ВОДОРОСЛИ КАК ЭНДОСИМБИОНТЫ ЦЕНТРОХЕЛИДНЫХ СОЛНЕЧНИКОВ (CENTROHELEA CAVALIER-SMITH, 1993)

Людмила ГАПОНОВА
Институт эволюционной экологии Национальной академии наук Украины, ул. Академика Лебедева, 37, Киев, Украина, 03143
Тел.: +(380-44) 526-20-21
Факс: +(380-44) 526-20-71
E-mail: lgaponova@gmail.com

14 species of centrohelid heliozoans have been found in different types of water-bodies in Kyiv and the Chernigiv regions of Polissya (North part of Ukraine) and were studied with optical and scanning electron microscope. Endosymbiotic algae were revealed in two observed species – Acanthocystis turfacea Carter, 1864 и Raineriophrys fortesca (Nicholls, 1983). Aspects of relationship between endosymbiotic algae and centrohelids are discussed.

Ключевые слова: центрохелидные солнечники,эндосимбионты, Centrohelea, Zoochlorella.

Введение

Факт обитания водорослей внутри клеток различных таксонов солнечникопобных организмов, включая центрохелид, отмечен уже в ранних работах по этой группе протистов [6, 10]. При этом солнечникопобные организмы приобретают зеленую окраску различной интенсивности. Стоит отметить, что причиной окрашивания этих протистов может быть и пищевые частицы, находящиеся в их цитоплазме. В своей работе 1968 года Г. Райнер отмечает, что эндосимбионтами солнечникопобных организмов являются зоохлореллы – зеленые водоросли из порядка ***Chlorococcales и в большинстве случаев это хорошо известная*** *Chlorella vulgaris****. Таким образом, в его работе выполненной с использованием световой микроскопии указаны виды*** солнечникопобных организмов, для которых характерен эндосимбиоз, однако видовое определение последних, а также водорослей, живущих в их цитоплазме, требует уточнения. Такое обозначение для эндосимбионтов солнечникопобных организмов, как зоохлореллы, мы находим и в других более поздних работах [7, 13]. Проведенные недавно исследования с использованием новых методов [8] показали, что эндосимбионтные организмы, относимые ранее к зоохлореллам, представляют собой сборную группу и относятся к разным таксонам, а водоросли центрохелид были описаны как новые для науки виды.

Использование методов электронной микроскопии позволило выявить новые виды центрохелид [3-5, 11] и сделать переописания видов, так как диагнозы, сделанные с помощью световой микроскопии, требовали уточнения. Эндосимбионты в этих исследованиях не изучались, поэтому информация о них на данный момент остается неполной. Вопрос о взаимоотношениях между центрохелидами и эндосимбионтными водорослями практически не изучен.

В нашей работе на основе материалов из Черниговского и Киевского Полесья представлены данные о центрохедных солнечниках, в которых были найдены эндосимбионтные водоросли, а также обсуждаются некоторые аспекты взаимоотношений между этими двумя группами организмов.

Материалы и методы

Материал отбирался в период 2006–2010 г.г. во все сезоны на территории Киевского и Черниговского Полесья. В водоемах отбирали пробы планктона и бентоса, водной растительности и других субстратов (песок и т.д.). Последние промывали, и полученные пробы изучали. Сбор и обработку материала проводили по методикам принятой для этой группы протистов [2].

Камеральную обработку проб проводили в чашках Петри диаметром 55 мм под световым микроскопом Carl Zeiss-50 и Olympus BX51.

Живые клетки центрохелид отсаживали на кусочки предметных стекол и высушивали без предварительной фиксации, а затем изучали с помощью сканирующего электронного микроскопа ISM-35C. Электронно-микроскопические исследования проводили в лаборатории электронной микроскопии Института ботаники им. Холодного НАН Украины.

Определение центрохелидных солнечников проводили по микрофотографиям перипластов этих протистов с использованием основных работ по этой группе организмов [2-4, 11, 12].

Результаты и обсуждения

В водоемах Киевского и Черниговского Полесья нами зарегистрировано 14 видов центрохелидных солнечников: *Chlamydaster sterni* Rainer, 1968, *Polyplacocystis ambigua* (Penard, 1904), *P. coerulea* (Penard, 1904), *P. pallida* (Schulze, 1874), *Pterocystis foliacea* (Dürrschmidt, 1985), *Raineriophrys echinata* (Rainer, 1968), *R. erinaceoides* (PetersenetHansen, 1960), *R. fortesca* (Nicholls, 1983), *Choanocys tisaculeata* (HertwigetLesser, 1874), *Acanthocystis dresscheri* Siemensma et Roijackers, 1988, *A. myriospina* Penard, 1904, *A. pectinata* Penard, 1889, *A. Penardi* Wailes, 1925, *A. turfacea* Carter, 1864. У двух из обнаруженных видов – *Acanthocystis turfacea u Raineriophrys fortesca* отмечены эндосимбионтные водоросли. Для первого вида, который является одним из самых крупных центрохедных солнечников и легко различим

под световым микроскопом, этот факт был известен достаточно давно [6]. По мнению Райнера [9], симбиоз *Acanthocystis turfacea* с зоохлореллами можно обозначить как облигатный, но нами найдены как водорослесодержащие формы этого вида, так и формы без водорослей, что согласуется с данными других исследователей [6, 7].

Об эндосимбиозе *Raineriophrys fortesca* с водорослями ранее не сообщалось. Этот вид был выявлен нами в ходе исследований сезонной динамики центрохелид в пруду близ села Хотов (окрестности Киева). В исследованном водоеме *Raineriophrys fortesca* дает вспышку численности в конце лета (август) и не встречается в другие сезоны года. В живых экземплярах *Raineriophrys fortesca* регистрировали по несколько десятков клеток водорослей окрашенных в желто-зеленый цвет.

В литературе отмечается наличие размерных отличий для водорослесодежащих и безводорослевых форм солнечникоподобных организмов. Так, размер клеток водорослесодержащих форм *Acanthocystis turfacea* составляет 60-90 мкм и может достигать 150 мкм [9], а экземпляры, не содержащие водоросли, меньше в диаметре на 10 мкм. По нашим данным диаметр клеток безводорослевых форм *Acanthocystis turfacea* составляет 60 мкм.

В ходе нашего исследования были обнаружены только водорослесодержащие формы *Raineriophrys fortesca* с диаметром клетки 50-80 мкм. Это значительно больше, чем указано в литературе для безводорослевых форм. По данным К. Х. Николса [7] диаметр зафиксированной клетки *Raineriophrys fortesca* составлял 8-10 мкм, по данным К.А. Микрюкова [2] – 9-15 мкм. Однако, так как особи этого вида были зарегистрированы в разных условиях и предыдущие исследователи работали с фиксированным материалом сравнение размеров представляется не корректным.

Следует отметить, что водорослесодержащие формы в ряде случаев рассматривались как отдельные виды. Так, в работах более ранних исследователей указано, что сократительные вакуоли формируются только у формы вида *Acanthocystis turfacea* лишенной зоохлорелл, а водорослесодержащая форма, у которой указанные органеллы не были обнаружены, была описана как отдельный вид – *Acanthocystis pallida* Greeff. Однако, позже К. Х. Николсом [7] было доказано, что клетки *Acanthocystis turfacea* как содержащие зоохлореллы, так и без них имеют несколько функционирующих сократительных вакуолей.

В настоящее время, значение зоохлорелл как для солнечникоподобных организмов, так и для протистов не вполне установлено. Существует несколько предположений о характере отношений между этими двумя группами протистов. Одно из них заключается в том, что в протоплазме

солнечникоподобных организмов живут комменсальные водоросли [10]. Другое состоит в том, что водоросли для них с одной стороны являются поставщиками кислорода, а с другой – живым запасом пищевых объектов [9]. Стоит отметить, что указанные в этой работе результаты экспериментов не дают однозначного подтверждения этого предположения, так как было выявлено, что особи *Acanthocystis turfacea* как с зоохлореллами, так и без них могут жить в темноте и без питания приблизительно один и тот же промежуток времени. В пользу этой точки зрения можно привести результаты других наблюдений, в которых находятся косвенные указания на то, что корненожки могут питаться эндосимбионтами. Так, по данным С. Аверинцева в цитоплазме первых наблюдались остатки одноклеточных водорослей, подвергшихся действию пищеварительных ферментов, при этом ему удалось проследить все стадии переваривания зоохлорелл до полного их обесцвечивания и окончательного разрушения клеток, за исключением их оболочек [1].

Интересный факт отмечен относительно типов водоемов, в которых обитают виды солнечникоподобных организмов с эндосимбионтными водорослями. Проведенные исследования [9] выявили, что "зеленые" представители указанной группы протистов, а именно – актинофриидные и центрохелидные солнечники – чаще встречаются в болотах. *Acanthocystis turfacea*, который обитает в широком диапазоне pH [9], был зарегистрирован нами в болотах, причем как его водорослесодержащие, так и безводорослевые формы. Стоит отметить, что у *Raineriophrys echinata*, который является ацидобионтом и встречается в водоемах с низким pH, таких как верховые болота, эндосимбионтные водоросли не выявлены. В тоже время, водорослесодержащие особи *Raineriophrys fortesca* были зарегистрированы нами только в прудах.

Выводы

Таким образом, исходя из выше изложенного, мы можем сделать вывод о наличии свидетельств комплексных взаимоотношений между солнечникоподобными организмами и зоохлореллами: с одной стороны – водоросли являются комменсалами этих простейших, с другой стороны – солнечникоподобные организмы могут использовать зоохлорелл, как дополнительный источник кислорода и питания. Вероятно, при разных условиях среды обитания превалирует один из компонентов этой симбионтной системы, которая в целом способна выполнять компенсаторную функцию для каждого из них в отдельности. Это позволяет функционировать симбионтной системе достаточно успешно. Однако, механизмы координирующие и поддерживающие такое взаимодействие изучены еще недостаточно.

Благодарности

Автор выражает свою искреннюю благодарность к.б.н. А. Ф. Крахмальному, И. Н. Шандановиной (Институт эволюционной экологии НАН Украины) и к.б.н. И. Д. Омери (Киевский университет имени Бориса Гринченка) за помощь и ценные консультации при подготовке этой статьи, а также Паниной Зое Александровне (Институт ботаники им. Холодного НАН Украины), которая была ассистентом во время работы на электронном микроскопе.

Список цитированной литературы

1. Аверинцев С. Rhizopoda пресных вод / Аверинцев С. // Санкт-Петербург, 1906. – 251 с. – (Труды С-Пб О-ва Естествоисп.; Т. XXXVI, вып. II).
2. Микрюков К. А. Центрохелидные солнечники (Centroheliozoa) / Микрюков К. А. – М. : Товарищество научных изданий КМК, 2002. – 136 с.
3. Dürrschmidt M. An electron microscopical study on freshwater heliozoa (Genus Acanthocystis, Centrohelidia) from Chile, New Zealand, Malaysia and Sri Lanka. III / M. Dürrschmidt // Arch. Protistenkd. – 1987. – Vol. 133, № 1–2. – P. 49–80.
4. Dürrschmidt M. Electron microscopic observations on scales of species of the genus Acanthocystis (Centrohelidia, Heliozoa) from Chile, I / M. Dürrschmidt // Arch. Protistenkd. – 1985. – Vol. 129, № 1–4. – P. 55–87.
5. Dürrschmidt M. Electron microscopical study of freshwater Heliozoa (genus Acanthocystis, Centrohelidia) from Chile, New Zealand, Malaysia and Sri–Lanka. II / M. Dürrschmidt // Arch. Protistenkd. – 1987. – Vol. 133, № 1. – P. 21–48.
6. Leidy J. Freshwater Rhizopods of North America / J. Leidy // Rep. of US. Geol. Surv. Of the Terr. Washington. – 1879. – Vol. 12. – 324 p.
7. Nicholls K. H. Little–known and new heliozoeans: the centrohelid genus Acanthocystis, including descriptions of nine new species / K. H. Nicholls // Can. J. Zool. – 1983. – Vol. 61, № 6. – P. 1369–1386.
8. PröscholdT.,Darienko T.,Silva P.C., Reisser W. and Krienitz L. The systematics of Zoochlorella revisited employing an integrative approach //Environmental Microbiology (2011) 13(2), 350–36.
9. Rainer H. Urtiere, Protozoa, Wurzelfussler, Rhizipoda, Sonnentiechen, Heliozoa. In Die Tierwelt Deutschland. / Rainer H. : edited by F. Dahl. – Gustav Fisher Verlag: Jena, 1968. – Teil 56. – 176 s.
10. Schaudinn F. Heliozoa / F. Schaudinn // Das Tierreich. – Berlin, 1896. – S. 1–24.
11. Siemensma F. J. A study of new and little–known acanthocystid heliozoeans, and a proposed division of the genus Acanthocystis (Actinopoda, Heliozoea) / F. J. Siemensma, R. M. M. Roijackers // Arch. Protistenkd. – 1988.– Vol. 135, № 1–4. – P. 197–212.
12. Siemensma F. J. The genus Raphidiophrys (Actinopoda, Heliozoea): scale morphology and species distinctions / F. J. Siemensma, R. M. M. Roijackers // Arch. Protistenkd. – 1988. – Vol. 136. – P. 237–248.
13. SiemensmaF. J. KlasseHeliozoaHaeckel, 1866 / F. J. Siemensma : Eds. F.C. Page, F.J. Siemensma. // NackteRhizipodaundHeliozoea. – Stuttgart: GustavFisherVerlag, 1991. – V. 2. – P. 171–297.