в 10 мкм у *C. estonica* (табл. 3) (Генкал, Лаугасте, 1985). В этой связи мы считаем, что *C. estonica* конспецифичен с *C. comensis. C. estonica* зафиксирована в 18 из 35 исследованных озер Эстонии, причем в некоторых из них (Вийсъягу, Йыкси, Рыуге-Суурьярв) отмечено массовое развитие этого вида. В этих озерах *C. estonica* встречается вместе с *Cyclotella atomus*, *Discostella pseudostelligera* (= *Cyclotella pseudostelligera*), *Stephanodiscus minutulus*, *S. makarovae*, *S. invisitatus*, *S. delicatus*, *S. triporus* (Генкал, Лаугасте, 1985).

ТАБЛИЦА 2

Гидрологические характеристики обследованных рек и их географические координаты (Каталог.., 2001)

Место впадения	Название	Длина, км	Площадь водосбора, км^2	Координаты устья, град	
				с. ш.	в. д.
Белое море	Сума	164	2020.0	64°15′	35°24′
Онежское озеро	Суна	280	7670.0	62°32′	33°58′
» »	Яндома	4.3	108.0	62°10′	35°16′

ТАБЛИЦА 3

Количественные морфологические признаки *C. comensis* и сходных видов

Диаметр створки, мкм	Число штрихов в 10 мкм	Число центральных выростов	Число опор у центральных выростов	Частота расположения краевых выростов	Число опор у краевых выростов	Источник
4.5—10	20—31	1				Генкал, Лаугасте, 1985***
7—12		1	2	На 3—7-м ребре	2	Klee, Steinberg, 1987
4—12	16—20					Krammer, Lange-Bertalot, 1991
7—12	16—20					Козыренко и др., 1992
4—11	20—26	1(2)	2	На 3—6(9)-м ребре	2	Scheffler, 1994**
5.8—13.6	16—18	(0)1	2	На 3—5-м ребре	2	Корнева, Генкал, 1996
5.3—14.8	14—28	1		На 3—6-м ребре	2	Scheffler, Marabito, 2003
2.6—6.7		1	0—2	На 6—8-м ребре****	2	Scheffler, Marabito, 2003*
4—16.5	14—28	1	2	На 4—6-м ребре****	2	Scheffler et al., 2005
4.8—14.4	20—25	1	2	На 2—9-м ребре	2	Михеева, Генкал, 2006
5.2—10	20—25	1	1(2)	На 3—9-м ребре	2	Генкал и др., 2006
7.5—10.9	18—25	1	2	На 4—5-м ребре	2	Генкал, Трифонова, 2009
4—15	16—22	1	1(2)	На 2—5-м ребре	2	Houk et al., 2010
4—15	20—26	1(2)	2	На 3—6(9)-м ребре	2	Houk et al., 2010***

Примечание. * — morphotype *minima*; ** — *C. pseudocomensis*; *** — *C. estonica*; **** — согласно измерениям на микрофотографиях.

Как было отмечено выше, *C.* cf. *comensis* зафиксирован в р. Вуокса (Генкал, Трифонова, 2003; табл. II, *3*), и, по нашему мнению, на этой микрофотографии приведена форма, которая сходна с *C. rossii* Håkansson (ср. Houk et al., 2010; tab. 206—209). Находка *C. comensis* в сфагновых болотах Пензенской обл. (Генкал, Куликовский, 2006; табл. II, *8*, *9*) также вызывает большие сомнения, поскольку створки имеют плоский рельеф, с наружной поверхности отсутствует бугорчатость и имеются небольшие углубления, расположенные беспорядочно. Форма по морфологии ближе к *C. polymorha* Meyer et Håkansson (ср. Houk et al., 2010; tab. 205).

С учетом наших и литературных данных приводим синонимику этого вида.

Cyclotella comensis Grunow in Van Heurck 1882.

ТАБЛИЦА 4

Видовой состав *Centrophyceae* в исследованных водоемах

Виды	Водоемы и водотоки							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Aulacoseira ambigua		+	+	+		+		+
A. granulata								+
A. humilis			+					
A. islandica	+	+			+	+		
A. lacistris			+					
A. lirata		+	+					
A. nivaloides						+		
A. perglabra				+				
A. septentrionalis			+					
A. subarctica	+	+	+	+		+	+	+
A. subborealis	+	+			+			
A. tenella		+		+		+		
A. valida		+	+	+				
Cyclostephanos dubius		+				+	+	
Cyclotella meduanae			+					
C. meneghiniana	+		+		+			
C. rossii	+				+	+		
C. schumanii		+			+			
C. tripartita			+					
Discostella pseudostelligera		+						
D. stelligera	+				+	+		+
Handmannia bodanica						+		
H. comta				+	+		+	+
Melosira varians	+				+		+	+
Stephanodiscus hantzschii	+							
S. invisitatus			+					
S. minutulus			+					
S. neoastraea	+		+					
S. triporus			+					

Примечание. 1 — Рапсудозеро, 2 — Шуезеро, 3 — Верхнее Латво, 4 — Нижнее Латво, 5 — Мягрозеро, 6 — Сума, 7 — Суна, 8 — Яндома.

Synonyms: = *Cyclotella estonica* Laugaste et Genkal in Генкал, Лаугасте, 1985; = *Cyclotella pseudocomensis* Scheffler 1994.

Заключение

C. comensis проявляет более широкую изменчивость некоторых количественных морфологических признаков — число штрихов в 10 мкм может достигать 31, центральный вырост отсутствовать. Сходный по морфологии вид *C. estonica* конспецифичен с *C. comensis*. Некоторые находки *C. comensis* сомнительны и требуют уточнения. В России ареал этого вида ограничен европейской частью, наиболее часто он встречается в водоемах и водотоках Северо-Запада России. *C. comensis* вегетирует как в планктоне, так и бентосе не только озер, но и водохранилищ и рек.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 12-04-00078).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Альгофлора озер и рек Карелии. Таксономический состав и экология. Петрозаводск, 2006. 81 с.

Балонов И. М. Подготовка диатомовых и золотистых водорослей к электронной микроскопии // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975. С. 87—90.

Генкал С. И., *Куликовский М. С.* Центрические диатомовые водоросли сфагновых болот Приволжской возвышенности (Пензенская область) // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 10. С. 1485—1499.

Генкал С. И., *Лаугасте Р. А*. Новые данные к флоре диатомовых водорослей водоемов Эстонии // Новости систематики низших растений. 1985. Т. 22. С. 32—35.

Генкал С. И., *Трифонова И. С*. К изучению центрических водорослей (*Centrophyceae*, *Bacillariophyta*) планктона Ладожского озера // Альгология. 2003. Т. 13. № 3. С. 293—304.

Генкал С. И., *Трифонова И. С*. Материалы к флоре Bacillariophyta реки Нарва и Нарвского водохранилища (Северо-Запад России). 1. *Centrophyceae* // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 5. С. 693—697.

Генкал С. И., *Трифонова И. С*. Диатомовые водоросли планктона Ладожского озера и водоемов его бассейна. Рыбинск, 2009. 72 с.

Генкал С. И., *Охапкин А. Г*., *Старцева Н. А*. Новые данные о редком для России виде *Cyclotella comensis* Grunow (*Bacillariophyta*) // Новости систематики низших растений. 2006. Т. 40. С. 38—43.

Генкал С. И., *Чекрыжева Т. А*. Флора Bacillariophyta озер бассейна реки Кемь (Республика Карелия) // Бот. журн. 2013. Т. 98. № 6. С. 690—698.

Каталог озер и рек Карелии. Петрозаводск. 2001. 289 с.

Козыренко Т. Ф., *Логинова Л. П*., *Генкал С. И*. и др. Род *Cyclotella* Kütz. // Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные) Т. II. Вып. 2. СПб., 1992. С. 24—47.

Корнева Л. Г., *Генкал С. И*. Новые и интересные диатомовые водоросли (*Bacillariophyta*) из разнотипных озер Дарвинского заповедника (Вологодская область) // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 2. С. 15—20.

Михеева Т. М., *Генкал С. И*. *Cyclotella comensis* Grun. (*Bacillariophyta*) в системе Нарочанских озер (Беларусь) в период ее деэвтрофирования // Альгология. 2006. Т. 16. № 4. С. 489—497.

Озера Карелии. Справочник. Петрозаводск, 2013. 464 с.

Трифонова И. С., *Павлова О. А*., *Афанасьева А. Л*. Таксономическое разнообразие фитопланктона рек карельского побережья Ладожского озера // Биогеография. Тр. Карельского научного центра РАН. Вып. 14. Петрозаводск, 2008. С. 129—147.

Houk V., *Klee R*., *Tanaka H*. Atlas of freshwater centric diatoms with a brief key and descriptions Part III. *Stephanodiscaceae*. *Cyclotella*, *Tertiarius*, *Discopstella*. 2010. Fottea 10 (Supplement). P. 1—498.

Kistenich S., *Dreßler M*., *Zimmermann J*. et al. An investigation into the morphology and genetics of *Cyclotella comensis* and closely related taxa // Diatom Research. 2014. Vol. 29. N 4. P. 423—440.

Klee R., *Steinberg Ch.* Kieselalgen bayerischer gewasser // Informationsberichte Bayer Landesamt für Wasserwirtschaft. 1987. 4/87.

Krammer K., *Lange-Bertalot H.* Bacillariophyceae 3. Teil: Centrales, *Fragilariaceae*, *Eunotiaceae* // Susswasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart; Jena, 1991. Bd 2/3. 576 p.

Scheffler W. *Cyclotella pseudocomensis* nov. sp. (*Bacillariophyceae*) aus Nord-deutschen Seen // Diatom Research. 1994. Vol. 9. N 2. P. 355—369.

Scheffler W., *Morabito G*. Topical observations on centric diatoms (*Bacillariophyceae*, Centrales) of Lake Como (N. Italy) // J. Limnol. 2003. Vol. 62. N 1. P. 47—60.

Scheffler W., *Nicklisch A*., *Schönfelder I.* Beiträge zur morphologie, ökologie und ontogenie der planktischen diatomee *Cyclotella comensis* Grunow. Untersuchungen an historischem und rezentem material // Diatom Research. 2005. Vol. 20. N 1. P. 171—200.

Van Heurck H. Synopsis des diatomees de Belgique. Atlas. Taf. 78—103. 1882. Text. 235 p.

SUMMARY

Our scanning electron microscopy study of *Cyclotella comensis* from lakes, reservoirs and rivers in the Republic of Karelia has shown a wide variability of morphological features and made it possible to specify the ecology and range of the species in Russia and reduce it to the synonymy of *C. estonica*.

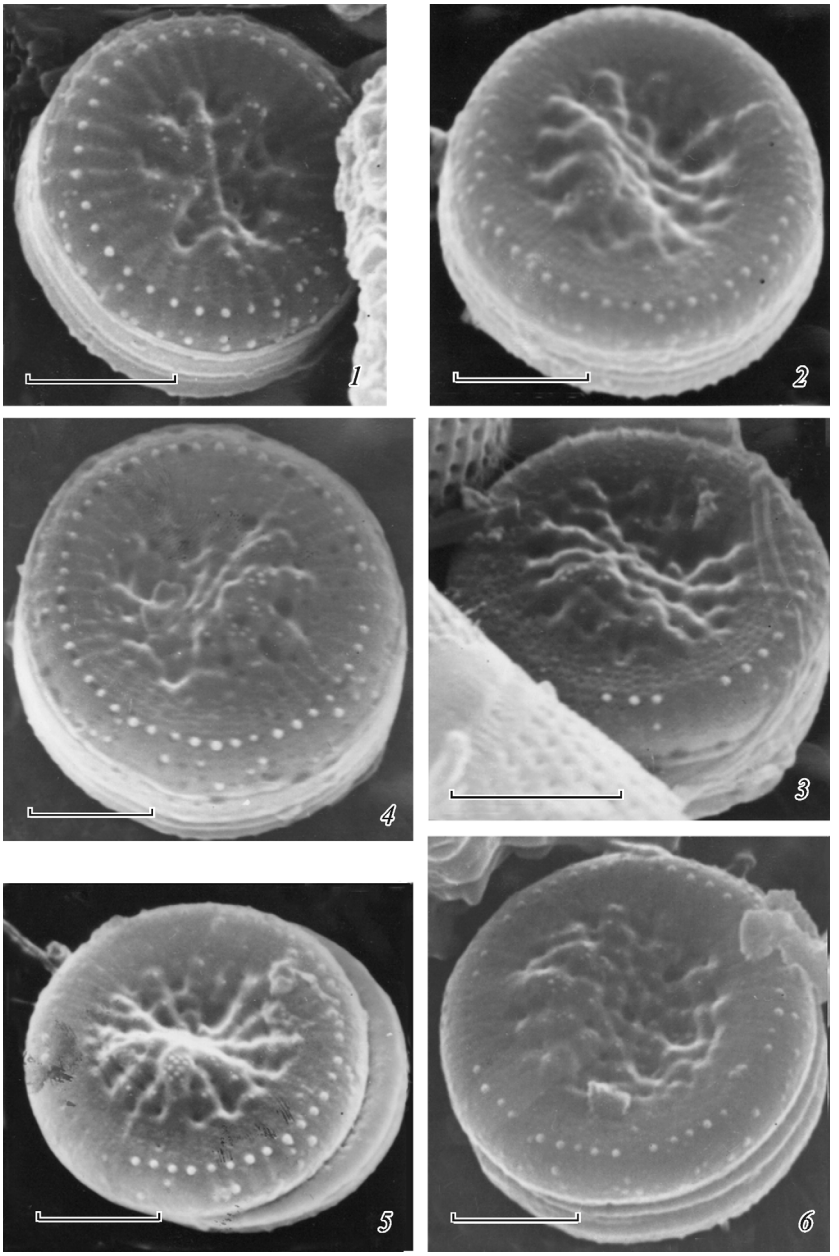

Таблица I. Электронные микрофотографии створок (СЭМ).

Cyclotella comensis: *1—6* — вариации строения наружной поверхности створки. Масштабная линейка, мкм: *1—6* — 2.

К с. 389

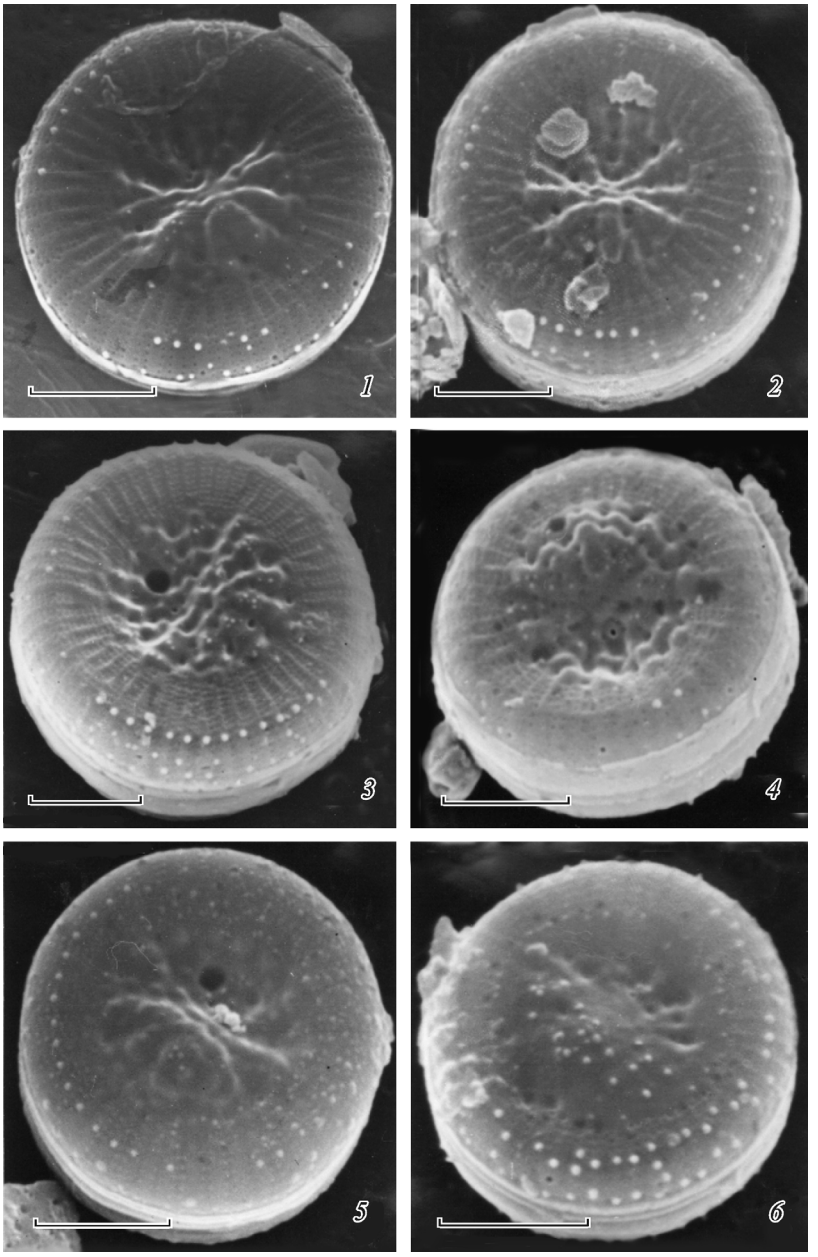

Таблица II. Электронные микрофотографии створок (СЭМ).

Cyclotella comensis: *1—6* — вариации строения наружной поверхности створки. Масштабная линейка, мкм: *1—6* — 2.

К с. 389

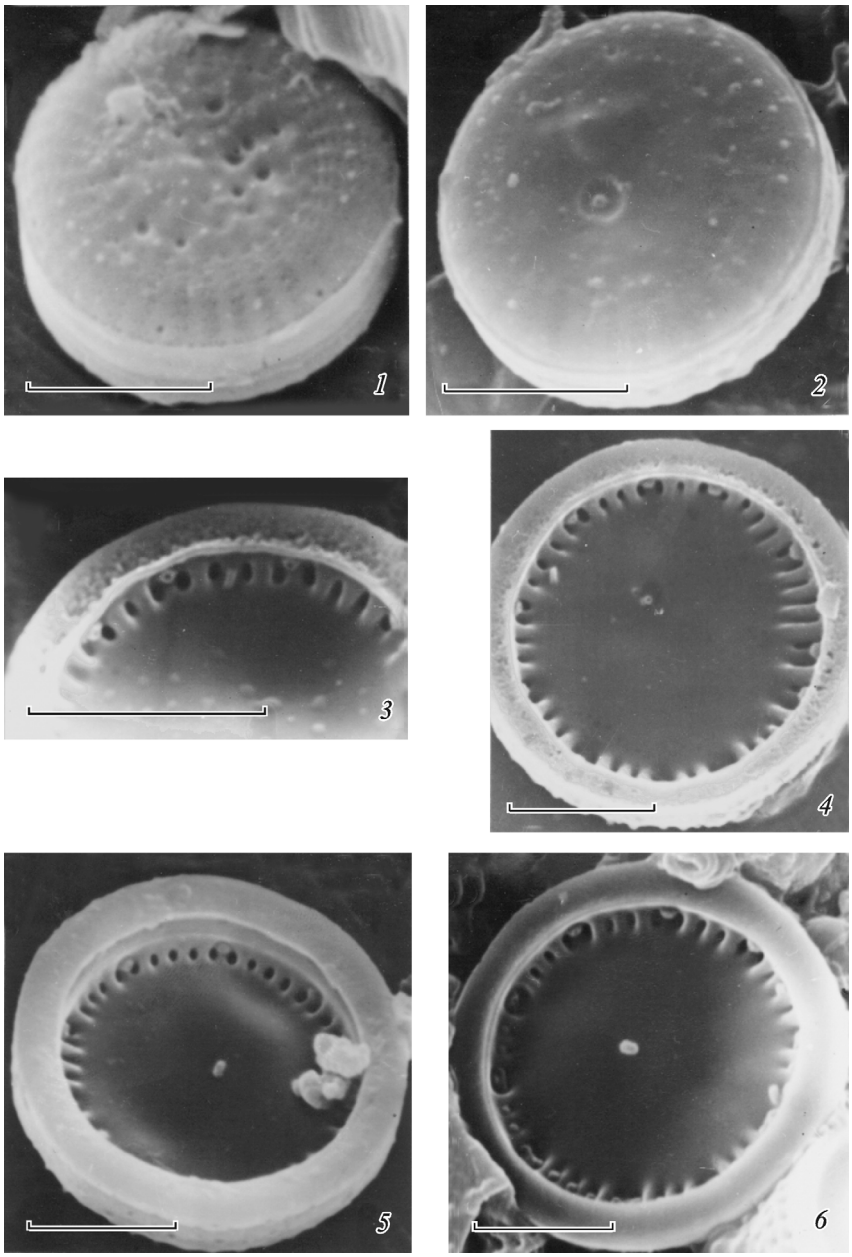

Таблица III. Электронные микрофотографии створок (СЭМ).

1, *2* — створки с наружной поверхности; *3—6* — створки с внутренней поверхности. Масштабная линейка, мкм: *1—6* — 2.