

УДК 582.252

А.Ф. КРАХМАЛЬНЫЙ¹, М.В. ТИШАЕВА², З.А. ПАНИНА¹, М.А. КРАХМАЛЬНЫЙ³¹Ин-т ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины,

Украина, 01001 Киев, ул. Терещенковская, 2

²Киевский национальный ун-т им. Т.Г. Шевченко, кафедра ботаники,

Украина, 01017 Киев, ул. Глушкова, 2/12

³Международный Соломонов ун-т, биологический факультет,

Украина, 01135 Киев, ул. Шелуденко, 16

К ВОПРОСУ ОБ ИДЕНТИЧНОСТИ ВИДОВ *PROROCENTRUM MINIMUM* (PAVILL.) SCHILLER И *P. CORDATUM* (OSTF.) DODGE (*DINOPHYTA*)

Изучена морфология теки *Prorocentrum cordatum* (Ostf.) Dodge – наиболее массового в Азовском море вида динофитовых водорослей. Особое внимание уделено общей форме его клеток, строению перифлагеллярной области, микроструктуре створок, расположению на них трихоцистарных пор и микрошипов. Определена морфологическая вариабельность вида. Проведено сравнение с близкими видами (*P. ponticus* Krachmalny et Terenko, *P. balticum* (Lachm.) Loeblich III), рассмотрен вопрос об идентичности видов *P. cordatum* и *P. minimum* (Pavill.) Schiller и поддержано мнение В. Великовой и Ж. Ларсена (Velikova, Larsen, 1999) о необходимости перевода *P. minimum* в синоним вида *P. cordatum*. Приведены оригинальные световые и СЭМ фотографии.

Ключевые слова: *Prorocentrum cordatum*, *P. minimum*, *Dinophyta*, морфология теки, планктон, Азовское море.

Введение

К настоящему времени в таксономии рода *Prorocentrum* Ehr. (*Dinophyta*) сложилась странная ситуация, когда один из наиболее распространенных массовых видов морских динофлагеллят западноевропейские альгологи идентифицируют как *Prorocentrum minimum* (Pavill.) Schiller (рис. 1, 2), тогда как исследователи из стран восточной Европы считают возбудителем "красных приливов" в Черном, Азовском и Каспийском морях *P. cordatum* (Ostf.) Dodge (см. рис. 1, 3). Только в последние годы *P. minimum* был эпизодически упомянут для Черного и Азовского морей (Marasovic et al., 1990; Velikova, Larsen, 1999; Фуштей, Матецкая, 2002; Рябушко, 2003). В чем причина такого несоответствия?

К истории вопроса. *Exuviaella cordatum* Ostf. (впоследствии переведенная в род *Prorocentrum* Ehr., ср. Dodge, 1975) была описана К. Остенфельдом в 1901 г. по образцам из Каспийского моря (Ostenfeld, 1901-1902). *Exuviaella minimum* Pavill. (также перенесенная в род *Prorocentrum*, ср. Schiller, 1933) описана на 15 лет позже (Pavillard, 1916) из фитопланктона Средиземного моря. Согласно первоописаниям, эти два вида различаются лишь присутствием апикального шипа у *E. minimum*, однако этот шип не всегда виден в световом микроскопе.

Великова В. и Ларсен Ж. (Velikova, Larsen, 1999) на основе проведенных исследований черноморских пророцентрумов убедительно показали наличие апикального микрошипа у *Prorocentrum cordatum* и доказали идентичность

черноморского *P. cordatum* с *P. minimum*. Но есть ли апикальный шип и у азовского *P. cordatum*? Являются ли *P. cordatum* и *P. minimum*, развивающиеся в планктоне Азовского моря, идентичными образцами? Для решения этого вопроса мы изучили *P. cordatum* из Азовского моря с помощью СЭМ.

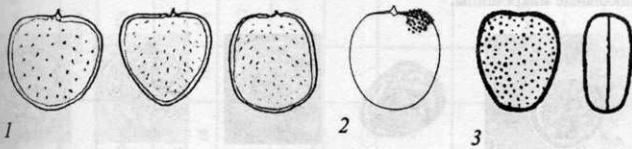


Рис. 1. 1, 2 – *Prorocentrum minimum* (Pavill.) Schiller (1 – по Dodge, 1975, 2 – по Steidinger, Tangen, 1995); 3 – *P. cordatum* (Ostf.) Dodge, по Ostenfeld, 1901-1902.

В Азовском море *P. cordatum* – один из наиболее распространенных и многочисленных видов динофитовых водорослей (Крахмальний, 1994, 1995, 2000, 2002). Известен этот вид и своей способностью вызывать "красные приливы" в экологически неблагополучных районах Азовского (Нестерова, 1979), Черного (Нестерова, 2001) и Каспийского (Киселев, 1950) морей. *Prorocentrum cordatum*, будучи типичным обитателем планктона, предпочитает летне-осенние периоды и солоноватые эвтрофированные воды. По нашему мнению, массовое развитие этого организма происходит в основном в районах морей, испытывающих влияние выпадающих в них рек, богатых биогенными веществами.

Материалы и методы

Пробы фитопланктона, послужившие основой для написания данной статьи, были собраны в западной части Азовского моря в августе 2001 г. Всего отобрано и изучено 56 альгологических проб. Для их сбора использовали планктонную сеть из мельничного газа № 76 с размером ячеек около 10 мкм. Места отбора проб: прибрежные районы Азовского моря вдоль "Федотовой косы" и в районе пос. Кирилловка (Украина, Запорожская обл., Мелитопольский р-н). Часть образцов зафиксирована раствором Люголя, другая – 2 %-ным раствором формальдегида. Некоторые экземпляры *P. cordatum* изучали в живом состоянии.

Исследования проводили с помощью светового микроскопа, оснащенного фотографической камерой, а также сканирующего электронного микроскопа (JSM-35 С) с использованием методик обезвоживания и сушки образцов при "критической точке", а также напыления на объекты золота, ускоряющее напряжение 1000 В, сила тока 8 мА, время напыления 8 мин (Крахмальний, 2001).

Результаты и обсуждение

В результате проведенных нами исследований было установлено, что образцы *P. cordatum* из Азовского моря имеют сердцевидную форму, сжатые в профиль, задняя часть у них округленная, передняя – усеченная, со слабо выраженным углублением, апикальный шип двойной, не всегда видимый в

световом микроскопе (см. рис. 1; фото 1). Правая и левая створки выпуклые. Правая створка несет пластинки флагеллярной поры. Перифлагеллярная область гладкая, треугольной формы (рис. 2, фото 2, 1-4), окруженная мелкими шипами, имеет двойной воротничок, образующий над ауксиллярной и флагеллярной порами апикальные микрошипы.

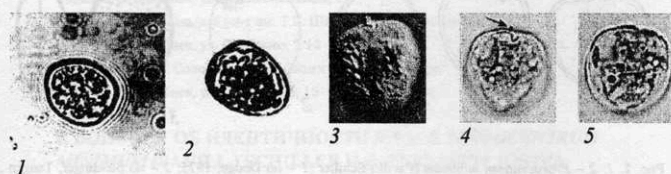


Фото 1, 2 – *Prorocentrum cordatum* (Ostf.) Dodge из Азовского моря (оригинальные фотографии); 3-5 – *P. minimum* (Pavill.) Schiller (www.marbot.gu.se/sss/dinoflagellates/Prorocentrum_minimum.htm). СМ.

Флагеллярная и ауксиллярная поры различаются размером и формой, ауксиллярная – меньше, немного сжата в продольном направлении, что не всегда хорошо видно. Флагеллярная пора округлая, тоже имеет воротничок, менее заметный, чем у ауксиллярной поры, но также часто раздвоенный. Рядом с флагеллярной порой находятся две сравнительно крупные трихоцистарные поры. Остальные трихоцистарные поры расположены в основном по периферии створок. Поверхность створок покрыта микрошипами, размер и форма которых одинаковы на левой и правой половинках клеток. Сагиттальный шов у молодых экземпляров едва заметный, с возрастом его ширина увеличивается. Размеры клеток *P. cordatum* из планктона Азовского моря варьируют от 9 до 19 мкм дл. (в среднем 11,92 мкм) и 7-16 мкм (10,70 мкм) шир. (табл. 1).

Проведенное нами морфологическое изучение *P. cordatum* из Азовского моря показало полную идентичность этого вида с *P. minimum*, описанным из Средиземного моря.

Prorocentrum cordatum (= *P. minimum*) близок к видам *P. balticum* (Lohman) Loeblich III и *P. ponticus* Krachmalny et Terenko (табл. 2; см. фото 2, 5, 6), но отличается от них общей формой клеток (у *P. balticum* и *P. ponticus* она округлая, слегка сжатая сбоку у *P. balticum* или более сжата – у *P. ponticus*), а также микроструктурой створок и перифлагеллярной области. *Prorocentrum cordatum*, как и *P. balticum*, имеет крошечные апикальные шипики (см. фото 2, 1, 6), *P. ponticus* их не имеет, а его флагеллярная область окружена своеобразным валиком (см. фото 2, 5).

Створки у *P. cordatum*, как и у *P. balticum*, покрыты микрошипами. У *P. ponticus* они усеяны мелкими и частыми бугорками (см. фото 2), среди которых расположены рассеянные по всей поверхности трихоцистарные поры, плотность которых максимальна по периферии клеток, в центральной же части створок они отсутствуют (у *P. ponticus* трихоцисты расположены только по периферии створок).

Таблица 1. Размерные характеристики *Progoesinatum cordatum* (Ostf.) Dodge из Азовского моря (ориг. данные), *P. minimum* (Favill.) Schiller (Dodge, 1985a, b; Ковалова, 1998); *P. balticum* (Lachm.) Loeblsch. (Киселев, 1950) и *P. ponticus* Krachmalny et Terenko (Крахмаляев, Теренко, 2002)

Признак	<i>P. cordatum</i>						<i>P. minimum</i>						<i>P. balticum</i>		<i>P. ponticus</i>		
	Мин.	Ср.	Макс.	Станд. откл.	Станд. ошибка	Коп. во экз.	Уров. надск. %	Мин.	Ср.	Макс.	Мин.	Ср.	Макс.	Мин.	Ср.	Макс.	
																	µm
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	
Длина клетки	9.09	11.92	18.8	2.13	0.38	32	0.77	13	17.5	22	9	12	15	10.4	12.7	15.1	
Ширина клетки	6.82	10.70	16.02	1.69	0.25	46	0.50	9	12.5	16	9	12	15	9.6	10.5	11.5	
Толщина клетки	2.50	4.54	8.59	1.65	0.34	24	0.70	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Высота апикального шипа	0.41	0.79	1.40	0.25	0.04	32	0.09	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Диам. ауксиллярной поры	0.20	0.53	0.68	0.12	0.03	13	0.07	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Диам. флагеллярной поры	0.40	0.74	1.20	0.18	0.04	19	0.09	-	-	-	-	-	-	-	-	-	

окончание табл. 1.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Длина периферияльной области	0.60	1.15	1.92	0.44	0.12	14	0.25	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Ширина сагиттального шва	1	2.55	4.44	0.93	0.21	20	0.44	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Диам. трихостарных пор	0.06	0.14	0.93	0.16	0.03	43	0.05	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Диам. шипов на створках	0.08	0.16	0.3	0.04	0.01	71	0.01	-	-	-	-	-	-	-	-	-
К-во линий в 1 мкм сагиттально го шва	2	2.73	4	0.50	0.09	33	0.18	-	-	-	-	-	-	-	-	-
К-во шипов в 1 мкм	2	2.80	3	0.36	0.04	66	0.09	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Таблица 2. Морфологические признаки *Protopsectum cordatum* (Ostent), *P. minimum* (Pavill), *P. balticum* (Lachm.), Loeblich, и *P. ponticus* Kraehmalny et Terenko

	<i>P. cordatum</i>	<i>P. minimum</i>	<i>P. balticum</i>	<i>P. ponticus</i>
Признак				
Форма клетки	Клетки чаще сердцевидной формы, слабо сжатые в профиль, задняя часть округленная, передняя – усеченная, со слабо выраженным апикальным углублением	Сердцевидные, треугольные или иногда овальные, сжатые с боков. Передняя часть тела утолщенная	Клетки округленные, более или менее сжатые с боков	Округлые или широкоэллипсоидные, слегка или сильно сжатые
Наличие апикальных шипов	Не видны в световом микроскопе (СМ)	В СМ виден короткий апикальный шип	Имеет два коротких апикальных шипа, хорошо заметных в СЭМ и в СМ	Перифлагеллярная область окружена своеобразным валликом, без апикальных шипов
Поверхность створок	Покрывает микрощипами, хорошо заметными в СЭМ	Равномерно покрыты микрошипами, хорошо заметными в СЭМ	Покрывает микрощипами, хорошо заметными в СЭМ	Поверхность створок с микроруборжками, видимыми только в СЭМ
Расположение трихоцистарных пор	Мелкие трихоцистарные поры, расположены в основном по периферии створок, крупные – около перифлагеллярной области	Трихоцистарные поры разбросаны по всей поверхности, но чаще располагаются ближе к краям створок, около перифлагеллярной области крупные	Трихоцистарные поры разбросаны по всей поверхности створок	Трихоцистарные поры расположены в основном по периферии створок
Хлоропласты	Бледно-желтые, пластинчатые, один или два	Два золотисто-желтых, пластинчатых хлоропласта	Один или несколько, золотисто-желтого цвета	Хлоропластов два
Токсичность	Потенциально токсичный	Токсичен (гепатоксин, оксидансовая кислота, DSP)	Токсичен (домоиковая кислота)	Не установлена

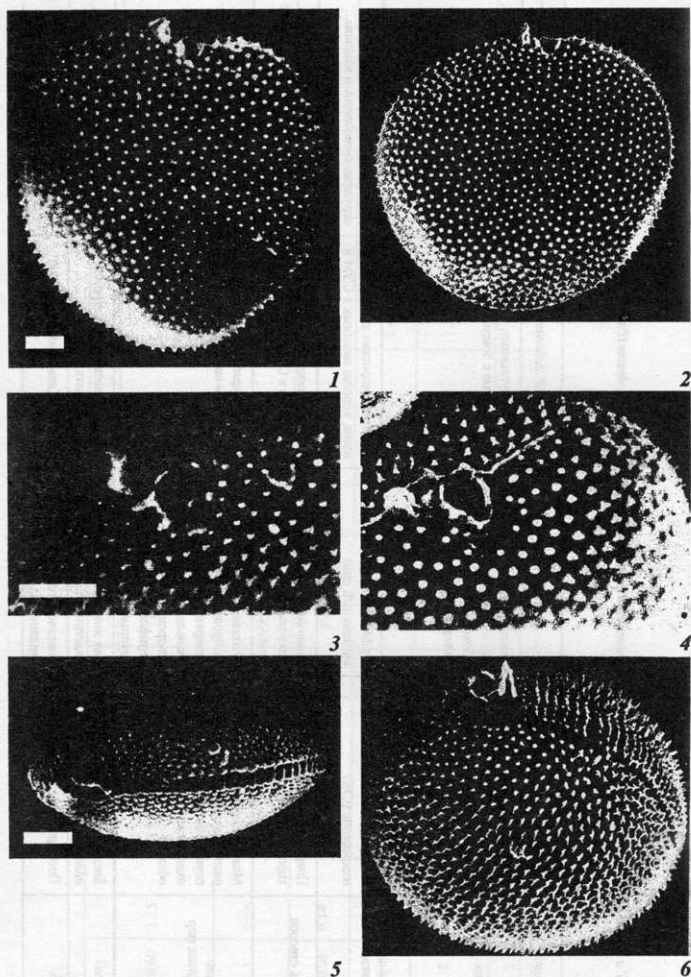


Фото 2, 1, 3 – *Prorocentrum cordatum* (Ostf.) Dodge; 2, 4 – *P. minimum* (Pavill.) Schiller; 5 – *P. ponticus* Krachmalny et Terenko; 6 – *P. balticum* (Lachm.) Loeblich III; 1, 3, 5 – оригинальные фотографии, СЭМ JSM-35C.

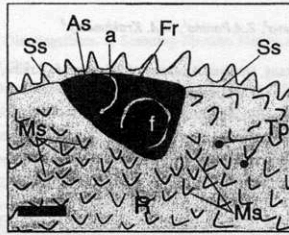


Рис. 2. *Prorocentrum cordatum* (Ostf.) Dodge. Условные обозначения: R – правая створка, Ms – микрошипы, Ss – сагиттальный шов, Tr – триоцистарные поры, Fr – перифлагеллярная область, a – ауксиллярная пора, f – флагеллярная пора, As – раздвоенный апикальный шип. Масштаб 1 мкм.

Структура перифлагеллярной поверхности *P. cordatum* также отличается от *P. balticum* и *P. ponticus* (у *P. ponticus* она не имеет шипов). Клетки *P. cordatum* иногда имеют ребристый сагиттальный шов, который у некоторой части экземпляров рассматриваемого вида также усеян микрошипами, что сближает *P. cordatum* с *P. balticum*. *Prorocentrum cordatum* из Азовского моря проявляет значительную морфологическую изменчивость, которая, по мнению авторов, объясняется различной степенью солености разных районов этого моря; в областях с большей соленостью размеры клеток *P. cordatum*, вероятно, увеличиваются до 16–24 мкм.

Заключение

Первое электронно-микроскопическое изучение *Prorocentrum cordatum* (Ostf.) Dodge из Азовского моря выявило полную морфологическую идентичность этого вида с *P. minimum* (Pavill.) Schiller и подтвердило аналогичный вывод В. Великовой и Ж. Ларсена (Velikova, Larsen, 1999), сделанный в результате критического изучения образцов *P. cordatum* из Каспийского и Черного морей. Мы разделяем мнение этих авторов о целесообразности переноса *P. minimum* к синонимам вида *P. cordatum* согласно приоритетности этого названия. *Exuviaella cordatum* Ostf. (Ostenfeld, 1901–1902) описана на 15 лет раньше *E. minimum* (Pavillard, 1916).

Благодарности

Авторы выражают благодарность д.б.н. Ю.Б. Околадкову (Мексика) и доктору Полу Сильве (Paul Silva, USA) за предоставленные нам ксерокопии публикаций, использованных при написании данной статьи.

A.F. Krakhmalny¹, M.V. Tishaeva², Z.A. Panina¹, M.A. Krakhmalny²

¹N.G.Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine,

2, Tereshchenkovskaya St., 01601 Kiev, Ukraine

²Taras Shevchenko National University, Department of Botany,

2/12 Glushkova St., 01017 Kiev, Ukraine

³International Solomon University, Biological Faculty,

1, Sholudenko St., 01135 Kiev, Ukraine

A PROBLEM ON IDENTITY OF *PROROCENTRUM CORDATUM* (OSTENF.)
DODGE (*DINOPHYTA*)

Morphology of *Prorocentrum cordatum* (Ostenf.) Dodge, the most abundant dinophyte species of the Sea of Azov, has been studied. We focused on general shape and dimensions of cells, structure of periplagellar area, microstructure of valve, arrangement of trichocystian pores and microspines. Morphological variability of species was determined. Comparison of *P. cordatum* with similar species (*Prorocentrum ponticus* Krachmalny et Terenko, *P. balticum* (Lachm.) Loeblich III) was carried out. The problem of identity of *P. cordatum* and *P. minimum* (Pavill.) Schiller is discussed. Original LM and SEM photographs illustrate paper.
К е у о р д s : *Prorocentrum cordatum*, *P. minimum*, *Dinophyta*, thecal morphology, plankton, Sea of Azov.

Киселев И.А. Панцирные жгутиконосоцы (*Dinoflagellata*) морей и пресных вод СССР. Определитель по фауне СССР. 33. – М.: Изд-во АН СССР, 1950. – 280 с.

Коновалова Г.В. Динофлагеллаты (*Dinophyta*) Дальневосточных морей России и сопредельных акваторий Тихого океана. – Владивосток: Дальнаука, 1998. – 300 с.

Крахмальний А.Ф. Аннотированный список динофитовых водорослей водоемов Украины. – Киев, 1994. – 48 с. – Деп. в ВИНТИ 03.06.94, № 1091-Ук 94.

Крахмальний А.Ф. *Dinophyta* Азовского моря (биоразнообразие и краткая история изучения). – Киев, 1995. – 22 с. – Деп. в ВИНТИ 16.01.95, № 143-Ук 95.

Крахмальний А.Ф., Панина З.А. *Dinophyta*. Разнообразие водорослей Украины / Под ред. С.П. Вассера, П.М. Паренко // Альгология. – 2000. – 10, № 4. – С. 68-83.

Крахмальний А.Ф. Новый вид рода *Peridiniopsis* Lemm. (*Peridinales*, *Dinophyta*) // Альгология. – 2001. – 11, № 4. – С. 468-473.

Крахмальний А.Ф., Теренко Г.В. *Prorocentrum ponticus* Krachmalny et Terenko sp. nov. – новый вид *Dinophyta* из Черного моря // Альгология. – 2002. – 12, № 3. – С. 371-375.

Крахмальний А.Ф., Тишаева М.В., Бугаенко Т.А. К вопросу о роли *Dinophyta* в планктоне Азовского моря // Междунар. конф. "Современные проблемы океанологии шельфовых морей России", Ростов н/Д, 13-15 июня 2002 г. – Мурманск, 2002. – С. 1-120.

Нестерова Д.А. Развитие перидиней *Euviaella cordatum* и явление «красного прилива» в северо-западной части части Черного моря // Биол. моря. – 1979. – Вып. 5. – С. 24-29.

Нестерова Д.А. «Цветение» воды в северо-западной части Черного моря (Обзор) // Альгология. – 2001. – 11, № 4. – С. 502-513.

Рябушко Л.И. Атлас токсичных микроводорослей Черного и Азовского морей. НИЦ Вооруженных Сил Украины «Государственный океанариум». – Севастополь: Гидрофизика, 2003. – 140 с.

Фуштей Т.В., Матеецкая А.Ю. Морфология и биология массовых видов динофлагеллат рода *Prorocentrum* Ehr. в планктоне Азовского моря. Экосистемные исследования Азовского моря и побережья. IV. – Кольский науч. центр, Мурманский биол. ин-т, Мин-во образования Рос. федерации, Ростов. гос. ун-т: Апатиты, 2002. – С. 244-260.

Dodge J.D. The *Prorocentrales* (*Dinophyceae*). II. Revision of the taxonomy within the genus *Prorocentrum* // Bot. J. Linne. Soc. – 1975. – 71, N 2. – P. 103-125.

- Dodge J.D. Atlas of Dinoflagellates. A Scanning Electron Microscope. Survey. – London: – Farrand Press, 1985a. – 120 p.
- Dodge J.D. Marine Dinoflagellates of the British Isles. – London, 1985b.
- Marasovic I.Z., Pucher-Petkovic T., Petrova-Karadjova V. *Prorocentrum minimum* (Dinophyceae) in the Adriatic and Black Sea // J. Mar. Biol. Ass. UK. – 1990. – 70. – P. 473-476.
- Ostenfeld C.H. Phytoplankton fra der Kaspiske Hav // Vidensk. Meddra dansk naturh. Foren. Kjobenhavn. – 1901-1902. – P. 129-139.
- Pavillard J. Recherches sur les *Peridinium* du Golfe du Lion // Travail de l'Institute de Botanique de l'Universite de Montpellier. Ser. mixte-memoire. – 1916. – 4. – P. 9-70.
- Schiller J. *Dinoflagellatae* (Peridineae). Teil. I // Rabenhorst's Kryptogamen-Flora. – Leipzig: Akad. Verlag, 1933. – P. 32.
- Steidinger K.A., Tangen K. Dinoflagellates // Identifying Marine Phytoplankton. – San Diego: Acad. Press, 1995. – P. 387-584.
- Velikova V., Larsen J. The *Prorocentrum cordatum* / *Prorocentrum minimum* taxonomic problem // Grana. – 1999. – 38. – P. 108-112.

Получена 29.07.03

Подписал в печать П.М. Царенко