



Николай Давидович

Главный научный сотрудник Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского — природного заповедника РАН — филиала Института биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН, доктор биологических наук. Специалист в области репродуктивной биологии диатомовых. Автор и соавтор более 200 научных работ.



Ольга Давидович

Старший научный сотрудник Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского — природного заповедника РАН — филиала Института биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН, кандидат биологических наук. Специалист в области репродуктивной биологии и содержания живых культур диатомовых. Автор и соавтор более 100 научных работ.

В книге изложены современные представления о проявлении пола и половом воспроизведении диатомовых водорослей, их жизненных циклах, системах скрещивания. Рассмотрены основные постулаты, принципы и положения репродуктивной биологии диатомовых как в теоретическом плане, так и в отношении их изучения и содержания в культуре.

ISBN 978-5-907587-63-2



Н. А. Давидович, О. И. Давидович • РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ

Репродуктивная биология диатомовых водорослей

Н. А. Давидович
О. И. Давидович



Карадагская научная станция им. Т. И. Вяземского — природный заповедник РАН — филиал Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра «Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН»

Н. А. Давидович, О. И. Давидович

Репродуктивная биология диатомовых водорослей

Симферополь
ИТ «АРИАЛ»
2022

УДК 582.261:581.16

ББК 28.032.2

Д 13

Рекомендовано к печати Научно-техническим советом Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского — природного заповедника РАН — филиала ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН», протокол № 3 от 23 августа 2022 г.

Рецензенты: **Ш. Р. Абдуллин**, доктор биологических наук;

Е. Л. Неврова, доктор биологических наук

Давидович Н. А., Давидович О. И.

Д 13 **Репродуктивная биология диатомовых водорослей** / Ред. Н. А. Давидович. —

Симферополь: ИТ «АРИАЛ», 2022. — 196 с., цв. илл.

ISBN 978-5-907587-63-2

Монография затрагивает круг вопросов, связанных с половым воспроизведением диатомовых водорослей, охватывая такие разделы как пол и принципы его детерминации у диатомовых, их жизненные циклы, типы полового процесса, распределение полов и система скрещивания, факторы, индуцирующие половое воспроизведение, наследование, связанное с полом, репродуктивные границы и распространение диатомовых, филогения диатомовых в свете репродуктивных особенностей и др. Для специалистов в области альгологии, гидробиологии, репродуктивной биологии; студентам, аспирантам по соответствующим направлениям обучения.

УДК 582.261:581.16

ББК 28.032.2

Davidovich N. A., Davidovich O. I.

Д 13 **Reproductive Biology of Diatoms** / Ed. N. A. Davidovich. — Simferopol: PP

«ARIAL» LLC, 2022. — 196 p., color figs.

ISBN 978-5-907587-63-2

The monograph concerns items related to reproductive biology of diatoms including such sections as sex and principles of sex determination in diatoms, their life cycles, patterns of sexual reproduction, sex distribution and mating systems, factors inducing sexual reproduction, inheritance coupled with sex, reproductive boundaries and distribution of diatoms, phylogeny of diatoms in the light of reproductive characteristics, etc. The book is dedicated for specialists in algology, hydrobiology, reproductive biology; for students and graduate students in the relevant areas of study.

УДК 582.261:581.16

ББК 28.032.2

Исследования выполнены в рамках темы государственного задания № 121032300019-0 Карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского — природного заповедника РАН — филиала Института биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН. В работе использованы материалы Научно-образовательного центра коллективного пользования «Коллекция диатомовых водорослей Мирового океана»

Авторы фотографий: Н. А. Давидович, О. И. Давидович

Фото на обложке: гаметогенез у *Ardissonea crystallina* (C. Agardh) Grunow

© Давидович Н. А., Давидович О. И. — текст, 2022

© Давидович Н. А., Давидович О. И. — фотографии, 2022

© ИТ «АРИАЛ» — издание, 2022

ISBN 978-5-907587-63-2

"... растѣтеса ѿ мнѡжитеса, ѿ напѡлните вѡды, тѡже въ моряхъ ..."

Бытїе 1:22

"... *crescite et multiplicamini et replete aquas maris ...*"

Genesis 1:22

ПРЕДИСЛОВИЕ

Диатомовые водоросли (диатомовые, диатомеи) — одна из главных составляющих практически всех водных экосистем. По многим показателям (видовое разнообразие, численность, первичная продукция, участие в круговороте веществ) диатомовые заметно выделяются среди других микроводорослей. Существуют разные оценки, но даже по самым скромным из них, диатомовые продуцируют до 1/5 мировой первичной продукции, внося существенный вклад в глобальный круговорот элементов, прежде всего, углерода, кислорода и кремния. Несмотря на экстраординарную роль диатомовых в природе, наши знания об их основных биологических качествах, таких как репродуктивное поведение, жизненный цикл, пути воспроизведения, проявление пола долгое время оставались, а по многим позициям и до настоящего времени остаются крайне ограниченными. При этом следует заметить, что нет ни одного семейства или рода диатомовых, или даже секции в пределах рода, все представители которых были бы асексуальными или партеногенетическими.

Диатомовые характеризуются рядом уникальных черт. В качестве примера можно привести присущее только диатомовым и обусловленное особенностями строения панциря изменение размеров клеток в жизненном цикле, без учета которого представление о динамике размерной структуры, биомассе, ассимиляционно-продукционных характеристиках популяций оказывается неполным или неточным. Восстановление размеров у диатомовых связано с половым воспроизведением, и поэтому для подавляющего большинства из них половое воспроизведение является не факультативным, как у многих других одноклеточных водорослей, а обязательным этапом жизненного цикла.

Известно такое пагубное, наносящее существенный экологический и экономический ущерб явление, как цветение водоемов, которое может быть вызвано, в том числе, диатомовыми водорослями, включая токсикогенные виды (из родов *Amphora* C. G. Ehrenberg ex F. T. Kützing, *Nitzschia* Hassall, *Pseudonitzschia* H. Peragallo). Развитие водорослей, приводящее к цветению, несомненно, связано с их жизненным циклом. С сожалением приходится констатировать, что жизненный цикл не только токсикогенных, но и в целом большинства видов диатомовых остается неизученным.

Экономически эффективное культивирование диатомовых водорослей (например, с целью получения биодизельного топлива, ненасыщенных жирных кислот и других ценных веществ, а также утилизации углекислого газа и проч.) практически невозможно осуществить без учета особенностей их жизненного цикла, без понимания того, как содержать культуры, сохраняя их генетическую уникальность. Вопросы селекции, генетических манипуляций невозможно решать без должных знаний о системах скрещивания видов.

Еще один аспект исключительной важности исследований в области репродуктивной биологии состоит в проблеме идентификации видов. Эта проблема носит как теоретический, так и практический характер. Сегодня, как и во времена зарождения и становления диатомологии, основным критерием для разграничения таксонов у диатомовых является форма и структура панциря клеток. Дол-

гое время единственным инструментом, используемым при этом, оставался световой микроскоп. С появлением новых методов исследования (электронная микроскопия, молекулярно-генетический анализ) при идентификации видов стала все больше проявляться ограниченность световой микроскопии в сочетании с узко-морфологическим подходом, недостатки которого становятся особенно очевидными в случае, когда игнорируются представления о жизненном цикле диатомовых и сопутствующем изменении морфологических характеристик клеток. Внедрение в практику научных исследований современных методов генетического анализа прояснило многие вопросы, но при этом трудности, связанные с идентификацией и делимитацией видов не исчезли. Напротив, исследователи столкнулись с той же проблемой — необходимостью разграничения видов — но уже не по морфологическим критериям, а по степени их молекулярных различий. Появилась возможность некой формализации оценки. Однако на самом деле, не существует однозначно определенной критической границы молекулярных различий, которая бы указывала на наличие двух видов. Выбор такой границы (в молекулярных единицах измерения) довольно условный и фактически основывается на таком же субъективном подходе, что и морфологический. Трудно говорить о состоявшемся расхождении или нерасхождении видов, оперируя исключительно степенью молекулярных различий, особенно когда речь идет о видовом и довидовом уровнях.

Вышеизложенные примеры убеждают в безусловной значимости получения данных о жизненном цикле и биологии воспроизведения диатомовых, относящихся как к конкретным видам, так и группе в целом. Эти данные необходимы для решения многих теоретических и прикладных задач как диатомологии, так и смежных дисциплин. Принимая во внимание тот факт, что жизненный цикл изучен менее чем у 3 % из валидно описанных 17 тысяч видов диатомовых, можно оценить объем предстоящих исследований. Здесь уместно напомнить, что общее число видов диатомовых, включая ещё не описанные, оценивается величиной на порядок большей.

Различные аспекты репродуктивной биологии находят живой интерес со стороны тех, кто занимается таксономией, систематикой, филогенией, эволюцией, биогеографией диатомовых, ведет популяционные и экосистемные исследования, занимается практическим культивированием. Обобщения, выполненные на современном уровне, по нашему мнению, будут способствовать дальнейшему развитию направления исследований — репродуктивной биологии диатомовых. Подходя формально-критически, можно возразить, что предмет "репродуктивная биология диатомовых" слишком узок, ограничен только одной группой организмов. Однако, огромное видовое разнообразие группы, уникальность этих одноклеточных организмов во всех аспектах, начиная от их происхождения, пигментов, биохимических путей метаболизма и заканчивая особенностями репродукции и эволюционной успешностью группы, доказывает обратное — предмет исследования обширен и "географические открытия" на этом поле познания сделаны далеко еще не все. В рамках репродуктивной биологии диатомовых были обнаружены явления и описаны закономерности, существенные не только для изучаемой группы, но имеющие общебиологический смысл.

Существует мнение, что выражение "репродуктивная биология" предпочтительнее употреблять для конкретной области исследования, нежели в качестве названия нового научного подхода или принципиально новой проблемы. Мы также видим наибольший смысл в употреблении этого понятия скорее для обобщения (очерчивания) направления исследования, относящегося к диатомовым, чем для придания этому направлению принципиальной новизны. На самом деле, к репродуктивной биологии в разных ее аспектах обращаются с самых начал исследований и наблюдений за любыми живыми организмами. Так было и с диатомовыми. Тем не менее, представления о репродуктивной биологии каждой конкретной группы организмов иногда остаются весьма туманными и слабо развитыми. Попыткой придать большую самостоятельность этому направлению исследований мы отнюдь не пытаемся уменьшить или в какой-либо мере умалить значение тех сведений, которые были получены, и обобщений, которые были сделаны исследователями за 175-летнюю историю изучения половой репродукции диатомовых. Однако, следует обратить внимание на то, что некоторые понятия устарели, нуждаются в существенных дополнениях. Непрерывно появляются новые данные.

В монографии рассмотрены практически все вопросы, связанные с полом и половым воспроизведением диатомовых, включая представления об их жизненных циклах, проявлении пола, половом воспроизведении и регулирующих его факторах, типах полового процесса, принципах определения пола, наследовании, связанном с полом, путях воспроизведения, определяющих систему скрещивания, эволюции пола, репродуктивной изоляции как критерию вида, репродуктивной совместимости и распространении видов и ряд других.

Обсуждаются проблемные вопросы, в частности пока неясно, чем обусловлен эволюционный переход от эпигенетической регуляции пола у центрических к генетической у пеннатных, непонятен характерный для диатомовых, но нетипичный для большинства других групп организмов эволюционный тренд от оогамного к изогамному воспроизведению, не объяснен с позиций репродуктивных отношений эндемизм одних и космополитизм других видов, остается недоказанной возможность появления репродуктивных барьеров между симпатрическими сосуществующими популяциями.

Острая необходимость ощущается в компиляции, ревизии и систематизации терминов, особенно в их русскоязычном выражении, накопившихся к настоящему времени в области репродуктивной биологии диатомовых. Хотя ряд из них имеют общебиологический смысл, многие специфичны для данной группы. Мы приводим словарь, включающий порядка 250 терминов, их синонимов и англоязычных эквивалентов.

В целом настоящая монография имела своей целью обобщить и систематизировать основные достижения репродуктивной биологии диатомовых, показать её связь с другими науками и направлениями, наметить перспективы исследований.

Авторы

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие.....	4
Содержание.....	7
Список сокращений и обозначений.....	8
Введение.....	9
Глава 1. Жизненный цикл.....	14
1.1. Изменение размеров клеток в жизненном цикле.....	14
1.2. Кардинальные пункты.....	22
1.3. Фазы жизненного цикла.....	23
1.4. Продолжительность жизненного цикла.....	27
1.5. Размерно-возрастная структура популяций.....	29
Глава 2. Проявление пола.....	33
2.1. Явление пола в природе и его биологическое значение.....	33
2.2. Проявление пола у диатомовых.....	35
2.3. Генетические основы пола и полового воспроизведения.....	38
Глава 3. Половой процесс.....	46
3.1. Типы полового процесса.....	46
3.2. Общая схема процесса полового воспроизведения.....	50
3.3. Связь мейоза с митотическим клеточным циклом.....	56
3.4. Проблема доставки гамет к месту сингамии.....	59
3.5. Феромоны.....	65
Глава 4. Система скрещивания.....	68
4.1. Пути воспроизведения: гомоталлизм vs гетероталлизм.....	69
Глава 5. Факторы, индуцирующие половое воспроизведение.....	73
5.1. Температура.....	73
5.2. Свет.....	75
5.3. Соленость.....	79
Глава 6. Наследование, связанное с полом.....	82
Глава 7. Репродуктивная изоляция как критерий вида.....	85
Глава 8. Репродуктивные границы и распространение диатомовых.....	93
Глава 9. Репродуктивные особенности и филогения диатомовых.....	100
9.1. Основные этапы эволюции диатомовых.....	100
9.2. Эволюция пола и типов полового процесса.....	101
Глава 10. Методические рекомендации.....	106
10.1. Наименование клонов.....	106
10.2. Среды для культивирования.....	107
10.3. Условия, необходимые для полового воспроизведения.....	112
10.4. Терминология.....	114
Литература.....	117
Указатель латинских названий таксонов, встречающихся в тексте.....	133
Приложение.....	136
Словарь терминов.....	172

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И ОБОЗНАЧЕНИЙ

ДИК	— дифференциально-интерференционный контраст
ДНК	— дезоксирибонуклеиновая кислота
РНК	— рибонуклеиновая кислота
СМ	— световая микроскопия
СЭМ	— сканирующая электронная микроскопия
клк	— килолюкс (единица измерения освещенности)
мкЕ	— микроэйнштейн (единица измерения количества квантов света)
мкм	— микрометр (единица измерения длины)
сек	— секунда
см.	— смотри
сут	— сутки
цит.	— цитирование
DAPI	— 4',6-диамидино-2-фенилиндол — флуоресцентный краситель, который эффективно связывается с богатыми аденин–тимином областями ДНК
F1	— гибриды первого поколения
MT <i>или</i> mt	— тип спаривания (<i>англ.</i> mating type)
syn.	— синоним (<i>англ.</i> synonym)
°C	— градус температуры по Цельсию
‰	— промилль, или промилле (<i>лат.</i> pro mille — за тысячу), относительное содержание (количество тысячных долей)

ВВЕДЕНИЕ

Диатомовые были открыты в начале 18 века неизвестным английским микроскопистом (Round *et al.*, 1990). Однако они не попали в систему классификации К. Линнея, и поэтому никаких биномиальных научных названий для отдельных видов не существовало до тех пор, пока О. Мюллер (O. F. Müller) в конце 18 века не описал должным образом несколько видов (Mann, 2010). Вплоть до середины 19 века подвижность клеток ряда диатомовых служила причиной дискуссии о возможной их принадлежности к животным (Thwaites, 1847). Безусловно, наличие хлоропластов заставляет отнести диатомовых к царству растений, или, если придерживаться современных воззрений, к хромистам (Chromista) — большой группе эукариот, которой многие макросистематики придают ранг царства (Cavalier-Smith *et al.*, 2015). Хлоропласты диатомовых водорослей имеют четырехслойную мембрану, свидетельствующую о двухэтапном симбиотическом происхождении, и оригинальный набор фотосинтетических пигментов, среди которых хлорофиллы *a* и *c*, в то же время нет хлорофилла *b*, и присутствуют каротиноиды: фукоксантин, диадиноксантин, диатоксантин. По одному из современных суждений диатомовые являются классом Bacillariophyceae Haeckel, 1878 emend D. G. Mann in Round *et al.*, 1990 в типе гетероконтных (Heterokontophyta Moestrup, 1992; синоним Ochrophyta Cavalier-Smith, 1998) царства Chromista империи Eukaryota (Round *et al.*, 1990; Карпов, 2001). По другим представлениям диатомовых поднимают на ранг выше, до типа Bacillariophyta Engler et Gild, 1924 (Масюк, Костіков, 2002; Adl *et al.*, 2005).

В эволюционном плане диатомовые водоросли — сравнительно молодая группа. Судя по геологическим отложениям, а также молекулярным данным они появились на Земле в начале Мезозойской эры (Sims *et al.*, 2006) и приблизительно за 200 млн. лет достигли поразительного расцвета. Группа диатомовых водорослей является одной из самых разнообразных не только среди водорослей, но и среди всех эукариот. По разным оценкам в настоящее время известно от 10 до 30 тысяч видов (Вассер и др., 1989; Mann, Vanormelingen, 2013; Guiry, Guiry, 2020). Высказывается также предположение, достаточно аргументированное, о том, что реальное число видов диатомовых может достигать 100 тысяч (Mann, Droop, 1996; Mann, Vanormelingen, 2013). Диатомовые обладают огромным продукционным потенциалом, органическое вещество, которое они синтезируют, составляет около 20–25 % мировой первичной продукции (Mann, 1999). Диатомовые задействованы в глобальном круговороте кремния, углерода и кислорода, и таким образом, крайне важны с точки зрения определения климатических условий на планете, особенно в связи с нарастающим антропогенным выбросом углекислого газа. Можно отметить, что в настоящую геологическую эпоху каждой пятой порцией вдыхаемого кислорода мы обязаны этим одноклеточным водорослям.

Считается, что диатомовые появились в результате нескольких последовательных актов симбиогенеза (эндосимбиоза) изначально гетеротрофного организма с другими водорослями (Archibald, 2009; Armbrust, 2009; Björn, Cronberg, 2009; Medlin, 2011; Mock, Medlin, 2012). Заметим, что теория симбиогенеза (сим-

биогенезиса — по оригинальному определению), подтвержденная в настоящее время множеством данных, была впервые предложена известным русским диатомологом К. С. Мережковским (Мережковский, 1909). В результате в геноме диатомовых, помимо генов исходного гетеротрофного эукариота, оказались инкорпорированными гены организмов-симбионтов — зеленой (Moustafa *et al.*, 2009) и красной водорослей (Bowler *et al.*, 2008), а за счет горизонтального переноса он получил гены бактерий и простейших. У диатомовых обнаруживается рекордное количество генов, заимствованных на разных этапах эволюции, в том числе и организмами-симбионтами, у различных прокариот: цианобактерий, протеобактерий, архей (Bowler *et al.*, 2008). Такой политипичный генетический набор обуславливает необычные свойства и возможности диатомовых, включая нетривиальные пути биосинтеза (Armbrust, 2009; Rastogi *et al.*, 2015).

Одна из уникальных особенностей диатомовых — наличие кремнеземного панциря, расположенного поверх плазмалеммы, состоящего из двух несросшихся между собой половинок. Форма и структура панциря характеризуются высокой видовой специфичностью (Round *et al.*, 1990), благодаря чему внимание исследователей долгое время фиксировалось преимущественно на изучении разнообразия форм и деталей его строения. В течение 300 лет для многих диатомологов мертвые панцири служили едва ли не единственным предметом изучения. Неоправданно мало внимания уделялось изучению клеток в живом состоянии. Первые работы, касающиеся полового воспроизведения диатомовых, появились в середине 19 века (Thwaites, 1847; Griffith, 1855; Smith, 1856; Carter, 1856, 1865; Pritchard, 1861; Lüders, 1862). В те времена для описания полового воспроизведения использовался термин "конъюгация".

Не останавливаясь на деталях, заострим внимание лишь на тех моментах, которые важны для последующего изложения. Во-первых, традиционное разделение диатомовых на центрических и пеннатных было вполне обосновано не только характерным строением панциря — в общем плане центрально симметричном у первых (без учета полярных центрических) и двусторонне симметричном у вторых, — но также различающимся у них типом полового процесса и механизмом детерминации пола.

Центрические диатомовые представлены двумя группами, которые существенно разнятся по морфологии, способу формирования и структуре аукоспор. Принимая во внимание симметрию клеток, их называют радиальными и би-(мульти-)полярными, или просто полярными. Филогенетический анализ, выполненный на основании молекулярных генетических последовательностей, показывает, что обе группы центрических диатомовых образованы парафилетическими ветвями (Theriot *et al.*, 2009, 2010).

Пеннатных диатомовых в целом можно рассматривать как монофилетическую группу (Medlin, 2015, 2016). При этом среди пеннатных можно выделить бесшовных и шовных, в зависимости от присутствия шва — либо на одной (одношовные), либо на обеих створках панциря (двушовные). Никаких ископаемых остатков, которые бы служили ключевыми эволюционными переходами от центрических к пеннатным и от бесшовных пеннатных к шовным, пока не обнаружено (Sims *et al.*, 2006).

Недавно была предложена классификация диатомовых, принимающая во внимание не только морфологию и строение панцирей, но также типы полового процесса, типы и строение ауксоспор и молекулярно-генетические последовательности (Medlin, Kaczmarska, 2004). Эта система включает три класса: Coscinodiscophyceae Round & R. M. Crawford, представленного неполярными центрическими, Mediophyceae Medlin & Kaczmarska, куда входят полярные центрические вместе с Thalassiosirales, и Bacillariophyceae Haeckel, объединяющего бесшовных и шовных пеннатных. Получаемые в последнее время молекулярно-генетические данные подтверждают правильность такого разбиения (Li *et al.*, 2015; Nakov *et al.*, 2018; и др.). Некоторые исследователи, мы придерживаемся их точки зрения, выделяют четыре главных линии эволюции, принимая в расчет разделение пеннатных на бесшовных и шовных (Armbrust, 2009), и для этого есть серьезные предпосылки (Nakov *et al.*, 2018).

По количеству видов в настоящую эпоху явно доминируют шовные пеннатные. Анализ базы данных AlgaeBase (<https://www.algaebase.org/>) показывает, что всего известно, или точнее, имеют принятое таксономическое описание, почти 17 тысяч видов диатомовых, причем на долю радиальных и полярных центрических приходится лишь 19 %, в то время как пеннатные виды диатомей представлены 81 % (табл. 1). Самая богатая видами монофилетическая группа — шовные пеннатные, их $\frac{3}{4}$ от всего количества описанных видов. Практически то же общее количество диатомовых дает статистическая сводка базы данных DiatomBase (Kociolek *et al.*, 2021; <http://www.diatombase.org/aphia.php?p=stats>). Любопытно отметить, что виды, обитающие в планктоне, а это главным образом центрические, создают основную массу первичной продукции, при этом наибольшее видовое богатство наблюдается в узкой прибрежной зоне литорали и сублиторали и обусловлено субстратно связанными формами (бентос, перифитон).

Диатомовых относят к группе гетероконтных (Heterokonta или Stramenopiles), т.е. разножгутиковых, куда, помимо некоторых грибов и простейших, входят еще шесть отделов водорослей, таких как бурые (Phaeophyta), золотистые (Chrysophyta), желто-зеленые (Xanthophyta), евстигматофитовые

Таблица 1 — Количество видов диатомовых в отдельных группах согласно базе данных AlgaeBase (<https://www.algaebase.org/>, обращение 22.06.2022)

Группа	Количество видов	% от общего количества	Количество видов, у которых описан половой процесс*
Coscinodiscophyceae	1474	8,5	49
Mediophyceae	1750	10,1	84
Bacillariophyceae (araphid)	1261	7,3	33
Bacillariophyceae (raphid)	12816	74,1	195
Всего	17301	100,0	361

Примечание. * — по известным нам данным из литературных источников, в которых с разной степенью детализации приводится описание полового воспроизведения вида (см. табл. П.2)

(Eustigmatophyta), диктиофитовые или силикофлагеллаты (Dictyochophyta) и рафидофитовые или хлоромонады (Raphidophyta). Основным признаком гетероконтных является наличие двух жгутиков, неодинаковых по строению и длине (у диатомовых они представлены на стадии гамет у центрических видов только одним жгутиком, второй редуцирован), на поверхности которых имеются трехчленные волоски — мастигонемы (ретронемы); однако, их объединяет еще ряд признаков, в частности, вторично-симбиотический характер происхождения пластид, общность пигментов (хлорофиллы *a* и *c* и специфический набор каротиноидов), сходство строения митохондрий (трубчатые кристы) и продуктов ассимиляции (хризоламинин). В схеме родственных связей основных групп живых организмов, базирующейся на современных молекулярных данных, водоросли вообще занимают не компактное, как в прежних схемах, а диффузное положение. Непосредственные тесные родственные связи обнаружены лишь среди указанных водорослей-страменопиллов, которые представляют собой монофилетическую хромофитную линию эволюции, и группы водорослей, относящихся к Plantae — "настоящим" растениям (Масюк, Костиков, 2002).

История диатомологии неразрывно связана с развитием техники. Изучение диатомовых стало возможным после того, как был изобретен и сконструирован микроскоп. Их первое документированное описание относится к 1703 году (Round *et al.*, 1990). История изучения полового воспроизведения диатомовых более короткая, она началась с середины 19 века. Первые сведения о "конъюгации" диатомовых — в терминологии того времени — были изложены на одной странице (Thwaites, 1847). С тех пор, вот уже более 170 лет наблюдается непрерывный экспоненциальный рост числа публикаций, посвященных вопросам определения, распределения в потомстве и наследования пола у диатомовых, их репродуктивного поведения, жизненных циклов, возможных путей и систем скрещивания (Давидович, 2009, 2019). В области знаний, которую мы называем "репродуктивная биология диатомовых" накоплен значительный массив фактических данных, написаны обзорные и обобщающие работы (Karsten, 1899; Мережковский, 1903; Geitler, 1935; Fritsch, 1935; Stosch, 1950; Wiese, 1969; Drebes, 1977; Round *et al.*, 1990; Рошин, 1994; Чепурнов, 1997; Edlund, Stoermer, 1997; Давидович, 2002б; Чепурнов *et al.*, 2004; Mizuno, 2006; Amato, 2010; Mann, 2011; Gastineau *et al.*, 2014b; Pouličková, Mann, 2019; и др.), сформировался круг задач и направлений исследований, зародились новые тенденции (Давидович, 2009, 2019).

Сегодня можно говорить о том, что *de facto* сложилась новая дисциплина, отраженная в совокупности научных трудов, пока еще формально не вошедшая в учебные пособия и учебные планы как самостоятельный предмет, но уже требующая отдельного изложения по ряду причин. Во-первых, указанную совокупность знаний объединяет объект исследования — диатомовые водоросли, которые представляют мощную и весьма своеобразную эволюционную ветвь. Во-вторых — предмет исследования, касающийся всех вопросов, связанных с полом и половым воспроизведением, относящийся к базовым, сущностным понятиями в биологии, для этой группы является крайне актуальным. И наконец, по причине своеобразия жизненного цикла диатомовых, механизма детерминации

пола, полового процесса и других особенностей, связанных с половым воспроизведением, которые, по нашему мнению, позволили этим одноклеточным организмам достичь несомненного эволюционного успеха.

Вместе с тем, приходится с сожалением констатировать, что не только специалисты, далекие от биологии, но и многие диатомологи имеют подчас смутное представление о том, чем занимается репродуктивная биология диатомовых, какие цели и задачи стоят перед ней, какова ее связь с другими дисциплинами. Становится очевидным, что пришло время систематизировать, обобщить и опубликовать накопленные сведения в виде отдельного издания, где были бы классифицированы и обстоятельно изложены основные вопросы репродуктивной биологии. Обдумывая то, в каком виде может быть представлен материал, полученный в ходе 30-летней работы, мы пришли к выводу, что простая компиляция и даже аналитический обзор будут недостаточны, — необходимо монографическое издание, позволяющее, помимо публикации фактических данных, изложить собственное видение предмета, представить целостную, актуальную на данный момент концепцию репродуктивной биологии диатомовых. При этом мы не ставили своей целью описание деталей полового процесса или системы скрещивания для каждого изученного вида. Заинтересованный читатель может найти необходимую информацию в оригинальных работах, список которых дан в Приложении (см. таблицу П.2). Главная цель — сформулировать общие закономерности, правила, принципы, используя конкретные примеры лишь в качестве иллюстраций. Данная публикация призвана не только подвести определенный итог предшествующим исследованиям, но и, будем надеяться, послужит реперной точкой для последующих работ, подтолкнет к использованию полученных знаний для решения других задач, в том числе в областях, на первый взгляд, далеких от репродуктивной биологии.

ГЛАВА 1. ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ

1.1. Изменение размеров клеток в жизненном цикле

Название диатомовые происходит от греческих слов $\delta\iota\alpha$ (два) и $\tau\acute{\epsilon}\mu\nu\omega$ (разрезать, рассекать), таким образом, диатомовые — "рассеченные пополам". В этом определении кроется важный смысл, описывающий характерное устройство особого жесткого клеточного покрова — панциря — которое, как мы увидим далее, предопределяет жизненный цикл этих одноклеточных водорослей. Панцирь формируется поверх плазмалеммы и состоит из аморфного кремнезема, сходного по составу с опалом, изнутри и снаружи он покрыт тонким слоем органического вещества. Панцирь не препятствует фотосинтезу, поскольку прозрачен для света. Панцирь состоит из двух половинок: большей (эпитеки) и меньшей (гипотеки), надвигающихся друг на друга как крышка на коробку (рис. 1), так называемая коробочная теория строения панциря (Pfitzer, 1871; Мережковский, 1903).

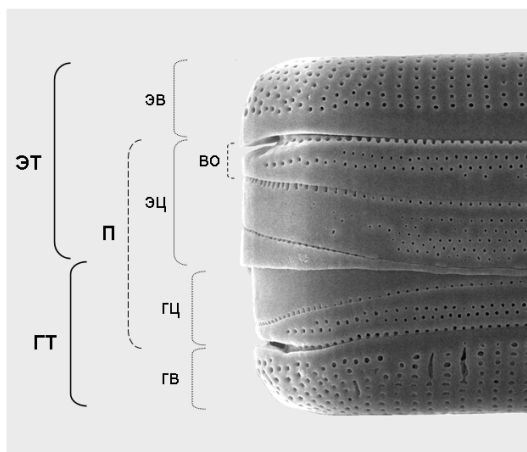


Рисунок 1 — Фрагмент панциря *Ardissonaea crystallina* (C. Agardh) Grunow (апикальный конец клетки, вид с пояска). ЭТ – эпитека, ГТ – гипотека, П – поясок, эв – эпивальва (верхняя створка), эц – эпицингулюм, гц – гипоцингулюм, гв – гиповальва (нижняя створка), во – вставочный ободок.

В свою очередь эпитека состоит из эпивальвы (верхней створки) и эпицингулюма (система поясковых ободков эпитеки); гипотека состоит из гиповальвы (нижней створки) и гипоцингулюма (система поясковых ободков гипотеки). Ободки эпитеки в силу несколько большего диаметра, накладываются на ободки гипотеки, не срастаясь, и вместе образуют поясок. Панцирь диатомей пронизан отверстиями-перфорациями (ареолами), которые служат для сообщения протопласта клетки с внешней средой. Складываясь в ряды, они предстают в световом микроскопе в виде штрихов: радиальных, параллельных, конвергентных. Прочность панцирю придают утолщения, выступающие над наружной или внутрен-

ней поверхностью створки, называемые ребрами. На поверхности створки у ряда видов образуются шипы, щетинки, выступы, участвующие в образовании колоний. У части пеннатных диатомей имеется шовная система. Щелевидный шов состоит из пары продольных щелей (ветвей шва), расположенных на каждой створке параллельно апикальной оси. У некоторых видов шов имеется только на одной из створок. Каналовидный шов имеет вид трубки, которая находится в гребневидном утолщении створки — киле, или крыловидном выросте, окружающем створку по краю. Каналовидный шов сообщается с внешней средой с помощью тонкой щели, с внутренней полостью клетки — с помощью отверстий. Перемещение слизи по швам обеспечивает движение клеток (Round *et al.*, 1990).

У диатомей используют при идентификации две проекции панциря: вид со створки и вид с пояска. Выделяют также несколько осей симметрии. У пеннатных это апикальная (продольная) ось — определяющая длину, трансапикальная (поперечная) — определяющая ширину, и первальварная — определяющая высоту клетки (рис. 2). У радиальных центрических различают диаметр и высоту клетки (первальварная ось). У полярных центрических число плоскостей симметрии зависит от видохарактерного строения клетки. Детальное описание морфологии клеток диатомовых и используемой для этого терминологии можно найти в литературе (Round *et al.* 1990; Cox, 1996; Hasle, Syvertsen 1997; Гогорев и др., 2018).

Специфическое устройство панциря обуславливает способ его построения при вегетативном делении клеток. По мере прохождения клеточного цикла в клетке, готовящейся к делению, достраиваются новые ободки гипоцингулюма. Количество ободков эпицингулюма, доставшееся в качестве эпитеки от родительской клетки, остается при этом неизменным. Клетка увеличивается в объеме.

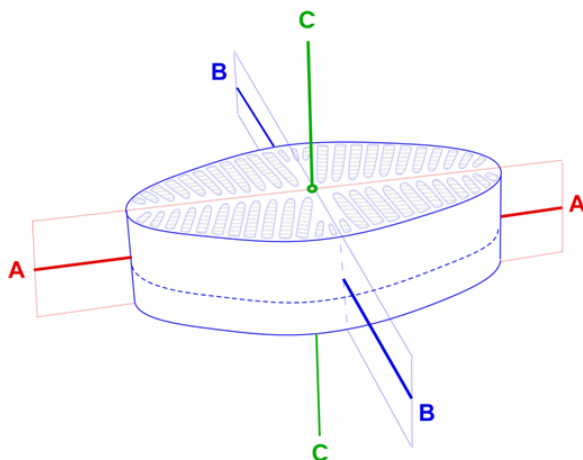


Рисунок 2 — Оси и плоскости симметрии: AA — апикальная, BB — трансапикальная, CC — первальварная, определяющие соответственно длину, ширину и высоту клетки у пеннатных диатомей. У радиальных центрических определяется диаметр и высота клетки.

ме, растягиваясь вдоль перивальварной оси. Осуществляется митотическое деление ядра, и начинают откладываться две молодые створки. Характерно то, что всякая новая створка формируется внутри уже существующей, и является, таким образом, гипотекой (рис. 3).

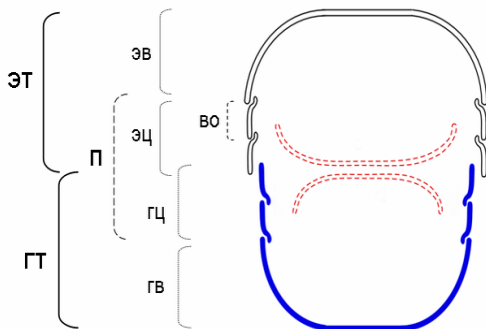


Рисунок 3 — Схематический разрез панциря клетки диатомовой водоросли, готовящейся к делению. Внутри панциря формируются гиповальвы дочерних клеток. Обозначения те же, что на рис. 1.

Две дочерние клетки оказываются слегка различающимися: одна имеет такой же размер, как и родительская клетка, а вторая по длине или диаметру меньше приблизительно на удвоенную толщину панциря в поясковой зоне. Самая крупная, инициальная клетка клона какое-то время, очевидно, может сохраняться в популяции, но рано или поздно она будет элиминирована ввиду выедания, захоронения в осадках и иных причин. В популяции появляются все меньшие и меньшие клетки. Со временем средний размер клеток в популяции уменьшается, а диапазон размеров (ширина распределения размеров по частоте встречаемости) увеличивается (рис. 4). В идеальных условиях, если бы все клетки в популяции сохранялись, диапазон размеров увеличивался бы непрерывно, на самом деле, в природных популяциях мы этого не наблюдаем. Клетки постоянно элиминируются из популяции в силу разных причин (выедание, осаждение и захоронение, гибель и проч.). На смену им появляются новые клетки благодаря непрерывающемуся вегетативному делению. Вероятность исчезновения клеток из популяции может зависеть от их размера вследствие неравномерного выедания или скорости осаждения мелких и крупных клеток (Davey, 1986). Темпы деления мелких и крупных клеток также могут различаться (Banse, 1976; Costello, Chisholm, 1981; von Dassow *et al.*, 2006). Однако, в то время как крупные клетки исчезают из популяции безвозвратно, мелкие могут быть получены из более крупных. Поэтому в вегетативно размножающихся популяциях, вследствие описанного выше способа построения панциря и естественной элиминации клеток, наблюдается постепенный сдвиг распределения в сторону более мелких размеров (Mann, 1988, 2011).

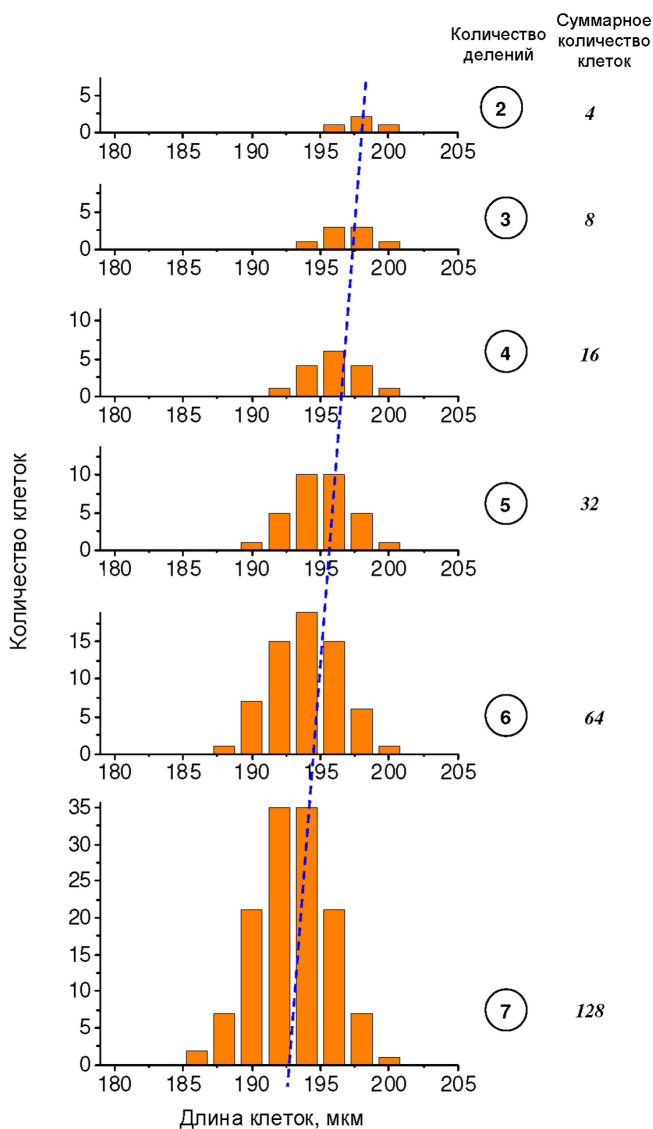


Рисунок 4 — Изменение числа и размера клеток в гипотетической популяции за семь раундов деления. Пунктирной линией показано изменение среднего размера.

Постоянное уменьшение размеров клеток рано или поздно могло бы привести популяцию к полному исчезновению. Однако в большинстве случаев диатомовые избегают подобной участи, и для этого у них существует несколько путей. У небольшого числа видов — в качестве примера можно привести *Asterionella formosa* Hassall и хорошо известную во многих лабораториях водоросль *Phaeodactylum tricornutum* Bohlin — размер клеток в популяции практически не изменяется, либо колеблется возле некоторого значения (Geitler, 1932; Drebes, 1977; Давидович, 2005б; Rose, Cox, 2013). Возможно, именно эта особенность,

позволяющая сохраняться в культуре длительное время, предопределила широкое использование *P. tricornutum* во многих лабораториях мира в качестве модельного вида, представляющего диатомовые водоросли. Надо сказать, что в отношении изучения жизненных циклов такой выбор вряд ли можно признать удачным. Способностью поддерживать размеры постоянными обладают сравнительно небольшое число видов, и их надо рассматривать скорее как исключения из общего правила. Причина неизменности размеров у этих видов кроется, судя по всему, в устройстве панциря, и вероятной относительной эластичности поясковой зоны, что позволяет сформировать гипотеку равную по размеру эпитеке.

Второй путь, реализованный у немногих диатомей — вегетативное укрупнение клеток (Gallagher, 1983; Ribier *et al.*, 1988; Nagai *et al.*, 1995; Cherpunov *et al.*, 2004). При вегетативном укрупнении протопласт клетки высвобождается из панциря, выходит наружу и увеличивается в размерах на несколько десятков процентов. Затем вокруг протопласта формируется новый панцирь. Обычно он неправильной формы, нетипичной для данного вида.

Самым обычным, широко распространенным и характерным для подавляющего большинства диатомовых является третий путь, связанный с половым воспроизведением и аукоспорообразованием. При стечении благоприятных условий, как внутренних (определенная фаза жизненного цикла, должный физиологический статус клеток), так и внешних (благоприятные условия солености, освещения, температуры, химического состава среды, если требуется, наличие полового партнера, и проч.) в популяции происходит половое воспроизведение. Гаметы, сформировавшиеся в результате мейоза, сливаются, образуются зиготы. Зиготы диатомовых лишены жесткой оболочки и способны "прорасти". Этот условный термин характеризует превращение зиготы в клетку, которая называется аукоспорой. Аукоспоры известны только у диатомовых. Они способны к быстрому увеличению размеров, напоминающему "раздувание", у большинства центральных оно происходит более или менее равномерно во все стороны, у пенистых исключительно биполярно. Биполярное удлинение аукоспор объясняется формированием в процессе роста так называемого перизониума — своего рода экзоскелета, состоящего из системы кремниевых колец и полос, который и определяет форму удлиняющейся клетки. Аукоспоры растут быстро, увеличиваясь в разы за несколько часов. Судя по некоторым данным, наличие освещения не является критичным для роста аукоспор (Davidovich, 1998). По-видимому, рост аукоспоры происходит за счет увеличения в размерах центральной вакуоли, занимающей иногда больше половины объема клетки (Hoops, Floid, 1979). Можно предположить, что вакуоли увеличиваются благодаря возрастанию осмотического давления при расщеплении высокомолекулярных полимерных соединений (например, полисахаридов) на более короткие цепочки и мономеры. Отвечающие за это ферментативные реакции теоретически не требуют существенных запасов энергии и не связаны непосредственно с фотосинтезом. Впрочем, некоторые затраты энергии неизбежны, например, при построении оболочек аукоспоры. По достижении максимального видоспецифического размера, заданного, вероятно, генетически (о механизме контроля пока ничего неизвестно), аукоспора прекращает дальнейший рост, и внутри нее начинает

формироваться так называемая инициальная клетка — первая клетка нового клона новой генерации клонов. Вначале откладывается эпитека. Затем после ацитокинетического митоза — гипотека. Эпитека и гипотека инициальной клетки могут заметно отличаться по своей форме от тех нормальных тек, которые будут наблюдаться в последующем у всех клеток клона, которые, как правило, и оказываются в поле зрения диатомологов, зачастую никогда в своей практике не наблюдавших начальные стадии онтогенеза.

Жизненный цикл диатомовых диплоидических, такой же, как у позвоночных животных, некоторых грибов, некоторых желто-зеленых водорослей и некоторых бурых водорослей (Beukeboom, Perrin, 2014). Описывая изменение пloidности, диатомовых можно охарактеризовать как диплоидных гапобионтов (рис. 5), это означает, что в жизненном цикле у них одно из состояний (диплоидное) заметно превалирует над другим (гаплоидным). В диплоидном состоянии, осуществляя митотические деления, водоросли находятся от нескольких месяцев до нескольких лет, прежде чем достигнут репродуктивной фазы жизненного цикла (Mann, 1988, 2011; Pouličková, Mann, 2019). Редукционное деление (мейоз) происходит в процессе полового воспроизведения и приводит к формированию гамет. Слияние гамет, в свою очередь, ведет к восстановлению диплоидного состояния. Таким образом, уменьшение числа хромосом у диатомовых непосредственно предшествует образованию гамет, в то время как у ряда других водорослей оно происходит немедленно после оплодотворения.

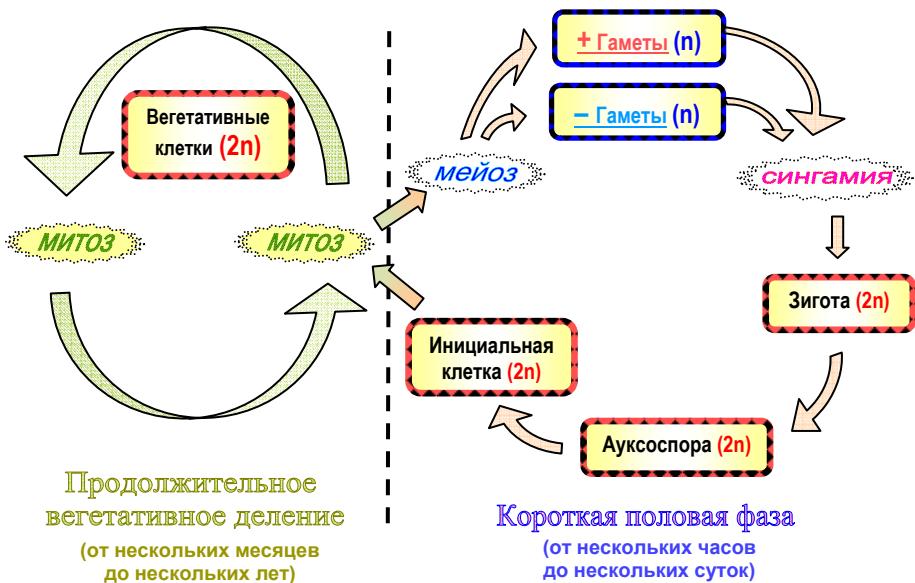


Рисунок 5 — У диатомовых водорослей диплоидный гапобиотический жизненный цикл, в нём присутствует продолжительный этап вегетативного размножения (в диплоидном состоянии) и короткий генеративный этап, когда в процессе мейоза, происходящего в конечной фазе гаметогенеза, формируются гаплоидные гаметы.

Еще одно важное свойство, которое следует отметить при изучении жизненных циклов — изменение формы клеток. У некоторых видов наблюдается в достаточной мере пропорциональное уменьшение апикального, трансапикального и первальварного размеров, что ведет к формированию уменьшенных "копий" клеток. У ряда других видов размеры в жизненном цикле изменяются непропорционально и даже разнонаправленно, в результате форма клеток существенно меняется (Cox, 1996). В качестве примера можно привести *Haslea ostrearia* (Gaillon) Simonsen, у которой уменьшение апикального размера сопровождается пропорциональным уменьшением трансапикального размера, и *H. karadagensis* Davidovich, Gastineau et Mouget, у которой при уменьшении апикальной длины трансапикальный размер (ширина) клеток, напротив, слегка увеличивается. Клетки *H. karadagensis* в конце жизненного цикла выглядят относительно более широкими. У некоторых видов в течение жизненного цикла при уменьшении апикального может увеличиваться первальварный размер, причем очень существенно, как, например, у *Dimeregramma* sp. (рис. 6). Очевидно, достигается это за счет формирования дополнительных вставочных ободков. Биологический смысл такого изменения размеров может состоять в том, чтобы при неизбежном уменьшении длины как можно дольше сохранять неизменным или уменьшить скорость изменения объема протопласта клеток. Благодаря этому жизненный цикл не будет слишком коротким, и каждый конкретный клон в таком случае получит возможность увеличить свою численность и "растянуть" генеративный период на более продолжительный срок, что повысит шанс оставить потомство (например, при необходимости встречи половых партнеров). Эта гипотеза обсуждалась исчерпывающе (Mann, 1988). Одним из основополагающих элементов дискуссии было представление о продолжительности жизненного цикла. У диатомовых "цена" или "стоимость" полового воспроизведения достаточно высока (Lewis, 1983, 1984), т.к. при воспроизведении родительские клетки перестают существовать, количество дочерних клеток новой генерации равно, а у некоторых видов вдвое меньше количества родительских клеток, участвующих в вос-



Рисунок 6 — Изменение апикального (а) и первальварного (б) размеров в жизненном цикле существенно видоизменяет форму клеток *Dimeregramma* sp. Масштаб 20 мкм.

произведении. Очевидно, что в таком случае использование ресурса (родительских клеток) не может быть расточительным. Логически, и по-видимому, биологически оправдано накопление достаточного количества клеток в популяции (что происходит за счет вегетативного деления) для участия их в последующем процессе полового воспроизведения. В. Льюис (Lewis, 1984) предположил поэтому, что у диатомовых цикл редукции-восстановления размеров выполняет роль "часового механизма", который препятствует преждевременному наступлению генеративной фазы. Этот механизм позволяет диатомовым отсрочить наступление генеративной фазы в интервале большем, чем годовой цикл, и таким образом "дождаться" благоприятных условий освещения, температуры, обеспеченности биогенными элементами.

Использование характеристик длины и ширины клеток в ряде случаев может быть хорошим средством для разграничения близкородственных трудно идентифицируемых видов (рис. 7). При этом важно подчеркнуть, что различия становятся особенно заметными, если получены значения размеров в полном диапазоне, т.е. для всего жизненного цикла. При этом анализ различий будет еще более эффективным, если применить методы многомерной статистики, такие как кластерный анализ, анализ главных компонент, дискриминантный анализ (Дубровская, Князев, 2011; Давидович, Полякова, 2021), допускающие помимо длины и ширины клеток использование иных биометрических характеристик, например, показателей формы (Rosin, 2000; Vixby, Zeek, 2010; Aktaş, Žunić, 2011), длины перекрытия клеток в колониях (род *Pseudo-nitzschia* H. Peragallo) и прочее. Не углубляясь в обсуждение достоинств и недостатков, отметим, что мощнейшими средствами для дифференциации не только видов, но даже отдельных штаммов располагают методы геометрической морфометрии (Beszteri *et al.*, 2005; Hicks *et al.*, 2006; Fránková *et al.*, 2009; Veselá *et al.*, 2009).

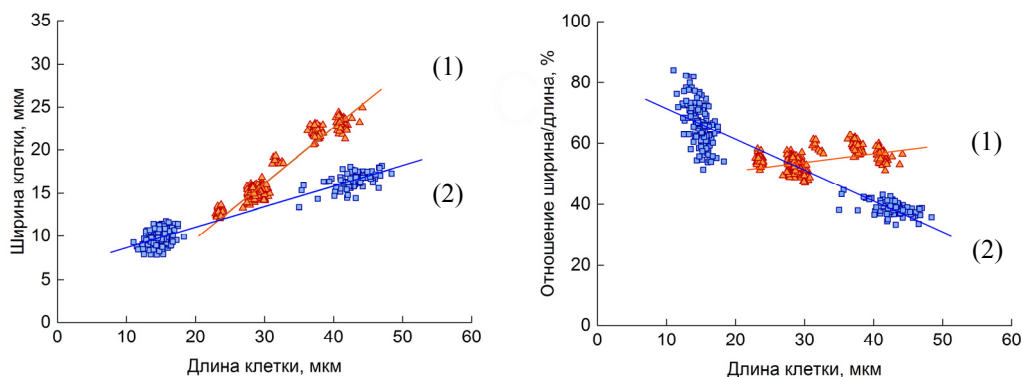


Рисунок 7 — Параметры длины и ширины клеток, значения которых известны для всего жизненного цикла, позволяют разграничить близкородственные виды рода *Schizostauron* Grunow. (1) — *Schizostauron* sp. 1, Красное море, Саудовская Аравия; (2) — *Schizostauron* sp. 2, архипелаг Базаруто (Bazaruto), африканское побережье Индийского океана.

1.2. Кардинальные пункты

У диатомовых водорослей переход от вегетативной к генеративной фазе жизненного цикла является размерно-зависимым. Половое воспроизведение невозможно вызвать никаким способом, если апикальный размер клеток (у пеннатных) или диаметр (у центрических) выше некоторого критического порога. Этот факт установил и наиболее полно исследовал в природных популяциях и в клоновых культурах Л. Гайтлер (Geitler, 1932, 1935). Пороговое значение, по достижении которого в жизненном цикле клетки становятся сексуально индуцибельными, Гайтлер назвал "кардинальным пунктом" (Geitler, 1932, 1968), и по его данным критический порог составляет 30–40 % от максимального видоспецифического размера. Анализ, выполненный на большем материале (Davidovich, 2001; новые неопубликованные данные), показывает, что эта критическая граница может лежать в пределах от 30 до 75 % максимального характерного для вида размера, однако, примерно у половины из 70 с лишним исследованных видов критическая граница попадает в очень узкий диапазон от 45 до 55 %, а общая тенденция определяет критическую границу на уровне 50 %.

Достижение кардинального пункта не означает, что все клетки немедленно вступят в половой процесс — для этого необходимо благоприятное стечение всех прочих обстоятельств — поэтому многие клетки продолжают делиться вегетативно, соответственно уменьшаясь в размерах. Некоторые клетки в популяции так и не перейдут к митозу, и, достигнув минимальных размеров, несовместимых с дальнейшим существованием, погибнут. Если потенциальная способность к половому воспроизведению сохраняется до предельного измельчения, говорят об "открытом" снизу диапазоне размеров, благоприятных для полового воспроизведения (Geitler, 1932; Рошин, 1994; Cherpurnov *et al.*, 2004; Kaczmarska *et al.*, 2013). У ряда видов наблюдается также нижняя критическая граница размеров, переходя которую они теряют способность к половому воспроизведению, хотя еще продолжают некоторое время делиться митотически. В таком случае сексуальный диапазон считается "закрытым".

Следует обратить внимание на то, что верхняя граница диапазона аукоспорообразования у отдельных видов довольно подвижна и может существенно изменяться в зависимости от условий роста, прежде всего, от продолжительности фотопериода (времени года), как, например, у *Achnanthes longipes* C. Agardh (Рошин, 1984).

Помимо границы перехода из дорепродуктивной в репродуктивную фазу в жизненном цикле диатомовых можно выделить еще несколько кардинальных пунктов (Amato *et al.*, 2010), прежде всего, это максимальный размер, который может встретиться у клеток данного вида. Этот размер определяется с одной стороны условиями, в которых формировались аукоспоры, а с другой стороны генетическим потенциалом конкретного вида. Размер наибольшей из когда либо встретившихся инициальных клеток будет представлять собой максимальный видоспецифический размер. Размер всех остальных инициальных клеток в большей или меньшей мере близок к нему. Принято считать, что все гаметангии, независимо от своего размера, способны порождать инициальные клетки макси-

мального для данного вида размера или, по крайней мере, очень близкого к нему (Round *et al.*, 1990). В ряде случаев это утверждение хорошо согласуется с полученными данными (рис. 8А). Можно обратить внимание на то, что коэффициент восстановления размеров для мелких и крупных гаметангиев при этом оказывается существенно различным. Вместе с тем, у некоторых видов обнаружена прямопропорциональная зависимость между размерами гаметангиальных и инициальных клеток (Рощин, 1973; Давидович, 1994; Edlund, Vixby, 2001). Мелкие гаметангии не в состоянии породить клетки максимального размера (рис. 8Б). Это приводит к тому, что диапазон размеров клеток, сформировавшихся при аукоспороброобразовании, оказывается достаточно широким (Давидович, 1994). На то, что у центрических диатомей аукоспоры, образованные клетками разного диаметра, обнаруживают большую изменчивость в размерах, указывал Ф. Гросс (Gross, 1937).

Наличие или отсутствие зависимости размера дочерних клеток от размера родительских клеток существенным образом сказывается на потенциальной продолжительности жизненной истории клонов. В случае отсутствия указанной зависимости диапазон размеров формирующихся инициальных клеток будет очень узким, и как следствие, все появившиеся клоны будут иметь равную потенциальную продолжительность жизненного цикла. Напротив, у видов с явно выраженной зависимостью диапазон варьирования длины сформировавшихся при половом воспроизведении инициальных клеток будет довольно широким, его никак нельзя назвать кардинальным пунктом, при этом будет наблюдаться неравная продолжительность жизненной истории клонов, полученных от разно-размерных родителей.

К критическим размерам относят также размер наименьших у данного вида гаметангиальных клеток. Иногда он совпадает с еще одним кардинальным пунктом жизненного цикла — наименьшим размером, при котором клетки остаются живыми. Однако, у многих видов способность воспроизводиться теряется раньше, чем клетки достигнут минимального размера.

Необходимо отметить, что, к сожалению, исчерпывающие данные о характерных размерах, отражающих все этапы жизненного цикла, доступны для крайне ограниченного числа видов. В большинстве диагнозов видов отсутствуют сведения о кардинальных пунктах жизненного цикла (размерах инициальных клеток, границе перехода в репродуктивную фазу), хотя, по сути, именно они являются одними из наиболее значимых видовых характеристик.

1.3. Фазы жизненного цикла

Диапазоны размеров клеток, характерные для вида, широко используются, в частности, в таксономических целях, в гидробиологических исследованиях при расчетах биомассы, построении размерно-возрастной структуры популяции. Наш опыт изучения изменения размеров клеток в жизненном цикле показывает, что в подавляющем большинстве случаев указанные в литературе диапазоны размеров клеток оказываются существенно зауженными. Например, у такого важного с экологической точки зрения вида, как *Pseudo-nitzschia multiseries* (Hasle)

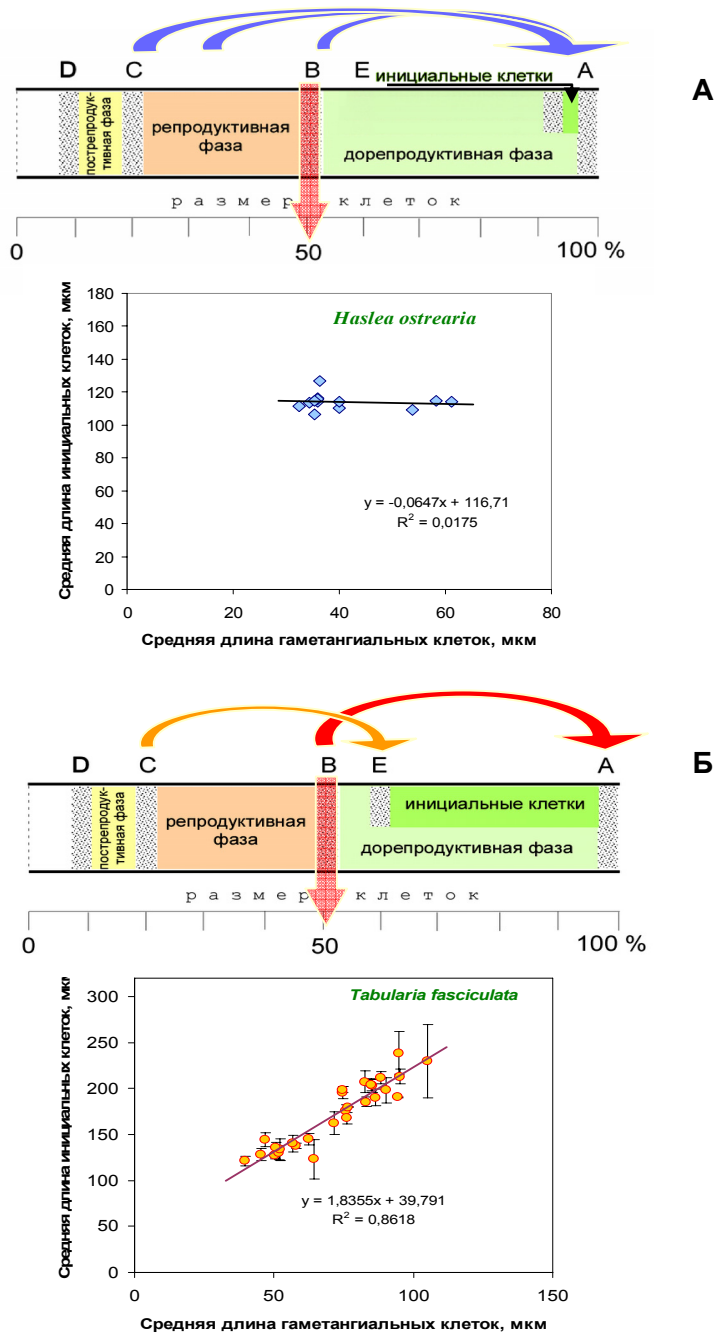


Рисунок 8 — Зависимость длины инициальных клеток от длины родительских клеток у *Haslea ostrearia* (А) и *Tabularia fasciculata* (Б) и соответствующие диаграммы жизненного цикла. А, В, С, D, Е — кардинальные пункты жизненного цикла.

Hasle длина клеток, согласно литературным данным (Hasle *et al.*, 1996), изменяется в диапазоне 68–140 мкм. Благодаря содержанию вида в культуре и изучению полового воспроизведения, приводящего к формированию инициальных клеток, нам удалось расширить этот диапазон сначала до 43–170 мкм (Davidovich, Bates, 1998a, 1998b), а затем до 28–190 мкм (Bates, Davidovich, 2002), т.е. более чем в два раза. Аналогичная ситуация характерна для всех изученных нами видов: указанный в диагнозе диапазон размеров в большей или меньшей степени оказывался недооцененным. Причина этого кроется, очевидно, в том, что, работая с природными популяциями, авторы не имеют возможности проследить за изменением размеров в полном диапазоне, а находки инициальных клеток в природных популяциях вообще редки. Хотя, надо отметить, случаи массовой аукоспорудии также регистрировались (например, Holtermann *et al.*, 2010; Sarno *et al.*, 2010; Nesterovich, 2012), но таких случаев немного.

Анализ полученных нами данных (рис. 9) и сведения, почерпнутые из литературы позволили выявить некоторые общие закономерности изменения размеров клеток при прохождении соответствующих фаз жизненного цикла. Так в жизненном цикле апикальный размер (у центральных — диаметр) изменяется в два и более раз (Gross, 1937). Более чем 10-кратное изменение длины клеток было отмечено нами у *Nitzschia longissima* (Brébisson ex Kützing) Grunow и *N. rectilonga* Takano, 40-кратное у *Ulnaria ulna* (Nitzsch) P. Compère, 58-кратное у *Tabularia tabulata* (C. A. Agardh) Snoeijs. У большинства видов вступление в генеративную фазу, как уже выше отмечалось, происходит при достижении 50 % от максимального видоспецифического размера. Тем самым подчеркивается факт, не всегда принимаемый во внимание диатомологами, особенно теми, кто занимается таксономией диатомовых: полный диапазон размеров клеток должен быть таким, чтобы крайние значения различались, как минимум вдвое. В противном случае, отрицается вышеуказанная закономерность, и диатомовым "не оставляют шансов" вступить в репродуктивную фазу жизненного цикла. Диапазоны размеров, верхняя и нижняя границы которых, отличаются меньше, чем в два раза, следует признать зауженными, а виды, для которых описаны такие диапазоны, недоисследованными.

Диапазоны размеров гаметангиальных клеток довольно широки и могут охватывать до половины общего диапазона размеров, характерных для вида, но обычно несколько меньше (30–40 % всего диапазона). Дискуссионным оказался вопрос о том, насколько переменны размеры инициальных клеток (Davidovich, 1994; Edlund, Stoermer, 1997; Davidovich, 2001b; Edlund, Bixby, 2001). Если размеры инициальных клеток находятся в узком диапазоне, как это предполагал Л. Гайтлер (Geitler, 1932b, 1935), то их действительно можно рассматривать в качестве кардинального пункта, который может служить дополнительной видовой характеристикой. Компиляция собственных и литературных данных (см. приложение, таблица П.1) показывает, что в среднем для 63 изученных таксонов гаметангиальные клетки покрывают 33 %, а инициальные клетки даже более одной трети (36 %) общего диапазона размеров. У ряда видов диапазон размеров инициальных клеток охватывает до половины всего диапазона размеров и даже более. В последнем случае мы сталкиваемся с еще одним интересным явлением.

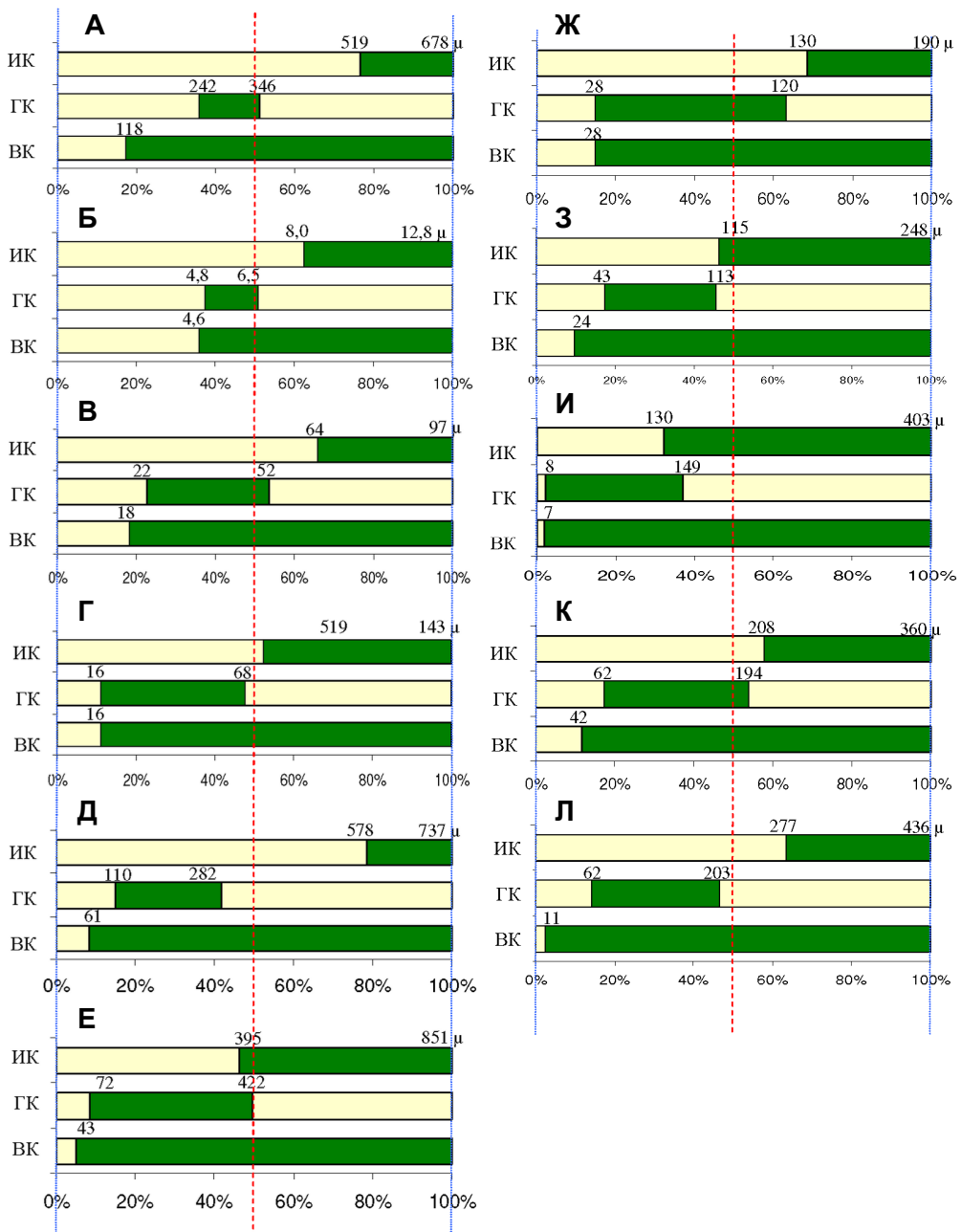


Рисунок 9 — Диаграммы, отображающие размеры клеток диатомовых водорослей в соответствующих фазах жизненного цикла. ИК – инициальные клетки, ГК – гаметангиальные клетки, ВК – вегетативные клетки. По оси абсцисс указан размер клеток в микрометрах (μ) и процентах. (А) – *Ardissonea crystallina*, (Б) – *Dimeregramma* sp., (В) – *Haslea karadagensis*, (Г) – *Haslea ostrearia*, (Д) – *Nitzschia longissima*, (Е) – *Nitzschia rectilonga*, (Ж) – *Pseudo-nitzschia multiseries*, (З) – *Tabularia fasciculata*, (И) – *Tabularia tabulata*, (К) – *Ulnaria acus*, (Л) – *Ulnaria ulna*.

Если размер сформировавшихся инициальных клеток оказывается меньше критической границы, разделяющей вегетативную и генеративную фазы жизненного цикла, то такие клетки сразу, без периода вегетативного роста, способны вступать в половой процесс. В результате можно наблюдать так называемое двухэтапное аукусспорообразование (Кустенко, 1978; Рошин, 1984, 1994). Разумеется, при столь широком варьировании размер конкретной инициальной клетки не может служить надежным диагностическим признаком.

1.4. Продолжительность жизненного цикла

Для более, чем десяти видов мы определили скорость уменьшения размеров клеток в стандартных лабораторных условиях содержания: квазипостоянная температура 20 ± 2 °C в помещении с естественным освещением со стороны северного окна, модифицированная среда ESAW для морских видов и среда Dm для пресноводных, еженедельные пересевы (в ряде случаев пересевы осуществлялись с десятидневным и двухнедельным интервалами). Было установлено, что в течение года, несмотря на то, что условия освещения менялись, скорость уменьшения размеров оставалась относительно постоянной, своей для каждого конкретного вида, благодаря чему оказалось возможным аппроксимировать зависимость изменения длины клеток от времени линейным уравнением и рассчитать среднюю скорость уменьшения размеров (табл. 2). Скорость уменьшения размеров в абсолютном выражении существенно зависит от видовой принадлежности. Наибольшей она оказалась у крупноклеточных видов, с "массивным" панцирем, таких, как *Nitzschia longissima*, *N. rectilonga* или *Ardissonaea crystallina* (C. Agardh) Grunow. У самой мелкоклеточной из исследованных диатомей, *Dimeregramma* sp. скорость уменьшения размеров в абсолютных значениях была в 30 раз меньше по сравнению с *N. longissima*. Однако, если рассчитать относительную скорость уменьшения, то получим совсем другую картину. Наибольшей оказалась скорость уменьшения размеров у *Dimeregramma* sp., ежемесячно размер клеток этого вида убывал на 4,0 % от общего диапазона размеров, в то время как, например, у *N. rectilonga* всего на 1,1 %. В результате жизненная история у *N. rectilonga* оказывается самой продолжительной, а у *Dimeregramma* sp. самой короткой, соответственно 89 и 25 месяцев. Разумеется, полученные значения нельзя в полной мере отнести к природным популяциям, однако они дают весьма любопытную картину в оценочном и сравнительном планах. Так, продолжительность жизненной истории у изученных видов составляет от двух до семи с половиной лет, в среднем 4,9 года, в то время как для достижения генеративной фазы в жизненном цикле должно пройти от 1,3 до 3,9 лет, в среднем 2,9 года. Как видим, при очень больших различиях в максимальных размерах клеток (по этому показателю виды различались в 80 раз), абсолютной скорости уменьшения размеров (различие 32-х кратное), относительной скорости уменьшения размеров (различались в 3,6 раза), продолжительность дорепродуктивной фазы оказалась наиболее выровненной — всего трехкратное различие между видами.

Таблица 2 — Скорость уменьшения апикального размера клеток и расчетная продолжительность фаз жизненного цикла некоторых видов диатомовых при содержании в культуре в стандартных условиях^{а)}

Вид	Количество исследованных клонов	Средняя скорость уменьшения размеров и ошибка среднего, мкм/месяц	Известный диапазон размеров, мкм	Максимальный размер гаметаггев, мкм	Средняя скорость уменьшения размеров по отношению к общему диапазону размеров, % месяц ⁻¹	Расчетная продолжительность всей жизни, лет	Расчетная продолжительность дорепродуктивной (вегетативной) фазы, лет
<i>Ardissona crystallina</i>	11	8,6 ± 0,3	118–678	346	1,5	5,4	3,2
<i>Asterionella formosa</i>	10	0,4 ± 0,2	8–42	нд. ^{б)}	1,1	нд	нд
<i>Dimeregramma sp.</i>	3	0,4 ± 0,04	3,2–12,8	5,3	4,0	2,1	1,6
<i>Haslea karadagensis</i>	13	2,9 ± 0,4	18–97	52	3,6	2,3	1,3
<i>H. ostrearia</i>	35	2,0 ± 0,2	16–143	68	1,6	5,3	3,1
<i>Nitzschia longissima</i>	11	11,7 ± 1,2	61–737	307	1,7	4,8	3,1
<i>N. rectilonga</i>	11	9,1 ± 0,7	43–851	422	1,1	7,4	3,9
<i>Tabularia fasciculata</i>	2	3,3 ± 0,2	24–248	113	1,5	5,6	3,4
<i>T. tabulata</i>	8	6,1 ± 1,6	7–403	149	1,5	5,4	3,5
<i>Ulnaria acus</i>	5	5,7 ± 1,1	42–360	194	1,8	4,6	2,4
<i>U. ulna</i>	32	5,5 ± 0,8	11–436	203	1,3	6,4	3,5
Соотношение максимального и минимального значений		31,6	84,2 ^{г)}	79,6	3,6	3,5	3,0

Примечание. ^{а)} стандартные условия содержания культур в лаборатории: среда ESAW или Dm, температура 20±2°C, освещение со стороны северного окна; ^{б)} у этого вида половое воспроизведение не обнаружено; ^{в)} в среднем для всех видов; ^{г)} соотношение максимальной и минимальной ширины диапазонов

1.5. Размерно-возрастная структура популяций

Возрастная структура популяции, т.е. соотношение групп особей разного возраста, относится к числу важнейших характеристик любой популяции. С биологической точки зрения более целесообразно выражать возраст не астрономическим временем, а по степени развития организма в его индивидуальном онтогенетическом цикле. Среди надежных морфологических признаков, которые бы позволяли судить об онтогенетическом статусе диатомовых, на первом плане стоит размер клеток. Выше уже отмечалась обусловленность физиологического состояния размером клеток, благодаря чему исследователь получает в руки надежный критерий, позволяющий объективно судить об онтогенетическом возрасте любой встретившейся клетки диатомовой водоросли. Следовательно, размерная структура природных популяций диатомовых фактически соответствует их возрастной структуре.

Возрастная структура отражает такие важные процессы, как интенсивность воспроизведения, уровень смертности, скорость обновления популяции. Она тесно связана с генетическими особенностями образующих популяцию поколений и с особенностями конкретных условий развития отдельных поколений. Поколение (генерация) — понятие генетическое и по сути связанное с половым воспроизведением. Именно в процессе полового воспроизведения происходит кардинальное изменение генетической информации, приводящее к разнообразию потомков, и создается широкое поле для действия естественного отбора.

Для того, чтобы понять, каким образом с точки зрения теории жизненного цикла можно проанализировать размерное распределение клеток, наблюдаемое в природной популяции диатомовых, приведем конкретный пример. На рис. 10 представлены распределения размеров клеток *Achnanthes longipes* по частоте встречаемости в природной популяции для двух периодов наблюдений. Для этого вида известны критические границы жизненного цикла — максимальный размер клеток и граница (кардинальный пункт) перехода из дорепродуктивной в репродуктивную фазу жизненного цикла (Рошин, 1984). Благодаря знанию этих границ можно утверждать, что если в феврале 1999 года значительная часть популяции находилась в дорепродуктивной фазе, то в апреле следующего года эффективная численность оказалась принципиально иной — большая часть популяции в этот момент была готова к аукоспоруляции. При этом, несмотря на достаточно большой объем выборок, в обоих случаях клеток наибольшего размера, соответствующего самым крупным инициальным клеткам (170 мкм согласно А. М. Рошину), в популяции не обнаружено. Вместе с тем, надо учесть тот факт, что в жизненном цикле *A. longipes* наблюдаются два этапа аукоспорообразования, разделенных периодом вегетативного роста (Рошин, 1984). Во втором участвуют родительские клетки очень маленьких размеров (меньше 25–30 мкм), их потомки не длиннее 140 мкм, но обычно значительно короче. Отчасти этот факт затрудняет интерпретацию данных, однако, если учесть, что в популяции не встречались клетки короче 30 мкм, можно утверждать, что в указанные периоды наблюдений массовой аукоспоруляции не происходило. Случаи, когда в популяциях присутствует несколько размерных групп, и по этой причине

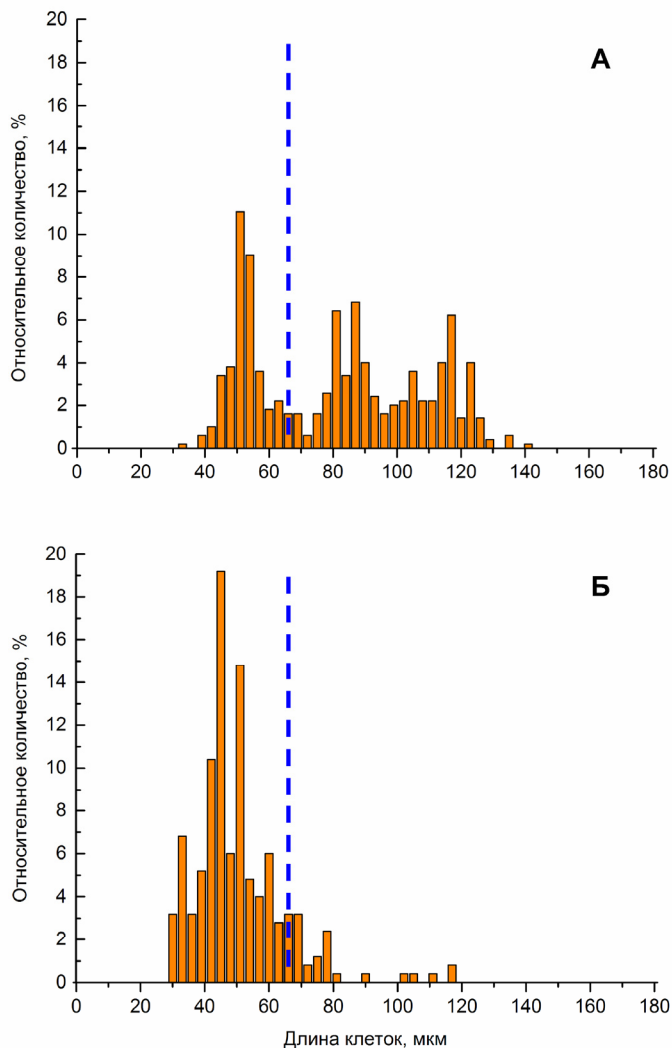


Рисунок 10 — Размерное распределение клеток в популяции *Achnanthes longipes* в прибрежной зоне Карадага 18.02.1999 (А, измерено $N = 498$ клеток) и 19.04.2000 (Б, $N = 250$). Эффективная доля популяции равнялась 36 и 86% соответственно. Пунктирной линией обозначена граница перехода из дорепродуктивной в репродуктивную фазу, она соответствует в это время года длине клеток порядка 65 мкм.

наблюдается полимодальное распределение, нередко. При этом может доминировать только одна размерно-возрастная группа (рис. 11). Объяснить, почему преимущественное развитие получают клетки какого-то определенного размера, пока не удается.

Имеются веские основания для предположения о том, что каждый пик мультимодального распределения соответствует когорте клеток, появившихся в

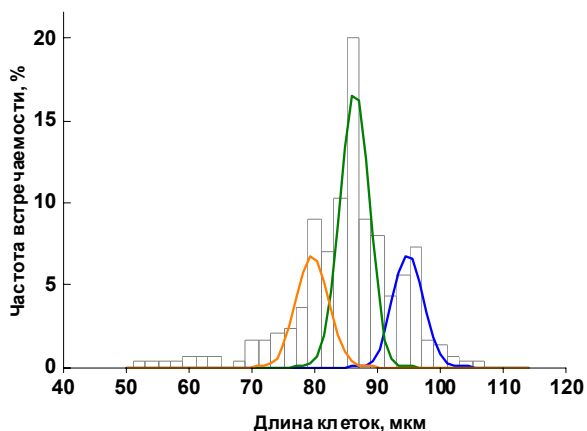


Рисунок 11 — Гистограмма распределения длины клеток *Pseudo-nitzschia calliantha* по частоте встречаемости в прибрежной зоне Карадага 11.09.1999 г, $N=300$.

свое время вследствие полового воспроизведения (Mann, 1988, 2011). Особенно ярко это проявляется у тех видов, для которых типична синхронная сексуальность. Как известно, виды диатомовых более или менее четко различаются по степени синхронности воспроизведения в естественных условиях (Edlund, Stoermer, 1997). У видов с синхронной сексуальностью период полового воспроизведения в популяции ограничен обычно несколькими днями или неделями, вслед за ним наступает продолжительный период (от нескольких месяцев до нескольких лет), когда клетки делятся исключительно вегетативным способом. Случаи краткосрочного массового полового воспроизведения наблюдались в популяциях как морских, *Corethron criophilum* Castracane (Crawford 1995), так и пресноводных, *Stephanodiscus* sp. (Jewson, 1992), диатомей. Следует, однако, отметить, что случаи массовой аукоспорляции в природных популяциях хотя и отмечались, но чрезвычайно редки. В таких ситуациях существенную роль играет большая эффективная численность популяции, позволяющая значительной части клеток запустить программу половой репродукции. К этому следует добавить, что синхронность воспроизведения может быть как периодической, обусловленной сменой сезонных факторов (Jewson, 1992), так и непериодической, например, связанной с апвеллингами, изменениями солености и тому подобными явлениями. У "асинхронных" видов, напротив, аукоспорляция растянута на длительный период, иногда на весь год; при этом в каждый конкретный момент весьма незначительная часть популяции участвует в половом воспроизведении. У тех видов, у которых успех полового воспроизведения зависит от численности клеток, аукоспорообразование происходит в период массового развития водоросли, и продолжается обычно не более одной-двух недель (Sarno *et al.*, 2010). Даже у синхронно воспроизводящихся видов количество клеток, вступивших в половой процесс, в природных популяциях обычно не превышает 1 % (Jewson, 1992), редко доходя до 10–15 % (Sarno *et al.*, 2010) и более (Holtermann *et al.*, 2010).

Имеется ряд причин, объясняющих редкие случаи обнаружения полового воспроизведения в природных популяциях (Mann, 1988). Прежде всего, отметим, что к половому процессу клетки оказываются способными по достижении критических размеров, на что могут потребоваться месяцы и даже годы существования в дорепродуктивной фазе. Для вступления в половой процесс необходимо, помимо всего прочего, благоприятное стечение внешних факторов (фото-период, уровень освещенности, температура, соленость и проч.), наличие полового партнера, если этого требует схема воспроизведения. Это заметно ограничивает "окно" возможностей. Митотический цикл в отличие от мейоза и последующего ауксоспорообразования, заканчивающегося формированием инициальной клетки, в два–четыре раза короче по продолжительности. Половое воспроизведение, от подготовительных этапов до формирования инициальных клеток, занимает сутки–трое. За это время клетки, не участвующие в половом воспроизведении, но делящиеся один раз в сутки, успевают нарастить численность в два–восемь раз. При половом воспроизведении численность клеток не возрастает, а у многих центрических и некоторых пениатных даже убывает — родительские клетки порождают только одну инициальную клетку. Половые клетки, в отличие от вегетативно делящихся, высвободившись из панциря, существуют недолго и легко разрушаются, поэтому в пробах редко сохраняются, а сам процесс полового воспроизведения в неблагоприятных условиях (в частности, в пробах) не осуществляется. В итоге вероятность обнаружения половых клеток в природных популяциях оказывается очень низкой. Однако о произошедшем воспроизведении можно судить по появлению в популяции крупных клеток, соответствующих своими размерами инициальным и первым постинициальным. Но и в этом случае лишь при измерении в пробах из природных популяций количества клеток, которое превышает несколько сот или даже тысячу, удастся встретить одну-две клетки с размерами, соответствующими или близкими к максимальному видоспецифическому (Gastineau *et al.*, 2012). Таким образом, постоянный мониторинг размерного распределения клеток в природных популяциях дает ценную информацию, которая позволяет, в частности, судить о готовности популяции к половому воспроизведению и отмечать случаи уже состоявшегося воспроизведения.

Завершая данный раздел, хотелось бы обратить внимание на то, что выполнить анализ распределения размеров клеток в природных популяциях можно только при наличии данных о кардинальных пунктах жизненного цикла. Установить последние удастся в лабораторных условиях, экспериментируя с культурами; их трудно получить, наблюдая за природными популяциями.

ГЛАВА 2. ПРОЯВЛЕНИЕ ПОЛА

2.1. Явление пола в природе и его биологическое значение

Одним из ключевых понятий в биологии является понятие вида. Классическая формулировка, согласно которой "виды — это группы фактически или потенциально скрещивающихся естественных популяций, которые репродуктивно изолированы от других таких же групп" (Майр, 1968, с. 31), отражает биологическую концепцию вида. Мы не будем углубляться в анализ и сопоставление отдельных концепций, коих великое множество. Заинтересованный читатель может обратиться к оригинальным источникам (Amato, 2010). Здесь важно отметить, что биологическая концепция вида теоретически и практически (экспериментально) применима в большинстве случаев к диатомовым (Chernov *et al.*, 2004; Amato, 2010). Нетрудно видеть, что в формулировке Э. Майра акцент делается на двойственной биологической природе вида, а именно, его репродуктивной изоляции по отношению к чужеродным организмам с одной стороны и общности генофонда, обусловленной репродуктивной совместимостью отдельных организмов своего вида, с другой. Способность большинства эукариот воспроизводиться половым путем выходит на первый план (Goodenough, Heitman, 2014; Speijer *et al.*, 2015). Половое воспроизведение является тем ключевым процессом, который обеспечивает нескрещиваемость с представителями других видов и одновременно делает возможным внутривидовой обмен генетической информацией и ее передачу из поколения в поколение. Вид, таким образом, представляет собой генетически замкнутую, самовоспроизводящуюся в поколениях, приспособленную к конкретным экологическим условиям систему популяций организмов.

Отдельно необходимо рассматривать близкородственную гибридизацию, не упуская из виду то обстоятельство, что интеграция генофонда вида такова, что его обогащение за счет генетического материала другого вида выражается в существенной "разбалансировке" генофонда, созданного эволюционным путем по прошествии многих поколений (Шварц, 1980). В конечном итоге это ведет к снижению жизнеспособности и приспособляемости гибридных линий. Возможный эффект гетерозиса, как известно, в поколениях не закрепляется.

Способность воспроизводиться половым путем дает еще одно неоспоримое преимущество эукариотам. В процессе полового воспроизведения происходит генетическая рекомбинация. Помимо рекомбинационной изменчивости существуют и другие способы изменения генетической структуры, например, мутации, однако, именно половой процесс наилучшим образом обеспечивает в принципе безграничное обогащение вида новыми вариациями генотипов, на основе которого путем естественного отбора возникает поражающее нас разнообразие организмов (Шварц, 1980). "Рекомбинации обеспечивают популяции такой размах генотипической изменчивости, что она может на протяжении многих поколений обходиться без всякого притока генетического материала извне (т.е. мутаций или обмена генами)" (Майр, 1974, с. 119). В этом заключается один из главных биологических смыслов полового воспроизведения — важнейшего источника генотипической изменчивости в популяции (Weismann, 1902; Майр, 1968).

У эукариот механизмов определения (детерминации) пола довольно много (Beukeboom, Perrin, 2014). Не останавливаясь подробно на каждом из них, отметим только, что все они могут быть классифицированы на основании того, на каком этапе относительно момента оплодотворения определяется половая принадлежность организма. Так выделяют прогамное определение пола, которое осуществляется до оплодотворения в процессе оогенеза (как у коловраток). Сингамное определение пола происходит при оплодотворении, и пол определяется генетически (пennатные диатомовые). При эпигамном (метagamном) определении пол устанавливается после оплодотворения и зависит от факторов окружающей среды (рептилии, центрические диатомовые) или, как у ряда центрических диатомовых, от размера родительских клеток — эпигенетическое определение пола.

Несмотря на наличие различных способов и генетических механизмов детерминации пола, половое воспроизведение связано с разделением представителей вида в большинстве случаев на два пола (половых типа), отличающихся очень часто морфофункционально. Их комплементарное взаимодействие ведет к формированию потомства, которому передается генетическая информация от обоих родителей. Явление пола можно рассматривать в расширенном понимании, а именно как разделение популяции на части (обычно их две, хотя в некоторых группах организмов их может быть больше двух), несущие исключительно им присущие фрагменты генетического кода. Представители этих частей (как правило, это отдельные организмы, но могут быть, например, только клеточные ядра в случае аутомиксиса) способны объединяться (обычно в форме половых клеток) и давать потомство. Каждый потомок получает генетическую информацию в разной пропорции доставшуюся ему от родителей. Таким образом, в широком смысле явление пола — это принцип дуализма, реализованный в процессе передачи генетической информации из поколения в поколение, а также проявляющийся (не всегда) в виде морфофункционального диморфизма.

В более узком смысле явление пола трактуется исключительно как внешнее, морфологическое, а также поведенческое различие половых партнеров (Kaczmarek *et al.*, 2013). Иными словами, при такой дефиниции пола генетических различий недостаточно, половой диморфизм должен быть заметен наблюдателю "невооруженным глазом". Вместе с тем следует отметить, что если речь не идет о гермафродитизме, сочетающем в одном организме признаки обоих полов, то последние могут быть однозначно определены генетическими детерминантами.

Для видообразования принципиально важными являются два свойства живых организмов, а именно: способность приобретать новые качества (изменчивость) и способность передавать их потомству (наследственность). Материальной основой наследственности и изменчивости выступают молекулы дезоксирибонуклеиновой (рибонуклеиновой) кислоты, механизм переноса которой из поколения в поколение, а также изменение структуры — благодаря чему приобретаются новые свойства — тесно связаны с половым воспроизведением организмов. Известны два типа воспроизведения: бесполое и половое. Существенное различие между ними состоит в том, что при бесполом воспроизведении потом-

ки наследуют генетическую информацию идентичную той, которая была у их предков, а при половом воспроизведении происходит генетическая рекомбинация, кардинальным образом трансформирующая геном. Каждый потомок, хотя его наследственная информация составлена из молекул ДНК (РНК) родителей, обладает новым, не похожим ни на один другой, "генетическим пасьянсом".

У большинства эукариот при нормальном половом воспроизведении два гаплоидных генетических набора, по одному от каждого из родителей, вступают во взаимодействие, результатом которого становится диплоидный набор, представленный в потомке. Как отмечал Э. Майр (1968, с.153), "при истинном половом размножении всегда происходит слияние двух гаплоидных гамет с образованием одной диплоидной зиготы. В определенный момент между оплодотворением и образованием гаметы происходит *мейоз* — два последовательных клеточных деления, во время которых число хромосом уменьшается вдвое".

Всякое воспроизведение, при котором не происходит генетической рекомбинации, с биологической точки зрения является бесполом, причем неважно, возникает ли дочерняя особь вегетативным путем (для диатомовых — путем обычного митотического деления) или развивается из неоплодотворенной гаметы, например, у диатомовых в случае формирования гаплоидных аукоспоров (Черупнов, Росчин, 1995). Отсутствие полового воспроизведения в некоторых эволюционных линиях не исключает того, что если рассматривать его не только как процесс, облигатно сопровождающийся классическим мейозом, а распространить представления на всякое преобразование генома, связанное с участием в процессе двух дискретных его частей, принадлежащих разным родительским организмам, с обязательной рекомбинацией генов, то можно заключить, что проявление пола и наличие полового размножения носит общебиологический характер.

2.2. Проявление пола у диатомовых

У диатомовых, несмотря на то, что они являются одноклеточными организмами, феномен пола является сущностным, а половое воспроизведение в норме — облигатным этапом жизненного цикла. Вегетативно делящиеся клетки не имеют каких либо признаков, позволяющих различить их по полу. У небольшой части видов, прежде всего к ним относятся центрические диатомовые, ряд бесшовных пеннатных и небольшое количество шовных пеннатных, пол проявляется на морфофункциональном уровне, и обнаруживается это только на одном из этапов жизненного цикла — в процессе гаметогенеза. У большинства пеннатных диатомей внешних различий клонов по полу нет и на этапе гаметогенеза, однако скрещиваться они могут только в парном сочетании в соответствии со своей половой принадлежностью (половым типом, или типом спаривания).

В ходе эволюции у диатомовых кардинально изменились особенности проявления пола, характер его детерминации и система скрещивания. Более древние по происхождению центрические диатомовые демонстрируют гермафродитизм (однодомность, обоуполость). У них в течение жизненного цикла один и тот же клон, клетки которого, полученные путем вегетативного деления (по сути, генетические реплики), могут давать как мужские, так и женские гаметы. Обычно

крупные клетки, только что достигшие критической границы, при вступлении в половой процесс продуцируют яйцеклетки, а при дальнейшем уменьшении размеров все в большей мере проявляют способность к сперматогенезу. У многих центрических существует интервал размеров, при котором в клоне одновременно формируются как мужские, так и женские половые клетки. В связи с этим заметим, что, несмотря на способность к внутриклоновому воспроизведению, в природных популяциях у планктонных видов, скорее всего, происходит перекрестное оплодотворение, поскольку вероятность встречи клеток одного клона небольшая. Об эпигенетическом характере определения пола у центрических говорит также то, что у ряда видов преимущественное формирование либо мужских, либо женских половых клеток зависит от внешних факторов, таких как условия освещения, температуры, химического состава среды (Drebes, 1977).

У пеннатных диатомовых пол детерминирован генетически. В отличие от центрических, пеннатные диатомовые являются генетически двудомными (раздельнополыми), и половое воспроизведение у них обычно происходит при скрещивании клонов противоположного пола. Морфологических проявлений пола при этом может не наблюдаться (рис. 12), и тогда ведут речь не о мужском и женском полах, а о типах спаривания, или половых типах (mating types), обычно обозначая их как МТ+ и МТ- (Kaczmarska *et al.*, 2013). Так, например, у *Seminavis robusta* D. V. Danielidis et D. G. Mann типы спаривания морфологически идентичны, но проявление пола предопределено генетически (Vanstechelman *et al.*, 2013). В смешанном посеве клетки клонов МТ+ активны, проявляют большую подвижность, они мигрируют к относительно менее подвижным клеткам клона МТ-, выделяющим аттрактанты-феромоны. У некоторых видов пеннатных половые различия отмечаются не только в поведении гаметаангиальных клеток, но и на морфологическом уровне (различие гамет по способу формирования, прикрепленности к текам родительских клеток) (рис. 13). Именно такие *цис*-анизогамные виды лучше всего соответствуют роли модельных для изучения пола и полового поведения. У видов с полной изогамией, которых также предлагают считать модельными (Cherupnov *et al.*, 2008; De Decker *et al.*, 2018),

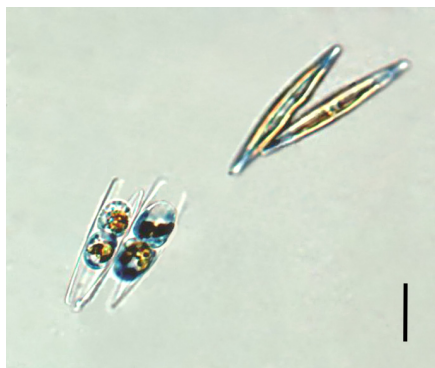


Рисунок 12 — Морфологическая и поведенческая изогамия у *Haslea ostrearia* не позволяет установить пол конкретного клона по внешним признакам. Масштаб 20 мкм.

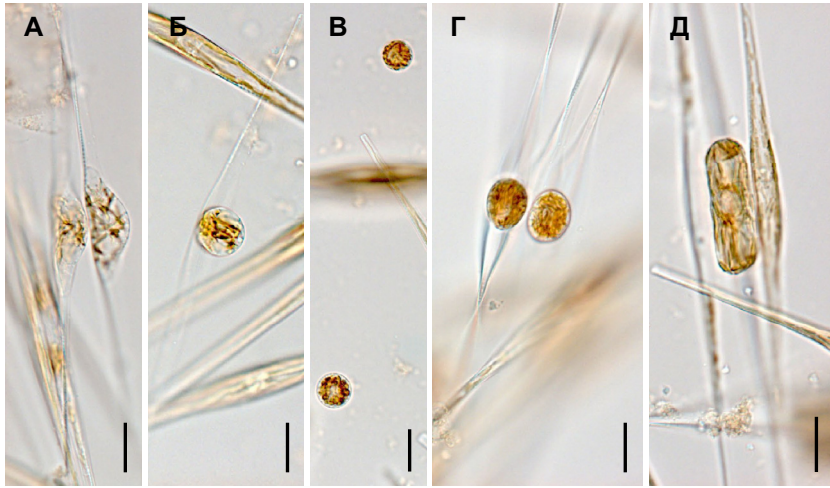


Рисунок 13 — *Nitzschia longissima*, морфологическая и поведенческая анизогамия позволяет различить на этапе гаметогенеза два пола, мужской (гаметы активны, округляются и высвобождаются из панциря родительской клетки) и женский (гаметы пассивны, остаются прикрепленными к текам материнского панциря). (А) – женские гаметы, (Б, В) – мужские гаметы, (Г) – зиготы, (Д) – растущая аукоспора. Масштаб 10 мкм.

выделение мужских и женских организмов проблематично. Тем более не подходят для этих целей уже упоминавшийся *Phaeodactylum tricornerutum* и *Thalassiosira pseudonana* Hasle et Heimdal. Это первые две диатомеи, у которых был секвенирован полный геном (Armbrust *et al.*, 2004; Montsant *et al.*, 2005), однако, за всю историю наблюдений никто не обнаружил у них полового процесса или каких либо иных признаков полового воспроизведения. Причина кроется, видимо, в том, что размер панциря у этих видов не уменьшается в ходе вегетативного деления клеток. Небезынтересно отметить, однако, что у этих двух диатомей обнаружен набор генов, связанных с регуляцией мейоза (Patil *et al.*, 2015).

Утверждение о том, что аукоспорообразование у *T. pseudonana* удалось инициировать добавлением в среду аммония (Moore *et al.*, 2017), по всей видимости, является ошибочным, а наблюдаемые шаровидные, идеальной формы образования, в которых хлоропласты агрегированы и располагаются в одном месте у стенки, представляют собой "раздувшиеся" протопласты, высвободившиеся из погибших клеток. Несмотря на то, что аукоспорообразование — обычный для диатомовых процесс, обязательный в жизненном цикле большинства из них, специалистов, наблюдавших все этапы образования аукоспор у конкретных видов, крайне мало, что объясняется неподготовленностью, отсутствием опыта и наставничества, а также недостаточным вниманием, уделяемым этому вопросу. Как следствие, начинающие исследователи иногда ошибочно принимают за аукоспоры иные клетки или их фрагменты. Примеры таких артефактов представлены на рисунке 14.

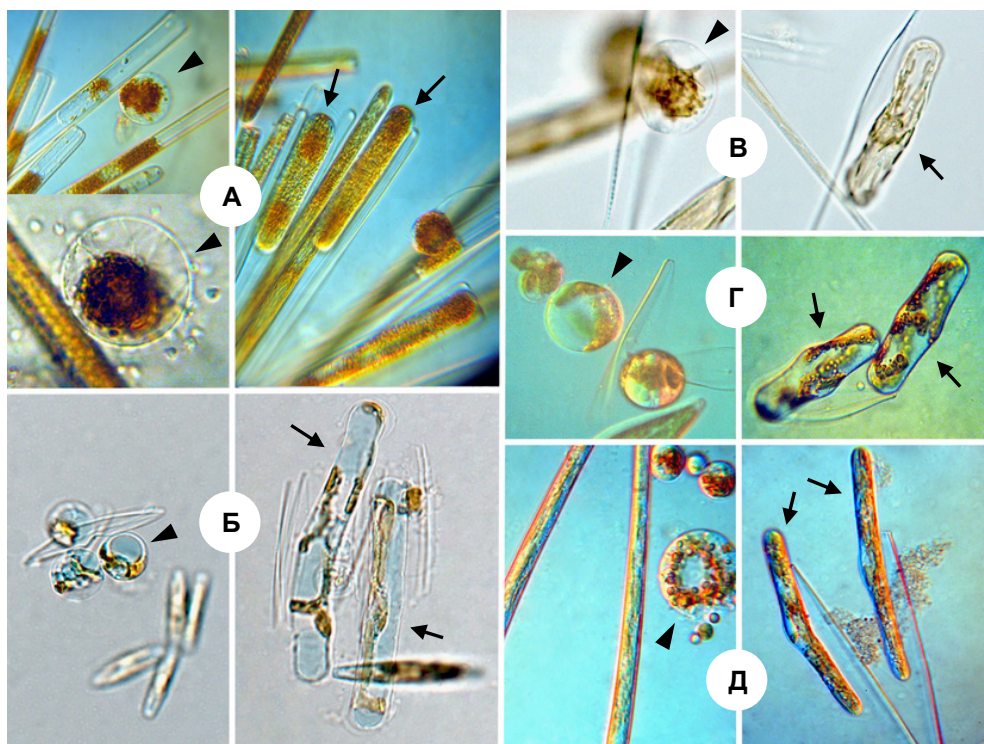


Рисунок 14 — Примеры аукоспор (стрелки) и "псевдоаукоспор", представляющих собой абортированные гаметы (короткие стрелки), у *Ardissonaea crystallina* (А), *Haslea ostrearia* (Б), *Nitzschia longissima* (В), *Pleurosigma* sp. (Г), *Tabularia tabulata* (Д).

2.3. Генетические основы пола и полового воспроизведения

Устойчивая, наблюдаемая на протяжении всего жизненного цикла, дифференциация клонов на два половых типа, которые являются сексуально противоположными (совместимыми), предполагает, что у пеннатных диатомовых пол определяется диплогенотипически (Давидович, 2002a; Davidovich *et al.*, 2006). Известно, что численное соотношение полов, близкое у большинства раздельно-половых организмов к единице, является прямым результатом хромосомного механизма определения пола (Айала, Кайгер, 1987). При этом в случае генетической детерминации пола количество мужских и женских организмов в популяции приблизительно одинаково у тех видов, у которых один пол гомогаметный, а другой — гетерогаметный. Гомогаметные особи продуцируют в отношении половых хромосом (половых факторов) только один тип гамет, а гетерогаметные — два типа гамет в равном количестве. У тех видов, у которых пол определяется внешними условиями, количественное соотношение полов обычно существенно отличается от единицы. Скрещивание клонов, случайным образом выделенных из природных популяций, дало нам приблизительно равное соотношение полов для большинства изученных видов (табл. 3). Подчеркнем, что точность оценки в

Таблица 3 — Количественное соотношение полов в природных популяциях отдельных видов диатомовых водорослей

Вид	Количество клонов, случайно выделенных из природной популяции, по принадлежности к полу ^{a)}		Численное соотношение полов (пол 1/пол 2)
	Пол 1	Пол 2	
<i>Ardissonaea crystallina</i>	17 (М)	18 (F)	0,94
<i>Haslea karadagensis</i>	21	22	0,95
<i>Nitzschia rectilonga</i>	33 (М)	28 (F)	1,18
<i>Tabularia fasciculata</i> (канадская популяция)	19 (М)	21 (F)	0,90
(карадагская популяция)	7 (М)	8 (F)	0,88
<i>Ulnaria ulna</i>	27 (М)	20 (F)	1,35
В среднем			1,03

Примечание. ^{a)} – только у некоторых видов по морфологии и поведению гамет клоны можно идентифицировать как "женские" или "мужские"; в большинстве случаев в опытах по скрещиванию удается установить лишь факт принадлежности к противоположным полам; там, где было возможно определить по морфологическому критерию, принадлежность к мужскому и женскому полам обозначена как "М" и "F" соответственно

данном случае существенно зависит от объема выборки. Полученные соотношения свидетельствуют о том, что, по крайней мере, у рассмотренных видов, пол определяется генетическими детерминантами (аллельными парами), расположенными в разных хромосомах.

Данных о генетических основах детерминации пола у диатомовых получено пока не много (Mann *et al.*, 2003; Davidovich *et al.*, 2006; Vanstechelman *et al.*, 2013; Patil *et al.*, 2015; Bilcke *et al.*, 2020). Прошло более двух десятилетий с того времени, когда впервые была предпринята попытка идентифицировать гены специфичные для полового воспроизведения диатомей (Armbrust, 1999). Было установлено, что у центрической диатомовой *Thalassiosira weissflogii* (Grunow) G. A. Fryxell et Hasle (ныне *Conticribra weissflogii* (Grunow) Stachura-Suchoples et D. M. Williams (Stachura-Suchoples, Williams, 2009)) на ранних этапах процесса полового воспроизведения экспрессируется семейство генов, названное *Sig*-генами (sex induced genes) (Armbrust, 1999). Идентифицировали десять индуцируемых при этом генов, представляющих, по всей видимости, лишь небольшую часть генов, специфичных для полового воспроизведения *T. weissflogii*. Однако указания на то, что эти гены являются половыми детерминантами, отсутствуют. Можно выделить первую работу, в которой описывается ген ответственный за определение пола у планктонной диатомеи *Pseudo-nitzschia multistriata* (Takano) Takano (Russo *et al.* 2018). Ген, определяющий тип спаривания, получил обозначение MRP3. Выполнен анализ наборов транскриптомных данных для определе-

ния специфичных для типов спаривания генов у *Seminavis robusta*, отвечающих за выработку феромона притяжения у типа спаривания (MT-) и поведение поиска партнера у типа спаривания (MT+) (Bilcke *et al.*, 2020).

Гетероморфных хромосом в диплоидном наборе диатомовых не обнаружено (Kocielek, Stoermer, 1989; Седова, 1996). Теоретически допускается такая последовательность эволюционных событий по обособлению гетероморфных хромосом: пара аутосом → появление пол-детерминирующих аллелей → появление района запрета рекомбинации → расширение границ района запрета рекомбинации → дегенерация мужской хромосомы (Асланян, Солдатова, 2010). Предполагается, что генетический участок, определяющий пол, у диатомовых представлен одним локусом (Chernov *et al.*, 2012; Vanstechelman *et al.*, 2013). Для того, чтобы избежать аналогии с теми случаями, когда имеется пара гетероморфных половых хромосом (XY), мы употребляем обозначения F и M для женского и мужского половых факторов соответственно, не определяя их локализацию в хромосомах. Главный постулат — генетические детерминанты, определяющие пол, расположены в разных хромосомах и наследуются независимо. Акцентируя внимание на половых факторах, мы можем говорить о диплогенотипическом характере наследования пола даже несмотря на то, что хромосомы, несущие половые детерминанты, морфологически могут быть неразличимы.

В пользу генотипического определения пола у пеннатных говорит тот факт, что от одной из двух ауксоспор, произведенной парой гаметангиев происходит мужской клон, от другой — женский (Рощин, Чепурнов, 1994). Это, а также равное соотношение полов в природных популяциях свидетельствуют о том, что у пеннатных диатомовых задействован так называемый XY либо ZW хромосомный механизм определения пола в Менделевском понимании. Различные типы систем определения пола эволюционировали в разных группах эукариот (Bachtrog *et al.*, 2014; Beukeboom, Perrin, 2014). Для раздельнополых видов половые хромосомы обозначаются XY или ZW в зависимости от того, какой из полов является гетерогаметным. Пол может определяться также воздействием окружающей среды (эпигенетическая регуляция), как в случае с центрическими диатомовыми, подразумевая при этом участие множества генов или цитоплазматических элементов.

Геномные области, связанные с детерминацией пола, часто характеризуются отсутствием рекомбинации, что приводит к снижению эффективности отбора против структурных мутаций (Russo *et al.*, 2021). Теоретически это способствует созданию хромосомного гетероморфизма и определяет различия в размерах половых хромосом (Charlesworth, 2017). Однако можно отметить, что диморфные половые хромосомы у диатомей неизвестны. То же самое наблюдается и у сосудистых растений, половые хромосомы которых идентифицированы пока у очень немногих видов (Harkess, Leebens-Mack, 2017). Среди раздельнополых растений с цитогенетическими и/или молекулярными признаками наличия половых хромосом преобладает мужская гетерогамия (XY), тогда как женская гетерогамия (ZW) встречается очень редко (Leite Montalvão *et al.*, 2021). Сдвиги между различными системами половых хромосом (XY против ZW) также хорошо задокументированы и, по-видимому, являются обычным явлением. Половые системы

могут различаться даже у представителей одного рода (Leite Montalvão *et al.*, 2021).

До недавнего времени генетическая основа определения пола у диатомей не была известна. Нами был углубленно исследован характер детерминации и наследования пола у шовной пеннатной *Nitzschia longissima* Давидович, 2001; 2002а; Davidovich *et al.*, 2006) и бесшовных *Tabularia fasciculata* (С. А. Agardh) Williams et Round (Davidovich *et al.*, 2010), *T. tabulata* (С. А. Agardh) Snoeijs (Давидович, Давидович, 2010; Davidovich, Davidovich, 2011) и *Ulnaria ulna* (Podunay *et al.*, 2014). Известно, что у вегетативно делящихся клеток диатомовых внешние признаки пола отсутствуют (Round *et al.*, 1990), однако, названные выше виды пригодны для таких исследований, прежде всего потому, что у них отмечена морфологическая дифференциация полов, которую легко обнаружить на этапе гаметогенеза, — благодаря этому можно получить прямое доказательство половой принадлежности исследуемого клона (клетки). Заметим, что морфологическое определение пола условно, и наблюдаемая форма и поведение гамет не означают их прямого соответствия распределению генетических факторов, задающих пол. Одним из важнейших признаков, позволяющих разграничить два пола, является поведение гамет — активное, которое обычно связывают с мужским полом, и пассивное, характерное для женского пола. Такое разделение применимо к *цис*-анизогамным (см. Mann, 1993а) видам, однако, следует предостеречь от попыток определить все активные гаметы, как мужские. В случае *транс*-анизогамного типа полового процесса из двух гамет, формирующихся в гаметангиальной родительской клетке, одна активна, а другая пассивна, но это не означает, что одна гамета "мужская", а другая — "женская", поскольку принадлежность клона к мужскому типу в данном случае и прежде всего обусловлена его гетерогаметностью, которую можно определить экспериментально, и сочетаемостью при скрещиваниях (репродуктивной совместимостью) с клонами противоположного (женского) пола. До наших исследований характер сочетания генетических факторов, определяющих пол у пеннатных диатомовых, оставался неизвестным.

Рассмотрим в качестве примера *N. longissima* — модельный вид, с которым мы работаем уже на протяжении более двадцати лет. Наличие двух типов спаривания в совокупности с морфологической и физиологической анизогамией *цис*-типа, обнаруженной у этого вида, позволило вначале охарактеризовать его как облигатно двудомный (Рощин, 1994; Чепурнов, 1997; Roshchin, Chepurnov, 1999). Позднее было отмечено сравнительно редко происходящее внутриклоновое половое воспроизведение, причем, судя по морфологии и поведению гамет, только у мужских клонов (Давидович, 2001; 2002а). Внутриклоновое воспроизведение (гомоталлизм) мужских клонов при отсутствии или слабой выраженности такой способности у клонов женского пола мы предложили обозначать термином "андромиксис" (Davidovich *et al.*, 2006). В генетическом плане андромиксис представляет собой форму самооплодотворения, но в отличие от аутомиксиса (см. Mann, 1993а) в этом процессе участвуют два гаметангия, т.е. процесс аллогамный. Андромиксис можно обозначить также как факультативный гомоталлизм, присущий исключительно мужским клонам.

Факт андромиксиса существенно “усложнил” привычное представление о безусловной связи двудомности с гетероталлизмом и открыл принципиально новую возможность — исследовать половые характеристики потомства однополого клона. Результаты изучения закономерностей наследования пола при внутриклоновом воспроизведении *N. longissima* впервые привели к пониманию и доказательству характера наследования пола у пеннатных диатомовых (Давидович, 2001; 2002a; 2005a; Davidovich, 2004; Davidovich *et al.*, 2006).

Ранее было установлено (Рощин, 1994; Чепурнов, 1997; Roshchin, Chepurnov, 1999), что при скрещивании мужского и женского клонов половой процесс у *N. longissima* протекает по так называемому “нормальному” типу, подтип IA2 классификации Л. Гайтлера (Geitler, 1973, Mann, 1993a). При нормальном половом процессе в каждой гаметангии образуется по две гаплоидные гаметы, и в случае диплогенотипической схемы наследования полов, информация о женских и мужских признаках должна быть локализована у гетероаллельного по полу клона в разных хромосомах, которые в результате мейоза оказываются в двух разных гаметах. Обозначим женский и мужской генетические факторы соответственно F (feminine, female) и M (masculine, male), не имея в виду обязательного наличия морфологически отличающихся половых хромосом (Davidovich *et al.*, 2006). Таким образом, спаривание мужского и женского гаметангиев обеспечивает сочетание половых детерминант согласно классической схеме:

Родительские клетки:	(FF)♀	(FM)♂
Гаметы:	(F) (F)	x (F) (M)
Зиготы:	(FF)♀ (FM)♂	(FF)♀ (FM)♂

Здесь предполагается, что женский организм несет генетические половые факторы в сочетании (FF), а мужской (FM). Такая схема диктует равное распределение полов в потомстве при скрещивании мужского и женского клонов, что и наблюдалось у *N. longissima*. Так, для выяснения пола сестринских (произошедших от одной гаметангиальной пары) инициальных клеток были исследованы четыре пары гаметангиев (Рощин, 1994; Mann *et al.*, 2003). Оказалось, что в каждой паре формировалась одна мужская и одна женская инициальные клетки. Приблизительно равным оказалось и постзиготическое соотношение полов в природной популяции (Davidovich *et al.*, 2006).

Внутриклоновое воспроизведение у *N. longissima*, отмечавшееся, как уже говорилось, только у мужских клонов, осуществляется аллогамным путем, т.е. путем спаривания двух генетически идентичных гаметангиев, поэтому схема наследования половых факторов в зависимости от того, является ли воспроизводящийся клон гомо- или гетерогаметным, будет выглядеть следующим образом. Если предположить, что родительский клон гомогаметный (генетически женский), то генетические факторы распределятся по схеме:

Родительские клетки:	(FF)♀	(FF)♀
Гаметы:	(F) (F)	x (F) (F)
Зиготы:	(FF)♀ (FF)♀	(FF)♀ (FF)♀

т.е., при внутриклоновом воспроизведении гомогаметного клона потомки будут только одного пола, того же, что и родительский. В случае гетерогаметного клона (генетически мужского) картина будет иная:

Родительские клетки:	(FM)♂	(FM)♂
Гаметы:	(F) (M)	x (F) (M)
Зиготы:	(FF)♀	(FM)♂ (FM)♂ (MM)(♂)

В этом случае следует ожидать появления потомков противоположного пола. Пол получаемого потомства можно протестировать экспериментально, и таким образом установить актуальную схему наследования пола. Из потомства шести клонов *N. longissima*, воспроизводившихся внутриклоновым способом, определенных по поведению и типу формирования гамет как мужские, было выделено тринадцать новых клонов; среди них пять оказались женскими, остальные — мужскими; детализацию фактических данных см. в работе (Давидович, 2005a). Таким образом, для *N. longissima* актуальной оказалась последняя схема, а значит, мы вправе утверждать, что клоны, воспроизводящиеся гомоталлическим путем, являются генетически мужскими, т.е. гетерогаметными.

Пока не представилась возможность удостовериться в появлении "суперсамцов", обладающих сразу двумя аллелями мужского типа. Такие потомки могут проявлять себя как обычные мужские клоны, но, скорее всего, они нежизнеспособны, и развитие их прекращается на ранних стадиях. В пользу такого предположения говорят наблюдавшиеся иногда гаметангиальные пары, в которых одиночная аукоспора располагалась рядом с дегенерирующей зиготой. Полученная статистика распределения полов в потомстве недостаточна для вывода об их количественном соотношении, но сам факт появления мужских и женских клонов в потомстве мужского клона подтверждает правильность предложенной схемы наследования пола.

Позднее аналогичную схему наследования пола мы подтвердили при изучении *Tabularia tabulata* (Давидович, Давидович, 2010), *T. fasciculata* (Davidovich *et al.*, 2010) и *Ulnaria ulna* (Podunay *et al.*, 2014). Это оказалось возможным благодаря тому, что у каждого из упомянутых видов один из полов проявил способность к гомоталлическому воспроизведению. У *T. tabulata* способность к внутриклоновому воспроизведению обнаружили не только мужские, но и несколько клонов женского полового типа, однако, последние воспроизводились, скорее всего, не аллогамным, а аутомиктическим путем. У *U. ulna* наблюдался достаточно обильный внутриклоновый гаметогенез у обоих полов, но в клонах женского типа это не приводило к формированию жизнеспособных дочерних клеток, за исключением случаев педогамии (Podunay *et al.*, 2014).

Итак, можно сделать вывод о том, что для изученных пеннатных диатомовых характерен XY механизм определения пола, и мужской пол является гетерогаметным.

Интересно отметить тот факт, что у бесшовных пеннатных, подобных *T. fasciculata*, *T. tabulata*, *U. ulna*, гаметангиальные пары не образуются, в результате чего гаметы сливаются стохастически, поэтому одна женская родительская

клетка может выступать донором гамет в трех возможных вариантах появления потомков: обе сестринские клетки женские, оба потомка мужские, потомки разнополюые. У тех раздельнополюых видов, у которых образуется четкая гаметангиальная пара, особенно в случае, когда она покрывается слизистой капсулой, как это наблюдается, например, у *Berkeleya rutilans* (Trentepohl ex Roth) Grunow (Tschermak-Woess, 1973), *Caloneis silicula* (Ehrenberg) Cleve (Mann, 1989), *Dickieia ulvacea* (Berkeley ex Kützing) Cleve (Mann, 1994a) и ряда других, в потомстве гаметангиальной пары следует ожидать появления исключительно разнополюых сестринских клеток. Разнополюыми будут сестринские клетки у *транс*-анизогамных представителей рода *Nitzschia sensu stricto*, образующих копуляционные каналы.

Заметим, что описанный выше способ, примененный нами впервые в отношении диатомовых, позволяет установить распределение генетических факторов в потомстве, и таким образом дать ответ на вопрос о том, каким (гомо- или гетерогаметным) является родительский клон. Данный способ можно использовать и в случае полной изогамии, когда гаметы, формирующиеся в генетически мужских и генетически женских клонах, не отличаются ни по морфологии, ни по поведению. Однако, если для генетически гетерогаметного родителя достаточно обнаружить в потомстве всего два клонa противоположных по полу, то в случае гомогаметного родителя придется набрать достаточное для статистически достоверных выводов количество потомков, которые все должны быть одного пола. В качестве примера можно привести результаты изучения пола потомства *Haslea ostrearia*. Всего в экспериментах по скрещиванию было задействовано 75 клонов, получено потомство, и у части потомков был определен условный пол (1 и 2; заметим, что здесь ввиду изогамии возможно использование понятия полового типа или типа спаривания). При межклоновом воспроизведении в потомстве появлялись клоны обоих полов примерно в равном количестве (табл. 4). Одиннадцать клонов проявили способность к гомоталлическому воспроизведению, причем оно было обнаружено исключительно в клонах пола 2. У всех потомков, полученных в результате внутриклонового воспроизведения, пол оказался таким же, как у родительских клонов. Более того, часть внутриклоновых

Таблица 4 — Наследование пола при межклоновом и внутриклоновом воспроизведении *Haslea ostrearia*

Тип воспроизведения	Количество потомков ^{a)}	
	пол 1	пол 2 ^{b)}
Межклоновое	6	7
Внутриклоновое, поколение <i>F1</i>	0	11 (8) ^{b)}

Примечание. ^{a)} – при межклоновом и внутриклоновом воспроизведении потомки получены от нескольких разных родительских пар или клонов соответственно; ^{b)} – способность к внутриклоновому воспроизведению проявили клоны только пола 2; ^{b)} – в скобках указано количество клонов, проявивших способность к внутриклоновому воспроизведению, поколение *F2*

потомков первого поколения также проявили способность к внутриклоновому воспроизведению, и проверенные потомки второй генерации унаследовали тот же пол. Полученные данные, таким образом, свидетельствуют о том, что способные к внутриклоновому воспроизведению клоны *H. ostrearia* генетически гомогаметны, т.е. женского типа, они дают потомков исключительно одного пола. Для окончательного, статистически достоверного вывода представляется необходимым изучить пол еще некоторого количества клонов.

Недавно наши выкладки и выводы о характере детерминации пола у диатомовых были подтверждены прямым исследованием генетической карты двух половых типов у *Seminavis robusta*. В результате ДНК-фingerprintирования (метод анализа первичной структуры ДНК) было показано (Vanstechelman *et al.*, 2013), что фенотип типа спаривания отображается как моногенный признак, и один из типов спаривания ("плюс") оказался гетерогаметным полом. У *S. robusta*, так же, как у *H. ostrearia*, наблюдается изогамия и в системе скрещивания доминирует гетероталлический путь. Важно подчеркнуть, что речь идет об аллогамном внутриклоновом воспроизведении, когда в процессе участвуют две клетки одного клона, которые, по сути, являются генетическими репликами. Любопытно отметить, что у *S. robusta* именно тип спаривания "плюс", т.е. гетерогаметный пол, оказался способным к внутриклоновому воспроизведению. К сожалению, *S. robusta*, как и *H. ostrearia* не могут служить примерами удачного выбора в качестве модельных видов, по той причине, что пол у них на морфологическом уровне не проявляется, и мы вправе охарактеризовать его как мужской лишь генетически. В этом отношении гораздо более предпочтительны изучавшиеся нами *Nitzschia longissima*, *Tabularia tabulata*, *T. fasciculata*, *Ulnaria ulna*, у которых гетерогаметность подтверждается на фоне гетерогамии (поведенческой и морфологической). Если исключить *Haslea ostrearia*, андромиксис, отмеченный у названных, пока в ограниченном количестве, видов может служить дополнительным признаком мужского пола.

ГЛАВА 3. ПОЛОВОЙ ПРОЦЕСС

3.1. Типы полового процесса

Ауксоспорообразование было открыто у диатомовых в середине 19-го века (Thwaites, 1847), и только спустя более чем полстолетия на примере пеннатной диатомеи *Surirella saxonica* Auerswald ex Rabenhorst было показано, что мейоз ассоциирован с гаметогенезом (Karsten, 1912), тем самым было подтверждено диплоидное состояние клеток в течение основной части жизненного цикла. Постепенно складывалось понимание жизненного цикла диатомовых, накапливались данные о репродукции, предпринимались попытки классифицировать наблюдаемые случаи ауксоспорообразования. В своем обзоре В. Смит (Smith, 1856) первую главу посвятил репродукции диатомовых. На тот момент ауксоспоры считались спорангиями, а процесс предшествующий их появлению, рассматривался как конъюгация. Список диатомовых, у которых наблюдали спорангии, был сравнительно коротким. Он включал 32 вида, принадлежащих 17 родам. Вместе с тем, была дана первая классификация типов наблюдаемого процесса (Smith, 1856):

I. «*Два родительских панциря и в результате их конъюгации — два спорангия*».

II. «*Результат конъюгации двух родительских панцирей — один спорангий*».

III. «*Створки одиночного панциря разделены, содержимое... увеличивается в объеме и, наконец, конденсируется в один спорангий*».

IV. «*Из одиночного панциря... формируются два спорангия*».

Комментируя эти типы с позиций сегодняшнего знания, можно отметить, что третий тип Смит справедливо ассоциировал с центрическими диатомеями, у которых в то время обращали внимание только на оогонии, а четвертый тип трактовал ошибочно (указывая на *Achnanthes* и *Rhabdonema*), поскольку, вероятнее всего, наблюдатели упускали из виду участие в процессе второй родительской клетки, от которой после выхода гамет оставались только пустые створки, не попавшие в поле зрения.

Затем были классификации Г. Клебана (Klebahn, 1896), Г. Карстена (Karsten, 1898, 1899). Выдающийся русский диатомолог К. С. Мережковский, опираясь главным образом на работы Карстена, выделил пять типов ауксоспорообразования, разбив их на два класса (Mereschkowsky, 1903; Мережковский, 1903). В своей системе Мережковский попытался отразить эволюцию диатомовых. Надо сказать, что Мережковским были выдвинуты многие принципиальные для биологии идеи, нашедшие свое подтверждение спустя многие десятилетия, например, об эндосимбиотическом происхождении пластид (Мережковский, 1909). В отношении ауксоспор и типов ауксоспорообразования Мережковский писал (Mereschkowsky, 1903, p. 260): "... l'ordre d'évolution des auxospores est en tout point parallèle à celui des Diatomées, que les deux arbres, celui qui représente l'évolution des auxospores et celui qui représente l'évolution des Diatomées, coïncident d'une manière parfaite" ("... эволюция ауксоспор во всех отношениях

параллельна эволюции диатомовых водорослей, ... два дерева, одно представляющее эволюцию ауксоспор, и то, что представляет эволюцию диатомовых водорослей, прекрасно совпадают"). Спустя 100 лет эта идея нашла выражение в новейшей системе диатомовых, в основу которой помимо молекулярных данных было положено строение ауксоспор (Medlin, Kaczmarska, 2004).

К тридцатым годам 20-го века был накоплен значительный объем информации, позволивший Ф. Хустедту (Hustedt, 1930) разработать детальную классификацию возможных вариантов полового процесса, разбив их на четыре основных типа, включающих дополнительно несколько подтипов.

I. «Нормальный тип. Две материнские клетки спариваются, образуя две ауксоспоры.

(a) Гаметы анизогамны (с учетом различий в поведении гамет, а не в размерах)

(b) Гаметы изогамны»

II. «Редуцированный Тип А. Две материнские клетки продуцируют одну ауксоспору посредством копуляции.

(a) Гаметы анизогамны (опять-таки, ссылаясь на различия в поведении гамет).

(b) Гаметы изогамны».

III. «Редуцированный Тип В. Аутогамное ауксоспорообразование.

(a) Аутомиксис. Гаметы, сформировавшиеся в материнской клетке, сливаются, образуя зиготу.

(б) Автогамия».

IV «Редуцированный Тип С. Апогамное ауксоспорообразование.

(a) Две зиготы формируются в одной клетке.

(b) Одна зигота формируется в каждой клетке».

Система Хустедта была слегка переработана (дополнена и детализирована) Л. Гайтлером (Geitler, 1932; 1975) и в настоящее время широко используется для классификации типов полового процесса у пеннатных диатомей (Amato, 2010). Она включает следующие типы и подтипы.

IA. Анизогамия. Гаметы функционально анизогамны (активные и пассивные).

1. Транс-анизогамия, каждая гаметаангиальная клетка продуцирует одну активную и одну пассивную гамету, сингамия осуществляется между активной гаметой одного гаметаангия и пассивной гаметой другого.

a. С перегруппировкой и округлением гамет.

a. Без копуляционных трубок и иных структур, или каналов, обеспечивающих проникание гамет сквозь слизистую оболочку вокруг гаметаангиальных клеток.

б. С двумя отчетливыми позициями для проникновения гамет

** на полюсах родительских клеток.*

*** на экваторе родительских клеток.*

γ. с одной копуляционной трубкой в районе экватора.

2. Цис-анизогамия, одна гаметаангиальная клетка продуцирует две активные, другая — две пассивные гаметы.

a. С перегруппировкой и округлением гамет.

b. Без перегруппировки, но с сокращением гамет.

IV. Изогамия. Продольные оси ауксоспор ориентированы по отношению к створкам родительских клеток в определенном порядке.

1. Родительские клетки располагаются рядом параллельно друг другу (бок о бок). Ауксоспоры лежат перпендикулярно по отношению к створкам родительских клеток.

a. С полной перегруппировкой гамет.

b. С частичной перегруппировкой гамет.

2. Ауксоспоры и створки родительских клеток лежат параллельно друг другу. Перегруппировки гамет не наблюдается.

a. Спаривание бок о бок (поясками), слияние гамет в трансапикальном направлении.

b. Спаривание полюсами клеток, слияние гамет в апикальном направлении.

IC. Гаметы более или менее изогамны, наблюдается их перегруппировка и округление. Гаметы расположены в мягкой копуляционной слизи. Ауксоспоры произвольно позиционированы по отношению к панцирям родительских клеток.

Для центрических диатомовых наиболее полная классификация типов полового процесса и их эволюционных отношений представлена не так давно М. Мизуно (Mizuno, 2006, 2008).

Анализ рассмотренных выше систем, позволяет выделить следующие основные характеристики, которые можно рассматривать как ключи для классификации типов полового процесса (рис. 15). У пеннатных диатомовых к основным по степени значимости следует отнести такие базовые признаки, определявшие ход эволюции, как количество гаметаангиальных клеток, участвующих в половом процессе, количество гамет, формирующихся в каждой гаметаангиальной клетке, изо-/анизогамия гамет. Признаками второго порядка, по-видимому, можно считать наличие слизи, окружающей гаметаангиальную пару, направление деления протопласта при формировании гамет, и в случае деления в апикальной плоскости наличие/отсутствие следующей за этим перегруппировки гамет, приводящей к выстраиванию их вдоль апикальной оси, направление роста ауксоспор по отношению к панцирям родительских клеток. У центрических диатомовых важное эволюционное значение имеет характер сперматогенеза (мерогенный или гологенный) и оогенеза (с равным, неравным или отсутствием цитокинеза в процессе первого мейотического деления) (Kaczmarek *et al.*, 2013).

В отдельных родах пеннатных диатомовых наблюдается редукция числа образующихся в гаметаангиальных клетках гамет и числа клеток-гаметаангиев, участвующих в процессе, что в крайнем выражении привело к педогамии и автогамии. С эволюционной точки зрения первичным у пеннатных следует, очевидно, считать так называемый "нормальный" тип, с участием двух гаметаангиальных

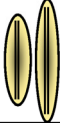

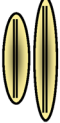

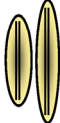



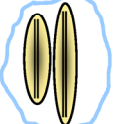

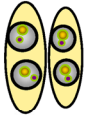
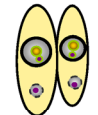

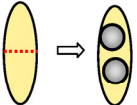
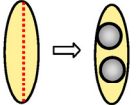
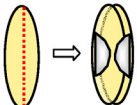
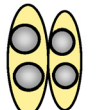
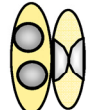
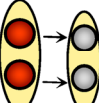
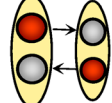
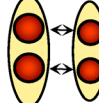
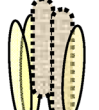
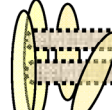

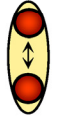
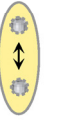
Характеристика	Варианты		
алломиксис (аллогамия) или автомиксис			
формирование гаметангиальной пары или кластера клеток, в котором гаметы сочетаются случайно			
взаимное положение гаметангиев (латеральный, апикальный контакт или неупорядоченно)			
отсутствие или наличие слизистых оболочек, копуляционных каналов			
количество гамет, продуцируемых гаметангиями, наличие/отсутствие остаточных тел/клеток			
положение плоскости деления (трансапикально или апикально) при формировании гамет и их перегруппировка или ее отсутствие			
морфология гамет (изо- или анизогамия)			
положение и поведение активных/пассивных гамет (цис-, транс-анизогамия или полная изогамия)			
положение осей аукоспор и гаметангиев (параллельно, перпендикулярно, неупорядоченно)			
случаи автомиксиса (педогамия, автогамия)			

Рисунок 15 — Ключевые характеристики для описания неоогамных типов полового процесса.

клеток, в каждой из них формируется две гаметы. Этот тип полового процесса неспециализированный, и из него могут быть получены редуцированные типы. С точки зрения возможностей дальнейшего развития последние являются, несомненно, тупиковыми.

На практике для формализованного описания аллогамных типов полового процесса мы применяем запись, которую называем "формулой типа полового процесса", в которой отражены основные его характеристики. При этом используются следующие обозначения (табл. 5).

Таблица 5 — Обозначения, используемые для написания формул типов полового процесса при аллогамном воспроизведении

Характеристика	Обозначение	Описание
В каждой гаметаангиальной клетке формируется по две гаметы	2+2	- изогамия
	2+(2)	- цис-анизогамия
	1(1)+1(1)	- транс-анизогамия
В каждой гаметаангиальной клетке формируется по одной гамете	1+1	- изогамия
	1+(1)	- анизогамия
	1.+1.	- изогамия, наличие остаточных тел
	1.+(1.)	- анизогамия, наличие остаточных тел
Направление деления протопласта при формировании гамет	ap	- апикально
	tr	- трансапикально
Перегруппировка гамет	1	- присутствует
	0	- отсутствует
Взаимное расположение осей аукоспор и створок гаметаангиев	pa	- параллельно (parallel)
	ra	- перпендикулярно (at right angle)
	ac	- случайное (accidental)

Примечание. В скобках обозначены пассивные гаметы

Исходя из этих обозначений короткая и наглядная запись, например, "2+(2)/ap+tr/1+0/ac" говорит о том, что половой процесс *цис*-анизогамный, т.е. в одной гаметаангиальной клетке формируются две активные, в другой — две пассивные гаметы, при этом протопласт делится в гаметаангии с активными гаметами апикально, в гаметаангии с пассивными гаметами — трансапикально, перегруппировка гамет происходит в первом гаметаангии и отсутствует во втором, аукоспоры случайно ориентированы по отношению к створкам гаметаангиальных клеток. Такой тип полового процесса характерен, например, для *Ulnaria ulna* (Podunay *et al.*, 2014). По классификации Гайтлера половой процесс *U. ulna* относится к типу 1A2b (Geitler, 1973).

3.2. Общая схема процесса полового воспроизведения

Половой процесс описан у порядка 360 видов диатомовых, из них наибольшее количество — примерно 75 % — шовные пеннатные (см. табл. 1). При

этом в относительном выражении шовные пеннатные изучены хуже всего (только 1,5 % от общего количества видов в группе). Для сравнения, относительная изученность Coscinodiscophyceae, Mediophyceae и бесшовных Bacillariophyceae составляет 3,3; 4,8 и 2,6 % для своих групп. Соответствующие типы полового процесса проиллюстрированы во множестве работ, ссылки на которые заинтересованный читатель может найти в таблице П.2. В этом разделе рассмотрим прохождение отдельных этапов процесса полового воспроизведения на примере некоторых видов. Последовательность событий, следующих друг за другом при половом воспроизведении, можно представить в виде схемы (Давидович, 2002б): подготовительные этапы гаметогенеза (сексуализация, дифференциация) → гаметогенез (мейоз) → половой процесс (сингамия) → аукусспорообразование → формирование инициальной клетки (рис. 16).

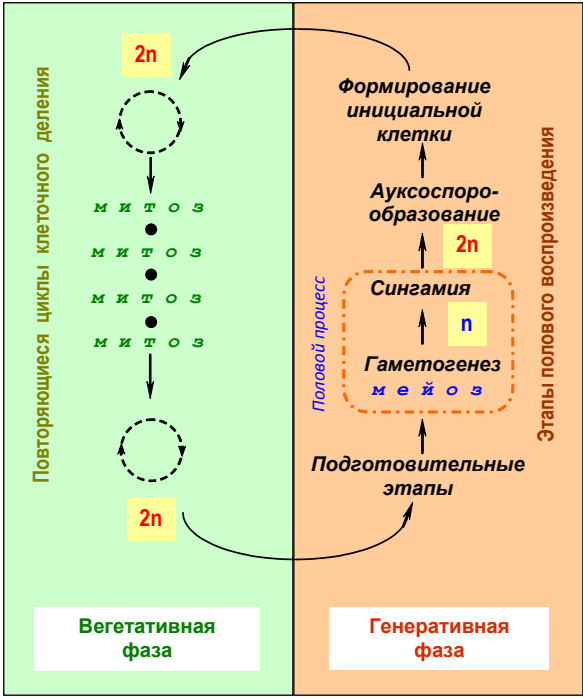


Рисунок 16 — Схема жизненного цикла и этапы полового воспроизведения у диатомовых водорослей. 2n и n – пloidность клеток на данном этапе. Собственно половой процесс включает этапы с гаплоидным состоянием клеток.

Половое воспроизведение начинается с подготовительного этапа, когда клетки обмениваются феромонами (см. ниже), благодаря чему запускается процесс гаметогенеза. У центрических видов половой процесс оогамный, поэтому можно говорить о спермато- и оогенезе. У большинства пеннатных ввиду относительной изогамии дифференцировать гаметы по половой принадлежности не представляется возможным. Однако, у некоторых видов пеннатных гаметы, про-

дуцируемые клонами, относящимися к репродуктивно совместимым типам спаривания, различаются не только своим поведением, но также по способу формирования и общей морфологии (рис. 17). Это позволяет выделять мужские и женские клоны. Причем у всех клеток конкретного клона, на протяжении всей его жизненной истории формируются либо активные, либо пассивные гаметы. Уже на этом основании можно предположить генетическую предопределенность проявления пола у пеннатных диатомей. Более того, у этих видов принадлежность к мужскому и женскому полу подтверждается соответственно их гетеро- и гомогаметностью (см. раздел 2.3).

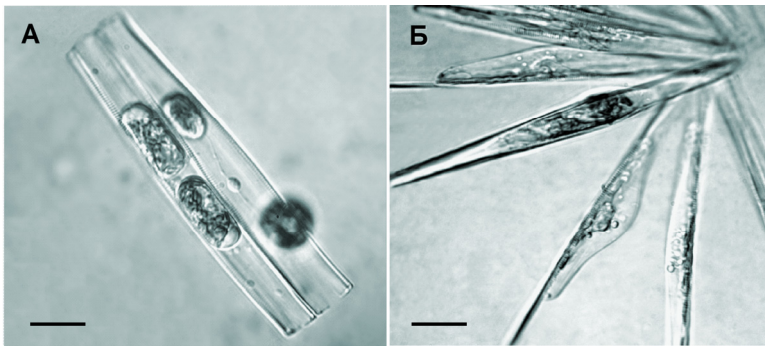


Рисунок 17 — Половой диморфизм у *Tabularia tabulata* обнаруживается на стадии гаметогенеза. (А) – мужские гаметы формируются путем деления протопласта в трансапикальной плоскости, округляются и высвобождаются из гаметангиальной клетки, теряя контакт с ее створками. (Б) – женские гаметы формируются путем деления протопласта в апикальной плоскости и сохраняя долгое время контакт со створками родительского гаметангия, стягиваются к их середине. Масштаб 10 мкм.

У подвижных пеннатных гаметангиальные клетки противоположного пола (типа спаривания) формируют пары, иногда собираются в группы из нескольких клеток. Бесшовные пеннатные, равно как и центрические диатомовые таких пар не образуют, однако важным условием, обеспечивающим сингамию, является достаточная близость расположения родительских клеток (Рошин, 1994), что в большинстве случаев достигается благодаря высокой плотности популяции. У некоторых видов гаметангиальные пары покрываются общей слизистой оболочкой (Geitler, 1932; Mann, Stickle, 1991).

У пеннатных в каждой гаметангиальной клетке в результате двух последовательных мейотических делений в норме образуется по две или по одной гамете. В последнем случае избыточные (нефункциональные) ядра могут оставаться в гамете, либо в образующихся у некоторых видов остаточных телах. У центрических диатомовых процесс гаметогенеза, особенно сперматогенеза, более сложный (Kaczmarek *et al.*, 2013). Сперматогенез включает несколько дифференцирующих митозов или ацитокINETических митозов. В результате образуются первичные сперматоциты или в случае ацитокINETического митоза — плазмодии. Затем следуют два мейоза. После первого из них образуются вторич-

ные сперматоциты (плазмодии). Второе мейотическое деление приводит к формированию сперматозоидов или гаметиических ядер. Всего один сперматогонангий может произвести от четырех (Idei *et al.*, 2012) до 64 (Idei *et al.*, 2015) и даже 128 (Gran, 1902; Schmid, 1995) сперматозоидов. В результате оогенеза образуется одна или две яйцеклетки. Сперматозоид активно передвигается благодаря наличию жгутика (второй редуцирован), находит яйцеклетку и оплодотворяет ее. У пеннатных диатомовых сингамия происходит благодаря близкому расположению гамет, их способность передвигаться весьма ограничена (рис. 18).

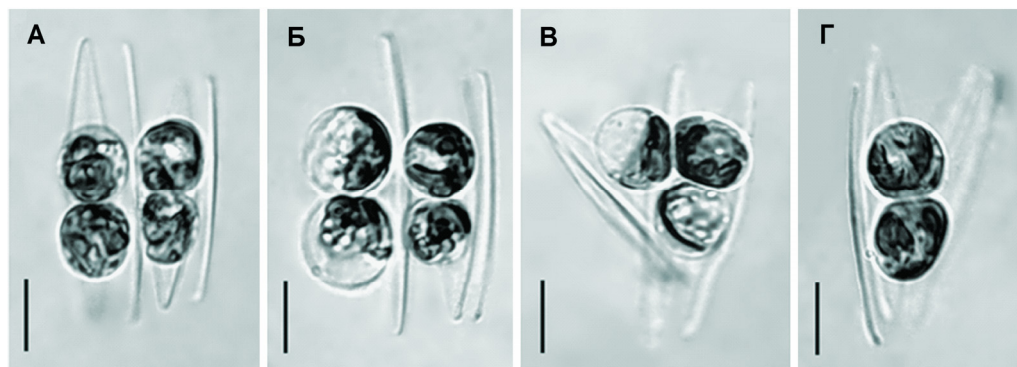


Рисунок 18 — Слияние гамет у *Haslea karadagensis*. (А) – в каждой гаметангиальной клетке формируется по две гаметы. (Б) – гаметы, развитие которых произошло быстрее, слегка увеличиваются в размерах. (В) – первая пара гамет уже слилась, образовав зиготу, вторая готовится к слиянию. (Г) – две зиготы, окруженные четырьмя теками родительских клеток. Масштаб 10 мкм.

В результате слияния гамет формируется зигота, которая без заметной задержки трогается в рост (рис. 19). С этого момента ее правильно называть аук-

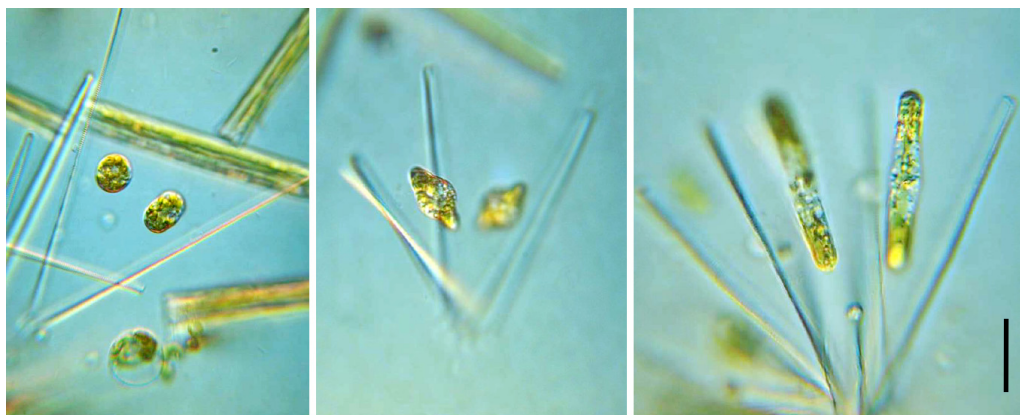


Рисунок 19— *Ulnaria ulna*, ранние этапы роста ауксоспор. Масштаб 20 мкм.

соспорой. Ауксоспора — клетка, способная за несколько часов увеличиться в разы — известна только у диатомовых. Слияние ядер — кариогамия (рис. 20) — происходит сразу после сингамии или с некоторой задержкой в зависимости от видовой принадлежности рассматриваемой диатомовой водоросли. У некоторых видов ядра не сливаются вплоть до завершающих этапов роста ауксоспоры.

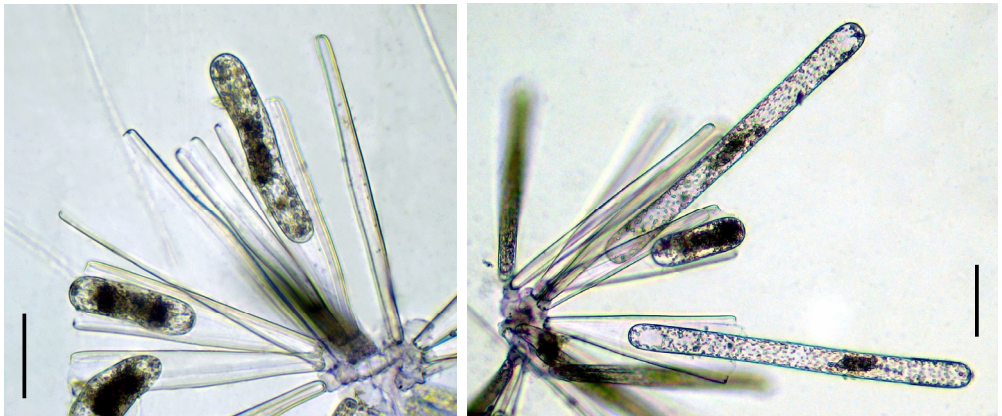


Рисунок 20 — *Ardissonaea crystallina*, слияние ядер происходит в процессе развития ауккоспор. Окрашивание гематоксилином. Масштаб 10 мкм.

Расширение ауккоспор у *Coscinodiscophyceae* изометрическое (равномерное во все стороны), у *Vacillariophyceae* биполярное, у некоторых *Mediophyceae* мультиполярное. Биполярное расширение обусловлено кремнеземной структурой — перизониумом (рис. 21), состоящим из поперечных колец и продольных полос, которые откладываются в процессе развития ауккоспоры (Round *et al.*,

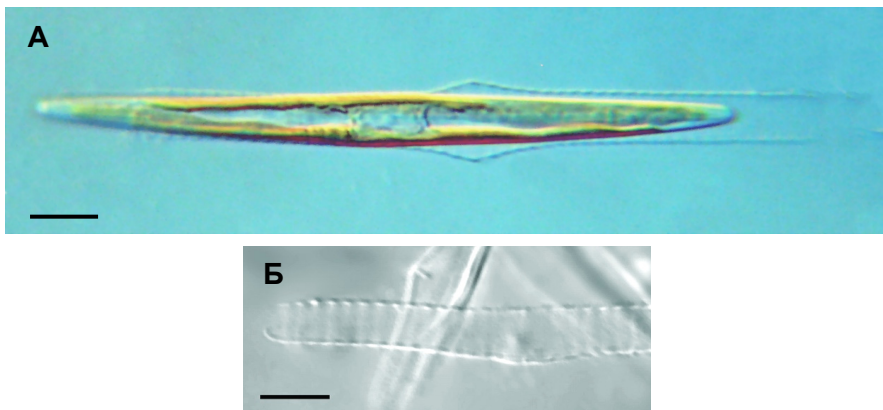


Рисунок 21 — Перизониум и его поперечно-полосатая структура хорошо различимы в световом микроскопе. (А) — инициальная клетка *Haslea ostrearia*, выползающая из перизониума. (Б) — перизониум *H. karadagensis*. Масштаб 10 мкм.

1990). У одних видов в перизониуме присутствуют как кольца, так и продольные ленты, у других только кольца, у небольшого количества видов обнаружены только продольные элементы (Toyoda *et al.*, 2005, 2006). Перизониум служит своего рода формой, в которой откладываются створки инициальной клетки, и тем самым задаются ее очертания. Вначале, еще в зиготе откладывается первичное кольцо, затем к нему апикально с двух сторон достраиваются новые кольца, вплоть до достижения аукоспорой максимального размера. Иногда развитие аукоспоры в одном направлении доминирует над противоположным, и тогда ведут речь об униполярном расширении (Kaczmarska *et al.*, 2013). У некоторых пеннатных на концах растущих аукоспор хорошо различимы остатки оболочек зиготы (инкунабулы), которая разрывается экваториально на две части, как только начинает формироваться аукоспора. У ряда видов инкунабула не разрывается на две половинки, продолжая окружать растущую аукоспору. Фрагменты инкунабулы на концах аукоспор носят название апикальные или полярные колпачки. Иногда их называют перизониальными колпачками, хотя к перизониуму они имеют косвенное отношение. Инкунабула, включающая органические и неорганические (силикатные) компоненты, формируется зиготой (Kaczmarska *et al.*, 2013). Последние, в отличие от структурных элементов перизониума, располагаются нерегулярно.

Мультиполярное расширение протекает в трех и более направлениях, все они находятся в одной плоскости, что приводит к формированию треугольных, квадратных, или многолучевых (звездчатых) аукоспор, а впоследствии и панцирей клеток. У мультиполярных диатомовых формируется так называемый проперизониум — кремнеземная структура, напоминающая перизониум (Kaczmarska *et al.*, 2013).

У разных видов, как центрических, так и пеннатных, растущие аукоспоры по разному ориентированы по отношению к текам гаметангиальных клеток. В связи с этим у центрических диатомовых выделяют свободные, терминальные, латеральные и интеркалярные аукоспоры. У пеннатных обращают внимание на взаимно параллельное, перпендикулярное или беспорядочное расположение аукоспор и тек родительских клеток.

Полностью сформировавшиеся аукоспоры имеют размер в несколько раз превышающий размер родительских клеток (рис. 22). После того, как аукоспора завершит свой рост, внутри последовательно начинают откладываться эпитека, затем поле ацитокINETического митоза (Round *et al.*, 1990) — гипотека дочерней клетки. Эта клетка получила название инициальной, поскольку дает начало новому клону. У шовных пеннатных инициальная клетка обычно покидает аукоспору, выползая наружу. У бесшовных пеннатных и центрических диатомовых оболочка аукоспоры разрывается в результате возобновляющегося вегетативного деления инициальной клетки.

Форма инициальной клетки может в определенной степени отличаться от формы первых постинициальных клеток (Round *et al.*, 1990). В онтогенезе форма клеток также может заметно меняться, накапливаются деформации. После полового воспроизведения форма клеток возвращается к исходной, характерной для вида (рис. 23).

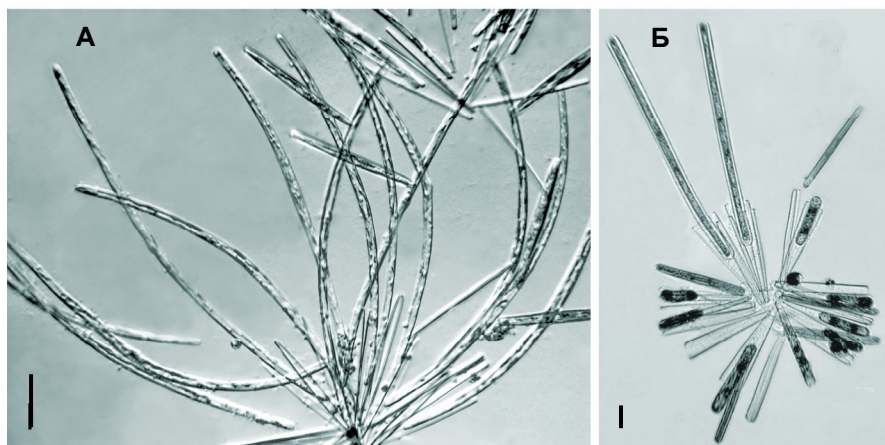


Рисунок 22 — Размер инициальных и постинициальных клеток в несколько раз превышает размер родительских. (А) – *Tabularia tabulata*. (Б) – *Ardissonaea crystallina*. Масштаб 50 мкм.

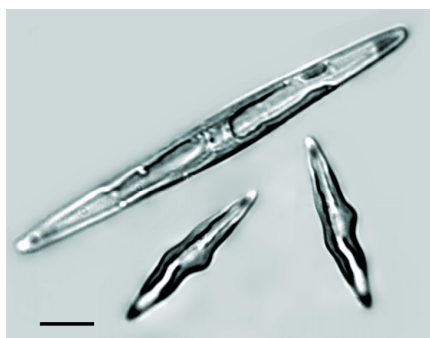


Рисунок 23 — *Haslea karadagensis*, родительские клетки приобрели деформации при длительном содержании в культуре; после полового воспроизведения форма клеток возвращается к исходной, характерной для вида. Масштаб 10 мкм.

3.3. Связь мейоза с митотическим клеточным циклом

У автотрофов прохождение цикла митотического клеточного деления непосредственно связано со световым режимом. Небезынтересно знать, когда и при каких условиях последовательность событий митотического клеточного цикла замещается последовательностью событий, ведущих к мейозу, или при более конкретной постановке вопроса: в какой фазе митотического клеточного цикла возможна индукция полового воспроизведения? Очевидно, что до вступления в половой процесс клетки диатомовых должны быть сексуально индуцибельными, т.е. иметь размеры, соответствующие генеративной фазе жизненного цикла.

Во многих работах отмечалась приуроченность гаметогенеза к определенному времени суток. Эта закономерность характерна как для пеннатных диатомовых при двудомном воспроизведении, например, *Nitzschia lanceolata* W. Smith и др. (Рощин, 1994), так и для однодомных центрических, например, *Chaetoceros curvisetus* Cleve (Furnas, 1985). Для последних синхронность гаметогенеза особенно важна, поскольку в планктоне, особенно при небольшой численности, вегетативные клетки, предшествующие оогониям и сперматогониям, не могут контактировать друг с другом физически. Для клеток, удаленных друг от друга на значительное расстояние, не имеет большого смысла также химическое взаимодействие. Таким образом, в случае гаметогенеза, проявляющегося спонтанно в отношении полового партнера, вероятность встречи короткоживущих спермиев с яйцеклетками, несомненно, повышается, если спермато- и оогенез приурочены к одному времени суток. У *Synedra tabulata* (C. Agardh) Kützing (исследовалась, по-видимому, *Tabularia fasciculata* (C. Agardh) D. M. Williams et Round, см. (Давидович, Давидович, 2010)) строгая суточная периодичность и синхронность в образовании гамет проявлялась при однодомном воспроизведении и отсутствовала при двудомном (Рощин, 1994).

Наиболее детально переход от митоза к мейозу мы изучали в экспериментах с пеннатной диатомовой *Nitzschia lanceolata* (Davidovich, 1998), создавая искусственные фото- и темновые периоды. Поскольку этот вид раздельнополый и чаще всего воспроизводится гетероталлическим путем, то в отсутствие половых партнеров клетки делятся митотически, не обнаруживая никаких признаков мейоза. Попадая в темноту, клетки продолжают прохождение митотического клеточного цикла вплоть до вхождения в светозависимую фазу G1 либо G2, где они "арестовываются" до наступления следующего светового периода. Логично предположить, что клетки, арестованные в G2 фазе, после наступления светового периода, продолжают митотический цикл, т.к. они уже прошли S-фазу, т.е. фазу синтеза и удвоения ДНК, и готовы к цитокинезу. Поэтому свернуть с митотического пути и перейти к цепочке событий, ведущих к мейозу, могут только клетки, арестованные в G1 фазе. Задавая момент старта половых отношений путем смешивания клонов противоположного пола, мы смогли установить, насколько эффективным будет переход к мейозу в зависимости от продолжительности пребывания клеток на свету. Родительские клоны одновременно выставлялись на свет, а затем каждые два часа делались смешанные посевы, которые после двухчасовой экспозиции на свету помещались в темноту. По такой схеме эксперимента продолжительность взаимодействия половых партнеров в присутствии света была одинаковой, менялась лишь продолжительность нахождения на свету до начала взаимодействия. Оказалось, что при возвращении на свет после длительного темнового периода (трое суток) количество клеток, у которых можно было индуцировать процесс гаметогенеза и аукоспоруляции, т.е. клеток, становящихся гаметангиями, возрастало с увеличением продолжительности экспозиции на свету в течение 4–5 часов, а затем, по прошествии 6–7 часов, снижалось. Следует заметить, что в созданных условиях прохождение клеточного цикла было довольно быстрым, при 8-и часовом фотопериоде клетки делились, т.е. проходили митотический клеточный цикл, 1–1,5 раза в сутки. Как следует из

проделанных экспериментов, наиболее эффективный переход от митоза к мейозу (его предварительным этапам) осуществлялся, если клетки вступили во взаимодействие в ранней G1 фазе. Встреча половых партнеров, находившихся за пределами G1 фазы, оказывалась нерезультативной. Описанная закономерность позволяет логично объяснить механизм суточной цикличности в формировании гамет и аукоспор, наблюдавшейся у ряда видов при содержании в условиях естественного освещения.

Изучая *Conticribra weissflogii* (синоним *Thalassiosira weissflogii*), В. Армбруст с соавторами (Armbrust *et al.*, 1990) установила экспериментальным путем, что индукция сперматогенеза возможна не в любой момент клеточного цикла, а только в определенной его фазе (рис. 24). При этом режим освещения сам по себе являлся фактором сексуальной индукции, которая происходила только в том случае, если в ранней G1 фазе клеточного цикла клетки содержались при пониженной освещенности или в темноте. Отсутствие периода темноты в ранней G1 фазе, как и попытка воздействия темнотой в любой другой фазе, неизбежно приводили к отрицательным результатам в отношении гаметогенеза. Переключение с митотического цикла на путь мейоза, происходящее в сравнительно узком сегменте клеточного цикла, позволяет клеткам, участвующим в воспроизведении, синхронизировать клеточные процессы непосредственно перед тем, как перейти к премейотической S-фазе, что, несомненно, благоприятствует сингамии.

Интересные опыты с центрическими проделал А. М. Рощин (Рощин, 1972, 1976). Он показал, что для успешного воспроизведения *Chaetoceros curvisetus* необходимо несколько темновых периодов, в то время как у *Coscinodiscus janischii* A. W. F. Schmidt не было такой зависимости, и он мог воспроизводиться

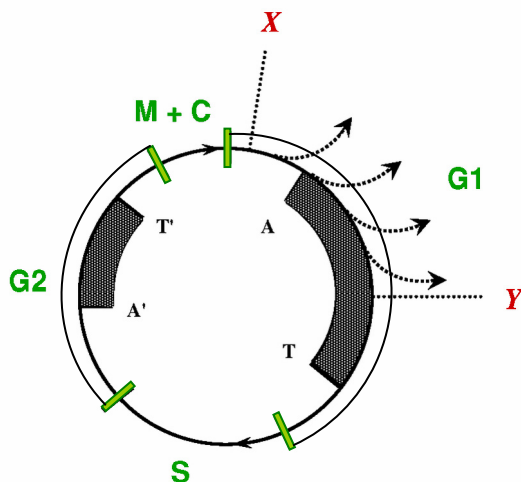


Рисунок 24 — Фазы клеточного цикла: M+C – митоз и цитокинез, G1 – пресинтетическая, S – синтез ДНК, G2 – постсинтетическая; A...T и A'...T' – светозависимые области; X...Y – область, где возможна сексуальная индукция [по Armbrust *et al.*, 1990 с изменениями].

при непрерывном освещении. Более того, у *C. curvisetus* для инициации полового воспроизведения более крупные клетки, недавно пересекшие критическую границу, нуждались в большем количестве темновых периодов по сравнению с мелкими. По аналогии с высшими растениями было введено понятие короткодневных и длиннодневных видов у диатомовых.

3.4. Проблема доставки гамет к месту сингамии

Момент слияния гамет (сингамия) является одним из ключевых в процессе полового воспроизведения. Для достижения сингамии у диатомовых в целом задействовано несколько способов движения. У оогамных центрических диатомовых мужские гаметы подвижны. Благодаря наличию жгутика они активно двигаются в направлении женских клеток-гаметангиев и сливаются с находящимися в них женскими гаметами. У шовных пеннатных функция достижения полового партнера перешла от гамет к родительским клеткам. Активно перемещаясь, они "находят" друг друга. По-видимому, это может происходить как случайно, так и целенаправленно, благодаря выделяемым феромонам (Gillard *et al.*, 2012). Затем, когда родительские клетки оказываются в непосредственной близости, гаметам самим предстоит переместиться на некоторое расстояние, обычно не превышающее их диаметр. Предполагается, что это происходит за счет амебоидного движения, однако, нередко при неудачном расположении гаметангиев гаметы так и не могут слиться и в конечном итоге погибают (Chernov *et al.*, 2004; Davidovich *et al.*, 2009). У некоторых видов сформировавшаяся пара гаметангиев покрывается слизистой капсулой, что, несомненно, увеличивает шанс благополучной сингамии. Преодоление "последней мили" достигается в очень редких случаях за счет разбухания гамет, и соответствующего увеличения их диаметра в полтора-два раза (Mann, Stickle, 1991).

Сложнее достичь сингамии видам, у которых гаметы безжгутиковые, а сами гаметангии не способны к активным перемещениям. Прежде всего, это относится к большой и разнообразной группе бесшовных пеннатных. У некоторых из них, например, у видов из рода *Licmophora* C. Agardh, сингамия осуществляется только в том случае, если клетки, распространяющиеся пассивно, оказываются в непосредственной близости, и клетки-гаметангии могут касаться друг друга (Роцин, 1994). Гаметы в таком случае перемещаются по поверхности гаметангиев за счет амебоидного движения (Chernov, Mann, 2004). Механизм амебоидного движения задействован и у видов, образующих копуляционные каналы, как например у истинных *Nitzschia* (Mann, 1986).

Изучая половое воспроизведение *Tabularia fasciculata*, мы столкнулись с необычным поведением гамет (Davidovich *et al.*, 2012b). У этого раздельнополого вида, как и у других представителей рода *Tabularia*, дифференциация полов может быть обнаружена на этапе гаметогенеза. Морфологический половой диморфизм подтверждается также системой скрещивания и схемой наследования половых факторов (Davidovich *et al.*, 2010). Движение мужских гамет, покинувших гаметангии, в первом приближении представляется хаотичным (рис. 25). Случайный (броуновский) характер движения мужских гамет у *T. fasciculata* был подтвержден аналитически (Edgar *et al.*, 2014).

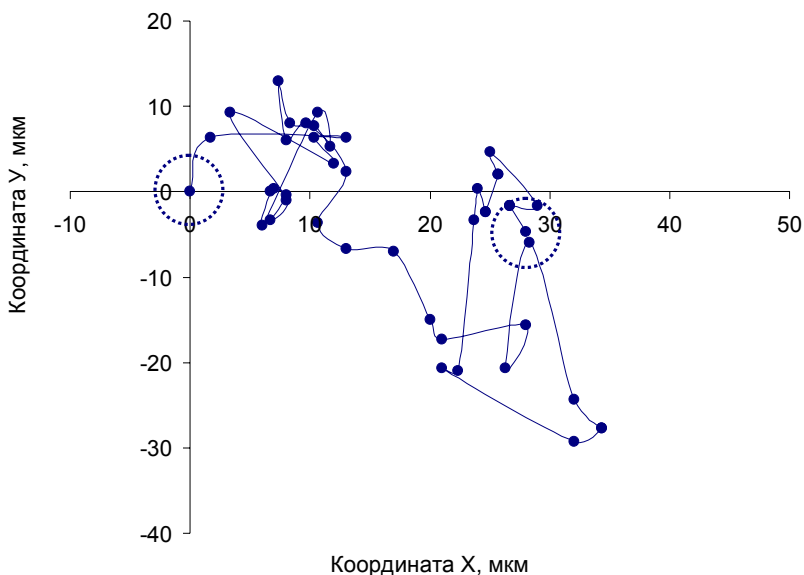


Рисунок 25 — Схематическое представление пути одной мужской гаметы *Tabularia fasciculata* в течение трех минут, показанное здесь как проекция траектории в двух-координатной плоскости. Построение выполнено по результатам съемки видео в реальном времени. Точки представляют положение центра гаметы каждые 3,9 секунды; пунктирные кольца соответствуют действительным размерам гаметы в начальной и конечной позициях.

Наблюдение за гаметами показало, что мужские гаметы подвижны, но не все в одно время. Они двигаются нецеленаправленно, при этом иногда вращаются вокруг своей оси. В течение минуты мужская гамета может переместиться на расстояние десятикратно превышающее ее диаметр, но обычно меньше. При этом полный путь, пройденный гаметой, оказывается намного большим ввиду частой смены направления движения. Движение гамет длится от нескольких секунд до нескольких минут, начинаясь и заканчиваясь непредсказуемо, и прерывается периодами (несколько минут) покоя. В процессе движения вращение гамет может ускоряться или замедляться. В наших экспериментах в конкретный момент времени приблизительно только одна пятая часть гамет в поле зрения была подвижной. По достижении физического контакта гаметы сливались, образуя сферические зиготы. В начале исследования метод светлого поля и увеличения до 250 крат не позволили установить механизм движения гамет. Внимательное обследование чашек Петри, в которых содержались культуры, не выявило наличия каких-либо инородных подвижных организмов. Позднее, применив большие увеличения и более совершенные методы контрастирования (фазовый и дифференциально-интерференционный контрасты), нам удалось обнаружить очень тонкие структуры, формирующиеся на поверхности мужских гамет у *Tabularia fasciculata* и *T. tabulata* (Davidovich *et al.*, 2012b).

Обычно сразу после освобождения из тек гаметагангия мужские гаметы имеют идеальную сферическую форму, их поверхность гладкая, и на ней не обна-

руживаются никакие структуры. Вскоре после этого начинается циклический процесс формирования и исчезновения цитоплазматических выростов. Вначале поверхность гамет становится активной, теряется сферическая форма, на поверхности появляются короткие выросты похожие на псевдоподии (рис. 26).

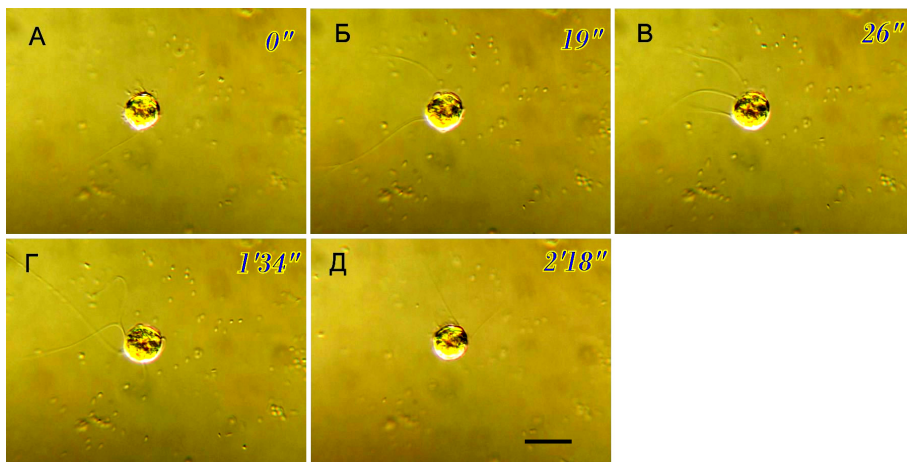


Рисунок 26 — Хронометраж формирования цитоплазматических выростов на поверхности мужских гамет *Tabularia tabulata*, ДИК. Масштаб 10 мкм.

Поверхность как будто "вскипает". Затем некоторые выросты (от одного до пяти, чаще — два) начинают быстро удлиняться, прямолинейно и в случайном направлении. На удлиняющихся цитоплазматических выростах иногда можно наблюдать утолщения, расположенные на неравном удалении друг от друга и перемещающиеся вместе с дистальным концом цитоплазматического выроста, это говорит о том, что удлинение цитоплазматического выроста происходит у его проксимального конца. Утолщения никогда не перемещаются вдоль цитоплазматических выростов. Толщина (диаметр) цитоплазматических выростов одинаков на всем протяжении. Если в процессе роста цитоплазматические выросты прямые и кажутся ригидными, то по завершении роста они становятся гибкими, начинают искривляться и извиваться. На заключительном этапе цикла они начинают сокращаться, интенсивно при этом извиваясь. Иногда складывается впечатление, что цитоплазматические нити не сокращаются, а укладываются или навиваются на поверхность гамет. Сокращение нитей сопровождается вращением гамет. Во время сокращения может происходить агглютинация двух и даже трех цитоплазматических нитей. После полного сворачивания всех выростов клетка опять приобретает сферическую форму и в таком состоянии относительного покоя находится от нескольких секунд до нескольких минут, пока не начнется очередной цикл формирования цитоплазматических выростов (рис. 27). Общее возможное количество таких циклов неизвестно, на одной из гамет мы наблюдали их более десяти подряд с короткими промежутками, не превышающими 30 секунд. Специальных исследований мы не проводили, но в одном случае

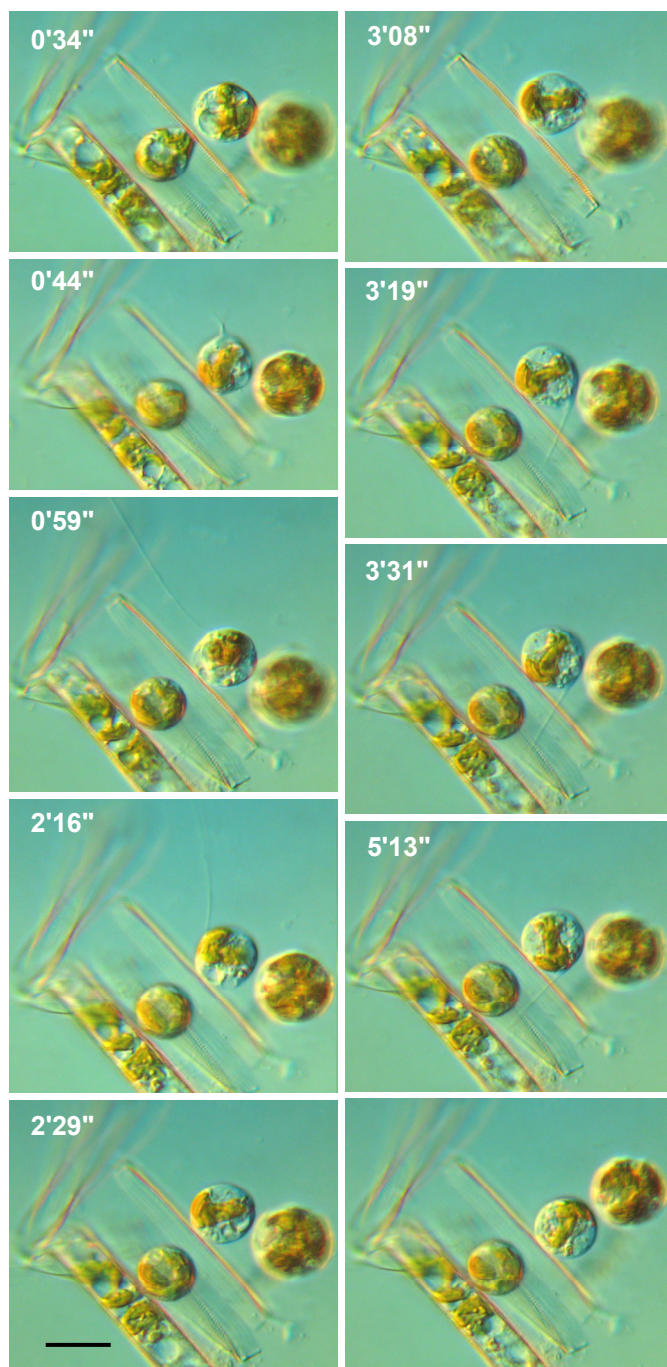


Рисунок 27 — *Tabularia tabulata*, два цикла формирования и ретракции цитоплазматических выростов на поверхности мужской гаметы (в центре). Масштаб 20 мкм.

описанная активность сохранялась у гамет на следующие сутки после их формирования. У *T. fasciculata* мы наблюдали формирование цитоплазматических выростов относительно большего диаметра, напоминающих псевдоподии, на ранних этапах гаметогенеза, когда мужские гаметы еще не округлились и находились в створках гаметангия.

У *Ulnaria ulna*, так же как у видов *Tabularia*, гаметогенез можно разбить на два типа: мужской и женский (Podunay *et al.*, 2014). Различаются они, прежде всего, по характеру деления протопласта клетки в процессе гаметогенеза — в апикальной плоскости при формировании женских гамет и в трансапикальной при формировании мужских гамет (рис. 28). По завершении формирования мужские и женские гаметы становятся морфологически неразличимыми, однако, их поведение позволяет установить половую принадлежность. Вращательное и хаотически-поступательное движение мужских гамет также обеспечивают цитоплазматические выросты, которые периодически образуются на их поверхности. На поверхности женских гамет такие выросты ни разу не встречались, вследствие чего сами гаметы были неспособны к активному перемещению.

Клеточная поверхность зигот у рассматриваемых видов также может быть активной, но цитоплазматические выросты на поверхности зигот не возникают. Нитевидные цитоплазматические выросты имеют толщину (диаметр) 0,7–1,1 мкм у *T. tabulata* и 0,8–1,1 мкм у *T. fasciculata*. Их длина во много раз превышает размеры гамет, так у *T. tabulata* длина нитевидных выростов достигала 150 мкм, что на порядок больше диаметра гамет. Мы установили средние скорости формирования и ретракции цитоплазматических нитей на поверхности гамет *T. tabulata*, они составили 2,35 и 9,46 мкм/сек соответственно, что существенно выше наблюдавшихся у других организмов скоростей образования филоподий и сопоставимо со скоростями характерными для аклоподий и ретикулоподий (Lu *et al.*, 1997; Pollard *et al.*, 2001; Davidovich *et al.*, 2012b; Bornschlög, 2013).

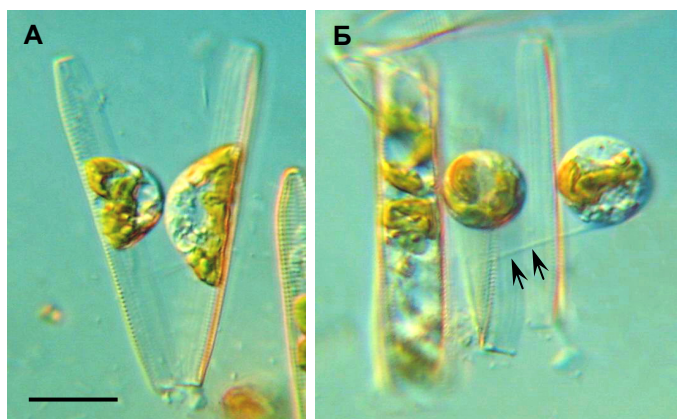


Рисунок 28 — *Tabularia tabulata*, деление протопласта при формировании женских гамет происходит в апикальной плоскости (А), мужских — в трансапикальной (Б). На поверхности мужских гамет периодически возникают, затем исчезают тонкие длинные цитоплазматические выросты (показано стрелками). Масштаб 20 мкм.

К настоящему времени нам удалось наблюдать псевдоподиеподобные выросты на поверхности гамет у нескольких бесшовных пеннатных диатомовых, включая *Tabularia fasciculata* (Davidovich *et al.*, 2010), *T. tabulata* (Давидович, Давидович, 2010), *Ulnaria acus* (Kützing) M. Aboal (Подунай и др., 2018), *U. ulna* (Podunay *et al.*, 2014), а также у *Ardissonea crystallina* (Davidovich *et al.*, 2017), таксономическая позиция которой остается дискуссионной (рис. 29). По морфологии, характеру и динамике формирования цитоплазматические выросты на поверхности мужских гамет у всех изученных видов напоминают псевдоподии, и из выделяемых типов псевдоподий более всего соответствуют филоподиям и аксоподиям. Основное различие между аксоподиями и филоподиями состоит в строении цитоскелета: у аксоподий он сформирован микротрубочками, а у филоподий филаментами, состоящими из актина (Margulis *et al.*, 1990; Hausmann *et al.*, 2003). При изучении механизма формирования аналогичных цитоплазматических нитей гаметами *Pseudostaurosira trainorii* E. A. Morales выяснилось, что они содержат микротрубочки, образованные тубулином (Sato *et al.*, 2011). Таким образом, судя по скорости формирования и молекулярной структуре цитоскелета, цитоплазматические выросты следует отнести к аксоподиям. Описанные цитоплазматические нити, распространяясь на внушительное расстояние от гамет, имеют значительную вероятность встречи с гаметами противоположного пола. Мы несколько раз наблюдали, как соприкоснувшись с гаметами противоположного пола, нити, судя по всему, соединялись с ними, поскольку затем происхо-

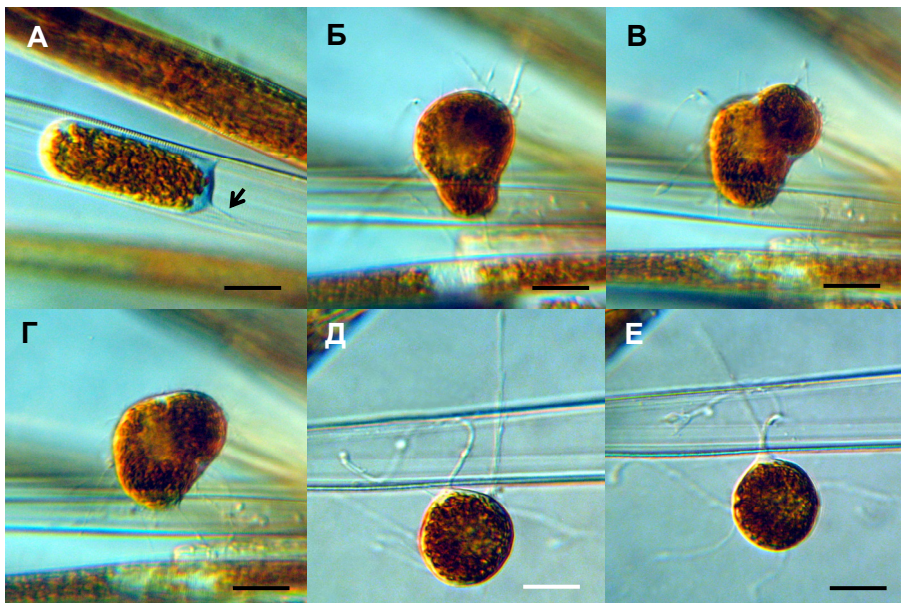


Рисунок 29 — *Ardissonea crystallina*, отдельные цитоплазматические выросты возникают на поверхности мужских гамет уже на ранних этапах их формирования гамет (А); псевдоподиальная активность возрастает после того, как гаметы покидают створки гаметангия (Б–Е). Масштаб 20 мкм.

дило "подтягивание" гамет друг к другу. Этот же феномен наблюдался у *P. trainorii* (Sato *et al.*, 2011). Говорить о направленном росте цитоплазматических нитей не приходится, но даже при этом не вызывает сомнения, что действие такого "лассо", забрасываемого в разные стороны во много раз повышает вероятность сингамии. Кроме того, сворачивание нитей вызывает вращательно-поступательное движение мужских гамет. Открытое нами явление послужило основой для теоретического анализа характера движения. Р. Эдгар с соавторами (Edgar *et al.*, 2014) доказали математически, что движение гамет носит хаотический характер, и хотя с точки зрения теории по своей природе такое движение не самое оптимальное, однако, оно повышает вероятность столкновения с гаметами противоположного пола. Важен также тот факт, что движение по описанному типу осуществляется в трехмерном пространстве и на длинных дистанциях, по отношению к размерам самих гамет в несколько раз превышающих их диаметр.

Псевдоподии широко распространены в органическом мире, в том числе среди водорослей они обнаружены у представителей отделов Chloarhiophyta, Chrysophyta, Xanthophyta, Dictyochophyta (Масюк, Костиков, 2002). Однако, описанный нами тип и механизм движения гамет, как показывает обзор литературы, ранее был неизвестен не только у диатомовых, но и в целом у других эукариот.

3.5. Феромоны

Феромоны — вещества, регулирующие процессы и реакции организмов, в том числе водорослей разных отделов, известны давно (Frenkel *et al.*, 2014), но лишь последнее десятилетие преподнесло нам серию работ, раскрывающих порядок обмена химическими сигналами при взаимодействии клеток–половых партнеров у диатомовых (Sato *et al.*, 2011; Gillard *et al.*, 2013; Bondoc *et al.*, 2016; Moeys *et al.*, 2016; Klapper *et al.*, 2021). Биологическая обусловленность и необходимость такого взаимодействия для диатомовых очевидна. Высокая "цена" полового воспроизведения, при котором родительские клетки прекращают свое существование, не позволяет производить и расточительно расходовать гаметы в отсутствие полового партнера. Более того, необходим сигнал, ответственный за остановку митотического клеточного цикла каждого из них и в должной мере синхронизированный переход к гаметогенезу (Basu *et al.*, 2017). Для субстратно-связанных видов случайный и кратковременный контакт с партнером не готовым к половому взаимодействию безрезультативен. Для того, чтобы запустить процессы, ведущие к переходу от митотических делений к мейозу, необходимо взаимодействие и непрерывный контакт с половым партнером, в течение которого сформируются гаметы и произойдет их слияние. У шовных пеннатных функцию доставки гамет к месту сингамии осуществляют родительские клетки в силу их подвижности. Обмен феромонами в этом случае является наилучшим способом для осуществления указанных взаимодействий.

Впервые существование двух половых феромонов выявили в экспериментах с *Pseudostaurosira trainorii* (Sato *et al.*, 2011). Было показано, что процесс сексуализации мужских клонов запускается женским полом, который выделяет

феромон, названный rh-1, который секретируется активно делящимися клетками женского клона. Была продемонстрирована способность к сексуализации в отсутствие репродуктивно совместимых клеток: достаточно было воздействовать фильтратом среды, в которой содержался клон противоположного пола. Высказано предположение, что выделять феромон способны только клетки, достигшие размерного полового диапазона. Под воздействием феромона rh-1 клетки мужского клона сексуализировались и переходили к мейотическому делению, что приводило к появлению (у этого вида) двух подвижных гамет со специфическим способом движения (см. раздел 3.4). Сексуализированные мужские клетки, а возможно, и их гаметы в свою очередь секретируют феромон rh-2, который стимулирует сексуализацию и гаметогенез клеток женского клона. Авторы предполагали наличие еще одного феромона rh-3, выделяемого женскими гаметами, который направляет и стимулирует встречное движение мужских гамет.

Эксперименты с диатомеей *Seminavis robusta*, воспроизводящейся гетероталлическим путем, позволили установить схожую каскадную схему обмена феромонами (Gillard *et al.*, 2013). Добавление среды из клона, половой тип которого был обозначен как МТ-, к клону МТ+ вызывало повышение активности клеток последнего. Экстракты культур МТ- были активны только тогда, когда МТ-клетки были предварительно обработаны средой от МТ+ клона находящегося в репродуктивной фазе жизненного цикла. Прямые наблюдения показали, что гранулы по размерам близкие к размерам клеток, насыщенные веществами из среды клона МТ-, служили мишенями, привлекающими клетки МТ+ клона. Активно ползая, последние скапливались вокруг мишеней. Примечательно, что такая реакция наблюдалась только в том случае, если шарики-мишени выдерживались в среде клона МТ-, клетки которого, равно как и клона МТ+ достигли репродуктивной фазы жизненного цикла. Экстракт клона МТ-, находящегося в до-репродуктивной фазе жизненного не был активен, даже если клон МТ- был кондиционирован средой клона МТ+ уже пересекшего кардинальный пункт. Хемоаттрактант был идентифицирован как L-дипролин (di-l-prolyl diketopiperazine). Оказалось, что D-дипролин был активен в диапазоне концентраций, сравнимом с концентрацией его L-изомера. Дипролин является беспрецедентным феромоном, при том, что обнаружен в нескольких организмах, включая высшие растения и грибы, где встречается в значительно более высоких концентрациях и служит антибактериальным агентом (Huberman *et al.*, 2007). Интересно, что химический состав феромона у *S. robusta* принципиально отличается от химического состава феромонов родственных бурых водорослей, которые также принадлежат к гетероконтам. У бурых водорослей феромоны, служащие для привлечения конспецифичных гамет, представлены неполярными углеводородами, полученными из жирных кислот (Pohnert, Boland, 2002).

Осуществлен синтез семи новых веществ — аналогов дикетопиперазина по характеру действию, но различающихся своей биологической активностью (Bonneure *et al.*, 2021).

Были идентифицированы несколько генов с характерным для конкретных типов спаривания ответом на феромоны, индуцирующие половую активность, и установлен характер их связи с физиологической специализацией, в частности,

продукцией дипролина в клонах МТ- и поведением клеток МТ+, направленным на поиск полового партнера (Bilcke *et al.*, 2020).

Как правило, феромоны выделяются клетками обоих типов спаривания, но эта модель не универсальна. Исследования, выполненные недавно на *Cylindrotheca closterium* (Ehrenberg) Reimann et J. C. Lewin, показали, что только один тип спаривания (МТ-) продуцировал феромоны (Klapper *et al.*, 2021). Это отличает *C. closterium* от *P. trainorii* и *S. robusta* и предполагает иную схему контроля полового поведения. При этом, как установили авторы, у *C. closterium* три разных феромона были задействованы в процессе. Клетки МТ- перманентно выделяли феромон, привлекающий клетки МТ+ типа спаривания и заставляющий их целенаправленно двигаться навстречу. Помимо него клетки МТ- продуцировали еще два феромона, один останавливал клеточный цикл клеток МТ+, а второй инициировал у них гаметогенез. В данном случае остается открытым вопрос о том, каким образом инициируется гаметогенез в клетках МТ-.

В любом варианте при гетероталлическом воспроизведении направленный поиск партнера посредством регуляции полового поведения феромонами гораздо более эффективен, нежели случайный контакт клеток. Многоэтапная, в ряде случаев каскадная реакция выделения феромонов может оказаться принципиальным фактором эволюции диатомовых, поскольку тонкую "настройку" поведения, модулируемого феромонами, могут изменить сравнительно небольшие изменения генов, отвечающих за их синтез. Априори можно предположить, что это прямой путь к появлению репродуктивной изоляции и видообразованию.

ГЛАВА 4. СИСТЕМА СКРЕЩИВАНИЯ

Под системой скрещивания понимается совокупность путей воспроизведения, реализуемых у данного вида. Рассматриваются два основных пути: гомо- и гетероталлический. Первый благоприятствует инбридингу, второй — аутбридингу. Диатомовые всех групп способны как к гомо-, так и гетероталлическому воспроизведению, но проявляются они у разных видов в разной степени. Гомоталлизм у центрических диатомовых — явление обычное и легко обнаруживается. При достаточно длительном содержании в культуре появляются клетки в разы превосходящие своими размерами клетки родительского клона. Клон перестает быть таковым и превращается в смесь многих клонов — родительского и тех, которые произошли от инициальных клеток, полученных в результате полового воспроизведения (рис. 30).

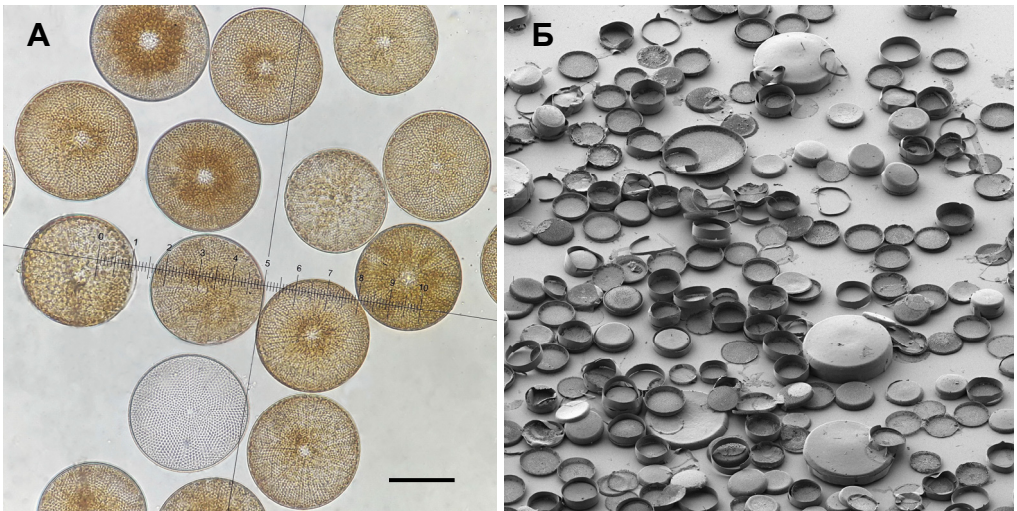


Рисунок 30 — *Coscinodiscus oculus-iridis* (Ehrenberg) Ehrenberg. В клоне клетки приблизительно одного размера, 50 мкм (А). При достаточно длительном содержании в родительском клоне могут появиться крупные клетки, полученные в результате гомоталлического воспроизведения, СЭМ (Б, автор фото П. Сомов). Масштаб 50 мкм.

Несмотря на способность к внутриклоновому воспроизведению, в природных популяциях у многих центрических диатомовых, по-видимому, преобладает перекрестное (межклоновое) воспроизведение, поскольку вероятность встречи с половым партнером своего же клона не очень высока, если только речь не идет о колониальных формах, образующих, например, цепочки клеток. Но и в этом случае в зависимости от размеров гаметангиальные клетки производят преимущественно либо мужские либо женские гаметы (Drebes, 1977). Более того, есть основания предполагать, что центрические не столь однообразны в организации своей системы скрещивания, как об этом сложилось мнение, у ряда видов наблюдалось специфическое поведение отдельных клонов, что заставило говорить

о так называемой субдвудомности (Drebes, 1968; Рошин, 1994; Roshchin, Cherpurnov, 1999).

Основной путь полового воспроизведения пеннатных диатомовых — гетероталлический, хотя у некоторых видов пеннатных оба пола или один из них (иногда только часть клонов конкретного пола) способны к внутриклоновому воспроизведению, происходящему спорадически и нечасто (Рошин, 1994; Давидович, 2002a; Davidovich *et al.*, 2010; Давидович и др., 2019). Внутриклоновое воспроизведение при этом может быть как аллогамным, так и аутомиктическим (педогамия или автогамия). У отдельных видов пеннатных, например, *Ulnaria acis*, отмечен исключительно гетероталлический путь воспроизведения (Подунай и др., 2018), при этом у её ближайшего родственника, *U. ulna*, допускаются оба пути (Podunay *et al.*, 2014).

4.1. Пути воспроизведения: гомоталлизм и гетероталлизм

Аутбридинг и инбридинг — две принципиально различные системы скрещивания; у каждого вида достигается свой особый компромисс между этими двумя крайностями (Майр, 1974). С аутбридингом тесно связана двудомность, зачастую синонимически подразумевающая гетероталлизм, т.е. продуцирование мужских и женских половых продуктов разными талломами (клонами). Заметим, что, например, у *Nitzschia longissima* противоположные по полу клоны, происходящие из пары сестринских клеток, оказались неспособными к близкородственному скрещиванию (Рошин, 1994), что классифицируется как презиготическая стерильность. Однако, при аллогамном внутриклоновом воспроизведении, которое мы наблюдали у *N. longissima*, происходит спаривание двух гаметагиев, являющихся, по сути, генетически идентичными. Следовательно, в системе размножения *N. longissima*, помимо аутбридинга при межкловом скрещивании, присутствует также крайняя форма инбридинга, которая реализуется посредством внутриклонового воспроизведения. Такие инбредные клоны, как выяснилось, фертильны и способны дальше скрещиваться, если они противоположного пола. Таким образом, половое воспроизведение несомненно двудомного вида может осуществляться не только гетероталлически, но, в особых случаях, и гомоталлически. В последнем варианте жесткое инбредное скрещивание, как показали наши эксперименты, не препятствовало появлению потомства вплоть до третьего поколения (далее не изучалось).

Гомоталлизм, проявлявшийся у некоторых пеннатных видов диатомовых в совокупности с гетероталлизмом, А. М. Рошин (1994) охарактеризовал как одnodомно-двудомность. К одnodомно-двудомным видам были отнесены изученные им *Tabularia fasciculata* (C. Agardh) D. M. Williams et Round (представлена как *Synedra tabulata* (C. Agardh) Kützing, см. (Давидович, Давидович, 2010)), *Fragilaria delicatissima* Proshkina-Lavrenko, *Achnanthes brevipes* var. *intermedia* (Kützing) Cleve, *Grammatophora marina* (Lyngbye) Kützing, *Navicula pennata* var. *pontica* Mereschkowsky, *Nitzschia lanceolata* W. Smith. При этом подчеркивалось, что у гетерогамных видов *T. tabulata* и *F. delicatissima* мужские клоны, которые сочетаются с женскими клонами, сохраняют также ограниченную способность

к однодомному воспроизведению (Рощин, 1994). Любопытно, что однодомное воспроизведение сопровождалось изогамией. Обнаружив проявление гомоталлизма у *N. longissima*, нам следовало бы отнести эту водоросль к однодомно-двудомным видам. Тем не менее, установленная нами схема наследования полов при гомоталлическом воспроизведении мужского клона (см. раздел 2.3) и устойчивое разделение клонов на два скрещивающихся типа (мужской и женский), при очевидной морфологической и поведенческой гетерогамии, свидетельствуют о двудомном распределении полов (раздельнополости), которое, однако, не препятствует внутриклоновому воспроизведению одного из них.

Способность исключительно мужских клонов (в отсутствие клонов противоположного пола) к воспроизведению, приводящему к появлению как мужских, так и женских особей, дает возможность по-иному интерпретировать ранее полученные результаты. Так, бесшовную пеннатную водоросль *Tabularia fasciculata* (рассматривая ее как *Synedra tabulata*) А. М. Рощин (1987, 1994) охарактеризовал как однодомно-двудомную, и подробно описал чередование однодомного и двудомного поколений. Сейчас, приняв во внимание полученные нами данные, можно отказаться от представления о так называемом чередовании “однодомного” и “двудомного” поколений. Действительно, при содержании мужского клона в культуре можно, случайным образом выделяя инициальные клетки, снова и снова получать мужские поколения до тех пор, пока, опять-таки случайно, не будет выделена женская инициальная клетка, и новое поколение (женское) окажется неспособным к внутриклоновому воспроизведению. Внешне это может быть воспринято как смена “однодомного” и “двудомного” поколений. Половое поведение *T. fasciculata* можно считать полностью аналогичным поведению *N. longissima*, вплоть до таких черт, как появление женских потомков при внутриклоновом воспроизведении — клон Б-1 у *T. fasciculata* (Рощин, 1994, с.104) — и смена типов полового процесса (изогамный при внутриклоновом и гетерогамный при межклоновом скрещивании). Существенны также более низкая частота внутриклонового аукоспорообразования, меньший (возможно, недооцененный) диапазон размеров родительских клеток, в котором оно разрешено, и более выраженная зависимость от условий освещения, — все это говорит о “вынужденности” гомоталлического способа воспроизведения.

Такая же, как у *N. longissima*, схема полового поведения мужских и женских клонов и принцип наследования пола применимы, очевидно, и в отношении *Fragilaria delicatissima* Proshkina-Lavrenko (см. Рощин, 1994, с. 113-118), которая ныне рассматривается как синоним *Neosynedra delicatissima* (Proshkina-Lavrenko) Bukhtiyarova (Guiry, Guiry, 2014).

Гаметы, формирующиеся в паре мужских гаметангиев *N. longissima*, соответствуют мужскому типу (округлые), так что при внутриклоновом воспроизведении половой процесс протекает в форме изогамии (Davidovich *et al.*, 2006), и тем самым, резко отклоняется от *цис*-анизогамного типа (IA2), характерного для межклонового скрещивания (Рощин, 1994). Этот факт логично объясняет причину существования двух типов полового процесса, “обслуживающих” однодомное (внутриклоновое) и двудомное (межклоновое) воспроизведение. О существовании такого разделения говорилось неоднократно (Рощин, 1994;

Roshchin, Cherpurnov, 1999), и сейчас становится понятной его причина. Межклоновое и однополое внутрикловое воспроизведение закономерно различаются типами полового процесса (соответственно, гетеро- и изогамия) у тех видов, у которых физиологическая *цис*-анизогамия сопровождается морфологической *цис*-анизогамией, например, *A. brevipes* var. *intermedia*, *G. marina*, *F. delicatissima*, *T. tabulata* (Рошин, 1994; Roshchin, Cherpurnov, 1999; Давидович, Давидович, 2010). У видов, которым присуща морфологическая изогамия, хотя физиологически они могут быть как изогамными (*Achnanthes longipes*), так и анизогамными (*транс*-анизогамия у *N. lanceolata*), внутрикловое и межкловое воспроизведение является изогамным (Roshchin, Cherpurnov, 1999).

Итак, у *N. longissima* при межкловом скрещивании только один из гаметагиев в паре продуцирует подвижные гаметы. По морфологическим признакам, по поведению гамет, а также по факту гетерогаметности, установленному для клеток этого клона, его можно определить как "мужской". Как оказалось, именно мужские клоны способны к внутрикловому воспроизведению. Если считать подвижность гамет основным фактором, обуславливающим способность к внутрикловому воспроизведению, то однополое (при условии раздельноплодности) внутрикловое воспроизведение может быть найдено, помимо упомянутых *F. delicatissima*, *T. tabulata*, также и у других видов диатомовых, характеризующихся *цис*-анизогамным типом полового процесса (IA2 — по классификации Л. Гайтлера). Оно было найдено, например, у таких видов, как *Achnanthes javanica* f. *subconstricta* (Meister) Hustedt (Mizuno, 1994), *Diatoma elongatum* (Lyngbye) C. Agardh (Round et al., 1990), *Licmophora abbreviata* var. *abbreviata* C. Agardh (Рошин, 1994), *L. ehrenbergii* (Kützing) Grunow (Рошин, Чепурнов, 1994), *L. gracilis* var. *anglica* (Kützing) H. Peragallo et M. Peragallo (Mann, 1982), *Mastogloia smithii* Thwaites ex W. Smith (Stickle, 1986), *Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima* (Hasle) Hasle (Davidovich, Bates, 1998a, b), позднее исследованные клоны были описаны как *Pseudo-nitzschia calliantha* Lundholm, Moestrup et Hasle (Lundholm et al., 2003), *Pseudo-nitzschia multiseriis* (Davidovich, Bates, 1998a, b), *Striatella unipunctata* (Lyngbye) C. Agardh (Рошин, 1994), *Synedra amphicephala* Kützing (Geitler, 1958), *S. rumpens* var. *fragilarioides* Grunow (Geitler, 1952), *S. ulna* (Nitzsch) Ehrenberg (Geitler, 1939). Раздельноплодность части из них уже доказана (Рошин, 1994; Davidovich, Bates, 1998a, b; Podunay et al., 2014).

По той же причине подвижности/неподвижности гамет однополое внутрикловое воспроизведение потенциально возможно и в случае анизогамии типа ПВ. Такой тип анизогамии отмечен, например, у *Cocconeis pellucida* Grunow (Mizuno, 1998), *C. placentula* var. *pseudolineata* Geitler (Mizuno, Okuda, 1985; Mizuno, 1998), *C. scutellum* var. *ornata* Grunow (Mizuno, Okuda, 1985), *Sellaphora pupula* (Kützing) Mereschkovsky (Mann, 1984). Заметим, однако, что длительное скрупулезное наблюдение не выявило случаев успешного внутриклового воспроизведения у *S. pupula* (Mann et al., 1999).

Итак, в отличие от мужских, стационарные женские гаметы *N. longissima*, по-видимому, не в состоянии обеспечить процесс гомоталлического воспроизведения. Принимая во внимание принцип подвижности/неподвижности гамет, можно ожидать, что у тех двудомных видов, у которых гаметы как мужского,

так и женского гаметангиев одинаково подвижны (IB и IC типы по Гайтлеру), либо подвижна только одна из гамет в гаметангии (тип IA1, физиологическая *транс*-анизогамия), внутриклоновое воспроизведение будет наблюдаться в обоих скрещивающихся клонах. Схема скрещивания, описанная для двудомной (Рошин, 1994) и *транс*-анизогамной (Chernov, Mann, 1997) *N. lanceolata* подтверждает это предположение. Было установлено, что у этого вида клоны обоих полов способны к нечастому внутриклоновому воспроизведению (Рошин, 1994).

Особо стоит вопрос о скрещиваемости между собой мужских клонов. У *N. longissima* гаметогенез и аукоспоробразование отмечались иногда в смешанных посевах мужских клонов, как правило, тех, которые охотнее всего воспроизводились внутриклоновым путем. Частота встречаемости аукоспор в смесях была невысокой, приблизительно такой же, как при внутриклоновом воспроизведении. Появление гамет/аукоспор в смесях мужских клонов мы объясняли внутриклоновым воспроизведением отдельных клонов в смеси, хотя на самом деле, не исключается способность последних к межклоновому скрещиванию, и это предстоит еще уточнить.

Очень сложная система скрещивания была описана у *Achnanthes longipes* (Chernov, Roschin, 1995; Chernov, Mann, 1997, 1999, 2000). Обнаружены "однодомные", "бисексуальные" и "однополые" клоны. Однодомные клоны охотно скрещивались с другими однодомными, бисексуальными и однополыми. Бисексуальные клоны скрещивались со всеми другими и между собой и отличались от однодомных только частотой внутриклонового аукоспоробразования. Здесь уместно напомнить, что не у всех мужских клонов *N. longissima* было обнаружено внутриклоновое воспроизведение. Из 35 изученных только 17, т.е. половина клонов проявили такую способность, причем в разной степени. Мы, тем не менее, избегаем употребления термина "однодомность" в отношении *N. longissima*. Судя по схеме наследования пола, мужские клоны — это клоны, несущие в генетическом наборе F и M половые факторы. В отличие от них, в женских клонах представлены только F факторы. В то же время, морфология и поведение гамет в клонах, способных к внутриклоновому воспроизведению, типично мужские.

ГЛАВА 5. ФАКТОРЫ, ИНДУЦИРУЮЩИЕ ПОЛОВОЕ ВОСПРОИЗВЕДЕНИЕ

У клеток, преодолевших кардинальный пункт и перешедших из дорепродуктивной в репродуктивную фазу жизненного цикла, готовность к гаметогенезу нарастает по мере дальнейшего уменьшения размеров (Рощин, 1976). При этом многочисленные сообщения свидетельствуют о том, что путем изменения солености, состава среды, температуры, освещенности удавалось стимулировать половой процесс у отдельных видов диатомовых, которые в обычных условиях культивирования ауксоспор не давали, хотя размер клеток позволял это сделать (Bruckmayer-Berkenbush, 1954; Steele, 1965; Drebes, 1966; Schultz, Trainor, 1968; French, Hargraves, 1985; и др.). Имеющиеся данные свидетельствуют о том, что физиологическое состояние водорослей зависит не только от размера клеток, но и от факторов внешней среды. Границы диапазона размеров клеток, в котором у диатомовых допускается половое воспроизведение, в определенной мере подвижны, и конкретное их положение зависит от совокупного действия факторов ауксоспорообразования. В целом можно отметить, что ауксоспорообразование происходит в определенном диапазоне значений физических факторов, с характерным для каждого вида оптимумом. По сравнению с митозом мейотическое деление и его подготовительные этапы более чувствительны к действию факторов среды, поэтому ауксоспоруляция осуществляется, как правило, в более узком диапазоне значений.

5.1. Температура

Влияние температуры на ауксоспорообразование изучено отрывочно. Имеющиеся данные показывают, что у одних видов небольшое повышение температуры стимулировало вступление в половой процесс (Drebes, 1977), в то время как у других видов, напротив, воспроизведение происходило, если температура не превышала определенного уровня (Kaczmarska *et al.*, 2008).

В наших экспериментах было замечено, что клоны, которые по морфотипу соответствовали *Nitzschia rectilonga*, и были получены из популяций, обитающих в южных морях (Красное море, Персидский залив), требуют более высокой температуры не только для содержания в вегетативной фазе, но и для осуществления полового воспроизведения, в сравнении с популяциями того же морфотипа, но полученными из Черного, Средиземного морей или Атлантического океана (побережье Франции). Не исключено, что эти популяции с похожим морфотипом, на самом деле представляют собой разные виды, но в любом случае они остаются близкородственными.

Для пресноводных близкородственных видов *Ulnaria ulna* и *U. acus*, четко распознающихся по морфологии, нами было установлено, что температурные оптимумы для воспроизведения различаются не менее, чем на пять градусов. Так если *U. ulna* хорошо воспроизводилась при 20°C, и могла воспроизводиться при температуре 22–24°C, то впервые инициировать половое воспроизведение *U. acus* удалось, только поместив ее в условия пониженной температуры (15–18°C).

Эксперименты с близкородственными видами *Haslea karadagensis* и *H. ostrearia* показали, что воспроизведение у них было успешным при температуре от 10 до 20°C (наиболее эффективным в наших грациях при 18°C), а при температурах 23°C и выше вообще не происходило, хотя темп вегетативного деления возрастал прямо пропорционально повышению температуры во всем исследованном диапазоне вплоть до 26°C (рис. 31).

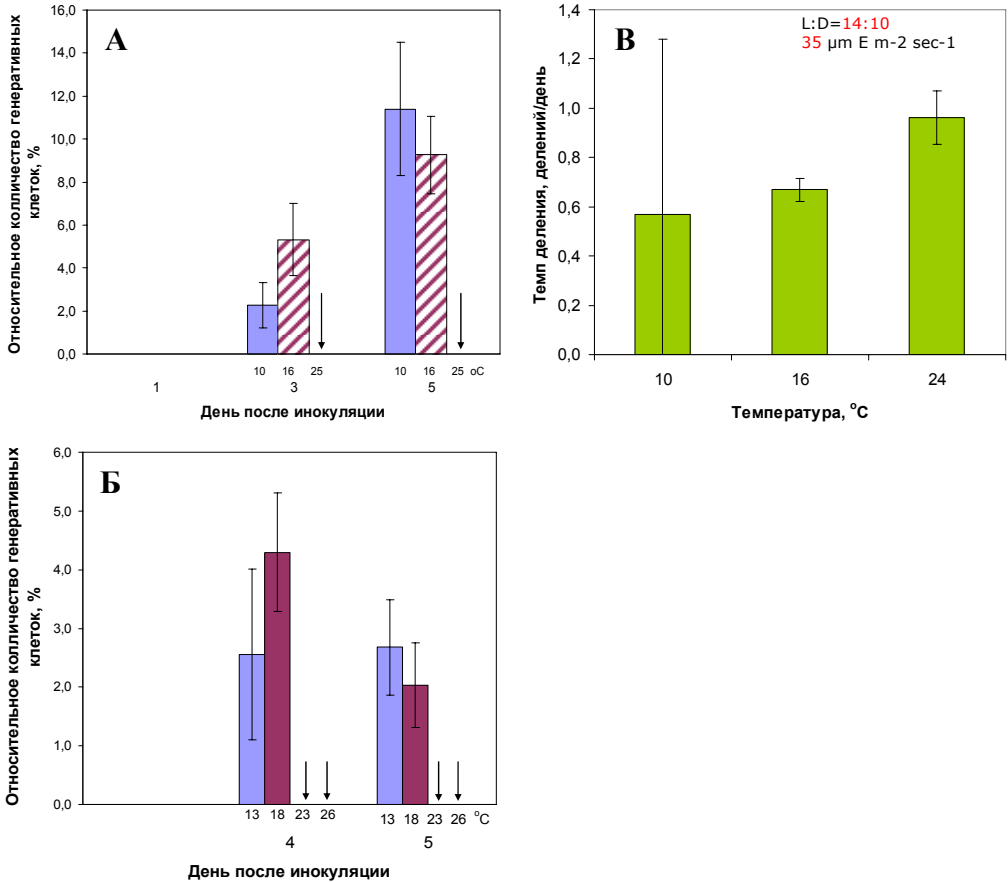


Рисунок 31 — Влияние температуры на половое воспроизведение (А, Б,) и вегетативное деление (В) *Haslea karadagensis*. А, Б – два независимых эксперимента; до них культуры были акклиматизированы к температуре 20°C. К генеративным клеткам относили гаметы, зиготы, аулкоспоры и инициальные клетки на стадии формирования; относительное количество рассчитывалось к общему числу клеток.

Обобщая, отметим, что способность к вступлению в половой процесс оказывается наибольшей при некоторой оптимальной для данного вида температуре, и она не всегда соответствует той температуре, которая обеспечивает максимальный темп вегетативного деления клеток водоросли. Фактором, который

может инициировать половой процесс, является возвращение из неоптимального диапазона температур к оптимуму.

5.2. Свет

Как уже отмечалось, панцирь диатомовых, состоящий из аморфного кремнезема (диоксида кремния), прозрачен для световых лучей (рис. 32), которые беспрепятственно проникают внутрь клетки и обеспечивают хлоропласты необходимой для фотосинтеза энергией.

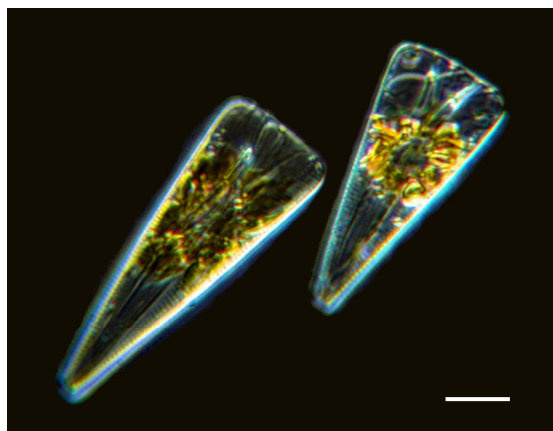


Рисунок 32 — *Licmophora abbreviata* C. Agardh. Панцирь диатомовых, состоящий из аморфного кремнезема (диоксида кремния), прозрачен для световых лучей. СМ, ДИК в нулевой полосе интерференции. Масштаб 10 мкм.

Традиционно исследователи уделяли внимание двум основным параметрам светового режима — продолжительности фотопериода и уровню освещенности — влияющим на вступление клеток в процесс полового воспроизведения и его прохождение. Меньше внимания уделялось качеству света, т.е. его спектральной характеристике.

Продолжительность фотопериода

По отношению к продолжительности светового периода диатомовые водоросли можно разделить на короткодневные и длиннодневные (Пошин, 1972, 1976, 1994). Такие виды как *Coscinodiscus janischii* A. Schmidt, *Cyclotella meneghiniana* Kützing, *Detonula confervacea* (Cleve), *Stephanopyxis palmeriana* (Greville) Grunow следует отнести к длиннодневным, поскольку они обильнее воспроизводятся при длительных фотопериодах и даже при непрерывном освещении. Напротив, *Chaetoceros curvisetus*, *Cocconeis scutellum* Ehrenberg, *Coscinodiscus concinnus* W. Smith, *Melosira moniliformis* (O. F. Müller) C. Agardh, *M. nummuloides* C. Agardh можно считать короткодневными, поскольку они ну-

ждаются в достаточном количестве относительно длительных темновых периодов для индукции гаметогенеза. У них непрерывное освещение способно полностью ингибировать гаметогенез и образование аукоспор. Для некоторых видов, например, *Conticribra weissflogii* (синоним *Thalassiosira weissflogii*), наличие периодов темноты или пониженной освещенности является обязательным для прохождения отдельных этапов полового воспроизведения (Armbrust *et al.*, 1990).

Применяя понятия оптимума и нормы физиологической реакции, можно отметить, что по отношению к продолжительности фотопериода существует, очевидно, оптимум, при удалении от которого образование аукоспор и жизнеспособных клеток максимальных размеров оказывается подавленным, как это наблюдалось, например, у *Achnanthes longipes* (Рощин, 1984), *C. concinnus* (Holmes, 1966), *Cocconeis scutellum* var. *ornata* Grunow (Mizuno, Okuda, 1985), *Pseudo-nitzschia multiseriis* (Hiltz *et al.*, 2000).

Изучая влияние условий освещения на воспроизведение *Haslea ostrearia*, мы нашли (Mouget *et al.*, 2009), что оптимальная продолжительность фотопериода была близка к восьми часам в сутки. При этом аукоспорообразование было достаточно интенсивным, отношение числа генеративных клеток к сумме генеративных и вегетативных клеток в смеси достигало 12–14 %. Непрерывное освещение было неблагоприятным для воспроизведения *H. ostrearia*. В экспериментах с *Nitzschia lanceolata* выяснилось, что длительное (более суток) непрерывное освещение родительских клонов отрицательно сказывалось на вступлении клеток в половой процесс (Давидович, 1995).

В то же время, пеннатные диатомовые *Nitzschia longissima* и *Striatella unipunctata* обнаружили способность воспроизводиться как при относительно коротких фотопериодах, так и при непрерывном освещении, причем в последнем случае интенсивность аукоспорообразования оказалась наибольшей — относительное количество генеративных клеток в смеси репродуктивно совместимых клонов достигло в одном из экспериментов 40 % (Давидович, Чепурнов, 1993).

Интенсивность света

По отношению к интенсивности света результативность полового воспроизведения водорослей также характеризуется некоторым оптимумом. При имеющихся различиях в среднем для изученных видов оптимум плотности светового потока для аукоспорообразования составил $60 \text{ мкЕ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$, что приблизительно соответствует освещенности 3 клк (Давидович, 2002б). Сравнивая с другими физиологическими характеристиками, можно отметить, что это в 1,5–3 раза меньше константы светового насыщения скорости размножения диатомовых (Финенко, Ланская, 1971) и на порядок меньше константы насыщения скорости фотосинтеза (Финенко, 1982). Безусловно, среднее значение не отражает разнообразия реакций на уровень освещенности. Так, *C. concinnus* оказался способен к гаметогенезу при очень высокой падающей радиации, в пересчете порядка $1700 \text{ мкЕ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ (≈ 87 клк) (Holmes, 1966), в то время как *Rhabdonema adriaticum* Kützing успешно воспроизводилась половым путем при $5 \text{ мкЕ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$

($\approx 0,25$ клк) (Rozumek, 1968), а для сексуализации *Melosira nummuloides* оптимальными были $4 \text{ мкЕ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ ($\approx 0,2$ клк) (Bruckmayer-Berkenbusch, 1954). В отношении *Haslea ostrearia* оптимумы светового потока оказались сравнительно невысокими, порядка $20\text{--}50 \text{ мкЕ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ при светотемновом цикле С:Т=14:10 часов и температуре 15°C . Представленные здесь цифры приведены к одной единице измерения интенсивности светового потока ($\text{мкЕ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$). Следует обратить внимание на то, что такие пересчеты требует внимательного подхода и имеют ряд ограничений ввиду использования авторами разных приборов и измерения разных физических величин: мощности излучения, освещенности, облученности и др. Ограничения, связанные с переходом от одних единиц измерения к другим изложены в литературе (Тооминг, Гуляев, 1967; Белянин и др., 1980; Lüning, 1981).

Образование гаметангиальных пар, гаметогенез и аукоспорообразование в разной степени зависят от уровня освещенности. Так, у *Seminavis robusta* формирование гаметангиальных пар происходило в широком диапазоне интенсивности света, от 10 до $81 \text{ мкЕ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$, в то время как гамет и зигот было значительно больше при очень слабом по сравнению со всеми другими освещении ($4 \text{ мкЕ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$) (Bilcke *et al.*, 2021).

Форма кривых зависимости частоты аукоспорообразования от плотности светового потока детально описана для ограниченного числа видов, и в большинстве случаев результаты имеются только для двух-трех фиксированных уровней облученности. По данным, полученным для *Nitzschia longissima* и *Striatella unipunctata* (Давидович, Чепурнов, 1993), можно заключить, что частота аукоспорообразования экспоненциально растет с увеличением уровня освещенности, достигает максимума и затем плавно убывает. Указанная зависимость, имеющая вид одновершинной кривой с резко возрастающим и плавно опускающимся плечами, может быть аппроксимирована показательным уравнением (Зайцев, 1984; Давидович, Чепурнов, 1993):

$$q(J) = aJ^b \exp(cJ), \quad (5.1)$$

где q — относительное количество генеративных клеток в смеси (%); J — уровень освещенности (клк); a, b, c — коэффициенты. Координаты максимального значения функции легко определяются согласно соотношениям (Зайцев, 1984):

$$J_{opt} = \frac{b}{c}; \quad q_{max} = \exp(\ln a + b \ln J + cJ_{opt}). \quad (5.2)$$

Для изучавшихся видов *N. longissima* и *S. unipunctata* оптимальный уровень освещенности для аукоспорообразования был сравнительно невысок, порядка 2–4 и 3–5 клк соответственно, причем положение максимума аукоспорообразования слегка сдвигалось в зависимости от того, на какой день эксперимента производился подсчет клеток.

Взаимодействие факторов проявляется в том, что положение оптимума плотности светового потока для индукции полового воспроизведения может изменяться в зависимости от продолжительности светового периода, температуры и других параметров, поэтому до проведения многофакторных экспериментов уже выявленные оптимумы следует рассматривать только в конкретной совокупности всех прочих условий. Комбинируя продолжительность фотопериода и интенсивность освещения таким образом, чтобы получить одинаковую дозу облучения, мы нашли, что частота полового воспроизведения в смешанных посевах клонов диатомовой водоросли *H. ostrearia* была наибольшей для фотопериода 8 часов в сутки (Mouget *et al.*, 2019). При том же самом количестве квантов энергии, но полученных за короткий период (4 часа) или за длинный период (24 часа) в течение суток, частота воспроизведения оказалась в несколько раз меньшей. В ряде случаев непрерывное освещение полностью ингибировало вступление в половой процесс.

Слабоизученным и в то же время весьма интересным представляется влияние условий освещения на проявление пола у центрических диатомовых. Так, слабая освещенность благоприятствовала появлению спермиев, и напротив, более высокая освещенность была необходима для оогенеза у *Coscinodiscus granii* Gough (Schmid, 1995), *C. concinnus* (Holmes, 1066), *Lithodesmium* sp. (Stosch 1954, цит. по Schmid, 1995), *M. moniliformis* (Migita, 1967a), *Skeletonema costatum* (Greville) Cleve (Migita, 1967b). Противоположная реакция оказалась у *S. palmeriana* (Steel, 1965). Рассмотренные случаи можно интерпретировать как фенотипическую детерминацию пола. Объяснение механизмов таких фотобиологических реакций пока отсутствует.

Спектральный состав света

В эксперименте с *Haslea ostrearia* интенсивное аукоспорообразование наблюдалось при освещении красным светом (длина волны 620–700 нм), тогда как в темноте и при других длинах волн, в отсутствие красного света, аукоспорообразование не происходило вовсе (Mouget *et al.*, 2019). Возможно, это связано с работой фитохромной системы, которая как известно, регулирует многие процессы у растений (Smith, 2000). В отличие от *H. ostrearia* образование крупных клеток у центрической диатомеи *Chaetoceros didymus* Ehrenberg было в семь раз более интенсивным при синем свете, чем при красном (Baatz, 1941). У *Seminavis robusta* гаметогенез в значительной степени зависел от интенсивности света и от его спектрального состава (Wilcke *et al.*, 2021). Синий свет оказался в этом случае наилучшим для аукоспоруляции даже по сравнению с полноспектральным белым. Примечательно, что отдельные стадии процесса полового воспроизведения, как было показано, различаются требованиями к световому режиму. Так, для спаривания гаметангиальных клеток, происходившего в широком диапазоне мощности светового потока, благоприятен был синий и отчасти зеленый свет, в отличие от красного. Наличие синего света было критически важным для инициации полового воспроизведения, как предположили авторы, — в связи с прохождением светозависимой G1 фазы клеточного цикла. Как известно, у эукариот

переключение с митотического клеточного цикла на мейотический почти универсально происходит в G1 фазе (Pawlowski *et al.*, 2007). Был определен фоторецептор синего света, который инициировал транскрипцию гена, который, в свою очередь, запускал следующий этап клеточного цикла. Обсуждая проблему, авторы допускают, что различные фоторецепторы синего света могут быть связаны с такими реакциями, как выработка феромонов и переходом клеточного цикла в область, где возможна сексуальная индукция (Bilcke *et al.*, 2021). В отличие от образования гаметангиальных пар, гаметогенез у *S. robusta* был наиболее успешным при низкой освещенности. Благоприятным для формирования ауксоспор был синий свет умеренной интенсивности.

5.3. Соленость

Соленость как фактор среды определяет не только экологическую валентность диатомовых, и соответственно, занимаемые ими экологические ниши, но и влияет на их половое воспроизведение. Аналогично влиянию многих других факторов среды действие солености проявляется, прежде всего, в наличии оптимума, обеспечивающего появление наибольшего количества генеративных клеток в смешанных посевах или в отдельных клонах, соответственно при гетеро- и гомоталлическом воспроизведении. Найденное экспериментальным путем положение оптимума — существенная эколого-физиологическая характеристика конкретной популяции конкретного вида — может не совпадать с уровнем солености, характерным для природного места обитания изучаемой популяции (рис. 33).

Сдвиг солености в сторону оптимума может инициировать вступление в процесс полового воспроизведения, что нами было неоднократно продемонстрировано и используется в практической работе. Так, у полярной центрικής

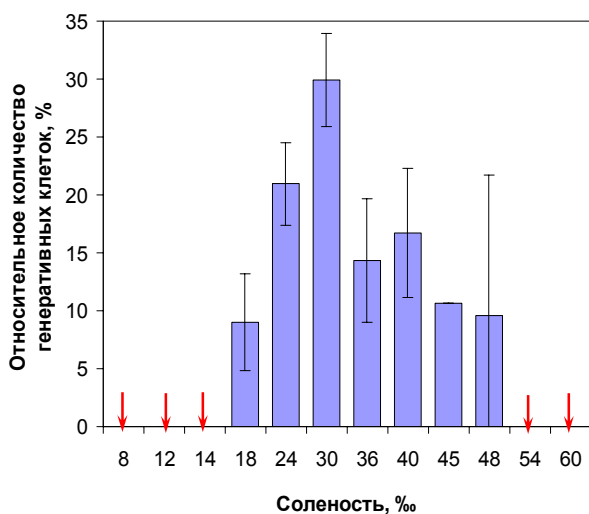


Рисунок 33 — Эффективность полового воспроизведения черноморской популяции *Climaconeis scalaris* (Brébisson) E. J. Сох при разных уровнях солености.

диатомеи *Ardissonea crystallina* процентное соотношение клеток, вступавших в половой процесс, было незначительным (около 2 %) в среде с соленостью 17 ‰ и заметно возрастало (до 12–15 %) при переносе в среду с более высокой соленостью 23–38 ‰ (Давидович и др., 2016). При этом сам процесс аукоспоробразования наступал на сутки раньше, чем при посеве в среды с пониженной соленостью. Половое воспроизведение шовной пеннатной *Haslea karadagensis*, содержащейся при неизменной солености 18 ‰, происходило не во всех смешанных посевах. Понижение солености не оказывало эффекта, а вот повышение солености инициировало половое воспроизведение, и в некотором диапазоне наблюдалась даже не прямая, а экспоненциальная зависимость между степенью изменения солености и относительным количеством генеративных клеток, образующихся в смешанных посевах (Davidovich *et al.*, 2012a). В случае с *Tabularia tabulata*, природная популяция которой была обнаружена в Керченском проливе, где обычная соленость 9–15 ‰, повышение в эксперименте солености до 30 ‰ в четыре–пять раз увеличивало количество случаев воспроизведения (Давидович, Давидович, 2017). Складывается впечатление, что стимулирующая роль повышения солености является общей закономерностью, справедливой в отношении многих диатомовых, включая вышеупомянутые и ранее изученные виды (Drebes, 1977; Schmid, 1995; Godhe *et al.*, 2014).

В опытах с клонами *Nitzschia longissima*, полученными из разных мест обитания этого вида (Атлантическое побережье Франции и Черноморское побережье у Карадага) мы нашли (Шоренко и др., 2013; Shorenko *et al.*, 2014), что обе популяции, выдерживающие изменение солености в достаточно широких, слегка несовпадающих диапазонах, характеризуются разными оптимумами для вегетативного роста. Популяции оказались репродуктивно совместимыми. При скрещивании клонов из этих популяций было установлено, что наибольшее количество генеративных клеток обнаруживается в посевах, содержащих при некоторой промежуточной солености.

Уровень солености определяет условия развития аукоспор, и как показано в работах (Mann, 1994b; Nagai, Imai, 1999), среда с повышенной осмотичностью препятствует достижению аукоспорами максимальных размеров. Как следствие, можно прогнозировать относительно более короткую продолжительность жизненного цикла у тех клонов, которые возникают в условиях высокой солености, поскольку изначальные размеры инициальных клеток у них будут меньшими. Следует заметить, однако, что не у всех видов, прослеживается такая закономерность, например, у *T. tabulata* в широком диапазоне солености (от 8 до 49 ‰) инициальные клетки были приблизительно одинакового размера. При меньших уровнях солености воспроизведение не происходило.

Большинство изучавшихся нами черноморских видов диатомовых встречаются и в других местах Мирового океана. Установленных эндемиков Черного моря немного. Каждый вид, как мы полагаем, в процессе эволюции "приспосабливает" свои биохимические и физиологические реакции к конкретным условиям существования, и это закрепляется на генетическом уровне. Возникает вопрос относительно того, насколько консервативны и как быстро способны изменяться диапазоны толерантности и оптимумы в отношении факторов среды.

Черное море относится к миксомезогалинным водоемам, а опресненные предустьевые районы северо-западной части имеют мезогалинный статус. В современный период соленость воды в Черном море вдвое ниже океанической, в большей части акватории она равна 17–18 ‰, в северо-западном опресненном районе падает до 12–13 ‰, а вблизи устьев рек достигает 7–5 ‰ и ниже (Прошкина-Лавренко, 1953). В предыдущий период (примерно от 18–20 до 7–8 тысяч лет тому назад) в границах современного Черного моря располагалось изолированное от океана и сильно распресненное (до 5–7 ‰) Новоевксинское море-озеро (Зайцев, 1978). На рубеже примерно восьми тысяч лет тому назад через открывшийся пролив Босфор в бассейн Черного моря стали поступать воды Мраморного, Эгейского и Средиземного морей (Димитров и др., 2005). Попавшие в Черное море средиземноморские и океанические виды диатомовых адаптировались к новым условиям, однако, оптимумы солености для вегетативного роста и полового воспроизведения у них сдвинулись незначительно. Они заметно выше уровня солености характерной для Черного моря (табл. 6).

Среди перечисленных в таблице видов особый интерес представляет *H. karadagensis*. Этот вид в настоящее время обнаружен только у побережий Крыма и Новороссийска, в связи с чем есть основание считать его эндемиком Черного моря. Сравнительно высокие оптимумы солености говорят о его океаническом (средиземноморском) прошлом. Приняв во внимание репродуктивную изоляцию *H. karadagensis* от других близкородственных видов рода *Haslea*, мы вправе говорить о том, что истекшие 6–7 тысяч лет, а возможно, и меньше (осолонение Новоевксинского моря-озера процесс небыстрый), оказались достаточными для формирования нового вида.

Таблица 6 — Уровни солености благоприятные для вегетативного роста и полового воспроизведения некоторых черноморских видов диатомовых

Вид	Оптimum (пределы толерантности), ‰		Источник данных
	вегетативный рост	половое воспроизведение	
<i>Ardissonea crystallina</i>	29 (9–45)	30	Davidovich <i>et al.</i> , 2016
<i>Climaconeis scalaris</i>	30 (8–48)	30	Давидович, Давидович, 2016
<i>Entomoneis cf. paludosa</i>	27 (8–48*)	26	Давидович и др., 2022
<i>Haslea karadagensis</i>	25–30 (8–45*)	25–30	Davidovich <i>et al.</i> , 2012
<i>Nitzschia longissima</i>	27 (8–45)	30	Shorenko <i>et al.</i> , 2014
<i>Tabularia tabulata</i>	30 (2–49*)	30	Давидович, 2017
<i>Toxarium undulatum</i>	28 (8–48)	27	Давидович, Давидович, 2020

Примечание. * – более высокие значения солености в экспериментах не проверялись

ГЛАВА 6. НАСЛЕДОВАНИЕ, СВЯЗАННОЕ С ПОЛОМ

Один из интереснейших вопросов репродуктивной биологии касается наследования, связанного с полом. У раздельнополых организмов, имеющих выраженные половые хромосомы, это может быть обусловлено, в частности, передачей в поколениях половой хромосомы (отсутствующей у другого пола), которая несет, помимо факторов пола, иные генетические участки, ответственные за проявление определенных признаков. В этом случае только особи, имеющие такую отличающуюся половую хромосому, будут обладать особыми признаками. Однако, известны и другие явления наследования, связанного с полом. Так, установлено, что наследование внеядерной митохондриальной ДНК и митохондрий у большинства многоклеточных организмов, включая человека, происходит по материнской линии (Bagg *et al.*, 2005). Гораздо реже встречаются примеры наследования митохондрий по мужской линии, в частности, у некоторых насекомых (Kondo *et al.*, 1992; Meusel, Moritz, 1993; Fontaine *et al.*, 2007), а среди водорослей у изогамного *Chlamydomonas reinhardtii* P. A. Dangeard (Chlorophyceae), который является моделью наследования митохондриальной ДНК по отцовской линии (Beckers *et al.*, 1991; Aoyama *et al.*, 2006; Nakamura, 2010). Известны также случаи бипарентального наследования, например, у *Saccharomyces cerevisiae* (Berger, Yaffe, 2000; Nunnari *et al.*, 1997) и *Trypanosoma brucei* (Gibson, 2001).

У высших организмов большая часть, если не весь протопласт зиготы, — материнский по происхождению; часть, привнесенная спермием, ничтожно мала, немногим более ядра. Аналогичная ситуация может быть постулирована для центрических диатомовых, у которых в протопласте мельчайшего (в сравнении с яйцеклеткой) жгутикового спермия имеется небольшое количество митохондрий, необходимых для выработки энергии, обеспечивающей его подвижность (Jensen *et al.*, 2003). Однако, у пеннатных диатомовых, для которых характерна изогамия, вклад протопластов обоих родителей равнозначен, более того, он может быть даже немного смещен в пользу любого из родителей, ввиду размера самих клеток-гаметангиев, участвующих в процессе воспроизведения. Поэтому распределение органелл в потомстве с сохранением полученных только от одного из родителей будет означать наличие определенного механизма, препятствующего их передаче от другого родителя.

До наших исследований (Gastineau *et al.*, 2013) характер наследования митохондрий у диатомовых не был известен. Подобные исследования на диатомовых ранее не проводили, может быть, потому, что представление об их раздельноплодности, или генетической двудомности (касается пеннатных) сформировалось сравнительно недавно. Всего лишь три десятилетия назад все диатомовые считались типично однодомными, а в качестве исключений приводилось два примера (Drebes, 1977). Сегодня мы можем говорить об однодомности только центрических, а что касается пеннатных, то они большей частью демонстрируют гетероталлический путь воспроизведения (Рощин, 1994; Cherpurnov *et al.*, 2004), и их гетероталлизм, как было показано выше (см. главу 2), определен генетической двудомностью.

Для выяснения закономерностей наследования митохондрий у диатомовых водорослей мы выбрали шовную пеннатную диатомею *Haslea ostrearia*, система воспроизведения которой нами досконально изучена (Davidovich *et al.*, 2009). Показано, что основным путем в системе воспроизведения вида является гетероталлический, а гомоталлизм, хотя и был открыт вначале (Neuville, Daste, 1975, 1979), отмечается гораздо реже. В нашем распоряжении оказались клоны из двух популяций: условно "французской" и "шведской", т.к. они обитали соответственно на атлантическом побережье Франции и Швеции. По морфотипу популяции практически не различались и соответствовали описанию вида. Изучение молекулярных последовательностей митохондриального гена цитохромоксидазы субъединицы 1 (*cox 1*) показало наличие замещений нуклеотидов в семи позициях, надежно отличающих одну популяцию от другой. Выполнив межкловное скрещивание и получив потомство в первом поколении, мы установили состав нуклеотидов в этих семи позициях у потомков. Выяснилось, что все потомки наследовали изучаемый митохондриальный ген от родителя только одного пола, причем неважно, из какой популяции происходил клон этого пола (Gastineau *et al.*, 2013). Таким способом впервые были получены доказательства унипарентального наследования митохондрий у раздельнополых диатомовых.

К сожалению, у *H. ostrearia* затруднительно установить пол, ответственный за унипарентальную передачу митохондриальной ДНК. По внешним признакам это невозможно сделать даже на этапе гаметогенеза ввиду полной изогамии, характерной для рода *Haslea*. Однако, некоторые клоны *H. ostrearia* проявили способность к внутрикловному воспроизведению, и это дает шанс для изучения пола потомков (см. раздел 2.3). Результат, который мы пока имеем, несколько неожиданный с точки зрения предыдущих представлений об андромиксисе: все потомки, полученные в процессе гомоталлического воспроизведения, оказались одного пола, что может быть в том случае, если пол гомогаметный. Ранее способность к внутрикловному воспроизведению мы соотносили с гетерогаметным мужским полом. Более привлекательны для такого рода исследований виды, обладающие морфологической и/или поведенческой гетерогамией. Весьма перспективным представляется изучение наследования митохондрий у таких видов, как *Nitzschia longissima* и *N. rectilonga*, а из бесшовных *Tabularia tabulata*, *T. fasciculata*, *Ulnaria ulna*. У них явно выражена морфологическая и поведенческая гетерогамия, что позволяет надежно идентифицировать пол клонов, участвующих в воспроизведении (Рощин, 1994; Давидович, 2002а; Шоренко и др., 2013; Podunay *et al.*, 2014). Кроме того, как уже отмечалось у этих видов принадлежность клонов к мужскому полу, установленная по морфологии гамет, подтверждается также их генетической гетерогаметностью (Давидович, 2005а).

Считается доказанным, что митохондрии, как и хлоропласты, появились в клетках современных водорослей в результате эндосимбиотического слияния (Melkonian, 1996; Масюк, Костіков, 2002), о чем прозорливо утверждал более 100 лет тому назад известный диатомолог К. С. Мережковский, обосновав теорию симбиогенеза (Мережковский, 1909; Merezchkowsky, 1910; Mereschkowsky, 1920). В отличие от описанного выше примера наследования митохондрий, хлоропласты у диатомовых наследуются при половом воспроизведении по-разному.

У многих центрических диатомовых наследование хлоропластов в поколениях осуществляется по материнской линии (Jensen *et al.* 2003; Round *et al.* 1990). Это характерно для тех видов, у которых сперматозоиды формируются мерогенным путем и поэтому не несут хлоропластов, последние остаются с большей частью цитоплазмы в остаточном теле (Drebes, 1977). У оставшейся части центрических и, по-видимому, у всех пеннатных можно предположить бипарентальное наследование хлоропластов (Jensen *et al.* 2003; Round *et al.* 1990), с небольшим уточнением. На примере *Pseudo-nitzschia delicatissima* показано, что при половом воспроизведении хлоропласты не только наследуются от обоих родителей, но и то, что дальнейшее распределение попавших в зиготу пластид между дочерними клетками происходит в случайном порядке, и ввиду этого наследование может оказаться как би-, так и юнипарентальным (Levaldi Ghiron *et al.*, 2008).

Таким образом, учитывая различный характер наследования, можно утверждать, что митохондриальная ДНК и хлоропластная ДНК несут разный объем информации о природных популяциях и генетических потоках между ними. Хлоропластная ДНК (у центрических ввиду эпигенетического характера определения пола, а у пеннатных ввиду случайного характера наследования) не может служить маркером при переходе от одной популяции к другой. В отличие от хлоропластной ДНК, интродукция в популяцию митохондриальной ДНК невозможна с отцовским организмом, в то время как, материнская митохондриальная ДНК не исчезает в поколениях, будучи перенесенной в иную популяцию (рис. 34). Филогенетическое родство будет прослеживаться только между теми популяциями и в тех случаях, когда перенос генов осуществлялся женскими организмами. Это заключение открывает великолепную перспективу для исследований в области филогеографии и реконструкции расселения гетероталлически воспроизводимых пеннатных диатомовых.

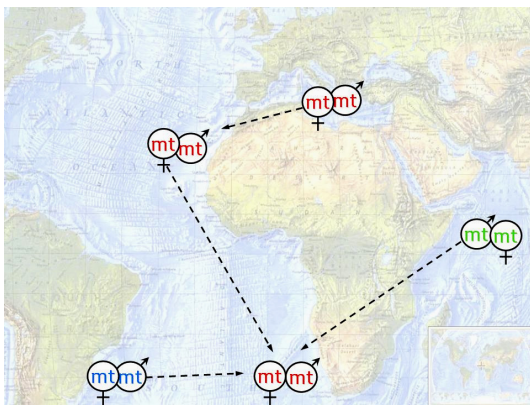


Рисунок 34 — Иллюстрация абстрактного унипарентального (по женской линии) переноса митохондриальных генетических последовательностей. Штриховыми линиями со стрелками показаны пути переноса клеток первопоселенцев (основателей) популяций. Женские и мужские клетки обозначены символами ♀ и ♂ соответственно. Цвет "mt" обозначает характерную для популяции генетическую последовательность митохондриального гена.

ГЛАВА 7. РЕПРОДУКТИВНАЯ ИЗОЛЯЦИЯ КАК КРИТЕРИЙ ВИДА

Не будет преувеличением сказать, что по-прежнему, как 100 и 200 лет назад, проблемами диатомологии остаются корректная идентификация видов и построение естественной филогенетической системы. В современной литературе, в том числе касающейся диатомовых, можно найти множество концепций вида и соответствующих способов разграничения видов (обсуждается в обзорах de Queiroz, 2007; Alverson, 2008; Silva, 2008; Amato, 2010; Mann, 2010). Существует мнение, что именно "систематик должен решать, сколько и каких доказательств достаточно, чтобы сделать вывод о том, что две линии разошлись в такой степени, что их следует рассматривать как отдельные виды" ("the systematist must decide which and how much evidence is sufficient to conclude that two lineages have diverged to the point that they should be considered separate species", Alverson, 2008, p. 341). При этом считается, что независимо от применяемой концепции вида, их делимитация всегда будет требовать элемента субъективности (Silva, 2008). Основная трудность состоит в том, что у диатомовых не так уж много морфологических признаков, позволяющих с уверенностью распознавать виды, и они зачастую настолько слабо выражены, что только эксперт высокого класса в состоянии ими оперировать. Иллюстрацией сказанному могут служить все чаще обнаруживаемые комплексы криптических видов, которые при их детальном изучении распадаются на самостоятельные, вполне "хорошие" виды (Amato *et al.*, 2007; Mann *et al.*, 2008; Quijano-Scheggia *et al.*, 2009; Gastineau *et al.*, 2014a и др.).

Существует несколько подходов, основанных на поиске объективных критериев для разграничения видов, включая: а) качественные морфологические и цитологические признаки; б) количественные, в том числе морфометрические признаки; в) молекулярные данные; г) данные о репродуктивной совместимости и изоляции.

На последнем параметре остановимся подробнее. Биологическая репродуктивная изоляция — это изоляция, вызванная биологическими причинами, состоящими в неспособности скрещиваться или нежизнеспособности потомства, и она закреплена генетической программой, определяющей такую изоляцию (Майр, 1968, 1974). Репродуктивная изоляция отображает суть видообразования и служит надежным объективным критерием для разграничения видов. Вид становится очерченным, самостоятельным с того момента, когда появляется записанная в генетическом наборе биологическая программа, которая обеспечивает репродуктивную изоляцию. С появлением биологической репродуктивной изоляции, в отличие, например, от географической, группы организмов, которые теперь могут называться видами, приобретают свою собственную эволюционную историю, и это расхождение становится необратимым. И наоборот, любое, даже существенное отклонение признаков, включая поведенческие, морфологические, физиологические, вплоть до генетических, не может служить критерием обособленности вида, если нет репродуктивной изоляции. Биологическая концепция вида имеет своих адептов и критиков. Наша задача — выяснить, в какой

мере данная концепция применима в отношении диатомовых, каковы имеющиеся ограничения и возможности ее использования.

Ключевым понятием биологической концепции вида является понятие репродуктивной изоляции (Dobzhansky, 1935, 1951; Майр, 1968, 1974). В упрощенном варианте появление репродуктивной изоляции, обуславливающей эволюционную дивергенцию видов, можно представить следующей схемой (рис. 35). Когда вид един, между представляющими его организмами и популяциями возможен генетический обмен, который реализуется посредством полового воспроизведения. Единство вида не означает, что генетический обмен реализуется между всеми представляющими его организмами. Принципиально важным является факт способности к такому обмену: до тех пор, пока такая способность сохраняется, вид представляет собой целостную изолированную систему, внутри которой отдельные организмы — открытые подсистемы. Генетическая система вида гораздо шире генетического набора отдельно взятого организма. Популяции также различаются генетическими особенностями. Действие двух факторов — нереализуемость абсолютной панмиксии и стохастически обусловленная генетическая обособленность популяций — постоянно "предлагает" все новые и новые варианты локальных популяционных различий, которые могут стать критически значимыми в плане появления причин, обуславливающих биологическую репродуктивную изоляцию. При возникновении последней локальные популяции более не смогут скрещиваться с другими популяциями и остав-

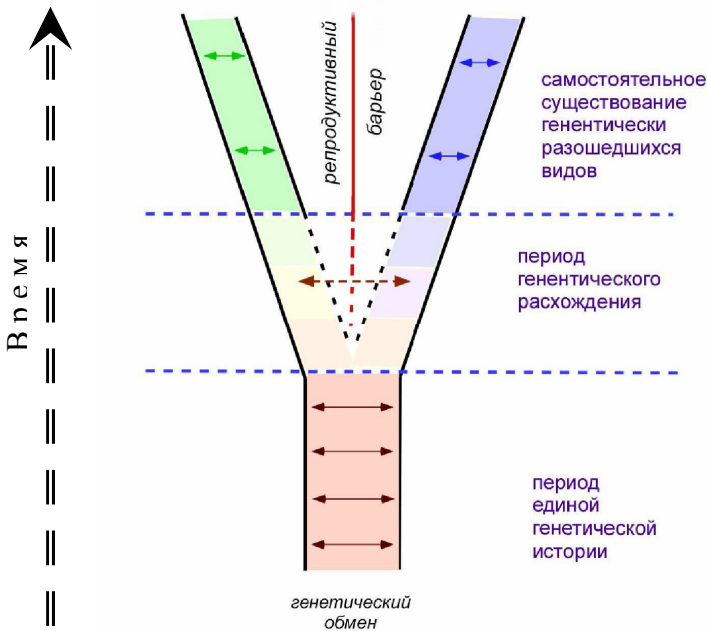


Рисунок 35 — Схема эволюционной дивергенции видов [по Dobzhansky, 1951]. Горизонтальными стрелками обозначена возможность генетического обмена.

лять плодовитое потомство. Генетическое единство вида будет трансформировано, появятся две изолированные генетические системы — два вида. Каждый из них унаследует часть общего генетического пула, эти части будут неравными ни по объему, ни по составу. Появление репродуктивной изоляции может быть более или менее быстрым процессом, зависящим от того, какие механизмы при этом задействованы. Например, изменение пloidности может привести к мгновенному видообразованию. В иных случаях (локальная изоляция) изменения могут накапливаться достаточно медленно, но в итоге привести к появлению свойств, препятствующих скрещиванию с предковыми популяциями. Расхождение видов сопровождается накоплением как внутренних генетических, так и внешних, фенетических (морфологических) различий. Скорость накопления генетических и фенетических различий не находится в прямой связи с процессом и окончательным формированием репродуктивной изоляции. Эти процессы могут протекать с разной скоростью. В итоге, виды могут оказаться уже абсолютно независимыми с биологической точки зрения, но при этом они еще не приобретут достаточного количества как генетических, так и морфологических различий; как следствие, мы сталкиваемся с криптическими видами, видами-двойниками и т.п. Возможно и обратное, когда удаленные популяции приобретают существенные генетические и морфологические различия, заставляющие воспринимать их как самостоятельные виды, но при этом репродуктивной изоляции между ними, на самом деле, не существует. В таком случае, будет правильным с позиций биологической концепции вида трактовать обнаруженные морфотипы и генотипы не как самостоятельные виды, насколько бы ни были велики различия, а как варианты, формы и т.п. одного вида. Вышесказанное подчеркивает справедливость замечания о том, что следует избегать описания новых видов на основании одного клона или единственного экземпляра (Паламарь-Мордвинцева, Царенко, 2007).

Здесь мы не будем обсуждать проблемы биологической концепции вида, связанные с аутомиксисом и апомиксисом. Не будем останавливаться на скачкообразной эволюции (полиплоидия), вопросах латерального переноса генов и прочих темах, горячо дискутируемых эволюционистами. Важно прийти к следующему заключению: диатомовые представляют собой ту группу организмов, к которым в большинстве случаев может быть применен критерий репродуктивной совместимости/изоляции.

Развитие методов репродуктивной биологии и постановка экспериментов по скрещиванию со всей очевидностью показали, что использование критерия скрещиваемости/нескрещиваемости, основанного на биологической концепции вида, не только теоретически, но и практически является важнейшим инструментом в установлении видовых границ, видовой принадлежности и оценке видового единства популяций у диатомовых.

Следующий пример показывает то, как биологическая концепция вида может быть применена на практике. Давно описана и хорошо известна диатомовая водоросль *Haslea ostrearia* (Gaillon, 1820). Она встречается в водоемах, используемых для временного содержания устриц. В процессе питания устрицы накапливают пигмент, синтезируемый водорослью, и приобретают голубовато-

зеленый цвет. Занявшись изучением воспроизведения водоросли, мы получили клоны из проб, отобранных на атлантическом побережье Франции, бассейн Марен-Олерон (*франц.* Marennes-Oléron). Водоросль с характерной сине-зеленой окраской концов клеток встречалась нам также в Черном море. Как и большинство других исследователей (см., например, Мережковский, 1903), на момент начала работ мы не могли предположить иного названия для столь необычно окрашенной водоросли, кроме *H. ostrearia*. Однако, выделив некоторое количество клонов из черноморской популяции в районе Карадага и проведя эксперименты по скрещиванию, мы обнаружили, что черноморские и атлантические клоны скрещиваются внутри своих популяций, но при этом не было отмечено ни одного успешного межпопуляционного скрещивания (Davidovich *et al.*, 2012a). Логичное объяснение этому состояло в том, что мы имеем дело с двумя самостоятельными видами. Вид из Черного моря был описан как *Haslea karadagensis* Davidovich, Gastineau et Mouget, sp. nov. (Gastineau *et al.*, 2012). Морфология и структура створок панциря вновь описанного и уже известного видов не сильно различались, более заметными были генетические различия и различия пигментов (Gastineau *et al.*, 2016). В результате исследований, основанием для которых послужила обнаруженная репродуктивная несовместимость популяций, стала известна вторая диатомея, имеющая характерную синюю окраску. Затем к ним добавился еще один вид, *H. provincialis* Gastineau, Hansen et Mouget, также репродуктивно изолированный от ранее известных видов (Gastineau *et al.*, 2016). Позднее были описаны еще два вида способных синтезировать уникальные водорастворимые синие пигменты: *H. nusantara* Mouget, Gastineau et Syakti (Prasetiya *et al.*, 2019) и *H. silbo* Gastineau, Hansen et Mouget (Gastineau *et al.*, 2021). В итоге мы можем говорить о комплексе видов и соответствующем комплексе мареннин-подобных пигментов (Gastineau *et al.*, 2014c). Таким образом, биологический подход оказался весьма эффективным при изучении рода *Haslea* Simonsen. Он дает подтверждение нескрещиваемости видов, популяции которых существуют как аллопатрически, так и симпатрически (табл. 7). Подчеркнем, что первым фактом, заставившим нас усомниться в конспецифичности черноморской и атлантической популяций, явился факт обнаружения репродуктивной изоляции между ними.

Хорошей иллюстрацией применения репродуктивного критерия для оценки конспецифичности морфотипов могут служить результаты изучения бесшовной пеннатной диатомовой *Tabularia fasciculata* (Kaczmarek *et al.*, 2009; Davidovich *et al.*, 2010). В пробах, взятых с побережья мыса Торментайн, залив Святого Лаврентия (Cape Tormentine, Gulf of St. Lawrence, Канада) на поверхности таллома *Porphyra umbilicalis* (Linnaeus) J. Agardh мы обнаружили популяцию *T. fasciculata*, 66 клонов которой были введены в культуру. Вид считается полиморфным и встречается повсеместно (Snoeijs, 1992). Клетки, собранные с нескольких квадратных сантиметров, заметно отличались друг от друга по морфологии панцирей, в частности по очертанию створок и по плотности расположения штрихов; в целом можно было выделить два хорошо различающихся морфотипа. Клетки одного морфотипа, обозначенного условно как *n*-морфотип, были узкими (обычно менее 5,5 мкм шириной) и линейными по своим очертаниям при

Таблица 7 — Результаты скрещивания клонов *Haslea karadagensis* и *H. ostrearia*

		<i>Haslea karadagensis</i>				<i>Haslea ostrearia</i>					Локализация			
Наименование клона		8.0709-C	9.0409-B	H3	HSV13	8.0424-B	B6	S.J.	8.0510-d	9.0228-B		B9	B12	CBV1
<i>Haslea karadagensis</i>	8.0709-C	■				0	0	0	0	0	0	0	0	Черное море, Карадаг
	9.0409-B	0	■			0	0	0	0	0	0	0	0	Черное море, м. Алчак
	8.0717-A	+	+	■		0	0	0	0	0	0	0	0	Черное море, м. Тарханкут
	9.0404-A	+	+	0	■	0	0	0	0	0	0	0	0	Черное море, м. Алчак
<i>Haslea ostrearia</i>	8.0424-B					■								Черное море, б. Казачья
	B6					0	■							Атлантика, Франция
	S.J.					0	0	■						Тихий океан, о. Сан Хуан
	8.0510-d					+	+	+	■					Черное море, оз. Донузлав
	9.0228-B					н	н	н	0	■				Черное море, оз. Донузлав
	B9					н	+	+	н	0	■			Атлантика, Франция
	B12					+	+	+	н	0	0	■		Атлантика, Франция
	CBV1					н	+	+	0	0	0	0	in	Атлантика, Франция

Примечание. Половое воспроизведение было обнаружено (+) или отсутствовало (0) в смесях клонов; in – внутрикловое воспроизведение; н – опыт по скрещиванию не проводился. Пунктирной линией обозначены области репродуктивной совместимости клонов

рассмотрении со створки, клетки второго морфотипа (*w*-морфотип) были относительно более широкими и ланцетными (рис. 36). Различались эти два морфотипа и по количеству двугубых выростов. Большинство клеток *n*-морфотипа имели два таких выроста. В пределах *w*-морфотипа наблюдались клоны, у которых большинство клеток были с одним выростом, однако встречались также клоны, у которых клетки вообще не имели выростов или их было два. Был выполнен анализ генетических последовательностей (5.8S ген рибосомальной ДНК и ITS2 регион ядерно-кодируемой рибосомальной ДНК), что позволило установить филогенетические отношения между изученными клонами. Дендрограмма показала наличие двух хорошо разделенных ветвей, благодаря чему условно был выделен генотип А, соответствующий *n*-морфотипу, и генотип В, соответствующий *w*-морфотипу. Таким образом, прослеживалась четкая связь между фенотипом и генотипом.

В отсутствие иных данных, обнаруженные морфологические и генетические различия, могли бы послужить достаточным основанием для разграничения двух морфотипов (фенодимов) на уровне самостоятельных видов. В литературе можно встретить немало примеров, когда новые виды описывались при гораздо меньших на то основаниях. Однако, "критерием истины" в нашем случае послу-

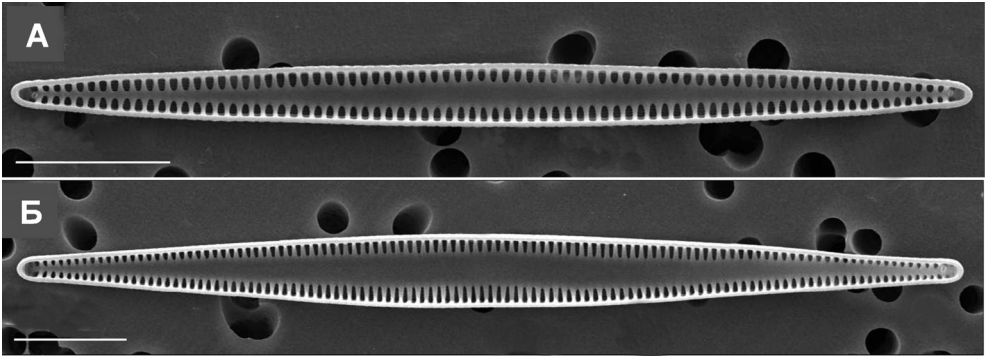


Рисунок 36 — Два морфотипа симпатрически обитавших в популяции *Tabularia fasciculata* с побережья мыса Торментайн, залив Святого Лаврентия, Канада. СЭМ. (А) – n-морфотип, для которого характерны узкие линейные по очертанию клетки, с относительно грубыми штрихами и большей частью двумя двугубыми выростами. (Б) – w-морфотип, створки ланцетные, относительно широкие, с нежными штрихами и варьирующим количеством двугубых выростов; детали смотри в работе [Kaczmarska *et al.*, 2009]. Масштаб 10 мкм.

жила репродуктивная совместимость/несовместимость клонов. В системе скрещивания *Tabularia fasciculata*, как было сказано выше, преобладает гетероталлический путь воспроизведения, что позволяет в принципе использовать репродуктивный критерий. В результате попарного скрещивания мы установили репродуктивную совместимость клонов *T. fasciculata* (скрещивание с контрольной парой проверено для всех клонов) в сочетаниях, соответствующих полу и независимо от морфотипа. Заметим, что клоны, дополнительно выделенные с побережья Крымского полуострова, охотно сочетались с западно-атлантическими клонами, в том числе при осуществлении возвратных скрещиваний, когда проверялась способность клонов, полученных от скрещивания в первом поколении (F1), скрещиваться с родительскими клонами и другими клонами F1. Эта оговорка важна, поскольку, проверяя репродуктивную совместимость/изолированность, надо помнить о возможности межвидовой гибридизации, по крайней мере, в первом поколении, при этом межвидовая стерильность реализуется в последующих поколениях (Amato, Orsini, 2015). Следует отметить, что попытки скрестить с *T. fasciculata* клоны близкородственных видов, *T. affinis* и *T. tabulata*, оказались несостоятельными, хотя черноморские клоны *T. fasciculata* и *T. affinis* были получены из одной пробы (абсолютная симпатрия, пространственная и временная).

В итоге мы можем констатировать, что существенные морфологические и генетические различия между двумя морфотипами есть ни что иное как внутривидовое варьирование. С точки зрения биологической концепции нет никаких причин разделять эти морфотипы на два самостоятельных вида. Подобные случаи гибридизации были описаны для вида *Eunotia bilunaris sensu lato* (Vanormelingen *et al.*, 2008), шестнадцать симпатрических клонов которого, морфологически и генетически отличавшиеся друг от друга, оказались репро-

дуктивно совместимыми в первом и втором поколениях, хотя при этом частота воспроизведения в группах, соответствующих определенным морфотипам, различалась на один-два порядка. В случае с *E. bilunaris* степень эволюционного расхождения отдельных демонов оказалась, очевидно, большей, чем у *T. fasciculata*.

Еще один убедительный пример, доказывающий необходимость использования данных о репродуктивной совместимости при установлении видовых границ у диатомовых, получен на представителях рода *Nitzschia*, входящих в группу "*longissima-rectilonga-ventricosa*". Очевидные отличия водорослей из этой группы от других представителей рода *Nitzschia* состоят в том, что они несут множественные хлоропласты и тип их полового процесса *цис*-анизогамия, в то время как *Nitzschia sensu stricto* имеет два хлоропласта и демонстрирует *транс*-анизогамный тип полового процесса с характерными чертами — образованием специализированных копуляционных каналов (Mann, 1986; Рошин, 1990; Davidovich *et al.*, 2004; Kaczmarska *et al.*, 2007).

Когда мы приступили к изучению этой группы, то предполагали существование в Черном море только собственно вида *N. longissima*. В первых опытах по скрещиванию была обнаружена, однако, заметная гетерогенность клонов (Давидович, 2002а). Дальнейшие исследования привели к пониманию того, что в Черном море симпатрически присутствуют два близкородственных, но репродуктивно изолированных вида, *N. longissima* и *N. rectilonga* (Шоренко и др., 2016).

Было выделено несколько клонов *N. longissima/rectilonga* из разных популяций, включая Черноморскую (Карадаг, Крым), Средиземноморскую (Болурус, Франция) и Атлантическую (Ля Рошель, Франция). Виды *Nitzschia longissima* и *N. rectilonga* уверенно различались по морфологическим признакам (плотности расположения и строению фибул). Анализ нуклеотидных последовательностей гена *rbcl* позволил получить дендрограмму (рис. 37), на которой изученные клоны распределились по четырем веткам. Различия между *N. longissima* и *N. rectilonga* кажутся очевидными. Что касается клонов, определяемых по морфологическим критериям как *N. rectilonga*, можно допустить расхождение на видовом уровне для популяции из Атлантики, сравнивая с Черноморской и Средиземноморской. В свою очередь, уверенно заявить о том, что клоны из Черного и Средиземного морей относятся к разным видам, не представляется возможным, судя по топологии и длине ветвей рассматриваемой дендрограммы. В этом случае для принятия решения о делимитации видов необходимы дополнительные доказательства. В свете дивергенции и последующей самостоятельности генетической истории отдельных видов, как главного принципа эволюции, критерий репродуктивной совместимости наилучшим образом подходит для этого. Выполнив эксперименты по скрещиванию, мы нашли, что клоны *N. longissima* из Черного моря репродуктивно совместимы не только между собой, но и с клонами из Атлантики (на схеме в качестве иллюстрации представлена только одна пара клонов). В каждой из популяций *N. rectilonga* клоны также участвовали в воспроизведении соответственно их половому типу (на дендрограмме показаны репродуктивно совместимые пары). Однако, в отличие от *N. longissima*, все изу-

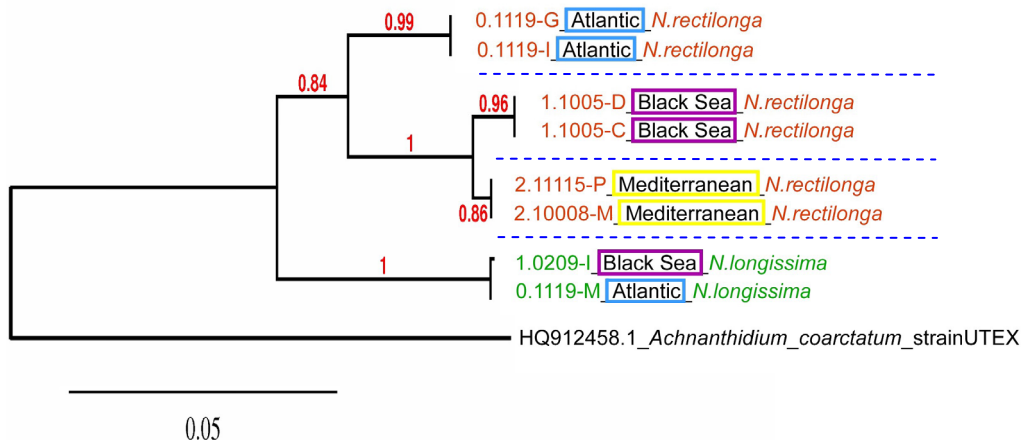


Рисунок 37 — Дендрограмма, полученная для клонов *Nitzschia longissima* и *N. rectilonga* из разных популяций (Черное море, Карадаг; Средиземное море, Болоурис; Атлантический океан, Ля Рошель), по результатам анализа гена *rbcL*, выполненного по методу максимального правдоподобия (Maximum likelihood method). В качестве внешней группы выбран *Achnanthisdium coarctatum*, генетическая последовательность получена из базы данных BLAST (<http://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>). Достоверность внутренней ветви оценена посредством бутстрепинга при 100 повторях. Анализ выполнен на платформе Phylogeny.fr (<http://www.phylogeny.fr/>). Фигурные скобки объединяют репродуктивно совместимые клоны. Пунктирные линии означают репродуктивную изоляцию.

ченные популяции *N. rectilonga* оказались репродуктивно изолированными, что дает основания для признания их самостоятельными видами.

Нам не единожды приходилось сталкиваться с ситуацией, когда клоны, выделенные из природной популяции и воспринимавшимися вначале как один вид (судя по морфологии панцирей), в ходе исследований оказывались репродуктивно несовместимыми. Дальнейшие исследования приводили к заключению о существовании в пробах близкородственных криптических видов или даже видов ранее не описанных, новых для науки.

Итак, использование репродуктивного критерия позволяет выявить межвидовые границы, в том числе между симпатрическими видами, даже если их различие на морфологическом уровне не столь очевидно. Это особенно важно для делимитации так называемых криптических видов, видов-двойников. Применение репродуктивного критерия актуально в случае сильно варибельных видов, когда необходимо принять решение, касающееся того, что представляет собой конкретная морфологическая вариация: вариант (форму) внутри вида или самостоятельный вид.

ГЛАВА 8. РЕПРОДУКТИВНЫЕ ГРАНИЦЫ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ ДИАТОМОВЫХ

Один из главных вопросов, касающихся распространения диатомовых состоит в том, являются ли эти микроорганизмы космополитами, или же им присуща локальность распределения? Как много видов, которых мы называем космополитами, на самом деле представляют собой видовые комплексы? Как установить пространственные границы между близкородственными видами? Может ли видообразование быть не только аллопатрическим, но и симпатрическим? Для ответа на эти и другие вопросы, безусловно, имеет смысл привлечь понятия и методы репродуктивной биологии диатомовых. Обосновывая целесообразность использования знаний, полученных в области репродуктивной биологии, для изучения расселения видов, можно привести достижения филогеографии в отношении других групп организмов, поскольку для диатомовых такие примеры отсутствуют. Филогеография как направление исследований стала развиваться взрывными темпами после внедрения в практику молекулярных методов анализа. Построение филогенетических кладограмм в совокупности с географическими паттернами распределения популяций позволило воссоздать картину расселения и распространения многих видов животных, растений, грибов. Пожалуй, самый яркий пример — это анализ наследования митохондриальной ДНК, изучение ее гаплотипов и Y-хромосом человека, который показал локализацию прото-популяции и пути расселения *Homo sapiens* по планете (см., например, Richards *et al.*, 1988; Dolukhanov, 2008). Следует заметить, что диатомовые подобным образом не исследовались. Принципиальным препятствием для каких-либо реконструкций расселения популяций диатомовых было отсутствие до недавнего времени представлений об унипарентальном наследовании генетических участков. Сейчас, когда получены доказательства унипарентального наследования митохондриальной ДНК (см. главу 6), появляется перспектива выполнения подобных исследований на диатомовых.

По мере накопления фактических данных и развития теоретических представлений стали проявляться проблемы филогеографии, многие из них детально обсуждаются в существующих обзорах (например, Абрамсон, 2007, 2009; Лухтанов, Кузнецова, 2009). Так, если руководствоваться исключительно дивергенцией выбранных молекулярных маркеров, то очень часто оказывается, что факт и момент их дивергенции определяется гораздо раньше, чем наступило видовое расхождение в понятиях морфологии, репродуктивной или экологической изоляции. Еще одна серьезная проблема, приводящая к несовпадению между филогенией генов и видов, возникает при интрогрессии в геном исследуемого вида генетических маркеров вследствие межвидовой гибридизации или горизонтального генетического переноса, осуществляемого, в том числе, вирусами и бактериями. Например, у *Phaeodactylum tricornerutum*, одного из немногих видов диатомовых, у которых был полностью секвенирован геном, задокументировано присутствие сотен генов, полученных от бактерий (Bowler *et al.*, 2008). Существует проблема полифилии и парафилии, и если полифилия большинством школ не признается как естественная система, то в отношении парафилии действует

субъективный фактор — признавать или не признавать парафилетические таксоны и оставлять ли за ними формальное название. Очень часто внутри, на самом деле, единого полиморфного вида на основе анализа небольших гипервариабельных участков нуклеотидных последовательностей выделяют большое число новых видов — так называемые "генетические виды".

В целом, если отвлечься от деталей, становится очевидным, что главная проблема, на самом деле, состоит в нерешенности и неопределенности понятия вида и его границ. Существует множество концепций вида (de Queiroz, 2007; Amato, 2010). Современный подход в филогеографии базируется на филогенетической концепции, подразумевающей генетическое родство видов и возможность построения в идеале полной филогенетической картины мира, где все ныне живущие и вымершие виды объединены филогенетическими связями. Однако и при этом подходе не всегда удается ответить на вопрос — где пролегают границы между видами. Нет однозначной и универсальной меры различий, которая позволила бы полученные клады признать самостоятельными видами. И как следствие, в силу нерешенности вопроса о биологических границах, не удается установить пространственные границы. В такой ситуации, возможно, следует еще раз обратиться к биологической концепции вида (Mayr, 1942; Dobzhansky, 1951), которая определяет виды не только как совокупности репродуктивно совместимых организмов, оставляющих плодовитое потомство в поколениях, но и устанавливает границы между видами, выраженные в их репродуктивной изоляции. То, что приводит к возникновению биологической репродуктивной изоляции, определяет механизм видообразования, а следствие (сам факт изоляции) служит хорошим критерием для делимитации видов. Критерий репродуктивной изоляции не универсален (вспомним автогамные виды) и в ряде случаев имеет ограничения прикладного характера, однако важнейшим его преимуществом является то, что он затрагивает сущность процесса видообразования, поскольку самостоятельная эволюционная (филогенетическая) история как раз и создается биологическим барьером, существенно лимитирующим или вовсе исключаящим возможность переноса генетического материала. Более того, этот критерий объективен, он не зависит от мнения и квалификации эксперта, и что весьма важно, данные о репродуктивной совместимости позволяют избежать такой крайности, характерной для филогенетических построений, как чрезмерное дробление видов. Понятие репродуктивной совместимости/изоляции не противоречит филогенетической, эволюционной, морфологической и другим концепциям, и в то же время позволяет обнаружить и доказать факт дивергенции видов. В этом нас убеждают накапливающиеся данные, в частности, касающиеся широко распространенной на Евразийском континенте диатомеи *Ulnaria ulna*, которая до настоящего времени воспринималась как единый вид.

Действительно, клоны *U. ulna*, выделенные из популяций, расположенных на Евразийском континенте на значительном удалении друг от друга (рис. 38), оказались репродуктивно совместимыми (табл. 8). Гибриды первого и второго поколения также были репродуктивно дееспособными (Podunay *et al.*, 2021). Не вызывает сомнения конспецифичность популяций на территории Европы. Однако, скрещивание европейских популяций с морфологически схожими клонами

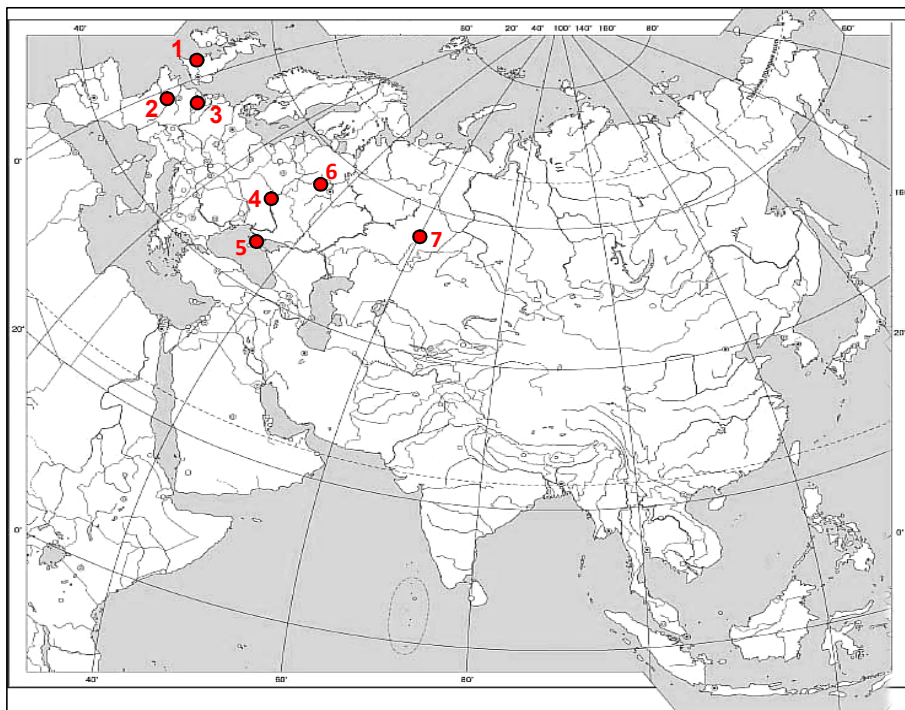


Рисунок 38 — Локализация изученных популяций *Ulnaria ulna* на Евразийском континенте: 1 – небольшая река в г. Кардифф, Уэльс (Соединенное Королевство); 2 – река Ля Сарт (La Sarthe) в г. Ле Ман, Франция; 3 – канал в г. Гент, Бельгия; 4 – река Днепр в г. Киев, Украина; 5 – горные источники, Крым, Россия; 6 – река Москва вблизи г. Звенигород, Россия; 7 – река Адуй, Россия.

Ulnaria, полученными из восточной части Евразийского континента дало неожиданный результат. В первом поколении все изученные популяции западной Евразии были репродуктивно совместимыми не только между собой, но и с популяциями восточной Евразии (р. Бия, р. Обь, оз. Хубсугул, оз. Байкал), однако во втором поколении получить потомство не удавалось (Подунай и др., 2017). С камчатской и дальневосточной популяциями западноевропейские вообще не скрещивались. Таким образом, налицо постзиготическая, а в случае с крайними восточными — презиготическая репродуктивная изоляция западноевразийских и восточноевразийских популяций *Ulnaria*, представляющих два самостоятельных, хотя и очень близкородственных вида. Западноевразийские популяции — это *U. ulna* (Nitzsch) P. Compère, типовое местообитание которой находится в Германии (Lange-Bertalot, Ulrich, 2014). Восточноевразийские популяции в современном понимании, по-видимому, правильнее соотнести с *U. danica* Compère et Bukhtiyarova (Bukhtiyarova, 2006), хотя некоторые авторы этот вид, так же как и *U. ulna*, считают космополитом (Bukhtiyarova, 2006; Куликовский и др., 2016).

Также можно привести примеры репродуктивной совместимости популяций, отстоящих друг от друга на тысячи километров в Мировом океане. Так, черноморская (район Карадага) и западно-атлантическая (мыс Торментайн) популяции уже упомянутой в предыдущей главе *Tabularia fasciculata*, скрещивались в первом и во втором поколениях. Видом-космополитом считается *Haslea ostrearia* (Gastineau *et al.*, 2014a). Мы проверили репродуктивную совместимость популяций *H. ostrearia*, удаленных друг от друга на тысячи километров (рис. 39). Популяции оказались репродуктивно совместимыми (табл. 9). Совместимость американской и австралийской популяций с европейскими была проверена пока только в первом поколении. Аналогичным образом, широкое распространение установлено у *H. silbo* (Gastineau *et al.*, 2021). Репродуктивная совместимость географически удаленных популяций была показана для морских видов комплекса *Pseudo-nitzschia pungens* (Casteleyn *et al.*, 2008), и пресноводной *Selaphora pupula capitata deme* (Mann, 1999).

Вместе с тем, широкое распространение одних видов не отрицает локального эндемизма у других видов (Vanormelingen *et al.*, 2008) и даже родов (Yverman *et al.*, 2007). Изучение *Haslea*, собранной из разных мест позволило установить наличие не только репродуктивно совместимых, но и репродуктивно

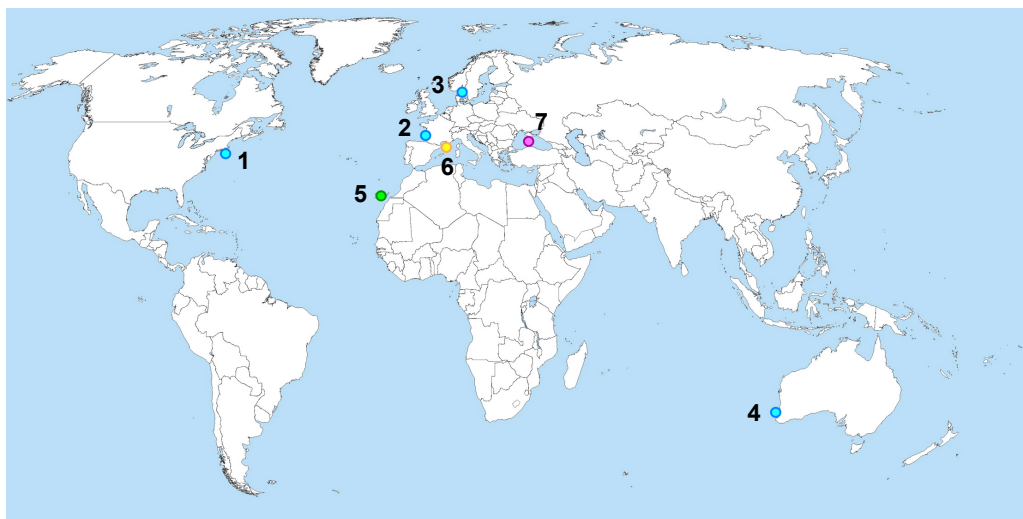


Рисунок 39 — Локализация изученных популяций *Haslea* в Мировом океане. Репродуктивно совместимые популяции *H. ostrearia* (обозначены одним цветом): 1 – восточное побережье Северной Америки, остров Род (Rhod Island); 2 – западное побережье Франции, заливы Марен-Олерон (Marennes-Oléron Bay) и Бурньёф (Bourgneuf Bay), 3 – западное побережье Швеции, залив Каттегат (Kattegat Bay); 4 – побережье Западной Австралии (Leschenault Estuary). Репродуктивно изолированные популяции (виды): 5 – *H. silbo* sp. ined., остров Ла Гомера, архипелаг Канарских островов; 6 – *H. provincialis*, пляж Боулуорис (beaches of Boulouris), юг Франции; 7 – *H. karadagensis*, Карадаг, Крым

Таблица 9 — Репродуктивная совместимость клонов *Haslea ostrearia*, полученных из географически удаленных друг от друга популяций — с западных побережий Австралии и Франции

Локализация популяции	Клон	OZ	9A2	9AA1	9AA4	10A1	10AA2	11AA5	11AAA3	10	3.0326-C	3.0326-C
Indian Ocean, West Australia	OZ											
	9A2											
	9AA1											
	9AA4											
	10A1											
	10AA2		1									
	11AA5											
	11AAA3		1		1	2						
Atlantic Ocean, Bay of Biscay	10		3	2	3	2	0	2				
Atlantic Ocean, Noirmoutier	13.0326-C						3		2			
Atlantic Ocean, La Rochelle	13.0422-B	3										

Примечание. Красный и синий цвет названий клонов условно обозначает репродуктивно совместимые (комплементарные) типы спаривания. Представлена балльная оценка интенсивности аукуспорообразования (0 – нет аукуспор, 1 – единичные аукуспоры, 2 – порядка десяти, 3 – несколько десятков аукуспор на чашку Петри, пустые клетки – нет данных)

изолированных популяций (см. рис. 39). Это привело к открытию и описанию нового вида, *Haslea karadagensis*, воспринимавшегося вначале как черноморская популяция *H. ostrearia*. Второй вид, из Лионского залива Средиземного моря, был описан как *Haslea provincialis* Gastineau, Hansen et Mouget (Gastineau *et al.*, 2016). Достаточно ограниченные ареалы *H. karadagensis* и *H. provincialis* позволяют отнести их к эндемичным видам (Gastineau *et al.*, 2016). У изученных репродуктивно изолированных популяций *Haslea* накопились заметные генетические расхождения в таком консервативном гене, как хлоропластный ген *rbcL* (Gastineau *et al.*, 2016).

Репродуктивная изоляция — не единственный критерий, который следует использовать при разграничении видов. По нашему мнению, решение о разграничении видов, особенно если речь идет об описании новых таксонов должно базироваться на комплексном подходе, объединяющем ряд критериев, включая морфологический, генетический и репродуктивный, а по возможности и другие, как это было сделано, например, при делимитации видов рода *Haslea*, у которых подтвердилось различие оптических характеристик и структуры мареннин-подобных пигментов (Gastineau *et al.*, 2014c). При этом именно наличие репродуктивной изоляции, установленной экспериментальным путем, послужило причиной более углубленного изучения объектов и привело в ряде случаев к открытию и описанию новых для науки видов диатомовых (табл. 10).

Таблица 10 — Примеры делимитация видов вследствие обнаружения репродуктивной изоляции

Первоначальное представление о видовой принадлежности	Разделение видов по результатам экспериментов по скрещиванию	Локализация популяции
<i>Haslea ostrearia</i> (Gaillon) Simonsen	1) <i>Haslea ostrearia</i> (Gaillon) Simonsen 2) <i>Haslea karadagensis</i> * Davidovich, Gastineau et Mouget 3) <i>Haslea provincialis</i> * Gastineau, Hansen et Mouget	1) Бискайский залив, Атлантика 2) Черное море 3) Средиземное море
<i>Nitzschia longissima</i> (Brébisson ex Kützing) Grunow	1) <i>Nitzschia longissima</i> (Brébisson ex Kützing) Grunow 2) <i>Nitzschia</i> cf. <i>rectilonga</i> Takano	1) Черное море 2) Черное море
<i>Nitzschia rectilonga</i> Takano	1) <i>Nitzschia</i> cf. <i>rectilonga</i> Takano 2) <i>Nitzschia</i> cf. <i>rectilonga</i> Takano 3) <i>Nitzschia</i> cf. <i>rectilonga</i> Takano 4) <i>Nitzschia</i> cf. <i>rectilonga</i> Takano	1) Бискайский залив, Атлантика 2) Красное море 3) Средиземное море 4) Черное море
<i>Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima</i> (Hasle) Hasle	1) <i>Pseudo-nitzschia pseudo-delicatissima</i> (Hasle) Hasle 2) <i>Pseudo-nitzschia calliantha</i> * Lundholm, Moestrup et Hasle	1) Коллекция ССМР 2) Черное море
<i>Tabularia fasciculata</i> (C. A. Agardh) Williams et Round	1) <i>Tabularia fasciculata</i> (C. A. Agardh) Williams et Round 2) <i>Tabularia affinis</i> (Kützing) Snoeijs	1) Черное море 2) Черное море

Примечание. * – вновь описанные виды

ГЛАВА 9. РЕПРОДУКТИВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ И ФИЛОГЕНИЯ ДИАТОМОВЫХ

9.1. Основные этапы эволюции диатомовых

Согласно оценке Л. Медлин (Medlin, 2016), основанной на “молекулярных часах”, первые диатомовые — протодиатомовые — появились на рубеже около 220–250 млн. лет тому назад. Эта цифра представляется несколько завышенной, если учесть, что достоверные находки наиболее древних ископаемых диатомей известны из морских отложений нижнего мела, которые датируются возрастом 115–110 млн. лет (Gersonde, Harwood, 1990; Harwood *et al.*, 2007). Дальнейшая эволюция (рис. 40), по мнению Медлин, привела к возникновению полярных центрических (231–181 млн. лет), от которых, судя по всему, произошли бесшовные пеннатные, сначала выделилась линия базальных бесшовных (basal agraphids, 181–144 млн. лет), а затем на рубеже 175–135 млн. лет разошлись ветви основных бесшовных (core agraphids) и шовных пеннатных (Medlin, 2016). По последним молекулярным данным (Nakov *et al.*, 2018) радиальные центрические, бесшовные пеннатные и шовные пеннатные появились соответственно 200, 150 и 133 млн. лет тому назад.

Считается, что диатомовые водоросли изначально были планктонными и оогамными, с неподвижными вегетативными клетками, взвешенными в воде,

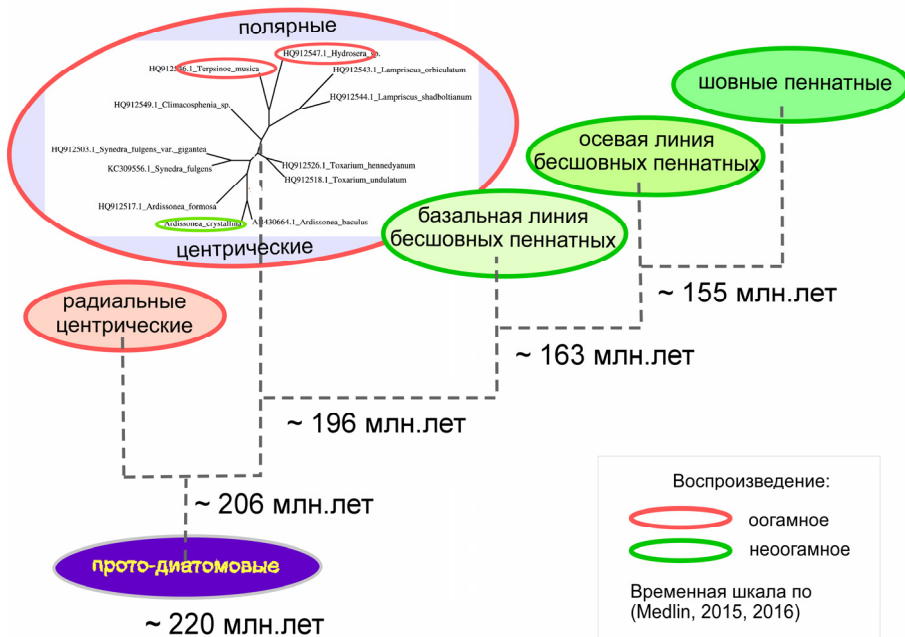


Рисунок 40 — Эволюционные отношения и типы полового воспроизведения современных диатомовых.

что требует для успешного полового воспроизведения подвижных жгутиковых гамет (Drebes, 1977; Round *et al.*, 1990). Переход к донному образу жизни привел к возникновению форм, прикрепляющихся к субстрату при помощи слизи. В двухмерном пространстве появилась возможность достижения высокой плотности клеток, что безусловно способствовало обмену гаметами, расположенными в соседствующих прикрепленных клетках. Отпала жесткая необходимость перемещения гамет в трехмерном пространстве. Следующий ароморфоз — появление шва, обеспечившего подвижность шовных диатомовых. Продольная щель в клеточной стенке, называемая швом, выстлана актин-миозиновым белковым комплексом (Poulsen *et al.*, 1999), который участвует в смещении нитей внеклеточных слизистых выделений, благодаря чему клетка перемещается по субстрату (Harper, 1977; Round *et al.*, 1990). Подвижность клеток не только привела к гораздо лучшей приспособляемости к условиям существования (возможность изменения места расположения, обеспечение благоприятных условий экспозиции в отношении светового потока, избегание захоронения и проч.), но и стала ведущим фактором в обеспечении сингамии. У шовных пеннатных появилась возможность доставки гамет непосредственно к месту контакта.

Дальнейшая эволюция, очевидно, связана с обеспечением эффективного поиска и взаимодействия половых партнеров, что достигается выделением соответствующих сигналов (химической природы в случае с диатомовыми), которые регулируют процесс полового воспроизведения (ориентированный поиск партнеров, синхронизация клеточного цикла, индукция гаметогенеза).

Примером эволюционной специализации, по-видимому, можно считать появление копулятивных приспособлений (каналов, выростов), таких, которые мы наблюдаем у представителей родов *Eunotia* Ehrenberg (Mann *et al.*, 2003); *Neidium* Pfitzer (Mann, Chepurnov, 2005), *Nitzschia sensu stricto* (Mann, 1986; Trobajo *et al.*, 2009). Предположение о том, что это приобретение открывает путь широкой радиации видов выглядит достаточно спекулятивно.

Появление колониальных форм, особенно таких, которые имеют общие внешние структуры (например, слизистые капсулы или трубки) теоретически можно рассматривать как первый шаг к многоклеточной организации с тканевой дифференциацией. Представитель таких диатомовых *Berkeleya micans* (Lyngbye) Grunow демонстрирует раздельнополость и полную изогамии (Давидович, 1999), в связи с чем клетки комплементарных типов спаривания вынуждены покидать трубчатые колонии для вступления в половой процесс. Разумеется, ни о какой специализации клеток речи не идет, поэтому можно рассуждать только о преимуществах вегетативного роста в защищенных условиях.

Утрата одного шва и появление монарафидных диатомей вряд ли может расцениваться как эволюционный прогресс, поскольку очевидных преимуществ, объяснимых логически, редукция шва не дает.

9.2. Эволюция пола и типов полового процесса

Помимо эволюции формы, симметрии и структурных элементов панциря, происходила эволюция формы и строения ауксоспор, прежде всего их оболочек.

Если радиальные центрические имели в оболочках ауроспор лишь кремнеземные чешуйки, то у полярных центрических появилась структура проперизонима, которая у пеннатных превратилась затем в перизоний (Kaczmarska *et al.*, 2001; Medlin, Kaczmarska, 2004). Однако, пожалуй, главнейшими из произошедших изменений были: (а) изменение типа полового процесса, (б) характера детерминации пола, (в) системы скрещивания. Эволюция типов полового процесса у диатомовых не совпадает с общим для большинства эукариот трендом. Подавляющее большинство существующих видов растений и животных, у которых отмечено половое воспроизведение, образуют анизогаметы двух разных размеров и типов спаривания (Matsuda, Abrams, 1999). Анизогамия характерна и для многих грибов, хотя скрещивающихся типов может быть при этом от двух до нескольких тысяч (Lopez-Villavicencio, 2011). Эволюция анизогамии, в то же время, является одной из наиболее фундаментальных проблем эволюционной биологии, поскольку: (а) анизогамия лежит в основе полового отбора и (б) анизогамия несет с собой двойную стоимость полового воспроизведения ввиду раздельнополости (Togashi *et al.*, 2012; Beukeboom, Perrin, 2014).

У диатомовых мы наблюдаем "обратную" эволюцию типов полового процесса: от оогамии у радиальных центрических через анизогамию — относительно по размерам, например, у *Rhabdonema* Kützing, или поведенческую, у представителей бесшовных из родов *Tabularia* (Kützing) D. M. Williams et Round, *Ulnaria* (Nitzsch) Compère — к полной изогамии, отмеченной у многих шовных пеннатных, например, у представителей рода *Haslea* Simonsen. При этом, однако, можно вспомнить морфологическую и поведенческую анизогамию у эволюционно продвинутых шовных пеннатных *Nitzschia longissima*, *N. rectilonga*, *N. ventricosa* J. L. Palmer, или только поведенческую у представителей рода *Pseudonitzschia* H. Peragallo.

В более узких рамках отдельных групп диатомовых можно проследить следующие эволюционные изменения типов полового процесса. Так, у пеннатных первичным считают так называемый "нормальный" тип полового процесса (Hustedt, 1930; Geitler, 1932, 1975), при котором в гаметангиальных клетках формируется по две гаметы. Следующий тип — редуцированный, когда в гаметангиальной клетке образуется только одна гамета — возник из нормального. Достаточно запутанную картину эволюции типов полового процесса у диатомовых представлял себе К. С. Мережковский (Мережковский, 1903). Он предполагал, то первоначально ауроспорообразование у диатомовых было асексуальным, относя к таким случаям *Nitzschia palea* (Kützing) W. Smith, *Bacillaria paxillifera* (O. F. Müller) T. Marsson (как *Nitzschia paradoxa* (J. F. Gmelin) Grunow in Cleve et Grunow), *Synedra affinis* Kützing и ряд других видов; и только впоследствии возникли половые типы.

У центрических диатомовых примитивной форме оогенеза соответствует такая, при которой в процессе мейоза I и II наблюдается равный цитокинез, пикнотические ядра отсутствуют, соответственно эволюционно более продвинутой схеме оогенеза включает неравный цитокинез либо его отсутствие, появляются пикнотические ядра (Mizuno, 2006, 2008). В отношении сперматогенеза отмечается, что предковая форма имела равный цитокинез при первом и втором мейо-

зах, у более совершенных форм наблюдается неравный цитокинез при втором мейотическом делении с отделением спермиев от остаточных тел.

Следует заметить, что диатомовые в отношении эволюции типов полового процесса не являются абсолютным исключением. Их ближайшие родственники из царства *Stramenopiles* — бурые водоросли представляют собой такую же уникальную группу для изучения эволюции полов, особенно в отношении эволюции полового диморфизма размеров гамет, поскольку эта группа демонстрирует высокий уровень изменчивости этого признака, начиная от изогамных, через анизогамные, к оогамным типам. Анизогамия несколько раз появлялась в процессе эволюции у бурых водорослей, и что удивительно, оогамия является предковым состоянием в этой группе (Mignerot, 2016). Как и в случае с диатомовыми, это открывает интригующую возможность исследования того, как оогамия может эволюционировать в сторону изогамии, несмотря на то, что переход от оогамии к изогамии трудно объяснить с теоретической точки зрения (Bell, 1978; Togashi *et al.*, 2012).

У диатомовых эволюция типов полового процесса тесно связана с характером детерминации пола и системой скрещивания. Так, если у центральных оогамия сочетается с гомоталлизмом, а проявление пола регулируется эпигенетически, то у пеннатных диатомовых пол, заданный генетически не изменяется у клона на протяжении всей жизненной истории, и у большинства пеннатных гетероталлизм является преобладающим в системе скрещивания (Рошин, 1994; Черупнов *et al.*, 2004). Молекулярный механизм контроля размера гамет и его связь с определением пола остаются пока неясными. На представителях отдела *Chlorophyta* недавно были получены многообещающие данные (Umen, 2011; Geng *et al.*, 2014), говорящие о связи между генетическим локусом типа спаривания (MT) и геном, контролирующим размер гамет у *Chlamydomonas reinhardtii*. Р. А. Dangeard и его родственника *Volvox carteri* F. Stein, эволюционные пути которых разошлись 200 млн. лет назад. Было высказано предположение, что локус MT у родственного оогамного вида подвергся значительному расширению, коррелированному с эволюцией полового диморфизма размера гамет. При этом важно отметить, что у этого вида один единственный мастер-ген запускает цепочку событий, ведущую к формированию пола.

Недавно нами (Davidovich *et al.*, 2016; Davidovich *et al.*, 2017) была установлена неоогамная форма полового воспроизведения у *Ardissonea crystallina* (рис. 41), которая согласно молекулярным данным принадлежит к полярным центрическим, хотя по морфологии панциря (но не его структуры) гораздо ближе к пеннатным (Medlin *et al.*, 2008b; Theriot *et al.*, 2010). Род *Ardissonea* и ближайшие рода (*Toxarium* J. W. Bailey, *Climacosphenia* Ehrenberg) в филогенетическом дереве находятся в окружении полярных центрических (см. рисунок 40), демонстрирующих типичную оогамия, например, *Hydrosera triquetra* Wallich (Idei *et al.*, 2015). При этом эволюционная дистанция *Toxariales* и окружающих их полярных центрических гораздо меньше в сравнении с вышеупомянутыми представителями зеленых водорослей, что позволяет рассматривать токсариид, как наиболее предпочтительную группу для исследования генетических изменений, благодаря которым произошла утрата жгутиковых сперматозоидов и поя-

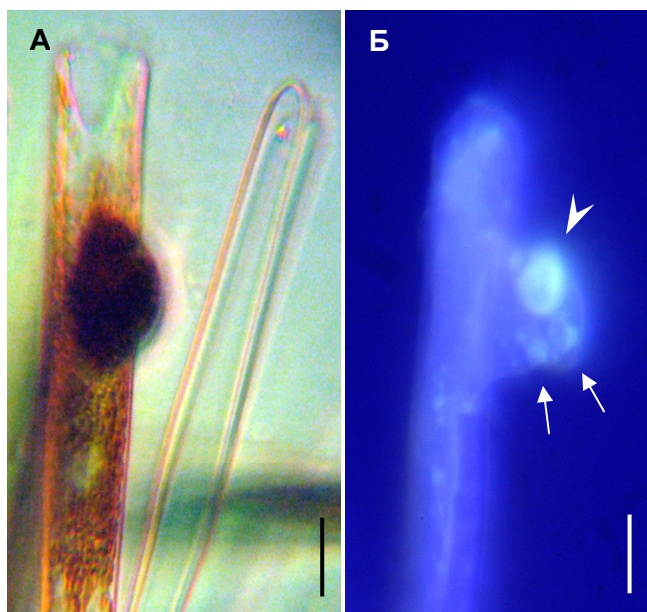


Рисунок 41 — *Ardissonaea crystallina*, момент слияния гамет. (А) – безжгутиковая мужская гамета перемещается амебоидно по поверхности женского гаметангия к месту сингамии. (Б) – мужская гамета имеет три ядра, одно функциональное (короткая стрелка) и два дегенерирующих (стрелки). СМ, флуоресцентная микроскопия, окрашивание DAPI. Масштаб 20 мкм.

вилась размерная изогамия, а вместе с этим изменился способ детерминации пола (от эпигенетического к генетическому контролю), и произошел переход от гомоталлизма к гетероталлизму.

Тренд эволюции от оогамии к изогамии дискуссионен со многих точек зрения. Утрата подвижных жгутиковых форм должна быть компенсирована другими механизмами доставки гамет к месту сингамии, особенно у малоподвижных или вообще неподвижных полярных центрических и бесшовных пеннатных. Долгое время этот вопрос, несмотря на свою принципиальность, не находил ответа. Открытие нового механизма движения гамет (см. раздел 3.4) у бесшовных пеннатных, и у утратившей подвижные сперматозоиды *A. crystallina*, позволяет дать этому объяснение. Вместе с тем, возникает вопрос: в чем преимущество неоогамного способа воспроизведения по сравнению с оогамным. Почему переход к относительной изогамии произошел как минимум дважды в разных, далеко отстоящих друг от друга эволюционных ветвях диатомовых, даже вопреки возникшей в связи с этим очевидной проблеме доставки гамет к месту сингамии?

Т. Наков с соавторами (Nakov *et al.*, 2018) считают, что особенности полового репродукции, а именно тип полового процесса, и способность клеток двигаться являются основными драйверами эволюции диатомовых. Судя по полученным нами, ранее неопубликованным данным, переход от оогамии к неоогам-

ному половому процессу у *A. crystallina* — одного из представителей полярных центрических диатомовых — не является уникальным в этой группе, он касается также *Toxarium undulatum* Bailey и охватывает, по-видимому, всю филогенетическую ветвь Toxariales. Вместе с тем, следует обратить внимание на то, что разнообразие токсариид невелико, например, в роде *Toxarium* присутствуют всего два вида (Guiry, Guiry, 2001). Токсарииды и пеннатные диатомовые отделились от своих предков примерно в одно время, около 150 млн. лет тому назад (Nakov *et al.*, 2018), однако диверсификация пеннатных диатомовых оказалась гораздо более стремительной. Напрашивается вывод о том, что основное преимущество пеннатные получили в связи с приобретением подвижности, или, возможно, сочетанием подвижности и относительной изогамии сопряженной с раздельнополостью (генетической двудомностью), поскольку именно подвижность позволила им решить проблему доставки гамет к месту синагамии, что токсаридам, как и ряду бесшовных пеннатных, приходится реализовывать менее эффективным путем. Логично будет также предположить, что именно способность к активному перемещению клеток открыла для диатомовых возможность эволюционного перехода от оогамии к изогамии, т.е. кардинального изменения типа полового процесса, после того как отпала необходимость в движении гамет. В этой связи небезынтересно отметить способность токсариид к небыстрому перемещению за счет слизи, выделяемой апикальными концами клеток (Pickett-Heaps *et al.*, 1991; Kooistra *et al.*, 2003).

Строение и способ формирования перизониума ауксоспор у *A. crystallina* также оказались крайне специфичными. Ранние стадии морфогенеза створок и способ формирования базального слоя кремнезема у *A. crystallina* явно отличаются от тех, которые описаны у других диатомей, как центрических, так и пеннатных (Kaczmarek *et al.*, 2020). Следовательно, уникальными в группе токсариид являются не только тип полового процесса, но и схема морфогенеза створок. Таким образом, есть основания считать токсариид особенной эволюционной ветвью. Заслуживает внимания тот факт, что эволюционный тренд — от оогамии к изогамии, — который мы наблюдаем при переходе от эволюционно более древних центрических к более молодым пеннатным, повторился дважды, примерно в одно и то же время. В обоих случаях кардинальные изменения коснулись не только типа полового процесса, но и таких основополагающих свойств, как система скрещивания и характер детерминации пола.

ГЛАВА 10. МЕТОДИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ

10.1. Наименование клонов

Порядку наименования клонов зачастую не уделяют должного внимания, однако, он является одним из значимых элементов в работе. В большинстве коллекций микроводорослей практикуется порядковая нумерация по журналу, при этом иногда добавляют в название клона акроним коллекции и, в ряде случаев, сокращенное обозначение имени куратора или специалиста, выделившего клон. Такая система нам представляется недостаточной по ряду причин. Как показывает лабораторная практика, имя клона должно отвечать следующим критериям: оно должно быть уникальным (неповторимым), содержать в явном виде информацию о клоне (виде водоросли), быть легко записываемым и считываемым, удобным в повседневном произношении, отвечать принципам автоматической систематизации (сортировки), быть криптографически анализируемым (должно позволять идентифицировать клон даже в случае, если будут стерты один или несколько знаков из названия), обеспечивать единообразие и хронологический порядок в системе обозначений. За тридцатилетний период мы выработали следующую схему наименования клонов, отвечающую всем указанным принципам. Название клона записывается так: Gs (Loc) YY.MMDD-AN, где Gs — первые буквы родового и видового названия водоросли, далее следует пробел и в скобках сокращенно место отбора проб (Loc), затем дата выделения клона (YY — последняя одна или две цифры года, отделяется от последующих знаков точкой, MM — месяц, DD — день), A — обозначение специалиста, выделившего клон, обычно по первой букве имени (или фамилии), N — краткий идентификатор имени клона, обычно это одна (реже две) буквы латинского алфавита. Мы используем точку, отделяющую цифру года от цифр месяца, для удобства восприятия записи, так же как и дефис, стоящий за цифрами дней.

Благодаря такой системе наименований, получаем относительно короткую и информативную запись, включающую сведения о видовой принадлежности, месте отбора проб, дате выделения клона и кураторе, выделившем данный клон. При визуальном осмотре коллекции культур легко установить название вида, находящегося в колбе или чашке Петри, в отличие, например, от ничего не говорящего обозначения в виде порядкового номера. Запись неповторима, поскольку привязана к конкретной дате, и в течение этого дня обычно выделяется небольшое количество клонов данного вида. Сочетание сокращенного названия вида, даты выделения и собственного имени клона представляет собой уникальную комбинацию, благодаря чему в коллекции исключены повторяющиеся наименования, к тому же ее можно восстановить в том случае, когда в надписи теряются буквы или цифры. В отличие от порядкового номера, в нашем названии потеря одной или даже двух букв во многих случаях позволяет по журналу (каталогу имеющихся клонов) восстановить полную запись.

Поэтому, например, название клона Но (BSe) 21.0220-ON нами легко "расшифровывается" как *Haslea ostrearia* (Черное море) дата выделения 2021.02.20, куратор клона О, собственное "имя" клона N. На практике, например в лабора-

торном журнале, часть записи (название вида и/или место отбора проб) из обозначения могут опускаться, остается короткое название 21.0220-ON.

10.2. Среды для культивирования

Существует большое разнообразие сред для культивирования как морских, так и пресноводных микроводорослей (Andersen *et al.*, 2005). Не все они подходят для диатомовых. Последние отличаются высокими требованиями к составу и качеству среды, особенно на этапе полового воспроизведения (Давидович, Давидович, 2009; Полякова и др., 2018). В прошлые времена для культивирования морских диатомовых в лаборатории водорослей Карадагской научной станции использовали фильтрованную, пастеризованную и обогащенную биогенными элементами морскую воду (Рощин, 1994). Достаточно длительное время эта среда обеспечивала потребности лаборатории, но в 2005–2006 годах дальнейшее ее применение оказалось невозможным, по нашему предположению, по причине значительной эвтрофикации прибрежных вод в районе Карадага (Давидович, Давидович, 2009). Было принято решение перейти на искусственную морскую воду, обоснованное рядом ее преимуществ, в том числе:

- отсутствие сезонных изменений состава среды;
- контролируемый состав, что позволяет выполнять многие эксперименты по изучению влияния веществ на рост водорослей, более корректно проводить физиологические, биохимические и иные эксперименты;
- возможно культивирование морских водорослей в удалении от моря;
- единые "стандартные" условия культивирования для всех лабораторий.

В качестве основной для культивирования морских видов диатомей мы выбрали среду ESAW, оригинальный рецепт которой опубликован в работе (Harrison *et al.*, 1980). В дальнейшем этот рецепт претерпел небольшие изменения (Berges *et al.*, 2001) и в последнем варианте был представлен в работе (Andersen *et al.*, 2005, p. 494).

Рецепт среды в том виде, в каком она используется в нашей лаборатории в настоящее время, представлен ниже (таблицы 11, 12, 13). Среда готовится на основе дистиллированной воды, полученной при помощи дистиллятора, в нашем случае ДЭ-4 (Санкт-Петербург, Россия), допускающего контакт с медными и железными поверхностями. Соли растворяем в дистиллированной воде в последовательности, указанной в рецепте. Каждую последующую соль добавляем после окончательного растворения предыдущей. Биогенные элементы, растворы тиосульфата натрия и хлорида железа, микроэлементы и витамины добавляем в указанном количестве из заранее приготовленных запасных растворов. Витамины добавляем в раствор еще до пастеризации в количестве, десятикратно превышающем указанное в оригинальном рецепте. После того, как все вещества растворены, среду оставляем на сутки в той же стеклянной емкости, в которой ее приготовили. Используя портативный рефрактометр, проверяем соленость среды. На следующий день среду разливаем в стеклянные плотно закрывающиеся порционные емкости и подвергаем процедуре тиндализации (трехкратная пастеризация): ежедневно в течение трех дней нагреваем на водяной бане до температуры 62–64°C и оставляем остывать до следующего дня.

Таблица 11 — Состав модифицированной среды ESAW соленостью 36‰

Компонент	Запасной раствор (г·л ⁻¹ dH ₂ O)*	Используемое количество для приготовления 1 л среды	Концентрация в конечной среде (М·л ⁻¹)
<i>Безводные соли</i>		(г)	
NaCl	нет	24,491	3,63·10 ⁻¹
Na ₂ SO ₄	"	4,102	2,50·10 ⁻²
KCl	"	0,692	8,03·10 ⁻³
NaHCO ₃	"	0,201	2,07·10 ⁻³
KBr	"	0,100	7,25·10 ⁻⁴
H ₃ BO ₃	"	0,027	3,72·10 ⁻⁴
NaF	"	0,003	6,67·10 ⁻⁵
<i>Гидратированные соли</i>		(г)	
MgCl ₂ · 6H ₂ O	"	11,084	4,71·10 ⁻²
CaCl ₂ · 6H ₂ O	"	2,313	9,14·10 ⁻³
SrCl ₂ · 6H ₂ O	"	0,025	8,18·10 ⁻⁵
<i>Раствор тиосульфата натрия</i>		(мл)	
Na ₂ S ₂ O ₃ · 5H ₂ O	4,000	1,0	1,61·10 ⁻⁵
<i>Основные биогены</i>		(мл)	
NaNO ₃	46,670	0,750	4,39·10 ⁻⁴
NaH ₂ PO ₄ · H ₂ O	3,094	0,750	1,79·10 ⁻⁵
Na ₂ SiO ₃ · 9H ₂ O	15,000	2,00	1,06·10 ⁻⁴
<i>Раствор Fe-EDTA</i>		(мл)	
Na ₂ EDTA · 2H ₂ O	2,44	1,0	6,56·10 ⁻⁶
FeCl ₃ · 6H ₂ O	1,77	1,0	6,55·10 ⁻⁶
<i>Микроэлементы из запасного раствора</i>	(см. ниже, табл. 12)	2,0	—
<i>Раствор витаминов</i>	(см. ниже, табл. 13)	согласно рецепту	—

Примечание. dH₂O – дистиллированная вода

В целом процедура приготовления занимает четыре дня. Приготовленную таким образом среду в герметично закрытой таре можно хранить без потери свойств в течение нескольких месяцев.

Приготовленная по нашему рецепту среда имеет концентрацию солей 36 г/л. Получить меньшую концентрацию солей можно путем разбавления исходной среды дистиллированной водой. Для получения большей концентрации

Таблица 12— Запасной раствор микроэлементов для среды ESAW

Компонент	Запасной раствор (г·л ⁻¹ dH ₂ O)	Используемое количество (мл)	Концентрация в конечной среде (М·л ⁻¹)
Na ₂ EDTA · 2H ₂ O	нет	3,09 (г)	8,30·10 ⁻⁶
ZnSO ₄ · 7H ₂ O	7,30	10	2,54·10 ⁻⁷
CoSO ₄ · 7H ₂ O	1,60	10	5,69·10 ⁻⁸
MnSO ₄ · 4H ₂ O	54, 0	10	2,42·10 ⁻⁶
Na ₂ MoO ₄ · 2H ₂ O	1,48	1	6,12·10 ⁻⁹
Na ₂ SeO ₃	0,173	1	1,00·10 ⁻⁹
NiCl ₂ · 6H ₂ O	1,49	1	6,27·10 ⁻⁹

Таблица 13 — Раствор витаминов для среды ESAW

Компонент	Запасной раствор (мг·л ⁻¹ dH ₂ O)	Используемое количество (мл)	Концентрация в конечной среде (М·л ⁻¹)
Суанособаламин (витамин B ₁₂)	5,0	4	1,48·10 ⁻⁸
Thiamine · HCl (витамин B ₁)	0,1	1	2,96·10 ⁻⁶

Примечание. Указан минимально необходимый набор витаминов

добавляем необходимое количество хлорида натрия, пренебрегая в этом случае сдвигом соотношения отдельных компонентов в среде. После вскрытия среду стараемся использовать в течение пяти-семи дней. Благоприятно на росте водорослей сказывается дополнительное внесение витамина B₁₂ после пастеризации непосредственно перед разбавлением среды.

По сравнению с рецептом, изложенным в работе (Andersen *et al.*, 2005), в нашей практике (Давидович, Давидович, 2009) используется уменьшенное количество основных биогенных элементов, в виде NaNO₃ и NaH₂PO₄ · H₂O, — 75 % от указанного в оригинале, и измененное количество витаминов, при исключении из их состава биотина. В состав среды в последней модификации введен тиосульфат натрия в концентрации 4 мг/л и исключён ранее добавлявшийся цитрат железа (Полякова и др., 2018). Произведен перерасчет количества добавляемых солей для того, чтобы получить соленость, соответствующую океанической (36 ‰). Указанное значение практически удобно в случае кратных разбавлений, так при двукратном разбавлении мы получаем соленость эквивалентную черноморской.

Для предотвращения возможной неудачи при использовании среды следует указать на недопустимость ее нагрева до высоких температур (выше 70–80°C). Пе-

ред применением качество партии среды тестируется на чувствительных диатомеях, мы для этого используем представителей рода *Haslea* Simonsen. При попадании в неблагоприятную среду подвижные в нормальных условиях клетки перестают двигаться по прошествии нескольких минут или даже секунд.

С октября 2006 года с началом использования состава ESAW в нашей лаборатории не было ни одного случая гибели культуры по причине непригодности среды при правильном ее приготовлении. Состав оказался благоприятен для роста практически всех видов морских диатомовых, содержавшихся в лаборатории. Клоны выделялись из проб, собранных в разных местах Мирового океана. Исключение составил неясный случай деградации культуры *Astrosyne* cf. *radiata* Ashworth et Lobban, полученной из проб, отобранных у острова Гуам, Тихий океан. В настоящее время в коллекции (Давидович и др., 2017) одновременно поддерживается более 500 клоновых культур нескольких десятков видов диатомовых.

Среда обеспечивает достаточно высокий темп деления клеток. В нормальных условиях (температура $20 \pm 2^\circ\text{C}$, естественное рассеянное освещение) темп деления у большинства видов составляет 0,5–1,5 делений/сутки. Для почти двух десятков видов из двенадцати родов получен опыт длительного культивирования (несколько лет), причем в нескольких поколениях, включая потомство второй и третьей генераций.

Для пресноводных видов мы с успехом применяем среду DM (Culture collection ..., 1988; табл. 14). Процедура её приготовления та же, что и для среды ESAW.

Очевидно, что полноценная среда, особенно искусственная, должна обеспечивать возможность не только вегетативного роста, но и полового воспроизведения. Для диатомовых это особенно актуально, поскольку, как уже сказано, половое воспроизведение у большинства из них является обязательным этапом жизненного цикла. Мы неоднократно убеждались в том, что используемая среда обеспечивает эффективное половое воспроизведение по схемам характерным для конкретных видов (Давидович, Давидович, 2009). Инициальные клетки, появляющиеся в культуре в результате полового воспроизведения, по своим размерам соответствовали максимальным, встречающимся в природной популяции. В то же время, в среде хорошо росли водоросли, измельчавшие до предельных размеров, т.е. находящиеся в конце жизненного цикла. Таким образом, среда ESAW поддерживает существование разных видов морских диатомовых во всем диапазоне характерных размеров, т.е. во всех фазах жизненного цикла.

У диатомовых, в отличие от некоторых других микроводорослей, например, зеленых, неблагоприятные, стрессовые условия не являются фактором, который был бы способен инициировать половое воспроизведение. Напротив, аукоспорообразование возможно только в благоприятных условиях, в первую очередь это относится к качеству среды. Одна из "аксиом" успешного выполнения экспериментов по скрещиванию говорит о том, что в смешанных посевах раздельнополюх видов должны участвовать клоны, находящиеся в экспоненциальной фазе роста (Chernomov *et al.*, 2004). Добиться полового процесса в культурах старых, переросших или находящихся в стационарной фазе практически не удастся (рис. 42). Это же справедливо и в отношении гомоталлического воспроизведения.

Таблица 14 — Состав среды DM для содержания пресноводных диатомовых

Компонент	Используемое количество, мг·л ⁻¹
Ca(NO ₃) ₃ · 4H ₂ O	20,00
KH ₂ PO ₄	12,40
MgSO ₄ · 7H ₂ O	25,00
NaHCO ₃	15,90
Na ₂ EDTA	2,25
H ₃ BO ₃	2,48
MnCl ₂ · 4H ₂ O	1,39
(NH ₄) ₆ Mo ₇ O ₂ · 4H ₂ O	1,00
Na ₂ SiO ₃ · 9H ₂ O	57,00
FeCl ₃	1,60
Цианобаламин (vitamin B ₁₂)	0,04
Thiamine hydrochloride (vitamin B ₁)	0,04
Biotin	0,04

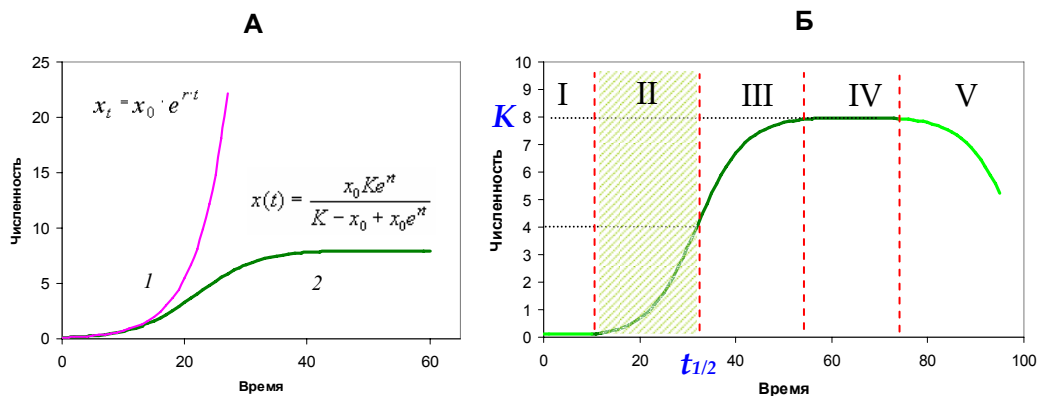


Рисунок 42 — А — Модели роста численности: 1 – ресурснезависимый (нелимитированный) рост, согласно экспоненциальному уравнению Мальтуса; 2 – ресурсозависимый (лимитированный), согласно уравнению Ферхюльста, где x_0 – начальная численность, x_t – численность в момент времени t , r – константа скорости экспоненциального размножения, K – асимптота максимальной численности. Б – Динамика численности клеток в непересеваемой культуре: I – фаза адаптации (лаг-фаза); II – фаза экспоненциального роста; III – фаза торможения; IV – стационарная фаза; V – фаза деградации. K – параметр максимальной численности, $t_{1/2}$ – время достижения половины максимальной численности (константа полунасыщения). От логистической кривой Ферхюльста кривая роста численности в культуре отличается наличием лаг-фазы, когда численность не меняется, и фазы деградации, когда численность убывает. Ауксоспорообразование возможно, если культуры находятся во второй (экспоненциальной) фазе роста.

10.3. Условия, необходимые для полового воспроизведения

Существует ряд приемов, которые позволяют добиться полового воспроизведения у диатомовых в эксперименте. Выше мы уже рассматривали факторы индукции полового воспроизведения (см. главы 1, 5). Здесь дадим ряд практических рекомендаций. Первым и самым главным условием является переход в репродуктивную (генеративную) фазу, т.е. достижение клетками размеров (длины у пennisных и диаметра у центрических), которые "разрешают" вступление в половой процесс. Обычно вступление в половой процесс возможно, после того, как клетки уменьшатся до половины своего максимального видоспецифического размера. Критическая граница, или "кардинальный пункт" в терминологии Гайтлера (Geitler, 1932), равный 50 ± 5 % от максимального размера, характерен для большинства диатомовых, хотя известны и отклонения. Поскольку в большинстве диагнозов и описаний диатомовых приводятся зауженные границы, граница перехода для ранее не изучавшихся в отношении полового воспроизведения видов, как правило, неизвестна. Поэтому в качестве отправной точки можно взять начальные размеры, полученные при выделении клона в культуру, и позднее, когда средний размер клеток уменьшится вдвое по сравнению с начальным, с уверенностью предполагать, что клетки перешли критическую границу и находятся в репродуктивной фазе. Учитывая сравнительно небольшую скорость уменьшения размеров, в отдельных случаях для достижения клетками необходимых размеров приходится содержать культуру в течение многих месяцев и даже нескольких лет, осуществляя регулярные пересевы. Ускорить переход в репродуктивную фазу можно искусственно. Некоторые виды, например, *Nitzschia longissima*, *N. rectilonga* допускают "хирургические" операции: клетки с отсеченными концами остаются живыми, при этом их размер сразу же попадает в нужный диапазон. У ряда видов, представляющих, в частности, такие рода как *Asterionella*, *Ulnaria*, в обычных условиях изредка и очень часто в переросших культурах нарушается нормальный ход вегетативного деления. Появляются укороченные клетки. Можно, воспользовавшись этим фактом, получить переросшую культуру, пересевать ее в свежую среду, найти мелкую клетку и выделить её в субклон.

Переход в репродуктивную (генеративную) фазу является необходимым, но не достаточным условием. Второе условие — наличие полового партнера, если речь не идет о гомоталлически воспроизводящихся видах. Гомоталлическое воспроизведение — непременный атрибут центрических диатомовых. Несмотря на то, что пennisные, как уже обсуждалось, в отличие от центрических раздельнополы, у многих из них система скрещивания допускает как гомоталлическое, так и гетероталлическое воспроизведение. Однако при этом, явно доминирует гетероталлизм, и как следствие, присутствие полового партнера является обязательным.

Третьим фактором, а точнее, комплексом факторов выступают условия освещения, температура, соленость, химический состав среды. Каждый вид характеризуется присущими ему диапазонами толерантности к физико-химическим факторам среды с определенными оптимумами. Заранее, до проведения экспе-

риментов указать значения оптимумов затруднительно. Можно лишь посоветовать избегать экстремальных значений. Если у некоторых микроводорослей (зеленые, десмидиевые) половое воспроизведение удастся инициировать, помещая их в неблагоприятные условия, то в отношении полового воспроизведения диатомовых следует подчеркнуть, что они ни в коем случае не относятся к экстремофилам. Например, в культурах, находящихся в стационарной фазе или фазе деградации (мы их называем "переросшими") инициировать половое воспроизведение практически не удастся. Наилучшие результаты получаются в экспериментах с культурами в экспоненциальной фазе роста численности, поддержание которой достигается регулярными и своевременными пересевами в свежую среду.

При соблюдении всех вышеназванных условий в смешанных посевах репродуктивно совместимых гетероталлически воспроизводящихся клонов по прошествии некоторого времени можно наблюдать гаметогенез и ауксоспорообразование. У многих видов гаметогенез отмечается на 3–5 сутки после посева, у корсиканской *Haslea* sp. мы наблюдали гаметы на следующие сутки, у *Toxarium undulatum* спустя 10–11 суток. Фактором, индуцирующим гетероталлическое половое воспроизведение, очевидно, выступает обмен феромонами.

Гораздо труднее инициировать половой процесс в случае гомоталлического (внутриклонового) воспроизведения. В этом случае факторы гаметогенеза экзогенные и неабиотической природы (Drebes, 1977). Эффективным, как показывает практика, оказывается изменение режима содержания культур. Внезапное количественное изменение фактора, которым может быть интенсивность светового потока, продолжительность фотопериода, температура, соленость или их комбинация, может привести в течение 2–3 дней к сексуализации и гомоталлическому воспроизведению клона или популяции диатомовых водорослей. По данным А.-М. Шмид (Schmid, 1995) фактором, индуцирующим гаметогенез у *Coscinodiscus granii*, являлся солевой и световой стресс. В экспериментах с этой центрической диатомеей, продолжавшихся более десяти месяцев, при каждом повышении солености и освещенности наблюдалось, как правило, образование гамет. По мнению автора исследования сексуализация — это физиологическая реакция на "стрессовую ситуацию". В культурах центрической диатомеи *Conticribra weissflogii* (синоним *Thalassiosira weissflogii*) массовый сперматогенез с большой вероятностью события удавалось вызвать изменением светового режима (Vaulot, Chisholm, 1987). Появление гамет происходило после того, как культуры, двое суток находившиеся в темноте, переносили на постоянный свет. Около 30 % клеток формировали зрелые гаметы, которые появлялись спустя 14 часов после помещения культур на свет. Зрелые гаметы возникали и при непрерывном освещении в стадии экспоненциального роста культур, но в гораздо меньшем количестве. Условием образования ауксоспор у *Chaetoceros curvisetus* было наличие не менее двух темновых периодов; при непрерывном освещении воспроизведение не происходило (Рошин, 1994).

По нашему мнению, представление о необходимости создания "стрессовых условий" является дискуссионным. Вполне возможно, что количественное изменение факторов действительно необходимо для того, чтобы вызвать процесс гаметогенеза. Однако, вопрос о том, как соотносится сдвиг параметров среды с

положением оптимума и пределами толерантности видов в отношении конкретных факторов, остается невыясненным и требует дополнительных исследований. Если стрессом считать сам градиент фактора (количественный сдвиг параметра), то тогда надо вести речь о требуемой величине градиента и пороге изменений.

Обычные условия содержания культур, принятые в лаборатории водорослей и микробиоты Карадагской научной станции, подразумевают температуру 20 ± 1 °С, естественный фотопериод и свет, падающий со стороны северного окна. В некоторых случаях в наших экспериментах положительный эффект оказывало затенение чашек Петри со смешанными посевами, находящимися на полках у окна, листом бумаги. Обычно мы содержим культуры в среде с той соленостью, которая соответствует месту отбора проб. При этом можно отметить, что гетероталлическому половому воспроизведению ряда пеннатных, как и в случае с гомоталлическим воспроизведением у центрических, благоприятствовало незначительное (на несколько промиллей) изменение солености среды, причем у одних видов воспроизведение могло быть вызвано понижением, а у других повышением солености.

10.4. Терминология

В области репродуктивной биологии диатомовых сложился свой понятийный аппарат и используются некоторые термины характерные исключительно для этого направления исследований. Ряд биологических терминов, заимствованных из смежных областей, приобрел специфическое толкование. В значительной мере русскоязычный словарь пополнялся за счет англицизмов. Вместе с тем следует отметить, что отсутствие русскоязычных эквивалентов существенно тормозит развитие репродуктивной биологии диатомовых водорослей как направления исследования, ограничивает возможности общения и дискуссии, препятствует подготовке специалистов и передаче знаний. Понимая важность задачи такого рода, мы скомпилировали словарь терминов на русском языке и их англоязычных эквивалентов (Давидович, 2017). Здесь мы приводим (см. Приложение) исправленную и дополненную версию словаря, содержащую более 250 терминов, имеющих отношение к репродуктивной биологии диатомовых.

Специфика употребления общебиологических терминов в отношении диатомовых требует некоторых пояснений. Так, половое воспроизведение у диатомовых в строгом понимании нельзя назвать размножением. Размножение подразумевает увеличение численности, в то время как у диатомовых число клеток новой генерации, образующихся в процессе одного акта полового воспроизведения, либо равно либо меньше числа клеток, участвовавших в этом процессе. Родительские клетки при этом прекращают свое существование. Поэтому мы избегаем употребления формулировки "половое размножение".

Гаметангиальная клетка (гаметангий, клетка-гаметангий) у диатомовых представляет собой клетку, участвующую в процессе полового воспроизведения. По своему строению она ничем не отличается от обычной клетки, осуществляющей вегетативные деления. Ее нельзя считать специализированной клеткой для производства половых продуктов. Любая клетка клона может при благоприятных условиях выступить в роли клетки-гаметангия. Более корректное название для такой

клетки — гаметоцит, однако, в диатомологической литературе термин "гаметангий" используется очень широко.

Требуется уточнения понятие пола у диатомовых. В отношении некоторых групп организмов (например, грибов, зеленых водорослей) привычно использование понятия типа спаривания (MT, mating type). У них вследствие множественного аллелизма обнаруживается существование не двух, а гораздо большего числа комплементарных типов спаривания. Кроме того, у некоторых авторов трактовка понятия пола подразумевает исключительно морфологические (поведенческие) различия (Kaczmarzka *et al.*, 2013). По нашему мнению, половая дифференциация — это не только морфологически выраженные различия. Пол может проявляться помимо морфологического, на физиолого-биохимическом (вспомним феромоны) и на генетическом уровнях. У центральных диатомовых, у которых задействован эпигенетический механизм регуляции, клон сам по себе не имеет пола. Пол проявляется при формировании гамет. В зависимости от обстоятельств в клоне могут сформироваться гаметы как мужского, так и женского пола. Причем у центральных проявление пола на морфологическом уровне, ввиду оогамии, более чем очевидно. В отличие от центральных, у пениатных пол детерминирован генетически (Давидович, 2002а, 2005а; Davidovich *et al.*, 2010; Давидович, Давидович, 2010; Vanstechelman *et al.*, 2013; Podunay *et al.*, 2014; Montresor *et al.*, 2016). Судя по схеме наследования, у изученных видов пениатных диатомовых задействована XY-система определения пола (Beukeboom, Perrin, 2014). Гомо- или гетерогаметность пола можно установить (см. раздел 2.3) по способности потомков, полученных в результате внутриклонового воспроизведения, скрещиваться с имеющейся репродуктивно совместимой парой. При этом у ряда исследованных нами видов наблюдался *цис*-анизогамный половой процесс, что позволяет говорить о морфологическом (на уровне гамет) различии полов. Мужской пол, принадлежность к которому была установлена по активному поведению гамет, был гетерогаметным, а женский (представленный пассивными гаметами, остающимися в створках клеток-гаметангиев, — гомогаметным. Вместе с тем, мы можем не принимать в расчет морфологические особенности, связанные с половой принадлежностью клонов, даже если таковые были обнаружены, поскольку гетеро- / гомогаметность служит достаточной основой для их половой дифференциации.

Морфологическая трактовка пола иногда входит в противоречие с генетической. Так, например, у *транс*-анизогамных видов в клетках-гаметангиях формируются одна подвижная и одна неподвижная гаметы, что заставляет некоторых авторов говорить о гермафродитизме или косексуальности клеток, подразумевая тем самым наличие пола у гамет (Kaczmarzka *et al.*, 2013). Однако при скрещивании клонов *транс*-анизогамных видов выясняется, что клоны скрещиваются друг с другом строго сообразно их половому типу (типу спаривания), вне зависимости от того, что в гаметангиальных клетках каждого из них одна гамета активна, а одна пассивна, т.е. пол определен генетически для клона, а не для гамет.

Разный смысл мы придаем понятиям "клон" и "штамм". Клон по определению — это потомство одной клетки, полученное путем вегетативного деления. Следует подчеркнуть, что имеется ввиду все потомство в совокупности. Штамм представляет собой лабораторную культуру. По сути, штамм — это часть клона (субклон). С

генетической точки зрения все клетки клона представляют собой генетические реплики (за исключением возникших мутаций). У штамма, как части клона, та же генетическая основа. Однако, поддерживаемый штамм, являясь выборочной группой, не представляет всего клона и отличается от него по ряду характеристик, например, по диапазону размеров клеток (у штамма он гораздо уже, чем у всего клона), или по сформировавшимся в процессе культивирования уродствам клеток, которые могут отсутствовать у всех других клеток клона.

ЛИТЕРАТУРА

- Абрамсон Н. И. 2007. Филогеография: итоги, проблемы, перспективы. *Вестник ВОГиС*, 11 (2): 307–331.
- Абрамсон Н. И. 2009. Молекулярные маркеры, филогеография и поиск критерия разграничения видов. *Труды зоологического института РАН. Приложение*, 1: 185–198.
- Айала Ф., Кайгер Дж. 1987. *Современная генетика. Т. 1*. Москва: Мир. 295 с.
- Асланян М. М., Солдатова О. П. 2010. *Генетика и происхождение пола. Учебное пособие для студентов, обучающихся по направлению "биология"*. Москва: Авторская академия; Товарищество научных изданий КМК. 114 с.
- Белянин В. Н, Сидько Ф. Я., Тренкеншу А. П. 1980. *Энергетика фотосинтезирующей культуры микроводорослей*. Новосибирск: Наука. 136 с.
- Вассер С. П., Кондратьева Н. В., Масюк Н. П., Паламарь-Мордвинцева Г. М., Ветрова З. И., Кордюм Е. Л., Мошкова Н. А., Приходькова Л. П., Коваленко О. В., Ступина В. В., Царенко П. М., Юнгер В. П., Радченко М. И., Виноградова О. Н., Бухтиярова Л. Н., Разумна Л. Ф. 1989. *Водоросли. Справочник*. Киев: Наукова думка. 608 с.
- Гогорев Р. М., Чудаев Д. А., Степанова В. А., Куликовский М. С. 2018. Русский и английский терминологический словарь по морфологии диатомовых водорослей. *Новости систематики низших растений*, 52 (2): 265–309.
- Давидович Н. А. 1994. Факторы, определяющие размер инициальных клеток у диатомовых водорослей. *Физиология растений*, 41 (2): 250–255.
- Давидович Н. А. 1995. Размер инициальных клеток диатомовой водоросли *Nitzschia lanceolata*, сформировавшихся при разных режимах освещения. *Цитология*, 37 (3): 257–265.
- Давидович Н. А. 1999. Половое воспроизведение *Berkeleya micans* (Lyngb.) Grun. (Bacillariophyta). *Альгология*, 9 (1): 3–12.
- Давидович Н. А. 2001. Сочетание инбредного и аутбредного скрещивания в системе размножения диатомовой водоросли *Nitzschia longissima*. *Наукові записки Тернопільського державного педагогічного університету ім. Володимира Гнатюка. Спеціальний випуск: Гідроекологія. Серія: Біологія*, 4 (15): 72–73.
- Давидович Н. А. 2002а. Половая гетерогенность клонов *Nitzschia longissima* (Bréb.) Ralfs (Bacillariophyta). *Альгология*, 12 (3): 279–289.
- Давидович Н. А. 2002б. Фоторегуляция полового воспроизведения у Bacillariophyta (Обзор). *Альгология*, 12 (2): 259–272.
- Давидович Н. А. 2005а. Наследование пола при внутрикловом воспроизведении облигатно двудомного вида *Nitzschia longissima* (Bréb.) Ralfs (Bacillariophyta). *Альгология*, 15 (4): 385–398.
- Давидович Н. А. 2005б. Подчиняется ли *Asterionella formosa* правилу МакДональда-Пфитцера? В кн.: Догадина Т. В. (ред.). *Актуальные проблемы современной альгологии. Тез. докл. III Международной конференции, 20 – 23 апреля 2005*. Харьков: Харьковский национальный университет. С. 44–45.
- Давидович Н. А. 2009. Тенденции в развитии репродуктивной биологии Bacillariophyta. *Альгология*, 19 (4): 436–449.
- Давидович Н. А. 2017. Определения и понятия репродуктивной биологии диатомовых водорослей (терминологический словарь). *Новости систематики низших растений*, 51: 71–105.
- Давидович Н. А. 2019. Репродуктивная биология диатомовых водорослей: 170-летняя история и перспективы исследований. *Труды карадагской научной станции им. Т. И. Вяземского – природного заповедника РАН*, 1 (9): 86–96.

- Давидович Н. А., Давидович О. И. 2009. Использование среды ESAW в опытах по изучению полового воспроизведения диатомовых водорослей. Карадаг – 2009. В кн.: Гаевская А. В., Морозова А. Л. (ред.). *Сборник трудов, посвященный 95-летию Карадагской научной станции и 30-летию Карадагского природного заповедника Национальной академии наук Украины*. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. С. 538–544.
- Давидович Н. А., Давидович О. И. 2010. Половое воспроизведение и система скрещивания *Tabularia tabulata* (C. Agardh) Snoeijis (Bacillariophyta). *Альгология*, 20 (4): 385–405.
- Давидович Н. А., Давидович О. И., Подунай Ю. А. 2017. Коллекция культур диатомовых водорослей Карадагской научной станции (Крым). *Морской биологический журнал*, 2 (1): 18–28.
- Давидович Н.А., Полякова С.Л. 2021. Оценка разнообразия видов рода *Pseudo-nitzschia* H. Peragallo, 1900 (Bacillariophyta) в планктоне вблизи Карадага методами многомерного статистического анализа. *Биология моря*, 47 (6): 428–432.
- Давидович Н. А., Чепурнов В. А. 1993. Интенсивность аукоспорообразования у двух видов Bacillariophyta в зависимости от освещенности и продолжительности фотопериода. *Альгология*, 3 (3): 34–41.
- Давидович О. И. 2017. Влияние солености на вегетативный рост и половое воспроизведение диатомовой водоросли *Tabularia tabulata* (C. A. Agardh) Snoeijis. В кн.: *Актуальные проблемы биоразнообразия и природопользования: Материалы Всероссийской научно-практической конференции (Керчь, 26 сентября – 1 октября 2017 г.)*. Симферополь: ИТ «АРИАЛ». С. 38–43.
- Давидович О. И., Давидович Н. А., Гастиньо Р., Витковски А. 2019. Половое воспроизведение черноморской диатомовой водоросли *Climaconeis scalaris* (Brébisson) E. J. Cox. *Вестник Московского университета. Серия 16. Биология*, 74 (4): 254–261.
- Давидович О. И., Давидович Н. А., Подунай Ю. А., Солак Ч. Н. 2022. Пределы галотолерантности черноморского представителя рода *Entomoneis* (Bacillariophyta). *Морской биологический журнал*, Т. 7 (2): 32–40.
- Давидович О. И., Давидович Н. А., Подунай Ю. А., Шоренко К. И., Витковски А. 2016. Влияние солености среды на вегетативный рост и половое воспроизведение водорослей из рода *Ardissonaea* De Notaris (Bacillariophyta). *Физиология растений*, 63 (6): 796–803.
- Димитров П. С., Димитров Д. П., Солаков Д. П., Пейчев В. Д. 2005. Новейшая геологическая история Черного моря и проблема потопа. *Геология и полезные ископаемые Мирового океана*, 1: 102–111.
- Дубровская Л. И., Князев Г. Б. 2011. *Компьютерная обработка естественно-научных данных методами многомерной прикладной статистики*. Томск: ТМЛ-Пресс. 120 с.
- Зайцев Г. Н. 1984. *Математическая статистика в экспериментальной ботанике*. Москва: Наука. 424 с.
- Зайцев Ю. П. 1978. *Это удивительное море*. Одесса: Маяк. 159 с.
- Куликовский М. С., Глущенко А. М., Генкал С. И., Кузнецова И. В. 2016. *Определитель диатомовых водорослей России*. Ярославль: Филигрань. 804 с.
- Кустенко Н. Г. 1978. Образование крупных клеток в колониях диатомеи *Melosira moniliformis*. *Биология моря*, 5: 72–74.
- Лухтанов В. А., Кузнецова В. Г. 2009. Молекулярно-генетические и цитогенетические подходы к проблемам видовой диагностики, систематики и филогенетики. *Журнал общей биологии*, 70 (5): 415–437.
- Майр Э. 1968. *Зоологический вид и эволюция*. Москва: Мир. 598 с.
- Майр Э. 1974. *Популяции, виды и эволюция*. Москва: Мир. 460 с.
- Масюк Н. П., Костіков І. Ю. 2002. *Водорості в системі органічного світу*. Киев: Академперіодика. 178 с.

- Мережковскій К. С. 1903. *К морфологии диатомовых водорослей*. Казань: Типо-литография Императорскаго Университета. 430 с.
- Мережковскій К. С. 1909. *Теорія двухъ плазмъ, как основа симбиогенезиса, новаго ученія о происхожденіи организмовъ*. Казань: Типо-литография Императорскаго Университета. 97 с.
- Подунай Ю. А., Давидович Н. А., Давидович О. И. 2017. Изучение биогеографии диатомовых водорослей с использованием методов репродуктивной биологии на примере рода *Ulnaria*. "Pontus Euxinus 2017". В кн.: *Тезисы X Всероссийской научно-практической конференции молодых ученых по проблемам водных экосистем, в рамках проведения Года экологии в Российской Федерации (11 – 16 сентября 2017 г.)*. Севастополь: DigitPrint. С. 166–169.
- Подунай Ю. А., Давидович Н. А., Куликовский М. С., Гусев Е. С. 2018. Особенности полового воспроизведения и система скрещивания *Ulnaria acus* (Bacillariophyta). *Журнал Сибирского федерального университета. Биология*, 11 (1): 75–87.
- Полякова С. Л., Давидович О. И., Подунай Ю. А., Давидович Н. А. 2018. Модификация среды ESAW, используемой для культивирования морских диатомовых водорослей. *Морской биологический журнал*, 3 (2): 73–78.
- Прошкина-Лавренко А. И. 1953. *Диатомовые водоросли — показатели солености воды. Диатомовый сборник*. Ленинград: Издательство АН СССР. С. 186–205.
- Рощин А. М. 1972. Влияние условий освещения на образование ауксоспор и скорость деления клеток *Coscinodiscus granii* Gough. *Физиология растений*, 19 (1): 180–185.
- Рощин А. М. 1973. О характере укрупнения клеток *Coscinodiscus granii* Gough. *Биологические науки*, 5: 78–81.
- Рощин А. М. 1976. Влияние условий освещения на вегетативное размножение клеток и половое воспроизведение двух видов центрических диатомовых водорослей. *Физиология растений*, 23 (4): 715–719.
- Рощин А. М. 1984. Жизненные циклы бентосной диатомовой водоросли *Achnantes longipes* Ag. *Биологические науки*, (11): 71–78.
- Рощин А. М. 1994. *Жизненные циклы диатомовых водорослей*. Киев: Наукова думка. 171 с.
- Рощин А. М., Чепурнов В. А. 1994. Аллогамный половой процесс и гаплоидный партеногенез у двудомной водоросли *Licmophora ehrenbergii* (Kütz.) Grun. (Bacillariophyta). *Альгология*, 4 (4): 3–10.
- Седова Т. В. 1996. *Кариология водорослей*. Санкт-Петербург: Наука. 386 с.
- Тооминг Х. Г., Гуляев Б. И. 1967. *Методика измерения ФАР*. Москва: Наука. 143 с.
- Финенко З. З. 1982. Общие закономерности роста и фотосинтеза водорослей. В кн.: *Первичная и вторичная продукция морских организмов*. Киев: Наук. думка. С. 35–45.
- Финенко З. З., Ланская Л. А. 1971. Рост и скорость деления водорослей в лимитированных объемах воды. В кн.: *Экологическая физиология морских планктонных водорослей (в условиях культур)*. Киев: Наук. думка. С. 22–50.
- Чепурнов В. А. 1997. Половой процесс и формирование ауксоспор у диатомовых водорослей (Bacillariophyta). В кн.: Давидович Н. А., Емельянов В. А. (ред.). *Труды Карадагского филиала Института биологии южных морей им. А. О. Ковалевского НАН Украины. 1994*. Севастополь: НПЦ "ЭКОСИ-гидрофизика". С. 53–62.
- Шварц С. С. 1980. *Экологические закономерности эволюции*. Москва: Наука. 280 с.
- Шоренко К. И., Давидович О. И., Давидович Н. А. 2013. К вопросам таксономии, репродукции и распространения *Nitzschia longissima* (Breb.) Grunow (Bacillariophyta). *Альгология*, 23 (2): 113–137.
- Шоренко К. И., Давидович Н. А., Куликовский М. С., Давидович О. И. 2016. Видовые границы и особенности биогеографии двух близких видов диатомовых водорослей

- Nitzschia longissima* (Breb.) Grunow, 1862 и *N. rectilonga* Takano, 1983. *Биология внутренних вод*, 1: 21–29.
- Aktaş M. A., Žunić J. 2011. Measuring shape ellipticity. In: Real P., Diaz-Pernil D., Molina-Abril H., Berciano A., Kropatsch W. (eds). *Computer analysis of images and patterns. CAIP 2011. Lecture Notes in Computer Science, Vol. 6854*. Springer: Berlin, Heidelberg. P. 170–177.
- Amato A. 2010a. Diatom reproductive biology: living in a crystal cage. *The International Journal of Plant Reproductive Biology*, 2 (1): 1–10.
- Amato A. 2010b. Species concepts and definitions: reproductive isolation as a tool to reveal species boundaries. *The International Journal of Plant Reproductive Biology*, 2 (2): 114–126.
- Amato A., Orsini L. 2015. Rare interspecific breeding in *Pseudo-nitzschia* (Bacillariophyceae). *Phytotaxa*, 217 (2): 145–154.
- Andersen R. A., Berges J. A., Harrison P. J., Watanabe M. M. 2005. Recipes for freshwater and seawater media. In: Andersen R. A. (ed). *Algal culturing techniques*. London: Elsevier Academic Press. P. 429–538.
- Aoyama H., Hagiwara Y., Misumi O., Kuroiwa, T. Nakamura S. 2006. Complete elimination of maternal mitochondrial DNA during meiosis resulting in the paternal inheritance of the mitochondrial genome in *Chlamydomonas* species. *Protoplasma*, 228: 231–242.
- Archibald J. M. 2009. The puzzle of plastid evolution. *Current biology*. 19: R81–R88.
- Armbrust E. V. 1999. Identification of a new gene family expressed during the onset of sexual reproduction in the centric diatom *Thalassiosira weissflogii*. *Applied and Environmental Microbiology*, 65 (7): 3121–3128.
- Armbrust E. V. 2009. The life of diatoms in the world's oceans. *Nature*, 459: 185–192.
- Armbrust E.V., Berges J., Bowler C., Green B., Martinez D., Putnam N., Zhou S., Allen A., Apt K., Bechner M., Brzezinski M., Chaal B., Chiovitti A., Davis A., Goodstein D., Hadi M., Hellsten U., Hildebrand M., Jenkins B., Jurka J., Kapitonov V., Kroger N., Lau W., Lane T., Larimer F., Lippmeier J., Lucas S., Medina M., Montsant A., Obornik M., Parker M. Schnitzler, Palenik B., Pazour G., Richardson P., Rynearson T., Saito M., Schwartz D., Thamtrakoln K., Valentin K., Vardi A., Wilkerson F., Rokhsar D., Vardi A., Wilkerson F. P., Rokhsar D. S. 2004. The genome of the diatom *Thalassiosira pseudonana*: ecology, evolution, and metabolism. *Science*, 306: 79–86.
- Armbrust E. V., Chisholm S. W., Olson R. J. 1990. Role of light and the cell cycle on the induction of spermatogenesis in a centric diatom. *Journal of Phycology*. 26: 470–478.
- Baatz I. 1941. Die Bedeutung der Lichtqualität für Wachstum und Stoffproduktion planktonischer Meeresdiatomeen. *Planta*, 31: 726–766.
- Bachtrog D., Mank J. E., Peichel C. L., Kirkpatrick M., Otto S. P., Ashman T. L., Hahn M. W., Kitano J., Mayrose I., Ming R., Perrin N., Ross L., Valenzuela N., Vamosi J. C. 2014. Sex determination: why so many ways of doing it? *PLoS Biol*, 12 (7): e1001899. [Electronic resource]. <https://journals.plos.org/plosbiology/article?id=10.1371/journal.pbio.1001899>.
- Banse K. 1976. Rates of growth, respiration and photosynthesis of unicellular algae as related to cell size — a review. *Journal of Phycology*, 12 (2): 135–140.
- Barr C. M., Neiman M., Taylor D. R. 2005. Inheritance and recombination of mitochondrial genomes in plants, fungi and animals. *New Phytologist*, 168: 39–50.
- Basu S., Patil S., Mapleson D., Russo M. T., Vitale L., Fevola C., Maumus F., Casotti R., Mock T., Caccamo M., Montresor M., Sanges R., Ferrante M. I. 2017. Finding a partner in the ocean: molecular and evolutionary bases of the response to sexual cues in a planktonic diatom. *New Phytologist*, 215: 140–156.
- Bates S. S., Davidovich N. A. 2002. Factors affecting the sexual reproduction of diatoms, with emphasis on *Pseudo-nitzschia* spp. In: Garcés E., Zingone A., Montresor M., Reguera B., Dale B. (eds). *Report on the workshop on: LIFEHAB: Life histories of microalgal species*

- causing harmful blooms. *Research in Enclosed Seas series, 12. Eur 20361*. Luxembourg: Office for Official Publications of the European Communities. P. 31–36.
- Beckers M. C., Munaut C., Minet A., Matagne R. F. 1991. The fate of mitochondrial DNAs of mt+ and mt- origin in gametes and zygotes of *Chlamydomonas*. *Current Genetics*, 20: 239–243.
- Berger K. H., Yaffe M. P. 2000. Mitochondrial DNA inheritance in *Saccharomyces cerevisiae*. *Trends in Microbiology*, 8: 508–513.
- Beszteri, B., Ács, É., Medlin, L. K. 2005. Conventional and geometric morphometric studies of valve ultrastructural variation in two closely related *Cyclotella* species (Bacillariophyta). *European Journal of Phycology*, 40 (1): 89–103.
- Beukeboom L., Perrin N. 2014. *The Evolution of Sex Determination*. New York: Oxford University Press. 240 p.
- Bilcke G., Van Craenbroeck L., Castagna A., Osuna-Cruz C. M., Vandepoele K., Sabbe K., De Veylder L., Vyverman W. 2021. Light intensity and spectral composition drive reproductive success in the marine benthic diatom *Seminavis robusta*. *Scientific Reports*, 11: 17560.
- Bilcke G., Van den Berge K., De Decker S., Bonneure E., Poulsen N., Bulankova P., Osuna-Cruz C. M., Dickenson J., Sabbe K., Pohnert G., Vandepoele K., Mangelinckx S., Clement L., De Veylder L., Vyverman W. 2020. Mating type specific transcriptomic response to sex inducing pheromone in the pennate diatom *Seminavis robusta*. *The ISME Journal*, 15: 562–576.
- Bixby R. J., Zeek E. 2010. A simple method for calculating valve curvature. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 160 (1): 73–81.
- Björn L. O., Cronberg G. 2009. Diatoms: their strange evolution and remarkable properties. *Acta biologica Slovenica*, 52: 33–40.
- Bondoc K. G. V., Lembke C., Vyverman W., Pohnert G. 2016. Searching for a mate: pheromone-directed movement of the benthic diatom *Seminavis robusta*. *Microbial Ecology*, 72 (2): 287–294.
- Bonneure E., De Baets A., Van den Berge K., Vyverman W., Mangelinckx S. 2021. Altering the sex pheromone cyclo(L-Pro-L-Pro) of the diatom *Seminavis robusta* towards a chemical probe. *International Journal of Molecular Sciences*, 22 (3): 1037.
- Bornschrög T. 2013. How filopodia pull: What we know about the mechanics and dynamics of filopodia. *Cytoskeleton*, 70 (10): 590–603.
- Bowler C., Allan A. E., Badger J. H., Grimwood J., Jabbari K., Kuo A., Maheshwari U., Martens C., Maumus F., Otililar R. P., Rayko E., Salamov A., Vandepoele K., Beszeri B., Gruber A., Heijde M., Katinka M., Mock Thomas, Valentin Klaus-Ulrich, Verret F., Berges J. A., Brownlee C., Chiovitti A., Jae Choi C., Coesel S., De Martino A., Dettler J. C., Durkin C., Falciatore A., Fournet J., Haruta M., Huysman M. J. J., Jenkins B. D., Jiroutova K., Jorgensen R. E., Joubert Y., Kaplan A., Kröger N., Kroth P. G., La Roche J., Lindquist E., Lommer M., Martin-Jézéquel V., Lopez P. J., Lucas S., Mangogna M., McGinnis K., Medlin Linda, Monsant A., Oudot-Le Secq M.-P., Napoli C., Obornik M., Petit J.-L., Porcel B. M., Poulsen N., Robison M., Rychlewski L., Rynearson T. A., Schmutz J., Schnitzler Parker M., Shapiro H., Siaur M., Stanley M., Sussman M. J., Taylor A. R., Vardi A., von Dassow P., Vyverman W., Willis A., Wyrwicz L. S., Rokhsar D. S., Weissenbach J., Armbrust E. V., Green B. R., Van de Peer Y., Grigoriev I. V. 2008. The *Phaeodactylum* genome reveals the evolutionary history of diatom genomes. *Nature*, 456: 239–244.
- Bruckmayer-Berkenbusch H. 1954. Die Beeinflussung der Auxosporenbildung von *Melosira nummuloides* durch Aussenfactoren. *Archiv für Protistenkunde*, 100 (2): 183–211.
- Bukhtiyarova L. N., Compère P. 2006. New taxonomical combinations in some genera of Bacillariophyta. *Algologia*, 16 (2): 280–283.

- Carter H. J. 1856. On the conjugation of *Cocconeis*, *Cymbella* and *Amphora*. *Annals and Magazine of Natural History*. Series 2, 17: 1–9.
- Carter H. J. 1865. Conjugations of *Navicula seriants*, *N. rhomboides* and *Pinnularia gibba*. *Annals and Magazine of Natural History*. Series 3, 15: 161–175.
- Casteleyn G., Chepurnov V. A., Leliaert F., Mann D. G., Bates S. S., Lundholm N., Rhodes L., Sabbe K., Vyverman W. 2008. *Pseudo-nitzschia pungens* (Bacillariophyceae): A cosmopolitan diatom species? *Harmful Algae*, 7c(2): 241–257.
- Cavalier-Smith T., Chao E. E., Lewis R. 2015. Multiple origins of Heliozoa from flagellate ancestors: New cryptist subphylum Corbihelia, superclass Corbistoma, and monophyly of Haptista, Cryptista, Hacrobia and Chromista. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 93: 331–362.
- Charlesworth D. 2017. Evolution of recombination rates between sex chromosomes. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences*, 372 (1736): 20160456.
- Chepurnov V. A., Mann D. G. 2004. Auxosporulation of *Licmophora communis* (Bacillariophyta) and a review of mating systems and sexual reproduction in araphid pennate diatoms. *Phycological Research*, 52 (1): 1–12.
- Chepurnov V. A., Mann D. G., Sabbe K., Vyverman W. 2004. Experimental studies on sexual reproduction in diatoms. *International Review of Cytology*, 237: 91–154.
- Chepurnov V. A., Mann D. G., von Dassow P., Vanormelingen P., Gillard J., Inzé D., Sabbe K., Vyverman W. 2008. In search of new tractable diatoms for experimental biology. *Bio-Essays*, 30: 692–702.
- Chepurnov V. A., Roschin A. M. 1995. Inbreeding influence on sexual reproduction of *Achnanthes longipes* Ag. (Bacillariophyta). *Diatom Research*, 10 (1): 21–29.
- Chepurnov V.A. Chaerle P., Vanhoutte K., Mann D. G. 2012. How to breed diatoms: examination of two species with contrasting reproductive biology. In: Gordon R., Seckbach J. (eds). The science of algal fuels: Phycology, Geology, Biophotonics, Genomics and Nanotechnology. *Cellular Origin, Life in Extreme Habitats and Astrobiology*. 25: 323–340.
- Costello J. C., Chisholm S. W. 1981. The influence of cell size on the growth rate of *Thalassiosira weissflogii*. *Journal of Plankton Research*, 3 (3): 415–419.
- Cox E.J. 1996. *Identification of freshwater diatoms from live material*. London: Chapman & Hall. 158 p.
- Culture collection of algae and protozoa: Catalogue of strains*. 1988. Thompson A. S., Rhodes J. C., Pettman I. (eds). Kendal: Titus Wilson and Son. 164 p.
- Dassow P. von, Chepurnov V. A., Armbrust E. V. 2006. Relationships between growth rate, cell size, and induction of spermatogenesis in the centric diatom *Thalassiosira weissflogii* (Bacillariophyta). *Journal of Phycology*, 42 (4): 887–899.
- Davey M. C. 1986. The relationship between size, density and sinking velocity through the life cycle of *Melosira granulata* (Bacillariophyta). *Diatom Research*, 1 (1): 1–18.
- Davidovich N. A. 1994. Factors controlling the size of initial cells in diatoms. *Russian Journal of Plant Physiology*, 41 (2): 220–224.
- Davidovich N. A. 1998. Transition to sexual reproduction and control of initial cell size in *Nitzschia lanceolata*. *Diatom Research*, 13 (1): 29–38.
- Davidovich N. A. 2001. Species specific sizes and size range of sexual reproduction in diatoms. In: Economou-Amilli A. (ed.). *Proceedings of the 16th International Diatom Symposium. Athens & Aegean Islands, 25 August – 1 September 2000*. Athens: University of Athens, Faculty of Biology. P. 191–196.
- Davidovich N. A. 2004. Additional evidence for the diplogenotypic sex distribution in the unicellular diatom *Nitzschia longissima* (Bréb.) Ralfs. In: *Abstract book of the First (Inaugural) Ukrainian Congress for Cell Biology, Lviv, April 25 – 28*. Lviv. P. 175.

- Davidovich N. A., Bates S. S. 1998a. Patterns of sexual reproduction in the pennate diatoms *Pseudo-nitzschia multiseriata* and *P. pseudodelicatissima*. In: Reguera B., Blanco J., Fernandez M. L., Wyatt T. (eds). *Harmful microalgae*. Paris: Xunta de Galicia and the IOC of UNESCO. P. 152–155.
- Davidovich N. A., Bates S. S. 1998b. Sexual reproduction in the pennate diatoms *Pseudo-nitzschia multiseriata* and *P. pseudodelicatissima* (Bacillariophyceae). *Journal of Phycology*, 34 (1): 126–137.
- Davidovich N. A., Davidovich O. I. 2011. Sexual reproduction and mating system of the diatom *Tabularia tabulata* (C. Agardh) Snoeijs (Bacillariophyta). *International Journal on Algae*, 13 (1): 18–36.
- Davidovich N. A., Davidovich O. I., Podunay Y. A., Gastineau R., Kaczmarek I., Pouličková A., Witkowski A. 2017. *Ardissonea crystallina* has a type of sexual reproduction that is unusual for centric diatoms. *Scientific Reports*, 7 (14670). P. 1–16. [Electronic resource]. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-15301-z>.
- Davidovich N. A., Kaczmarek I., Ehrman J. M. 2004. The sexual structure of a natural population of the diatom *Nitzschia longissima* (Bréb.) Ralfs. In: Witkowski A. et al. (eds). *Abstracts of the 18th International Diatom Symposium. Miedzyzdroje, 2–7 September, 2004*. University of Szczecin, Poland. P. 117.
- Davidovich N. A., Kaczmarek I., Ehrman J. M. 2006. The sexual structure of a natural population of the diatom *Nitzschia longissima* (Bréb.) Ralfs. In: Witkowski A. (ed.). *Proceedings of the 18th International Diatom Symposium : Miedzyzdroje, Poland, 2–7 September, 2004*. Bristol: Biopress Limited. P. 27–40.
- Davidovich N. A., Kaczmarek I., Ehrman J. M. 2010. Heterothallic and homothallic sexual reproduction in *Tabularia fasciculata* (Bacillariophyta). *Fottea*, 10 (2): 251–266.
- Davidovich N. A., Mouget J.-L., Gaudin P. 2009. Heterothallism in the pennate diatom *Haslea ostrearia* (Bacillariophyta). *European Journal of Phycology*, 44 (2): 251–261.
- De Decker S., Vanormelingen P., Pinseel E., Sefton J., Audoor S., Sabbe K., Vyverman W. 2018. Incomplete reproductive isolation between genetically distinct sympatric clades of the pennate model diatom *Seminavis robusta*. *Protist*, 169 (4): 569–583.
- de Queiroz K. 2007. Species concepts and species delimitation. *Systematic biology*, 56 (6): 879–886.
- Dobzhansky T. 1951. *Genetics and the origin of species. 1st edition. Columbia biological series, No 11*. New York: Columbia University Press, 364 p.
- Dolukhanov P. M. 2008. The initial expansion of anatomically modern humans in Northern Eurasia: New Evidence and New Hypotheses. *Journal of Siberian Federal University. Humanities and Social Sciences*, 1: 273–283.
- Drebes G. 1966. On the life history of the marine plankton diatom *Stephanopyxis palmeriana*. *Helgolander wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, 13 (1–2): 101–114.
- Drebes G. 1968. Subdiozie bei der zentrischen Diatomee *Coscinodiscus granii*. *Naturwissenschaften*. 55 (5): 236.
- Drebes G. 1977. Sexuality. In: Werner D. (ed.). *The Biology of Diatoms. Botanical Monographs. 13*. Oxford: Blackwell Scientific Publications. C. 250–283.
- Edlund M. B., Bixby R. J. 2001. Intra- and inter-specific differences in gametangial and initial cell size in diatoms. In: Economou-Amilli A. (ed.). *Proceedings of the 16th International Diatom Symposium. Athens & Aegean Islands, 25 August – 1 September 2000*. Athens: University of Athens, Faculty of Biology. P. 169–190.
- Edlund M. B., Stoermer E. F. 1997. Ecological, evolutionary, and systematic significance of diatom life histories. *Journal of Phycology*, 33 (6): 897–918.

- Fontaine K. M., Fontaine K. M., Cooley J. R., Simon C. 2007. Evidence for paternal leakage in hybrid periodical cicadas (Hemiptera: *Magicicada* spp.) *PLoS ONE*, 2 (9): e892. [Electronic resource]. <http://doi:10.1371/journal.pone.0000892>.
- Fránková M., Pouličková A., Neustupa J., Pichrtová M., Marvan P. 2009. Geometric morphometrics – a sensitive method to distinguish diatom morphospecies: a case study on the sympatric populations of *Reimeria sinuata* and *Gomphonema tergestinum* (Bacillariophyceae) from the River Bečva, Czech Republic. *Nova Hedwigia*, 88 (1–2): 81–95.
- French F. W., III, Hargraves P. E. 1985. Spore formation in the life cycles of the diatoms *Chaetoceros diadema* and *Leptocylindrus danicus*. *Journal of Phycology*, 21 (3): 477–483.
- Frenkel J., Vyverman W., Pohnert G. 2014. Phomone signaling during sexual reproduction in algae. *The Plant Journal*, 79 (4): 632–644.
- Fritsch F. E. 1935. *The structure and reproduction of the algae. Vol.1. Introduction, Chlorophyceae, Xanthophyceae, Chrysophyceae, Bacillariophyceae, Cryptophyceae, Dinophyceae, Chloromonadineae, Euglenineae, Colourless Flagellata*. London: Cambridge University Press, 791 p.
- Furnas M. J. 1985. Diel synchronization of sperm formation in diatom *Chaetoceros curvisetum* Cleve. *Journal of Phycology*, 21 (4): 667–671.
- Gallagher J. C. 1983. Cell enlargement in *Skeletonema costatum* (Bacillariophyceae). *Journal of Phycology*, 19 (4): 539–542.
- Gastineau R., Davidovich N., Hansen G., Rines J., Wulff A., Kaczmarska I., Ehrman J., Hermann D., Maumus F., Hardivillier Y., Leignel V., Jacquette B., Meleder V., Hallegraeff G., Yallop M., Perkins R., Cadoret J-P., Saint-Jean B., Carrier G., Mouget J-L. 2014a. *Haslea ostrearia*-like diatoms: biodiversity out of the blue. In: Bourgougnon N. (ed.). *Advances in Botanical Research. V. 71*. United Kingdom: Sea Plants Academic Press. P. 441–465.
- Gastineau R., Davidovich, N.A., Hallegraeff, G. M., Prober, I., Mouget, J-L. 2014b. Reproduction in microalgae. In: Ramawat K. G., Mérillon J. M., Shivanna K. R. (eds). *Reproductive biology of plants*. CRC Press. P. 1–28.
- Gastineau R., Hansen G., Davidovich N. A., Davidovich O., Bardeau J-F., Kaczmarska I., Ehrman J. M., Leignel V., Hardivillier Y., Jacquette B., Poulin M., Morançais M., Fleurence J., Mouget J-L. 2016. A new blue-pigmented hasleoid diatom, *Haslea provincialis*, from the Mediterranean Sea. *European Journal of Phycology*, 51 (2): 156–170.
- Gastineau R., Hansen G., Poulin M., Lemieux C., Turmel M., Bardeau J-F., Leignel V., Hardivillier Y., Morançais M., Fleurence J., Gaudin P., Meleder, V., Cox E., Davidovich N. A., Davidovich, O., Witkowski A., Kaczmarska I., Ehrman J. M., Onis E. S., Quintana A. M., Mucko M., Mordret S., Sarno D., Jacquette B., Falaise C., Seveno J., Lindquist N., Kemp P. S. Jr, Eker-Develi E., Konucu M., Mouget J-L. 2021. *Haslea silbo*, a novel cosmopolitan species of blue diatoms. *Biology*, 10, 328. [Electronic resource]. <https://doi.org/10.3390/biology10040328>.
- Gastineau R., Leignel V., Jacquette B., Hardivillier Y., Wulff A., Gaudin P., Bendahmane D., Davidovich N. A., Kaczmarska I., Mouget J-L. 2013. Inheritance of mitochondrial DNA in the pennate diatom *Haslea ostrearia* (Naviculaceae) during auxosporulation suggests a uniparental transmission. *Protist*, 164 (3): 340–351.
- Gastineau R., Turcotte F., Pouvreau J-B., Morançais M., Fleurence J., Windarto, E., Prasetya F. S., Arsad S., Jaouen P., Babin M., Coiffard L., Couteau C., Bardeau J-F., Jacquette B., Leignel V., Hardivillier Y., Marcotte I., Bourgougnon, N., Tremblay R., Deschênes J-S., Badawy H., Pasetto P., Davidovich N., Hansen G., Dittmer J., Mouget J-L. 2014c. Marennine, promising blue pigments from a widespread *Haslea* diatom species complex. *Marine Drugs*, 12: 3161–3189.
- Geitler L. 1932. Der Formwechsel der pennaten Diatomeen (Kieselalgen). *Archiv für Protistenkunde*, 78: 1–226.

- Geitler L. 1935. Reproduction and life history in diatoms. *Botanical Review*. 1 (5): 149–161.
- Geitler L. 1968. Kleinsippen bei Diatomeen. *Österreichische Botanische Zeitschrift*, 115: 354–362.
- Gersonde R., Harwood D. M. 1990. Lower Cretaceous diatoms from ODP Leg 113 Site 693 (Weddel Sea). Part 1: Vegetative cells. In: Barker P. F., Kennett J. P., et al. (eds.). *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results*. College Station, Texas (Ocean Drilling Program). V.113: 365–402.
- Gibson W. 2001. Sex and evolution in trypanosomes. *International Journal for Parasitology*, 31: 643–647.
- Gillard J., Frenkel J., Devos V., Sabbe K., Paul C., Rempt M., Inzé D., Pohnert G., Vuylsteke M., Vyverman W. 2012. Metabolomics enables the structure elucidation of a diatom sex pheromone. *Angewandte Chemie – International Edition*, 52 (3): 854–857.
- Goodenough U., Heitman J. 2014. Origins of eukaryotic sexual reproduction. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*, 6: a016154.
- Gran H. H. 1902. Das Plankton des Norwegischen Nordmeeres. *Report on Norwegian Fishery and Marine Investigations*, 2 (5): 1–222.
- Griffith J. W. 1855. On the conjugation of the Diatomaceae. *Annals and Magazine of Natural History*, 16 (2): 92–94.
- Gross F. 1937. The life history of some marine plankton diatoms. *Philosophical Transactions of the Royal Society, London, series B*, 228: 1–47.
- Guiry M. D., Guiry G. M. 2014. *AlgaeBase. World-wide electronic publication*. National University of Ireland, Galway. [Electronic resource]. <http://www.algaebase.org>.
- Harkess A., Leebens-Mack J. 2017. A century of sex determination in flowering plants. *Journal of Heredity*. 108 (1): 69–77.
- Harper M. 1977. Movements. In: Werner D. (ed.). *Botanical monographs. The biology of diatoms*. Berkeley, Los Angeles, CA, USA: University of California Press. P. 224–249.
- Harwood D.M., Nikolaev V.A., Winter D. M. 2007. In: Starratt. S. (ed.). *Cretaceous records of diatom evolution, radiation, and expansion. Pond Scum to Carbon Sink: Geological and Environmental Applications of the Diatoms, Paleontological Society of America Short Course. Paleontological Society Papers, V. 13*. New Haven, Connecticut: Yale University. P. 33–59.
- Hasle G. R., Lange C. B., Syversten E. E. 1996. A review of *Pseudo-nitzschia*, with special reference to the Skagerrak, North Atlantic, and adjacent waters. *Helgolander meeresuntersuchungen*, 50: 131–175.
- Hasle G. R., Syversten E. E. 1997. Marine Diatoms. In: Tomas C.R. (ed.). *Identifying Marine Phytoplankton*. Academic Press. P. 5–385.
- Hausmann K., Hausmann N., Radek R. 2003. *Protistology. 3rd edition*. Berlin, Stuttgart: Verlagsbuchhandlung (Negele u. Obermiller). 379 p.
- Hicks Y. A., Marshall D., Rosin P. L., Martin R. R., Mann D. G., Droop S. J. M. 2006. A model of diatom shape and texture for analysis, synthesis and identification. *Machine Vision and Applications*, 17: 297–307.
- Hiltz M., Bates S. S., Kaczmarska I. 2000. Effect of light:dark cycles and cell apical length on the sexual reproduction of the pennate diatom *Pseudo-nitzschia multiseries* (Bacillariophyceae) in culture. *Phycologia*, 39 (1): 59–66.
- Holmes R.W. 1966. Short-term temperature and light conditions associated with auxospore formation in the marine centric diatom, *Coscinodiscus concinnus* W. Smith. *Nature*, 209 (5019): 217–218.
- Holtermann K. E., Bates S. S., Trainer V. L., Odell A., Armbrust E. V. 2010. Mass sexual reproduction in the toxigenic diatoms *Pseudo-nitzschia australis* and *P. pungens* (Bacillariophyceae) on the Washington coast, USA. *Journal of Phycology*, 46 (1): 41–52.

- Hoops H. J., Floyd G. L. 1979. Ultrastructure of the centric diatom, *Cyclotella meneghiniana*: vegetative cell and auxospore development. *Phycologia*, 18 (4): 424–435.
- Huberman L., Gollop N., Mumcuoglu K. Y., Breuer E., Bhusare S. R., Shai Y., Galun R. 2007) Antibacterial substances of low molecular weight isolated from the blowfly, *Lucilia sericata*. *Medical and Veterinary Entomology*, 21 (2): 127–131.
- Hustedt F. Bacillariophyta (Diatomeae). In: Pascher A. (ed.). *Die Süßwasser-Flora Mitteleuropas*. Jena: Gustav Fischer, 1930. 466 p.
- Idei M., Osada K., Sato S., Toyoda K., Nagumo T., Mann D. 2012. Gametogenesis and auxospore development in *Actinocyclus* (Bacillariophyta). *PLoS ONE*, 7 (8): e41890. [Electronic resource]. <https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0041890>.
- Idei M., Sato S., Nagasato C., Motomura T., Toyoda K., Nagumo T., Mann D. G. 2015. Spermatogenesis and auxospore structure in the multipolar centric diatom *Hydrosera*. *Journal of Phycology*, 51 (1): 144–158.
- Jensen K. G., Moestrup Ø., Schmid A.-M. M. 2003. Ultrastructure of the male gametes from two centric diatoms, *Chaetoceros lacinosus* and *Coscinodiscus wailesii* (Bacillariophyceae). *Phycologia*, 42 (1): 98–105.
- Kaczmarek I., Davidovich N. A., Ehrman J. M. 2007. Sex cells and reproduction in the diatom *Nitzschia longissima* (Bacillariophyta): discovery of siliceous scales in gamete cell walls and novel elements of the perizonium. *Phycologia*, 46 (6): 726–737.
- Kaczmarek I., Ehrman J. M., Moniz M. B. J., Davidovich N. 2009. Phenotypic and genetic structure of interbreeding populations of the diatom *Tabularia fasciculata* (Bacillariophyta). *Phycologia*, 48 (5): 391–403.
- Kaczmarek I., Pouličková A., Sato S., Edlund M. B., Idei M., Watanabe T., Mann D. G. 2013. Proposals for a terminology for diatom sexual reproduction, auxospores and resting stages. *Diatom Research*, 28 (3): 263–294.
- Kaczmarek I., Reid C., Martin J. L., Moniz, M. B. J. 2008. Morphological, biological, and molecular characteristics of the diatom *Pseudo-nitzschia delicatissima* from the Canadian Maritimes. *Botany*, 86: 763–772.
- Karsten G., von. 1899. *Die Diatomeen der Kieler Bucht. Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen (Kiel), new series*. Kiel & Leipzig: Verlag von Lipsius & Tischer. 4: 19–205.
- Karsten G., von. 1912. Über die Reduktionsteilung bei der Auxosporenbildung von *Surirella saxonica*. *Zeitschrift für Botanik*, 4: 417–426.
- Klapper F., Audoor S., Vyverman W., Pohnert G. 2021. Pheromone mediated sexual reproduction of pennate diatom *Cylindrotheca closterium*. *Journal of Chemical Ecology*, 47 (6): 504–512.
- Klebahn H. 1896. Beiträge zur Kenntniss der Auxosporenbildung I. *Rhopalodia gibba* (Ehrenb.) O. Müller. *Zeitschrift für wissenschaftliche Botanik*, 29: 595–654.
- Kociolek J. P., Blanco S., Coste M., Ector L., Liu Y., Karthick B., Kulikovskiy M., Lundholm N., Ludwig T., Potapova M., Rimet F., Sabbe K., Sala S., Sar E., Taylor J., Van de Vijver B., Wetzel C. E., Williams D. M., Witkowski A., Witkowski J. 2021. *DiatomBase*. [Electronic resource]. <http://www.diatombase.org>.
- Kociolek J. P., Stoermer E. F. 1989. Chromosome numbers in diatoms: A review. *Diatom Research*, 4 (1): 47–54.
- Kondo R., Matsuura E. T., Chigusa S. I. 1992. Further observation of paternal transmission of *Drosophila* mitochondrial DNA by PCR selective amplification method. *Genetical Research*, 59 (2): 81–84.
- Kooistra W. H. C. F., De Stefano M., Mann D. G., Salma N., Medlin L. K. 2003. Phylogenetic position of *Toxarium*, a pennate-like lineage within centric diatoms (Bacillariophyceae). *Journal of Phycology*, 39 (1): 185–197.

- Lange-Bertalot H., Ulrich S. 2014. Contributions to the taxonomy of needle-shaped *Fragilaria* and *Ulnaria* species. *Lauterbornia*, 78: 1–73.
- Leite Montalvão A. P., Kersten B., Fladung M., Müller N. A. 2021. The diversity and dynamics of sex determination in dioecious plants. *Frontiers in Plant Science*, 11: 580488. [Electronic resource]. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2020.580488/full>.
- Levaldi Ghiron J. H., Amato A., Montresor M., Kooistra W. H. C. F. 2008. Plastid inheritance in the planktonic raphid pennate diatom *Pseudo-nitzschia delicatissima* (Bacillariophyceae). *Protist*, 159 (1): 91–98.
- Lewis W. M., jr. 1987. The cost of sex. In: Steams S. C. (ed.). *The evolution of sex and its consequences*. Basel, Switzerland: Birkhauser Verlag. P. 33–57.
- Li C. L., Ashworth M. P., Witkowski A., Dąbek P., Medlin L. K., Kooistra, W. H., Sato S., Zgłobicka, I., Kurzydowski K. J., Theriot E. C., Sabir J. S., Khiyami M. A., Mutwakil M. H., Sabir M. J., Alharbi N. S., Hajarrah N. H., Qing S., Jansen R. K. 2015. New insights into Plagiogrammaceae (Bacillariophyta) based on multigene phylogenies and morphological characteristics with the description of a new genus and three new species. *PLoS ONE*, 10 (10): e0139300. [Electronic resource]. <http://doi:10.1371/journal.pone.0139300>.
- Lu M., Witke W., Kwiatkowski D. J., Kosik K. S. 1997. Delayed retraction of filopodia in gelsolin null mice. *Journal of Cell Biology*, 138 (6): 1279–1287.
- Lüders J. E. 1862) Beobachtungen über die Organisatio, Theilung und Copulation der Diatomeen. *Botanische Zeitung*, 20: 41–42, 49–52, 57–61, 65–69.
- Lüning K. 1981. Light. Chapter 9. In: Lobban C. S., Wynne M. J. (eds). *The Biology of Seaweeds. Botanical Monographs*, 17: 326–355.
- Mann D. G. 1986. Methods of sexual reproduction in *Nitzschia*: systematic and evolutionary implications. (Notes for a monograph of the Bacillariaceae 3). *Diatom Research*, 1 (2): 193–203.
- Mann D. G. 1988. Why didn't Lund see sex in *Asterionella*? A discussion of the diatom life cycle in nature. In: Round F. E. (ed.) *Algae and the aquatic environment*. Bristol. U.K.: Biopress Ltd. P. 384–412.
- Mann D. G. 1989. On auxospore formation in *Caloneis* and the nature of *Amphiraphia* (Bacillariophyta). *Plant Systematics and Evolution*, 163: 43–52.
- Mann D. G. 1993. Patterns of sexual reproduction in diatoms. In: van Dam H. (ed.). 12th International Diatom Symposium, Renesse (Netherlands), 30 Aug – 5 Sep 1992. Belgium: Kluwer Academic Publishers. *Hydrobiologia*, 269/270 (1): 11–20.
- Mann D. G. 1994a. Auxospore formation, reproductive plasticity and cell structure in *Navicula ulvacea* and the resurrection of the genus *Dickieia* (Bacillariophyta). *European Journal of Phycology*, 29: (3): 141–157.
- Mann D. G. 1994b. The origins of shape and form in diatoms: the interplay between morphogenetic studies and systematics. In: Ingram D. S., Hudson A. J. (eds). *Shape and form in plants and fungi*. London: Academic Press. P. 17–38.
- Mann D. G. 1999. The species concept in diatoms (Phycological Reviews 18). *Phycologia*, 38 (6): 437–495.
- Mann D. G. 2011. Size and sex. In: Seckbach J., Kociolek J. P. (eds.). *The Diatom World. Cellular Origin, Life in Extreme Habitats and Astrobiology*, 19 (2): 145–166.
- Mann D. G., Chepurnov V. A., Idei M. 2003. Mating system, sexual reproduction, and auxosporulation in the anomalous raphid diatom *Eunotia* (Bacillariophyta). *Journal of Phycology*, 39 (6): 1067–1084.
- Mann D. G., Chepurnov V. A. 2005. Auxosporulation, mating system, and reproductive isolation in *Neidium* (Bacillariophyta). *Phycologia*, 44 (3): 335–350.
- Mann D. G., Droop S. J. M. 1996. Biodiversity, biogeography and conservation of diatoms. *Hydrobiologia*, 336: 19–32.

- Mann D. G., Stickle A. J. 1991. The genus *Craticula*. *Diatom Research*, 6 (1): 79–107.
- Mann D. G., Vanormelingen P. 2013. An inordinate fondness? The number, distributions and origins of diatom species. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 60: 414–420.
- Margulis L., Corliss J. O., Melkonian M., Chapman D. J. 1990. *Handbook of Protoctista*. Boston: Jones and Bartlett Publishers. 914 p.
- Mayr E. 1942. *Systematics and the origin of species*. New York: Columbia University Press. 334 p.
- Medlin L. K. 2011. A review of the evolution of the diatoms from the origin of the lineage to their populations. In: Seckbach, J. Kociolek J. P. (eds). *The Diatom World. Cellular Origin, Life in Extreme Habitats and Astrobiology*, 19 (2): 93–118.
- Medlin L. K. 2015. A time scale for diatom evolution based on four molecular markers: reassessment of ghost lineages and major steps defining diatom evolution. *Vie et milieu – Life and environment*, 65 (4): 219–238.
- Medlin L. K. 2016. Evolution of the diatoms: major steps in their evolution and a review of the supporting molecular and morphological evidence. *Phycologia*, 55 (1): 79–103.
- Medlin L. K., Kaczmarska I. 2004. Evolution of the diatoms: V. Morphological and cytological support for the major clades and a taxonomic revision. *Phycologia*, 2004. 43 (3): 245–270.
- Melkonian M. 1996. Systematics and evolution of the algae: Endocytobiosis and evolution of the major algal lineages. *Progress in Botany*, 57: 281–311.
- Mereschkowsky K. 1920. Le plant considéré comme un complexe symbiotique. *Bulletin de la Société des sciences naturelles de l'Ouest de la France*, 6: 17–98.
- Merezhkowsky C. 1910. Theorie der zwei Plasmaarten als Grundlage der Symbiogenese, einer neuen Lehre von der Entstehung der Organismen. *Biologisches Centralblatt*, 30: 277–303; 321–347; 353–367.
- Meusel M. S., Moritz R. F. 1993. Transfer of paternal mitochondrial DNA during fertilization of honeybee (*Apis mellifera* L.) eggs. *Current Genetics*, 24 (6): 539–543.
- Mizuno M. 2006. Evolution of meiotic patterns of oogenesis and spermatogenesis in centric diatoms. *Phycological Research*, 54 (1): 57–64.
- Mizuno M. 2008. Evolution of centric diatoms inferred from patterns of oogenesis and spermatogenesis. *Phycological Research*, 56 (3): 156–165.
- Mizuno M., Okuda K. 1985. Seasonal change in the distribution of cell size of *Cocconeis scutellum* var. *ornata* (Bacillariophyceae) in relation to growth and sexual reproduction. *Journal of Phycology*, 21 (4): 547–553.
- Mock T., Medlin L. K. 2012. Genomics and genetics of diatoms. In: Piganeau G. (ed.). *Genomic insights into the biology of alga. Advances in Botanical Research*. 64: 245–284.
- Moeys S., Frenkel J., Lembke C., Gillard J. T., Devos V., Van den Berge K., Bouillon B., Huysman M. J., De Decker S., Scharf J., Bones A., Brembu T., Winge P., Sabbe K., Vuylsteke M., Clement L., De Veylder L., Pohnert G., Vyverman W. 2016. A sex-inducing pheromone triggers cell cycle arrest and mate attraction in the diatom *Seminavis robusta*. *Scientific Reports*, 6:19252. [Electronic resource]. <https://www.nature.com/articles/srep19252>.
- Montresor M., Vitale L., D'Alelio D., Ferrante M. I. 2016. Sex in marine planktonic diatoms: insights and challenges. *Perspectives in Phycology*, 3 (2): 61–75.
- Montsant A., Jabbari K., Maheswari U., Bowler C. 2005. Comparative genomics of the pennate diatom *Phaeodactylum tricornerutum*. *Plant Physiology*, 137: 500–513.
- Moore E. R., Bullington B. S., Weisberg A. J., Jiang Y., Chang J., Halsey K. H. 2017. Morphological and transcriptomic evidence for ammonium induction of sexual reproduction in *Thalassiosira pseudonana* and other centric diatoms. *PLoS ONE*, 12 (7): e0181098. [Electronic resource]. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0181098>.

- Mouget J.-L., Gastineau R., Davidovich O., Gaudin P., Davidovich N.A. 2009. Light is a key factor in triggering sexual reproduction in the pennate diatom *Haslea ostrearia*. *FEMS Microbiology Ecology*, 69 (2): 194–201.
- Moustafa A., Beszteri B., Maier U. G., Bowler C., Valentin K., Bhattacharya D. 2009. Genomic footprints of a cryptic plastid endosymbiosis in diatoms. *Science*, 324: 1724–1726.
- Nagai S., Hori Y., Manabe T., Imai I. 1995. Restoration of cell size by vegetative cell enlargement in *Coscinodiscus wailesii* (Bacillariophyceae). *Phycologia*, 34 (6): 533–535.
- Nagai S., Imai I. 1999. The effect of salinity on the size of initial cells during vegetative cell enlargement of *Coscinodiscus wailesii* (Bacillariophyceae) in culture. *Diatom Research*, 14 (2): 337–342.
- Nakamura S. 2010. Paternal inheritance of mitochondria in *Chlamydomonas*. *Journal of Plant Research*, 123: 163–170.
- Nakov T., Beaulieu J. M., Alverson A. J. 2018. Accelerated diversification is related to life history and locomotion in a hyperdiverse lineage of microbial eukaryotes. *New Phytologist*, 219 (1): 462–473.
- Neuville D., Daste P. 1975. Observations prer liminaires concernant al'auxosporulation chez la diatome e *Navicula ostrearia* (Gaillon) Bory en culture in vitro. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, 281 (Serrie D): 1753–1756.
- Neuville D., Daste P. 1979. Observations concernant les phases de l'auxosporulation chez la diatome e *Navicula ostrearia* (Gaillon) Bory en culture in vitro. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*. 288 (Serrie D): 1496–1498.
- Nunnari J., Marshall W., Straight A., Murray A., Sedat J.W., Walter P. 1997. Mitochondrial transmission during mating in *S. cerevisiae* is determined by mitochondrial fusion and fission and the intramitochondrial segregation of mtDNA. *Molecular Biology of the Cell*, 8 (7): 1233–1242.
- Patil S., Moeys S., von Dassow P., Huysman M. J. J., Mapleson D., De Veylder L., Sanges R., Vyverman W., Montresor M., Ferrante M. I. 2015. Identification of the meiotic toolkit in diatoms and exploration of meiosis-specific SPO11 and RAD51 homologs in the sexual species *Pseudo-nitzschia multistriata* and *Seminavis robusta*. *BMC Genomics*, 16: 930. [Electronic resource]. <https://bmcbgenomics.biomedcentral.com/articles/10.1186/s12864-015-1983-5>.
- Pawlowski W. P., Sheehan M. J., Ronceret, A. 2007. In the beginning: The initiation of meiosis. *BioEssays*, 29, 511–514.
- Pfitzer E. 1871. Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Bacillariaceen (Diatomeaceen). *Botanische Abhandlungen aus dem Gebiet der Morphologie und Phycologie*, 1 (2): 1–189.
- Pickett-Heaps J. D., Hill D. R. A., Blaze K. L. 1991. Active gliding motility in an araphid marine diatom *Ardissonaea* (formerly *Synedra*) *crystallina*. *Journal of Phycology*, 27: 718–725.
- Podunay Y. A., Davidovich O. I., Davidovich N. A. 2021. Reproductive compatibility of European populations of two species of *Ulnaria* (Bacillariophyta). *Moscow University Biological Sciences Bulletin*, 76 (2): 59–64.
- Podunay Yu. A., Davidovich O. I., Davidovich N. A. 2014. Mating system and two types of gametogenesis in the fresh water diatom *Ulnaria ulna* (Bacillariophyta). *Альгология*, 24 (1): 3-19.
- Pohnert G., Boland W. 2002. The oxylipin chemistry of attraction and defense in brown algae and diatoms. *Natural Product Reports*, 19: 108–122.
- Pollard T. D., Earnshaw W. C., Lippincott-Schwartz J. 2004. *Cell Biology. 2nd edition*. Philadelphia: Saunders Ltd, Elsevier Inc. 905 p.
- Pouličková A., Mann D. G. 2019. Diatom sexual reproduction and life cycles. In: Seckbach J., Gordon R. (eds). *Diatoms: Fundamentals and applications*. Scrivener Publishing LLC. P. 245–272.

- Poulsen N. C., Spector I., Spurck T. P., Schultz T. F., Wetherbee R. 1999. Diatom gliding is the result of an actin-myosin motility system. *Cell Motility and the Cytoskeleton*, 44 (1): 23–33.
- Prasetya F., Gastineau R., Poulin M., Lemieux C., Turmel M., Syakti A., Hardivillier Y., Widowati I., Risjani Y., Iskandar I., Subroto T., Falaise C., Arsad S., Safitri I., Mouget J.-L., Leignel V. 2019. *Haslea nusantara* (Bacillariophyceae), a new blue diatom from the Java Sea, Indonesia: morphology, biometry and molecular characterization. *Plant Ecology and Evolution*, 152 (2): 188–202.
- Pritchard A. 1861. *A history of infusoria, including desmidiaceae and diatomaceae, British and foreign. Edition IV.* Arlidge J. T., Archer W., Ralfs J., Williamson W. C., Pritchard A. (eds). London. 968 p.
- Rastogi A., Lin X., Lombard B., Loew D., Tirichine L. 2015. Probing the evolutionary history of epigenetic mechanisms: what can we learn from marine diatoms. *AIMS Genetics*, 2 (3): 173–191.
- Ribier J., Patillon M., Falxa M., Godineau J. 1988. The antarctic diatom: *Stellarima microtrias* (Ehrenberg) Hasle & Sims. Cell Structure and Vegetative Cell Enlargement in Culture. *Polar Biology*, 8 (6): 447–455.
- Richards M., Macaulay V., Hickey E., Vega E., Sykes B. 1988. Genetic and fossil evidence for the origin of modern humans. *Science*, 239 (4845): 1263–1268.
- Rose D. T., Cox E. J. 2013. Some diatom species do not show a gradual decrease in cell size as they reproduce. *Fundamental and Applied Limnology*, 182 (2), 117–122.
- Roshchin A. M., Chepurnov V. A. 1999. Dioecy and monoecy in the pennate diatoms (with reference to the centric taxa). In: Mayama S., Idei M., Koizumi I. (eds.). *14th International Diatom Symposium*. Koenigstein: Koeltz Scientific Books. P. 241–261.
- Rosin P. L. 2000. Measuring shape: ellipticity, rectangularity, and triangularity. In: *Proceedings 15th International conference on pattern recognition, Barcelona, Spain, September 3–8. 2000*. Vol. 1: 952–955.
- Round F. E., Crawford R. M., Mann D. G. 1990. *The diatoms. Biology and morphology of the genera*. Cambridge: Cambridge University Press. 747 p.
- Rozumek K. E. 1968. Der Einfluss der Umweltfaktoren Licht und Temperatur auf die Ausbildung der Sexualstadlen bei der pennaten Diatomee *Rhabdonema adriaticum* Kutz. *Beiträge zur Biologie der Pflanzen*, 44: 365–388.
- Russo M. T., Ruggiero M. V., Manfellotto F., Scriven V., Campbell L., Montresor M., Ferrante M. I. 2021. New alleles in the mating type determination region of West Atlantic strains of *Pseudo-nitzschia multistriata*. *Harmful Algae*, 103: 101995. [Electronic resource]. <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1568988321000226?via%3Dihub>.
- Russo M. T., Vitale L., Entrambasaguas L., Anestis K., Fattorini N., Romano F., Minucci C., De Luca P., Biffali E., Vyverman W., Sanges R., Montresor M., Ferrante M. I. 2018. MRP3 is a sex determining gene in the diatom *Pseudo-nitzschia multistriata*. *Nature Communications*, 9: 5050. [Electronic resource]. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-07496-0>.
- Sarno D., Zingone A., Montresor M. 2010. A massive and simultaneous sex event of two *Pseudo-nitzschia* species. *Deep-Sea Research. Part II*, 57 (3–4): 248–255.
- Sato S., Beakes G., Idei M., Nagumo T., Mann D. G. 2011. Novel sex cells and evidence for sex pheromones in diatoms. *PLoS ONE*, 6 (10): e26923. [Electronic resource]. <https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0026923>.
- Schmid A.-M. M. 1995. Sexual reproduction in *Coscinodiscus granii* Gough in culture: A preliminary report. In: Marino D., Montresor M. (eds.). *Proceedings of the 13th International Diatom Symposium*. Bristol: Biopress. P. 139–159.
- Schultz M. E., Trainor F. R. 1968. Production of male gametes and auxospores in the centric diatoms *Cylotella meneghiniana* and *C. cryptica*. *Journal of Phycology*, 4 (2): 85–88.

- Shorenko K. I., Davidovich O. I., Davidovich N. A. 2014. On the taxonomy, reproduction, and distribution of the diatom *Nitzschia longissima* (Bréb.) Grunow (Bacillariophyta). *International Journal on Algae*, 16 (1): 5–28.
- Sims P. A., Mann D. G., Medlin L. K. 2006. Evolution of the diatoms: insights from fossil, biological and molecular data. *Phycologia*, 45 (4): 361–402.
- Smith H. 2000. Phytochromes and light signal perception by plants – an emerging synthesis. *Nature*, 407: 585–591.
- Smith W. 1856. *A synopsis of the British diatomaceae. Vol. 2.* London: J. van Voorst. 107 p.
- Snoeijs P. 1992. Studies in the *Tabularia fasciculata* complex. *Diatom Research*, 7 (2): 313–344.
- Speijer D., Lukeš J., Eliáš M. 2015. Sex is a ubiquitous, ancient, and inherent attribute of eukaryotic life. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112: 8827–8834.
- Stachura-Suchoples K., Williams D. M. 2009. Description of *Conticribra tricircularis*, a new genus and species of Thalassiosirales, with a discussion on its relationship to other continuous cribra species of *Thalassiosira* Cleve (Bacillariophyta) and its freshwater origin. *European Journal of Phycology*. 44 (4): 477–486.
- Steele R. L. 1965. Induction of sexuality in two centric diatoms. *Bioscience*, 15 (4): 298.
- Stosch H.A. von 1950. Oogamy in a centric diatom. *Nature*, 165 (4196): 531–532.
- Theriot E. C., Ashworth M., Ruck E., Nakov T., Jansen R. K. 2010. A preliminary multigene phylogeny of the diatoms (Bacillariophyta): challenges for future research. *Plant Ecology and Evolution*, 143 (3): 278–296.
- Theriot E. C., Cannone J. J., Gutell R. R., Alverson A. J. 2009. The limits of nuclear encoded SSU rDNA for resolving the diatom phylogeny. *European Journal of Phycology*, 44 (3): 277–290.
- Thwaites G. H. K. 1847. On conjugation in the Diatomaceae. *Report of the 17 meeting of the British Association for the Advancement of Science held at Oxford. Transactions of the sections.* P. 87.
- Toyoda K., Idei M., Nagumo T., Tanaka J. 2005. Fine-structure of frustule, perizonium and initial valve of *Achnanthes yaquinensis* McIntire and Reimer (Bacillariophyceae). *European Journal of Phycology*, 40: 269–279.
- Toyoda K., Williams D. M., Tanaka J., Nagumo T. 2006. Morphological investigations of the frustule, perizonium and initial valves of the freshwater diatom *Achnanthes crenulata* Grunow (Bacillariophyceae). *Phycological Research*, 54: 173–182.
- Trobajo R., Clavero E., Chepurnov V. A., Sabbe K., Mann D. G., Ishihara S., Cox E. J. 2009. Morphological, genetic and mating diversity within the widespread bioindicator *Nitzschia palea* (Bacillariophyceae). *Phycologia*, 48 (6): 443–459.
- Tschermak-Woess E. 1973. Die geschlechtliche Fortpflanzung von *Amphipleura rutilans* und das verschiedene Verhalten der Erstlingszellen von Diatomeen in Gallertschlauchen. *Botanische Zeitung*, 122 (1): 21–34.
- Vanormelingen P., Chepurnov V. A., Mann D. G., Sabbe K., Vyverman W. 2008. Genetic divergence and reproductive barriers among morphologically heterogeneous sympatric clones of *Eunotia bilunaris sensu lato* (Bacillariophyta). *Protist*, 159 (1): 73–90.
- Vanstechelma I., Sabbe K., Vyverman W., Vanormelingen P., Vuylsteke M. 2013. Linkage mapping identifies the sex determining region as a single locus in the pennate diatom *Seminavis robusta*. *PLoS ONE*, 8 (3): e60132. [Electronic resource]. <https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0060132>.
- Vaulot D., Chisholm, S. W. 1987. Flow cytometric analysis of spermatogenesis in the diatom *Thalassiosira weissflogii* (Bacillariophyceae). *Journal of Phycology*, 23 (1): 132–137.
- Veselá J., Neustupa J., Pichrtová M., Pouličková A. 2009. Morphometric study of *Navicula* morphospecies (Bacillariophyta) with respect to diatom life cycle. *Fottea*, 9 (2): 307–316.

Wiese L. 1969. Algae. In: Metz C. B., Monroy A. (eds). *Fertilisation. Comparative morphology, biochemistry, and immunology. Vol. 2.* London & New York: Academic Press. P. 169–188.

**УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ ТАКСОНОВ,
ВСТРЕЧАЮЩИХСЯ В ТЕКСТЕ***

- Achnanthes brevipes* var. *intermedia* (Kützing) Cleve, 68, 70
Achnanthes javanica f. *subconstricta* (Meister) Hustedt [является синонимом
Achnanthes subconstricta (F. Meister) K. Toyoda], 70
Achnanthes longipes C. Agardh [является синонимом *Achnanthes armillaris*
(O. F. Müller) Guiry], 22, 29, 70, 71, 75
Achnanthidium coarctatum Brébisson ex W. Smith [является синонимом *Achnanthes*
coarctata (Brébisson ex W. Smith) Grunow], 93
Ardissonea crystallina (C. Agardh) Grunow, 2, 26, 27, 28, 38, 53, 55, 63, 78, 104,
105, 106
Asterionella formosa Hassall, 17, 28
Astrosyne cf. *radiata* Ashworth et Lobban, 109
Bacillaria paxillifera (O. F. Müller) T. Marsson, 103
Berkeleya rutilans (Trentepohl ex Roth) Grunow, 43
Caloneis silicula (Ehrenberg) Cleve, 43
Chaetoceros curvisetus Cleve, 55, 57, 74, 114
Chaetoceros didymus Ehrenberg, 77
Climaconeis scalaris (Brébisson) E. J. Cox, 79
Cocconeis pellucida Grunow, 70
Cocconeis placentula var. *pseudolineata* Geitler [является синонимом *Cocconeis*
pseudolineata (Geitler) Lange-Bertalot], 70
Cocconeis scutellum Ehrenberg, 74
Cocconeis scutellum var. *ornata* Grunow [является синонимом *Cocconeis scutellum*
Ehrenberg], 70, 75
Conticribra weissflogii (Grunow) Stachura-Suchoples et D. M. Williams, 38, 114
Corethron criophilum Castracane [является синонимом *Corethron pennatum*
(Grunow) Ostenfeld], 31
Coscinodiscus concinnus W. Smith, 74, 75, 77
Coscinodiscus granii Gough, 77
Coscinodiscus janischii A. Schmidt, 57, 74
Coscinodiscus oculus-iridis (Ehrenberg) Ehrenberg, 67
Cyclotella meneghiniana Kützing, 74
Cylindrotheca closterium (Ehrenberg) Reimann et J. C. Lewin, 66
Detonula confervacea (Cleve), 74
Diatoma elongatum (Lyngbye) C. Agardh, 70
Dickieia ulvacea (Berkeley ex Kützing) Cleve, 43
Dimeregramma sp., 20, 26, 27, 28
Fragilaria delicatissima Proshkina-Lavrenko [является синонимом *Neosynedra*
delicatissima (Proshkina-Lavrenko) Bukhtiyarova], 68, 69, 70, 84, 100
Grammatophora marina (Lyngbye) Kützing, 68, 70
Haslea karadagensis Davidovich, Gastineau et Mouget, 20, 26, 28, 52, 54, 55, 73, 78,
80, 88, 89, 98, 99, 100
Haslea nusantara Mouget, Gastineau et Syakti, 89

Haslea ostrearia (Gaillon) Simonsen, 20, 24, 26, 28, 36, 38, 43, 44, 73, 75, 76, 77, 83, 88, 89, 98, 99, 100, 107
Haslea provincialis Gastineau, Hansen et Mouget, 89, 98, 99, 100
Haslea silbo Gastineau, Hansen et Mouget, 89, 98
Haslea sp., 114
Hydrosera triquetra Wallich, 104
Licmophora abbreviata var. *abbreviata* C. Agardh, 70, 74
Licmophora ehrenbergii (Kützing) Grunow, 70
Licmophora gracilis var. *anglica* (Kützing) H. Peragallo et M. Peragallo, 70
Lithodesmium sp., 77
Mastogloia smithii Thwaites ex W. Smith, 70
Melosira moniliformis (O. F. Müller) C. Agardh, 74, 77
Melosira nummuloides C. Agardh, 74, 76
Navicula pennata var. *pontica* Mereschkowsky, 68
Nitzschia lanceolata W. Smith, 55, 56, 68, 70, 71, 75
Nitzschia longissima (Brébisson ex Kützing) Grunow, 25, 26, 27, 28, 37, 38, 40, 41, 42, 44, 68, 69, 70, 71, 75, 76, 79, 83, 92, 93, 100, 103, 113
Nitzschia palea (Kützing) W. Smith, 103
Nitzschia paradoxa (J. F. Gmelin) Grunow in Cleve et Grunow [является синонимом *Bacillaria paxillifera* (O. F. Müller) T. Marsson], 103
Nitzschia rectilonga Takano, 25, 26, 27, 28, 72, 83, 92, 93, 100, 103, 113
Nitzschia ventricosa J. L. Palmer, 92, 103
Phaeodactylum tricornutum Bohlin, 17, 18, 37, 94
Pleurosigma sp., 38
Pseudo-nitzschia calliantha Lundholm, Moestrup & Hasle, 31, 70, 100
Pseudo-nitzschia multiseriis (Hasle) Hasle, 23, 26, 70, 75
Pseudo-nitzschia multistriata (Takano) Takano, 39
Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima (Hasle) Hasle, 70, 100
Pseudostaurosira trainorii E. A. Morales [является синонимом *Nanofrustulum trainorii* (E. Morales) E. Morales], 63, 64, 66
Sellaphora pupula (Kützing) Mereschkovsky, 70, 98
Seminavis robusta D. B. Danielidis et D. G. Mann, 36, 39, 44, 65, 66, 76, 77, 78
Skeletonema costatum (Greville) Cleve, 77
Stephanodiscus sp., 31
Stephanopyxis palmeriana (Greville) Grunow, 74, 77
Striatella unipunctata (Lyngbyae) C. A. Agardh, 70, 75, 76
Surirella saxonica Auerswald ex Rabenhorst [является синонимом *Surirella robusta* Ehrenberg], 45
Synedra affinis Kützing [является синонимом *Tabularia affinis* (Kützing) Snoeijs], 103
Synedra amphicephala Kützing [является синонимом *Fragilaria amphicephaloides* Lange-Bertalot], 70
Synedra rumpens var. *fragilarioides* Grunow [является синонимом *Fragilaria fragilarioides* (Grunow) Cholnoky], 70
Synedra tabulata (C. Agardh) Kützing, 56, 60, 61, 62, 68, 69
Tabularia affinis (Kützing) Snoeijs, 91, 100

Tabularia fasciculata (C. A. Agardh) Williams et Round, 24, 26, 28, 40, 42, 43, 44, 56, 58, 59, 60, 62, 63, 68, 69, 83, 89, 91, 92, 98, 100
Tabularia tabulata (C. A. Agardh) Snoeijs, 25, 26, 28, 38, 40, 42, 43, 44, 51, 55, 59, 62, 63, 68, 70, 79, 83, 91
Thalassiosira pseudonana Hasle et Heimdal, 37
Thalassiosira weissflogii (Grunow) G. Fryxell et Hasle [является синонимом *Conticribra weissflogii* (Grunow) Stachura-Suchoples & D. M. Williams], 38, 57, 75, 114
Toxarium undulatum Bailey, 106, 114
Ulnaria acus (Kützing) M. Aboal, 26, 28, 63, 68, 72
Ulnaria danica Compère et Bukhtiyarova, 96
Ulnaria ulna (Nitzsch) P. Compère, 25, 26, 28, 40, 42, 43, 44, 49, 53, 62, 63, 68, 70, 72, 83, 95, 96, 97

* в том числе синонимов согласно базе данных AlgaeBase (<https://www.algaebase.org/>, обращение 22.06.2022)

ПРИЛОЖЕНИЕ

Таблица П.1 — Диапазоны и соотношения размеров клеток, находящихся на разных этапах жизненного цикла

Вид	Характерный тип воспроизведения ¹⁾	Ссылка	Диапазон размеров клеток ²⁾ , мкм		Коэффициент восстановления ³⁾	Верхняя граница полового размера ⁴⁾ пазона, В:100/А, %	Диапазон размеров гаметангиев в общем диапазоне (В-С)*100/(А-Е), %	Диапазон размеров инициальных клеток в общем диапазоне (А-Е)*100/(А-С), %	
			Гаметангии, [С...В]	Инициальные клетки, [Е...А]					Для наименьших гаметангиев, Е/С
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Achnanthes longipes</i>	IC (обычно) или ПА ⁵⁾	Рошин, 1994; Шеругнов, Манн, 1997	18–96	100–178	5,56	1,85	54	49	49
<i>Achnanthes javanica</i> f. <i>substricta</i>	?	Mizuno, 1998	18–35	76–102	4,22	2,91	34	20	31
<i>Amphora arcus</i>	IB	Mann, 1994b	48–60	94–113	1,96	1,88	53	18	29
<i>Aulacoseira ambigua</i>	Oogamy	Bethge, 1925 [цитата по Edlund, Bixby, 2001]	4,1–14,1	16,7–42,6	4,07	3,02	33	26	67
<i>A. baicalensis</i>	Oogamy	Skabitschewsky, 1929 [цит. по Edlund, Bixby, 2001]	9,6–14,4	25,6–36,8	2,67	2,56	39	18	41
<i>A. granulata</i>	Oogamy	Bethge, 1925 [цит. по Edlund, Bixby, 2001]	9,3–16,7	29,6–35,2	3,18	2,11	47	29	22
<i>A. islandica</i> ssp. <i>helvetica</i>	Oogamy	Bethge, 1925 [цит. по Edlund, Bixby, 2001], Edlund, Bixby, 2001	7,0–12,2	18,5–30,7	2,64	2,52	40	22	51
<i>A. herzogii</i>	Oogamy	Edlund, Bixby, 2001	4,8–10,8	14,1–30,4	2,94	2,81	36	23	64
<i>A. subarctica</i>	Oogamy	Jewson <i>et al.</i> , 1993	4,1–5,6	13,1–18,2	3,20	3,25	31	11	36
<i>Berkeleya micans</i>	IB	Jewson, 1992b	2,5–9,5	12,0–19,0	4,80	2,00	50	42	42
<i>B. rutilans</i>	IB	Davidovich, 1999	30(–~70) ⁶⁾	95–145	3,17	2,07	48	35	43
<i>B. rhombus</i>	Oogamy	Tschermak-Woess, 1973	8–21	31–40	3,88	1,90	53	41	28
	Oogamy	von Stosch, 1956 [цит. по Wiese, 1969]	34–81	(?)–168	?	2,07	48	35	?

Продолжение таблицы П.1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>B. mobilensis</i>	Oogamy	von Stosch, 1956 [цит. по Wiese, 1969]	51-94	(?) 234	?	2,49	40	23	?
<i>Caloneis silicula</i>	IC	Mann, 1989 Mann, 1989b, "minor" deme <i>Ibid</i> , "major" deme	32-62 22-38 29-68 10-15	100-120 68-84 92-127 ~30	3,13 3,09 3,17 3,00	1,94 2,21 1,87 2,00	52 45 54 50	34 26 40 25	23 26 36 ?
<i>Campylopyxis germainii</i>	IC	Mann, 1990	10-15	~30	3,00	2,00	50	25	?
<i>Chaetoceros diadema</i>	Oogamy	French, Hargraves, 1985	6-20	39-42	6,50	2,10	48	39	8
<i>Cocconeis pellucida</i>	ПВ	Mizuno, 1998	19,5-26,5	52,5-67,8	2,69	2,56	39	14	32
<i>C. placentula</i>	ПВ	Edlund, Bixby, 2001	14,9-23,2	32,9-50,6	2,21	2,18	46	23	50
	Parthenogenesis	Edlund, Bixby, 2001	14,6-21,7	32,6-50,0	2,23	2,30	43	20	49
<i>C. scutellum</i> var. <i>ornata</i>	ПВ	Mizuno, Okuda, 1985	15,2-21,4	44-49	2,89	2,29	44	18	15
<i>C. scutellum</i> var. <i>scutellum</i>	ПА	Mizuno, 1987	17,8-28,9	43,3-59,5	2,43	2,06	49	27	39
<i>Coscinodiscus granii</i>	Oogamy, sometimes non-oogamy	Рошин, 1973	38-188	127-248	3,34	1,32	76	71	58
<i>Corethron criophilum</i>	Oogamy	Schmid, 1994a	130-300	220-400	1,69	1,33	75	63	67
<i>C. waitesii</i>	Oogamy	Crawford, 1995	12-(~40)	65-80	5,42	2,00	50	41	22
	Oogamy	Nagai <i>et al.</i> , 1995	90-350	300-485	3,33	1,39	72	66	47
	Oogamy	Schmid, 1990	280-350	(~460)-550	1,64	1,57	64	26	33
<i>Cyclotella megnhiniana</i>	Oogamy	Ermolaeva, 1953	10-16	32-40	3,20	2,50	40	20	27
		Rao, 1971	4,5-19,5 ⁷⁾	21-37,5	4,67	1,92	52	45	50

Продолжение таблицы П.1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>C. ocellata</i>	Oogamy	Pérez-Martínez <i>et al.</i> , 1992	4,5-9,5	14-27	3,11	2,84	35	22	58
<i>Сymatopleura solea</i>	IA	Mann, 1989 <i>b</i> , "major" deme	84-135	226-279	2,69	2,07	48	26	27
<i>Cymbella cistula</i>	IA	Edlund & Vixby, 2001, Hell Creek, Michigan	32,9-51,7	88,0-105,1	2,67	2,03	49	26	24
<i>Cymbellonitzschia diluviana</i>	?	Lake Novsgol, Mongolia	53,1-73,1	110-138	2,07	1,89	53	24	33
<i>Eunotia bitunaris</i>	?	Jewson, Lowry, 1993	6-13	31-42	5,17	3,23	31	19	31
<i>Fragilaria delicatissima</i>	IA	Mann <i>et al.</i> , 2003	11-50	100-135	9,09	2,70	37	31	28
<i>Gomphonopsis me- sta</i>	IA	Roшин, 1994 <i>b</i>	12-59	64-149	5,33	2,53	40	34	62
<i>Gomphonema parvulum</i>	IA	Passy-Tolar, Lowe, 1995	26,5-(?)	56-81,6	2,11	?	?	?	46
<i>Haslea subagnita</i>	IB	von Stosch, 1956 [цит. по Wiese, 1969]	11-18	(?)	?	2,22	45	24	?
<i>Leptocylindrus danicus</i>	Oogamy	Edlund, Vixby, 2001	15,5-28,4	38,6-52,8	2,49	1,86	54	35	38
<i>Licnophora abbreviata</i>	IA	Челурнов, 1993; Рошин, 1994 <i>b</i>	16-36	72-75	4,50	2,08	48	35	14
<i>L. ehrenbergii</i>	IA	French, Hargraves, 1985	3-8	(?)	?	1,75	57	45	?
<i>L. gracilis</i> var. <i>anglica</i>	IA	Рошин, 1994 <i>b</i>	25-65	101-119	4,04	1,83	55	43	19
<i>Mastogloia smithii</i>	IA	Рошин, 1994 <i>b</i>	15-(~70)	156-171	10,40	2,44	41	35	10
<i>Melosira moniliformis</i>	Oogamy	Mann, 1982	15-23	~ 50	3,33	2,17	46	23	?
<i>Sellaphora pupula</i>	IB	Stickle, 1986	48-60	(~100)-120	2,08	2,00	50	17	28
		Migita, 1967	5-20	22-38	4,40	1,40	71	65	26
		Mann, 1989 <i>b</i> , "small" deme	15,5-23	30-35	1,94	1,52	66	38	26

Продолжение таблицы П.1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>M. varians</i>	Oogamy	von Stosch, 1956 [цит. по Wiese, 1969] Jewson, 1993	13–20	(?)–47	?	2,35	43	21	?
<i>Navicula cuspidata</i>	IB	Cohn <i>et al.</i> , 1989	13–21 87–103 ⁸⁾	(?)–40 154–218 ⁸⁾	?	1,90 2,12	53 47	30 12	?
<i>N. oblonga</i>	IB	Mann & Stickle, 1989	70–118,5	(~210)–220	3,00	1,86	54	32	7
<i>N. protracta</i>	IC	Mann, 1988a	24,0–33,5	48–57	2,00	1,70	59	29	27
<i>N. seminulum</i>	?	von Stosch, 1956 [in Wiese, 1969]	5,4–8,6	(?)–18	?	2,09	48	25	?
<i>Neidium affine</i>	IA	Mann, 1984a	39–66	94–108	2,41	1,64	61	39	20
		Mann, 1989b, “minor” deme	34–66	93–111	2,74	1,68	59	42	23
		Ibid, “major” deme	62–84	135–148	2,18	1,76	57	26	15
<i>Nitzschia lanceolata</i>	IA	Рошин, 1990a; 1994b	18–87	97–168	5,39	1,93	52	46	47
<i>N. longissima</i>	IA	Рошин, 1994б;	174–469	650–750	3,74	1,60	63	51	17
		Davidovich, unpublished	51–425	380–851	7,45	2,00	50	47	59
<i>N. recta</i>	IA	Mann, 1986; Clever-Euler, 1952	60–80	135–167	2,25	2,09	48	19	30
<i>N. sigmoidea</i>	IA	Mann, 1988b	133–312	(?)–460	?	1,47	68	55	?
<i>Placoneis gas-trum</i>	IA	Mann, Stickle, 1995a	28–41	57–68	2,04	1,66	60	33	28
<i>Pseudo-nitzschia fraudulenta</i>	IA	Черупнов <i>et al.</i> , 2004	(?)–106	(?)–122	?	1,15	87	?	?
<i>P. multiseriata</i>	IA	Bates, Davidovich, 2002	33–120	130–190	3,94	1,58	63	55	38
<i>P. pungens</i>	IA	Черупнов <i>et al.</i> , 2004	25–115	(?)–175	?	1,52	66	60	?
<i>Rhoicosphenia curvata</i>	IB	Mann, 1984b	10–32	39–76	3,90	2,38	42	33	56

Окончание таблицы П.1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Skeletonema</i> <i>statum</i>	Oogamy	Migita, 1967	2,5–9	15,2–26	6,08	2,89	35	28	46
<i>Biddulphia</i> <i>granulata</i>	Oogamy	von Stosch, 1956 [цит. по Wiese, 1969] <i>Ibid</i> , “capitate” deme <i>Ibid</i> , “rectangular” deme Mann <i>et al.</i> , 1999 Mann, 1996	49–73 19–35 19,5–36 12,2–27,5 20–59	(?)–197 34–43 45–57 31–44 81–130	? 1,79 2,31 2,54 4,05	2,70 1,23 1,58 1,60 2,20	37 81 63 63 45	16 67 44 48 35	? 38 32 41 45
<i>Stauroneis</i> <i>anceps</i> <i>var. siberica</i>	IC	Mann, 1996	20–59	81–130	4,05	2,20	45	35	45
<i>S. phoenicenteron</i>	IC	Mann, Stickle, 1995 <i>b</i>	109–162	(–258)–380	2,37	2,35	43	20	45
<i>Stephanodiscus</i> <i>neoastraea</i>	Oogamy	Jewson, 1992 <i>a</i>	20–34	53–70	2,65	2,06	49	28	34
<i>Stephanopyxis</i> <i>palmeriana</i>	Oogamy	Drebes, 1966	19–60	(?)–156	? 1,67	2,60 1,89	38 53	30 27	? 64
<i>Tabellaria fenestrata</i>	?	Mann, 1988 <i>b</i>	30–45	50–85	1,67	1,89	53	27	64
<i>Tabularia tabularata</i>	IA	Рошин, 1987	14–120	116–258	8,29	2,15	47	43	58
Среднее ± стандартное отклонение					3,54 ± 1,78	2,07 ± 0,46	51 ± 12	33 ± 14	36 ± 16

Примечание. ¹⁾ – неогамные типы воспроизведения обозначены согласно классификации Л. Гайтлера [Geitler, 1932]; оогамия центрических не во всех случаях подтверждена в цитируемой оригинальной работе (отсутствует наблюдение сперматогенеза); ²⁾ – буквенные обозначения соответствуют границам фаз жизненного цикла так, как указано на рисунке 8; ³⁾ – коэффициент восстановления размеров клеток (соотношение между размером родительских клеток и размером образующихся инициальных клеток); принято допущение, что меньшие гаметаггии дают инициальные клетки меньшего размера и наоборот; ⁴⁾ – у центрических был измерен размер оогониев; ⁵⁾ – инбридные клоны обнаруживали иные типы (детали см. в работе [Sherigov, Mann, 1997]; ⁶⁾ – приблизительные границы показаны в скобках; ⁷⁾ – Rao [1971] привел другой диапазон размеров, но здесь мы используем размеры, представленные в таблице в цитируемой статье; ⁸⁾ – диапазон размеров был рассчитан как среднее ± 2 стандартных отклонения

Таблица П.2 — Виды диатомовых, для которых имеются данные о половом воспроизведении и/или аукоспоробразовании

Род (виды)	N	Источники
COSCINODISPHYCEAE		
(Nonpolar Centrics)		
<i>Actinocyclus</i>		
- <i>oconarius</i> var. <i>ralfsii</i> (W. Smith) Hendeby [syn. <i>A. ehrenbergii</i> Ralfs]	2	Subrahmanyam, 1946; von Stosch & Drebes, 1964; Drebes, 1974; Idei <i>et al.</i> , 2012
- sp.		
<i>Actinoptychus</i>		
- <i>senarius</i> (Ehrenberg) Ehrenberg [syn. <i>A. undulatus</i> (Kützing) Ralfs in Pritchard] §	1	Drebes, 1974, 1977; von Stosch, 1982; Hoppenrath <i>et al.</i> , 2009
<i>Arachnoidiscus</i>		
- <i>ehrenbergii</i> J. W. Bailey ex Ehrenberg [syn. <i>C. ornatus</i> Ehrenberg]	1	Yendo & Akatsuka, 1910; Karsten, 1928; Kobayashi <i>et al.</i> , 2001
<i>Aulacodiscus</i>		
- <i>argus</i> (Ehrenberg) A. W. F. Schmidt	1	Drebes, 1977
<i>Aulacoseira</i>		
- <i>ambigua</i> (Grunow) Simonsen §		Thwaites, 1848; Karsten, 1928; Skabichevskij, 1929;
- <i>baicalensis</i> (K. I. Meyer) Simonsen §		Fritsch, 1935; Cleve-Euler, 1951; Поповская, Скаби-
- <i>crenulata</i> (Ehrenberg) Thwaites §		чевский, 1970; Gibson &
- <i>granulata</i> (Ehrenberg) Simonsen §	7	Fitzsimons, 1990; Jewson, 1992b, Jewson & Lowry, 1993; Edlund & Bixby, 2001
- <i>herzogii</i> (Lemmermann) Simonsen		
- <i>islandica</i> ssp. <i>helvetica</i> (O. Müller) Simonsen §		
- <i>subarctica</i> (O. Müller) Haworth §		
<i>Corethron</i>		
- <i>inermis</i> Karsten		Karsten, 1928; Gross, 1937;
- <i>hystris</i> Hensen §		Cupp, 1943; Drebes, 1974;
- <i>pennatum</i> (Grunow) Ostefeld [syn. <i>C. criophilum</i> Castracane] §	4	Barron <i>et al.</i> , 1989; Crawford, 1995; Hoppenrath <i>et al.</i> , 2009
- <i>valdiviae</i> * Karsten		
<i>Coscinodiscus</i>		
- <i>apiculatus</i> Ehrenberg		Hofker, 1928; Fritsch, 1935;
- <i>asteromphalus</i> Ehrenberg		Holmes, 1966, 1967;
- <i>biconicus</i> Van Breemen		Drebes, 1968, 1974;
- <i>concinus</i> W. Smith §	7	Findlay, 1969; Werner, 1971; Рошин, 1972, 1973, 1976; Schmid, 1994, 1995; Jensen <i>et al.</i> , 2003; Hoppenrath <i>et al.</i> , 2009
- <i>granii</i> L. F. Gough §		
- <i>janischii</i> A. W. F. Schmidt §		
- <i>walesii</i> Gran et Angst §		
<i>Ellerbeckia</i>		
- <i>arenaria</i> (D. Moore ex Ralfs) Dorofeyuk et Kulikovskiy [syn. <i>Melosira arenaria</i> D. Moore ex Ralfs]	1	Cholnoky, 1933; Cleve-Euler, 1951; Schmid & Crawford, 2001
<i>Guinardia</i>		
- <i>flaccida</i> (Castracane) H. Peragallo §	1	Drebes, 1974, 1977
<i>Leptocylindrus</i>		
- <i>danicus</i> Cleve §	3	French & Hargraves, 1985; Hargraves, 1990; Sunesen &

- <i>hargravesii</i> D. Nanjappa et A. Zingone § - <i>minimus</i> Gran §		Sar, 2007; Nanjappa <i>et al.</i> , 2013, 2017
<i>Libellus</i> - <i>constrictus</i> * (Ehrenberg) De Toni [syn. <i>Navicula constricta</i> W. Smith]	1	Fritsch, 1935; Geitler, 1953
<i>Melosira</i> - <i>arctica</i> Dickie - <i>lineata</i> (Dillwyn) C. Agardh [syn. <i>Melosira jürgensii</i> C. Agardh] § - <i>moniliformis</i> (O. F. Müller) C. Agardh § - <i>moniliformis</i> var. <i>subglobosa</i> (Grunow) Hustedt - <i>nummuloides</i> C. Agardh § - <i>orichalcea</i> (Mertens ex Jürgens) Kützing [syn. <i>Orthoseira orichalcea</i> (Mertens ex Jürgens) W. Smith] - <i>octogona</i> A. W. F. Schmidt § - <i>varians</i> C. Agardh §	8	Smith, 1856; Karsten, 1897; Müller, 1906; Hustedt, 1923; Schmidt, 1923; Cholnoky, 1933; Rieth, 1940, 1953; Cleve-Euler, 1951; Bruckmayer-Berkenbusch, 1954; von Stosch, 1951; Erben, 1959; Migita, 1967a, 1967c; Drebes, 1974; Crawford, 1974, 1975; Рощин, 1986a, 1990b; Кустенко, 1991; Idei & Chihara, 1992
<i>Orthoseira</i> - <i>roeseana</i> (Rabenhorst) Pfitze [syn. <i>Melosira roeseana</i> Rabenhorst] §	1	Roemer & Rosowski, 1980
<i>Paralia</i> - <i>guyana</i> MacGillivray § - <i>sulcata</i> (Ehrenberg) Cleve [syn. <i>Melosira sulcata</i> (Ehrenberg) Kützing] §	2	Cupp, 1943; Saunders & Glenn, 1969; Kaczmarek & Ehrman, 2015
<i>Proboscia</i> - <i>alata</i> (Brightwell) Sundström [syn. <i>Rhizosolenia alata</i> Brightwell] § - <i>indica</i> (H. Peragallo) Hernández-Becerril [syn. <i>Rhizosolenia indica</i> H. Peragallo] §	2	Karsten, 1928; Cupp, 1943; Drebes, 1974
<i>Pseudosolenia</i> - <i>calcar-avis</i> (Schultze) B. G. Sundström §	1	Кустенко, 1991
<i>Rhizosolenia</i> - <i>bergonii</i> H. Peragallo § - <i>hebetata</i> f. <i>semispina</i> (Hensen) Gran - <i>setigera</i> Brightwell § - <i>styliformis</i> T. Brightwell	4	Gran, 1902; Fritsch, 1935; Cupp, 1943; Ramsfjell, 1959; Drebes, 1974, 1977; Belt <i>et al.</i> , 2002
<i>Stephanopyxis</i> - <i>palmeriana</i> (Greville) Grunow § - <i>turris</i> (Greville) Ralfs §	2	von Stosch & Drebes, 1964; Drebes, 1966, 1969, 1974, 1979; Steele, 1967
MEDIOPHYCEAE (Thalassiosirales)		
<i>Conticribra</i> - <i>weissflogii</i> (Grunow) Stachura-Suchoples et D. M. Williams [syn. <i>Thalassiosira weissflogii</i> (Grunow) G. A. Fryxell et Hasle] §	1	Vaulot & Chisholm, 1987; Armbrust, 1999; von Dassow <i>et al.</i> , 2006
<i>Cyclotella</i> - <i>bodanica</i> var. <i>lemanica</i> O. Müller § - <i>cryptica</i> Reimann, J. C. Lewin et Guillard § - <i>gamma</i> Sovereign §	6	Bachmann, 1903; Iyengar & Subrahmanyam, 1944; Geitler, 1952a; Schultz & Trainor, 1968, 1970; Rao, 1971; Hoops

Продолжение таблицы П.2

- <i>meneghiniana</i> Kützing § - <i>quillensis</i> L. W. Bailey § - <i>tenuistriata</i> Hustedt		&Floyd, 1979; Pérez-Martínez <i>et al.</i> , 1992; Meyer <i>et al.</i> , 2001; Chepurnov <i>et al.</i> , 2012
<i>Detonula</i> - <i>confervacea</i> (Cleve) Gran § - <i>pumila</i> (Castracane) Gran § - <i>schroederi</i> Gran	3	Cupp, 1943; Holt & Smayda, 1974; Horner, 2002; Hoppenrath <i>et al.</i> , 2009
<i>Lauderia</i> - <i>annulata</i> Cleve [syn. <i>Lauderia borealis</i> Gran] §	1	Drebes, 1974; Junmin & Shide, 1994
<i>Lindavia</i> - <i>tenuistriata</i> (Hustedt) T. Nakov <i>et al.</i> [syn. <i>Cyclotella tenuistriata</i> Hustedt]	1	Geitler, 1952a
<i>Pantocsekiella</i> - <i>ocellata</i> (Pantocsek) K. T. Kiss [syn. <i>Cyclotella ocellata</i> Pantocsek] §	1	Pérez-Martínez, 1992; Chepurnov <i>et al.</i> , 2004
<i>Skeletonema</i> - <i>costatum</i> (Gréville) Cleve § - <i>marinoi</i> Sarno <i>et Zingone</i> §	2	Cupp, 1943; Migita, 1967a, 1967b; Кустенко & Рошин, 1974; Hoppenrath <i>et al.</i> , 2009; Godhe <i>et al.</i> , 2014
<i>Stephanodiscus</i> - <i>neoastraea</i> Håkansson <i>et Hickel</i> § - <i>niagarae</i> Ehrenberg § - sp.	3	Round, 1982; Edlund & Stoermer, 1991; Jewson, 1992a; Edlund & Bixby, 2001
<i>Thalassiosira</i> - <i>angulata</i> (W. Gregory) Hasle § - <i>australis</i> Peragallo - <i>eccentrica</i> (Ehrenberg) Cleve [syn. <i>Thalassiosira excentrica</i> Karsten] § - <i>gravida</i> Cleve [syn. <i>Thalassiosira rotula</i> Meunier] § - <i>lacustris</i> (Grunow) G. R. Hasle - <i>punctigera</i> (Castracane) Hasle §	6	Cupp, 1943; Drebes, 1974, 1979; Schmid, 1984; Horner, 2002; Chepurnov <i>et al.</i> , 2006; Mills & Kaczmar-ska, 2006; Hoppenrath <i>et al.</i> , 2009
MEDIOPHYCEAE		
(Polar Centrics)		
<i>Amphitetras</i> - <i>antediluviana</i> Ehrenberg [syn. <i>Triceratium antediluvianum</i> (Ehrenberg) Grunow] §	1	Liebisch, 1928; von Stosch, 1982
<i>Arcocellulus</i> - <i>cornucervis</i> Hasle, Stosch <i>et Syvertsen</i> § - <i>mammifer</i> Hasle, Stosch <i>et Syvertsen</i> §	2	Hasle <i>et al.</i> , 1983
<i>Ardissonea</i> - <i>crystallina</i> (C. Agardh) Grunow §	1	Davidovich <i>et al.</i> , 2017; Kaczmar-ska <i>et al.</i> , 2018
<i>Attheya</i> - <i>decora</i> T. West §	1	Drebes, 1977; von Stosch, 1982; Chepurnov <i>et al.</i> , 2004
<i>Bacteriastrum</i> - <i>hyalinum</i> Lauder §	1	Drebes, 1967, 1972; von Stosch, 1982; Hoppenrath <i>et al.</i> , 2009

<i>Bellerochea</i> - <i>malleus</i> (Brightwell) Van Heurck §	1	von Stosch, 1954, 1982; Drebes, 1977
<i>Biddulphia</i> - <i>biddulphiana</i> (J. E. Smith) Boyer [syn. <i>Biddulphia pulchella</i> S. F. Gray] § - <i>tridens</i> (Ehrenberg) Ehrenberg §	2	von Stosch, 1965, 1982; Samanta <i>et al.</i> , 2020
<i>Brockmanniella</i> - <i>brockmannii</i> (Hustedt) Hasle, Stosch et Syvertsen §	1	von Stosch, 1982; Hasle <i>et al.</i> , 1983; Samanta <i>et al.</i> , 2017
<i>Cerataulina</i> - <i>bicornis</i> (Ehrenberg) Hasle [syn. <i>Cerataulina compacta</i> Ostenfeld] - <i>pelagica</i> (Cleve) Hendeby [syn. <i>Cerataulina bergonii</i> (H. Peragallo) F. Schütt] §	2	Saunders & Glenn, 1969; Drebes, 1977; Кустенко, 1979; Tuanlao & Junmin, 1996
<i>Cerataulus</i> - <i>granulatus</i> P. A. Sims et D. M. Williams [syn. <i>Biddulphia granulata</i> Roper; <i>Odontella granulata</i> (Roper) R. Ross]	1	Drebes, 1977; Chepurnov <i>et al.</i> , 2004
<i>Chaetoceros</i> - <i>acadianus</i> Samanta et Porcher § - <i>borealis</i> Bailey § - <i>cochleus</i> F. Schütt § - <i>compressus</i> Lauder § - <i>constrictus</i> Gran § - <i>curvisetus</i> Cleve § - <i>decipiens</i> Cleve § - <i>densus</i> (Cleve) Cleve § - <i>diadema</i> (Ehrenberg) Gran § - <i>dichaeta</i> Ehrenberg § - <i>didymus</i> Ehrenberg § - <i>eibenii</i> Grunow § - <i>laciniosus</i> F. Schütt § - <i>lorenzianus</i> Grunow § - <i>medius</i> F. Schütt § - <i>protuberans</i> Lauder § - <i>salsugineus</i> H. Takano § - <i>simplex</i> Ostenfeld § - <i>teres</i> Cleve	19	Meunier, 1910; Ikari, 1921; Pavillard, 1921; Karsten, 1928; Gran & Angst, 1931; Persidsky, 1932; Gross, 1937; Cupp, 1943; Sato & Kan-no, 1967; von Stosch <i>et al.</i> , 1973; Drebes, 1974, 1977; Рошин, 1976; von Stosch, 1982; French & Hargraves, 1985; Furnas, 1985; Rines, 1999; Orlova & Aizdaicher, 2000; Jensen <i>et al.</i> , 2003; Assmy <i>et al.</i> , 2008; Hoppenrath <i>et al.</i> , 2009; Kaczmarska <i>et al.</i> , 2019
<i>Cymatosira</i> - <i>belgica</i> Grunow § - <i>lorenziana</i> Grunow §	2	Hasle <i>et al.</i> , 1983
<i>Ditylum</i> - <i>brightwellii</i> (T. West) Grunow §	1	Gross, 1939; Steele, 1967; Waite Harrison, 1992; Koester <i>et al.</i> , 2007
<i>Eucampia</i> - <i>antarctica</i> (Castracane) Mangin § - <i>zodiacus</i> Ehrenberg §	2	Hoppenrath <i>et al.</i> , 2009; Nishikawa, 2017
<i>Helicotheca</i> - <i>tamesis</i> (Shrubsole) M. Ricard [syn. <i>Streptothecca tamesis</i> Shrubsole] §	1	von Stosch, 1954, 1977, 1982; Drebes, 1977; Chepurnov <i>et al.</i> , 2004
<i>Hobaniella</i> - <i>longicruris</i> (Greville) P. A. Sims et D. M. Williams	1	Hoban, 2008

[syn. <i>Odontella longicuris</i> (Greville) M. A. Hoban] §		
<i>Hydrosera</i> - <i>triquetra</i> G. C. Wallich	1	Idei <i>et al.</i> , 2015
<i>Isthmia</i> - <i>nervosa</i> Kützing	1	Steele, 1963
<i>Lampriscus</i> - sp.	1	Idei & Nagumo, 2004a
<i>Leyanella</i> - <i>arenaria</i> Hasle, Stosch et Syvertsen §	1	Hasle <i>et al.</i> , 1983
<i>Lithodesmium</i> - <i>intricatum</i> Ehrenberg § - <i>undulatum</i> Ehrenberg §	2	von Stosch, 1954, 1982; Manton <i>et al.</i> , 1969; von Stosch & Kowallik, 1969; Drebes, 1977
<i>Minutocellus</i> - <i>pseudopolymorphus</i> Hasle, Stosch et Syvertsen - <i>scriptus</i> Hasle, Stosch et Syvertsen	2	Hasle <i>et al.</i> , 1983
<i>Odontella</i> - <i>aurita</i> (Lyngbye) C. Agardh §	1	von Stosch, 1954, 1956, 1982;
<i>Papiliocellulus</i> - <i>elegans</i> Hasle, Stosch et Syvertsen §	1	Hasle <i>et al.</i> , 1983
<i>Plagiogrammopsis</i> - <i>vanheurckii</i> (Grunow) Hasle, Stosch et Syvertsen §	1	Hasle <i>et al.</i> , 1983; Hoppenrath <i>et al.</i> , 2009; Samanta <i>et al.</i> , 2018
<i>Pleurosira</i> - <i>laevis</i> (Ehrenberg) Compère [syn. <i>Biddulphia</i> <i>laevis</i> Ehrenberg; <i>Cerataulus laevis</i> (Ehrenberg) Ralfs] §	1	Heath & Darley, 1972; Drebes, 1977; Ehrlich <i>et al.</i> , 1982
<i>Proteucylindrus</i> - <i>taiwanensis</i> C.-W. Li et Y.-M. Chiang	1	Li & Chiang, 1979
<i>Ralfsiella</i> - <i>smithii</i> (Ralfs) P. A. Sims, D. M. Williams <i>et al.</i> , M. Ashworth [syn. <i>Cerataulus smithii</i> Ralfs] §	1	von Stosch, 1956
<i>Subsilicea</i> - <i>fragilarioides</i> von Stosch et Reimann	1	von Stosch & Reimann, 1970
<i>Terpsinoë</i> - <i>musica</i> Ehrenberg §	1	Müller, 1889
<i>Trieres</i> - <i>chinensis</i> (Greville) Ashworth et E.C. Theriot [syn. <i>Odontella chinensis</i> (Greville) Grunow] § - <i>mobiliensis</i> (Bailey) Ashworth et E. C. Theriot [syn. <i>Biddulphia mobiliensis</i> (Bailey) Grunow] § - <i>regia</i> (M. Schultze) Ashworth et E. C. Theriot [syn. <i>Biddulphia regia</i> (M. Schultze) Ostenfeld; <i>Odontella mobiliensis</i> (Bailey) Grunow]	3	von Stosch, 1954, 1956, 1982; Drebes, 1974, 1977; Hoppenrath <i>et al.</i> , 2009; Hegde <i>et al.</i> , 2011
<i>Trigonium</i> - <i>formosum</i> (Brightwell) Cleve §	1	Idei & Nagumo, 2004b
<i>Zygoceros</i> - <i>rhombus</i> Ehrenberg [syn. <i>Biddulphia rhombus</i> (Ehrenberg) W. Smith; <i>Odontella rhombus</i>	1	von Stosch, 1956

(Ehrenberg) Kützing] §		
BACILLARIOPHYCEAE		
(Araphids)		
<i>Diatoma</i>		
- <i>elongata</i> (Lyngbye) C. Agardh	1	Tschermak-Woess, 1973a
<i>Fragilaria</i>		
- <i>amphicephaloides</i> Lange-Bertalot [syn. <i>Synedra amphicephala</i> Kützing]		
- <i>crotonensis</i> Kitton §	4	Geitler, 1952e, 1958a, 1973a; Round <i>et al.</i> , 1990
- <i>fragilarioides</i> (Grunow) Cholnoky [syn. <i>Synedra rumpens</i> § var. <i>fragilarioides</i> Grunow]		
- <i>vaucheriae</i> (Kützing) J. B. Petersen §		
<i>Fragilariforma</i>		
- <i>virescens</i> (Ralfs) D. M. Williams et Round §	1	Williams, 2001
<i>Gephyria</i>		
- <i>media</i> Walker-Arnott	1	Sato <i>et al.</i> , 2004
<i>Grammatophora</i>		
- <i>marina</i> (Lyngbye) Kützing §	1	Рошин, 1994b; Sato <i>et al.</i> , 2008c
<i>Licmophora</i>		
- <i>abbreviata</i> C. Agardh §		
- <i>communis</i> (Heiberg) Grunow §		
- <i>dalmatica</i> (Kützing) Grunow	7	Kumar, 1978; Mann, 1982a; Рошин, 1986b, 1994; Roshchin & Cherpurnov, 1994; Чепурнов, 1997; Cherpurnov & Mann, 2004
- <i>ehrenbergii</i> (Kützing) Grunow		
- <i>gracilis</i> § var. <i>anglica</i> (Kützing) Peragallo		
- <i>hyalina</i> (Kützing) Grunow		
- <i>juergensii</i> C. Agardh §		
<i>Meridion</i>		
- <i>circulare</i> (Greville) C. Agardh	1	Geitler, 1940, 1973a
<i>Nanofrustulum</i>		
- <i>trainorii</i> (E. A. Morales) E. A. Morales [syn. <i>Pseudostaurosira trainorii</i> E. A. Morales]	1	Sato <i>et al.</i> , 2011
<i>Neosynedra</i>		
- <i>delicatissima</i> (Proshkina-Lavrenko) Bukhtiyarova [syn. <i>Fragilaria delicatissima</i> Proshkina-Lavrenko]	1	Рошин, 1994b; Чепурнов, 1997
<i>Plagiogramma</i>		
- <i>acutumontgo</i> (B. S. Gray Jr. et Kaczmarska) Chunlian Li, Ashworth et Witkowski [syn. <i>Dimeregramma acutumontgo</i> B. S. Gray Jr. et Kaczmarska] §	3	Kaczmarska <i>et al.</i> , 2017
- <i>staurophorum</i> (W. Gregory) Heiberg §		
- <i>tsawwassen</i> Kaczmarska et B. S. Gray §		
<i>Pseudostriatella</i>		
- <i>oceanica</i> S. Sato, Mann et Medlin	1	Sato <i>et al.</i> , 2008b
<i>Rhabdonema</i>		
- <i>adriaticum</i> Kützing §	3	Buffham, 1885; Karsten, 1899; Lebour, 1930; von Stosch, 1958, 1962, 1982; Magne-Simon, 1960, 1962;
- <i>arcuatum</i> (Lyngbye) Kützing §		
- <i>minutum</i> Kützing §		

		Rozumek, 1968
<i>Striatella</i>		Рошин, 1994b; Чепурнов, 1997
- <i>unipunctata</i> (Lyngbyae) C. A. Agardh §	1	
<i>Tabellaria</i>		Mann, 1988b
- <i>fenestrata</i> (Lyngbye) Kützing	1	
<i>Tabularia</i>		Karsten, 1897, 1899; Sato <i>et al.</i> , 2008a; Davidovich & Davidovich, 2010; Davidovich <i>et al.</i> , 2010, 2012b; Mather <i>et al.</i> , 2014
- <i>affinis</i> (Kützing) Snoeijs §		
- <i>fasciculata</i> (C. A. Agardh) Williams et Round §	4	
- <i>parva</i> (Kützing) D. M. Williams et Round		
- <i>tabulata</i> (C. A. Agardh) Snoeijs §		
<i>Ulnaria</i>		Geitler, 1939a, 1939b; Podunay <i>et al.</i> , 2014, 2018
- <i>acus</i> (Kützing) M. Aboal §	2	
- <i>ulna</i> (Nitzsch) P. Compère §		
BACILLARIOPHYCEAE		
(Raphids)		
<i>Achnanthes</i>		Karsten, 1897, 1899; Geitler, 1977a; von Stosch, 1982; Рошин и Чепурнов, 1993; Рошин, 1994b; Mizuno, 1994; Чепурнов & Roshchin, 1995; Чепурнов & Mann, 1997, 1999, 2000; Sabbe <i>et al.</i> , 2004b; Toyoda <i>et al.</i> , 2005, 2006
- <i>brevipes</i> § var. <i>angustata</i> (Greville) Cleve		
- <i>brevipes</i> § var. <i>intermedia</i> (Kützing) Kützing		
- <i>crenulata</i> Grunow		
- <i>javanica</i> Grunow	8	
- <i>longipes</i> C. Agardh §		
- <i>subconstricta</i> (F.Meister) K.Toyoda		
- <i>subsessilis</i> * Kützing		
- <i>yaquinensis</i> McIntire and Reimer		
<i>Achnanthidium</i>		Geitler, 1979, 1980
- <i>affine</i> (Grunow) Czarnecki [syn. <i>Achnanthes affinis</i> Grunow]	2	
- <i>lineare</i> W. Smith [syn. <i>Achnanthes linearis</i> (W. Smith) Grunow]		
<i>Actinella</i>		Mayama, 1991
- <i>brasiliensis</i> Grunow	1	
<i>Amphipleura</i>		Geitler, 1952c
- <i>pellucida</i> (Kützing) Kützing §	1	
<i>Amphora</i>		Carter, 1856a; Karsten, 1899; Mann, 1984c, 1993; Sabbe <i>et al.</i> , 2004a; Mann & Poulíčková, 2010
- <i>arcus</i> W. Gregory §		
- <i>copulata</i> (Kützing) Schoeman et R. E. M. Archibald §		
- cf. <i>laevissima</i> W. Gregory §		
- <i>minutissima</i> W. Smith	7	
- <i>ovalis</i> (Kützing) Kützing §		
- <i>pediculus</i> (Kützing) Grunow [syn. <i>Cymbella pediculus</i> Kützing] §		
- cf. <i>proteus</i> W. Gregory §		
<i>Anomoeoneis</i>		Cholnoky, 1928; Geitler, 1954
- <i>sculpta</i> (Ehrenberg) Cleve §	1	
<i>Berkeleya</i>		Tschermak-Woess, 1973b; Davidovich, 2001
- <i>micans</i> (Lyngbye) Grunow	2	
- <i>rutilans</i> (Trentepohl ex Roth) Grunow §		
<i>Brachysira</i>		Carter, 1865b; Geitler, 1949
	2	

- <i>exilis</i> (Kützing) Round et D. G. Mann [syn. <i>Navicula exilis</i> Kützing; <i>Anomoeoneis exilis</i> (Kützing) Cleve] §		
- <i>serians</i> (Brébisson) Round et D. G. Mann [syn. <i>Navicula serians</i> (Brébisson) Kützing]		
<i>Caloneis</i>		
- <i>amphisbaena</i> (Bory) Cleve [syn. <i>Navicula amphisbaena</i> Bory] §	4	Mann, 1989a; Chepurnov <i>et al.</i> , 2004; Ishii <i>et al.</i> , 2012
- <i>linearis</i> (Cleve) Boyer		
- <i>silicula</i> (Ehrenberg) Cleve §		
- <i>ventricosa</i> F. Meister		
<i>Campylodiscus</i>		
- <i>neofastuosus</i> Ruck et Nakov [syn. <i>Surirella fastuosa</i> (Ehrenberg) Ehrenberg] §	1	Watanabe <i>et al.</i> , 2012
<i>Campylopyxis</i>		
- <i>germainii</i> D. G. Mann	1	Mann, 1990
<i>Cocconeis</i>		
- <i>lineata</i> Ehrenberg §	8	Carter, 1856a; Karsten, 1900; Fritsch, 1935; Geitler, 1927, 1948, 1958b, 1973a; Mizuno & Okuda, 1985; Mizuno, 1998; Edlund & Bixby, 2001
- <i>ornata</i> W. Gregory		
- <i>pediculus</i> Ehrenberg §		
- <i>pellucida</i> Grunow		
- <i>placentula</i> Ehrenberg §		
- <i>placentula</i> § var. <i>klinoraphis</i> * Geitler		
- <i>pseudolineata</i> (Geitler) Lange-Bertalot		
- <i>scutellum</i> Ehrenberg §		
<i>Climaconeis</i>		
- <i>scalaris</i> (Brébisson) E. J. Cox §	1	Davidovich <i>et al.</i> , 2019
<i>Craticula</i>		
- <i>cuspidata</i> (Kützing) D. G. Mann [syn. <i>Navicula cuspidata</i> (Kützing) Kützing] §	2	Subrahmanyam, 1945; Mann & Stickle, 1991
- <i>halophila</i> (Grunow) D. G. Mann §		
<i>Cylindrotheca</i>		
- <i>closterium</i> (Ehrenberg) Reimann et J. C. Lewin §	1	Vanormelingen <i>et al.</i> , 2013a
<i>Cymatopleura</i>		
- <i>elliptica</i> (Brébisson) W. Smith §	1	Thaler, 1972
<i>Cymbella</i>		
- <i>affinis</i> Kützing §	6	Petit, 1885; Geitler, 1932, 1973a; Fritsch, 1935; Geitler & Mack, 1953; Edlund & Bixby, 2001
- <i>aspera</i> (Ehrenberg) Cleve §		
- <i>cistula</i> (Ehrenberg) O. Kirchner §		
- <i>cymbiformis</i> C. Agardh §		
- <i>lanceolata</i> var. <i>cornuta</i> (Ehrenberg) Grunow		
- <i>sumatrensis</i> Hustedt		
<i>Cymbellonitzschia</i>		
- <i>diluviana</i> Hustedt	1	Jewson & Lowry, 1993
<i>Cymbopleura</i>		
- <i>amphicephala</i> (Nägeli) Krammer [syn. <i>Cymbella amphicephala</i> Nägeli ex Kützing] §	2	Geitler, 1973a
- <i>inaequalis</i> (Ehrenberg) Krammer [syn. <i>Cymbella ehrenbergii</i> Kützing] §		

<i>Delicatophycus</i>		
- <i>delicatus</i> (Kützing) M. J. Wynne [syn. <i>Cymbella delicatula</i> Kützing; <i>Delicatophycus delicatulus</i> (Kützing) M. J. Wynne] §	1	Geitler, 1973a
<i>Denticula</i>		
- <i>tenuis</i> Kützing	1	Geitler, 1932, 1953, 1973a
<i>Dickieia</i>		
- <i>subinflata</i> (Grunow) D.G.Mann		
- <i>ulvacea</i> (Berkeley ex Kützing) Cleve [syn. <i>Navicula ulvacea</i> (Berkeley) Cleve] §	2	Cox, 1985; Mann, 1994
<i>Didymosphenia</i>		
- <i>geminata</i> (Lyngbye) Mart.Schmidt [syn. <i>Gomphonema geminatum</i> (Lyngbye) C. Agardh] §	2	Meyer, 1929; Skabichevskii, 1983
- <i>lineata</i> Skabichevsky		
<i>Diploneis</i>		
- <i>constricta</i> Cleve [syn. <i>Navicula constricta</i> Grunow]		
- <i>didymus</i> (Ehrenberg) Ehrenberg [syn. <i>Navicula didymus</i> Ehrenberg; <i>Diploneis didyma</i> (Ehrenberg) Ehrenberg]	3	Karsten, 1899; Mizuno, 1994; Idei <i>et al.</i> , 2013
- <i>papula</i> (A. W. F. Schmidt) Cleve		
<i>Encyonema</i>		
- <i>gracile</i> Rabenhorst [syn. <i>Cymbella gracilis</i> (Rabenhorst) Cleve] §		
- <i>lacustre</i> (C. Agardh) Pantocsek [syn. <i>Cymbella lacustris</i> (C. Agardh) Cleve; <i>Encyonema lacustre</i> (C. Agardh) F. W. Mills] §	3	Geitler, 1949, 1973a
- <i>ventricosum</i> (C. Agardh) Grunow [syn. <i>Cymbella ventricosa</i> (C. Agardh) C. Agardh]		
<i>Encyonopsis</i>		
- <i>cesatii</i> (Rabenhorst) Krammer [syn. <i>Cymbella cesatii</i> (Rabenhorst) Grunow]	2	Geitler, 1973a, 1975
- <i>microcephala</i> (Grunow) Krammer [syn. <i>Cymbella microcephala</i> Grunow]		
<i>Entomoneis</i>		
- <i>alata</i> (Ehrenberg) Ehrenberg [syn. <i>Amphiprora alata</i> (Ehrenberg) Kützing] §	3	Karsten, 1899; Osada, 1993; Podunay <i>et al.</i> , 2021
- <i>decussata</i> (Grunow) K. Osada et H. Kobayasi		
- cf. <i>paludosa</i> (W. Smith) Reimer §		
<i>Epithemia</i>		
- <i>gibba</i> (Ehrenberg) Kützing [syn. <i>Pinnularia gibba</i> (Ehrenberg) Ehrenberg; <i>Rhopalodia gibba</i> (Ehrenberg) O. Müller]	4	Fritsch, 1935; Geitler, 1977b; Pouličková & Mann, 2019
- <i>sorex</i> Kützing §		
- <i>turgida</i> (Ehrenberg) Kützing §		
- <i>zebra</i> § var. <i>saxonica</i> * (Kützing) R. M. Patrick		
<i>Eucoconeis</i>		
- <i>flexella</i> (Kützing) Meister [syn. <i>Achnanthes flexella</i> (Kützing) Brun]	1	Fritsch, 1935; Geitler, 1973a

<i>Eunotia</i>		
- <i>arcus</i> Ehrenberg		
- <i>bilunaris</i> (Ehrenberg) Mills §		Thwaites, 1847; Geitler,
- <i>flexuosa</i> (Brébisson ex Kützing) Kützing §		1932, 1951a, 1951b, 1958a;
- <i>formica</i> Ehrenberg §	8	Mayama, 1992, 1993; Idei,
- <i>multiplastidica</i> S. Mayama		1993; Mann <i>et al.</i> , 2003;
- <i>pectinalis</i> (Kützing) Rabenhorst §		Vanormelingen <i>et al.</i> , 2007
- <i>pectinalis</i> § var. <i>polyplastidica</i> * L. Geitler		
- <i>tropica</i> * Hustedt		
<i>Fragilariopsis</i>		
- <i>keruelensis</i> (O'Meara) Hustedt §	1	Assmy <i>et al.</i> , 2006; Fuchs <i>et al.</i> , 2013
<i>Frustulia</i>		
- <i>crassinervia</i> (Brébisson ex W. Smith) Lange-Bertalot et Krammer §	2	Carter, 1865b; Geitler, 1949; Mann, 1984a;
- <i>saxonica</i> Rabenhorst [syn. <i>Frustulia rhomboides</i> var. <i>saxonica</i> (Rabenhorst) De Toni] §		Nesterovich, 2012
<i>Gomphoneis</i>		
- <i>mesta</i> S. I. Passy-Tolar et R. L. Lowe	1	Geitler, 1949; Passy-Tolar & Lowe, 1995
<i>Gomphonema</i>		
- <i>acuminatum</i> Ehrenberg §		
- <i>angustatum</i> (Kützing) Rabenhorst §		
- <i>augur</i> Ehrenberg §		
- <i>auritum</i> A. Braun ex Kützing		
- <i>capitatum</i> Ehrenberg [syn. <i>Gomphonema constrictum</i> var. <i>capitatum</i> (Ehrenberg) Grunow] §	12	Karsten, 1897; Geitler, 1932, 1952b, 1960, 1973b;
- <i>dichotomum</i> Kützing §		Fritsch, 1935; Mann, 1984b;
- <i>gracile</i> Ehrenberg §		Chepurnov, 1997; Edlund & Bixby, 2001
- <i>intricatum</i> Kützing §		
- <i>micropus</i> Kützing §		
- <i>olivaceum</i> * (Lyngbye) Kützing		
- <i>parvulum</i> (Kützing) Kützing §		
- <i>subclavatum</i> (Grunow) Grunow §		
<i>Halamphora</i>		
- <i>normanii</i> (Rabenhorst) Levkov [syn. <i>Amphora normani</i> Rabenhorst] §	2	Fritsch, 1935; Thaler, 1972; Payne-Howell & Pfister, 1983
- <i>veneta</i> (Kützing) Levkov [syn. <i>Amphora veneta</i> Kützing]		
<i>Haslea</i>		
- <i>crucigera</i> (W. Smith) Simonsen §		
- <i>karadagensis</i> Davidovich, Gastineau et Mouget §		Karsten, 1897; Neuville & Daste, 1972, 1975;
- <i>nusantara</i> Mouget, Gastineau et Syakti §		Чепурнов, 1993; Рошин,
- <i>ostrearia</i> (Gaillon) Simonsen §	7	1994b; Davidovich <i>et al.</i> ,
- <i>provincialis</i> Gastineau, Hansen et Mouget §		2009, 2012a; Gastineau <i>et al.</i> ,
- <i>silbo</i> Gastineau, Hansen et Mouget §		2016, 2021
- <i>subagnita</i> (Proshkina-Lavrenko) Makarova <i>et al.</i> , Karayeva		
<i>Iconella</i>		
- <i>helvetica</i> (Brun) Ruck et Nakov [syn. <i>Surirella helvetica</i> Brun; <i>Surirella linearis</i> var. <i>helvetica</i> (Brun) Meister] §	2	Fritsch, 1935; Thaler, 1972; Geitler, 1973a
- <i>splendida</i> (Ehrenberg) Ruck et Nakov [syn.		

<i>Surirella splendida</i> (Ehrenberg) Ehrenberg] §		
<i>Lemnicola</i>		
- <i>hungarica</i> (Grunow) Round et Basson [syn. <i>Achnanthes hungarica</i> (Grunow) Grunow] §	1	Geitler, 1980
<i>Luticola</i>		
- <i>dismutica</i> (Hustedt) D. G. Mann	2	Pouličková, 2008a; Pouličková & Mann, 2019
- <i>poulickovae</i> Levkov, Metzeltin et Pavlov		
<i>Lyrella</i>		
- <i>atlantica</i> (A. W. F. Schmidt) D. G. Mann §	1	Mann & Stickle, 1993
<i>Mastogloia</i>		
- <i>binotata</i> (Grunow) Cleve	2	Stickle, 1986; Mann, 1993; Чепурнов, 1997
- <i>smithii</i> Thwaites ex W. Smith		
<i>Muelleria</i>		
- <i>peraustralis</i> (West et G. S. West) S. A. Spaulding et F. R. Stoermer	1	Edlund & Spaulding, 2006
<i>Navicula</i>		
- <i>cryptocephala</i> Kützing §	9	Karsten, 1899; Geitler, 1952d, 1952e; Mann & Stickle, 1989; Mizuno, 2000; Pouličková & Mann, 2006
- <i>directa</i> (W. Smith) Brébisson		
- <i>lothargeitleri</i> Pouličková et Cox		
- <i>oblonga</i> (Kützing) Kützing §		
- <i>peregrina</i> (Ehrenberg) Kützing		
- <i>radiosa</i> Kützing §		
- <i>trivialis</i> Lange-Bertalot		
- <i>veneta</i> Kützing §		
- <i>viridula</i> (Kützing) Ehrenberg §		
<i>Neidium</i>		
- <i>affine</i> (Ehrenberg) Pfitzer §	3	Mann, 1984a; Mann & Chepurnov, 2005; Pouličková, 2008b; Mann & Pouličková, 2009
- <i>ampliatum</i> (Ehrenberg) Krammer		
- <i>iridis</i> (Ehrenberg) Cleve §		
<i>Neodenticula</i>		
- <i>seminae</i> (Simonsen et T. Kanaya) Akiba et Yanagisawa §	1	Kurihara & Takahashi, 2002
<i>Nitzschia</i>		
- <i>amphibia</i> Grunow §	17	Geitler, 1932, 1969; Fritsch, 1935; Mann, 1986, 1993; Рошин, 1990a, 1994; Round <i>et al.</i> , 1990; Чепурнов, 1997; Davidovich & Btes, 1998; Davidovich, 2006; Davidovich <i>et al.</i> , 2006; Trobajo <i>et al.</i> , 2006, 2009; Kaczmarska <i>et al.</i> , 2007; Mann <i>et al.</i> , 2013
- <i>dicrogramma</i> D. G. Mann et Trobajo		
- <i>dissipata</i> (Kützing) Rabenhorst §		
- <i>flexoides</i> Geitler		
- <i>fonticola</i> (Grunow) Grunow §		
- <i>frustulum</i> var. <i>perpusilla</i> (Rabenhorst) Grunow ex Van Heurck		
- <i>hybrida</i> var. <i>hyalina</i> Prosckina-Lavrenko		
- <i>lanceolata</i> W. Smith		
- <i>linearis</i> W. Smith §		
- <i>longissima</i> (Brébisson ex Kützing) Grunow §		
- <i>palea</i> (Kützing) W. Smith §		
- <i>recta</i> Hantzsch ex Rabenhorst §		
- <i>rectilonga</i> Takano §		
- <i>reversa</i> W. Smith §		
- <i>sigmoidea</i> (Nitzsch) W. Smith §		
- <i>spatulata</i> Brébisson ex W. Smith §		

- <i>subtilis</i> (Kützing) Grunow		
<i>Petrodictyon</i>		
- <i>gemma</i> (Ehrenberg) D. G. Mann [syn. <i>Surirella gemma</i> (Ehrenberg) Kützing] §	1	Fritsch, 1935
<i>Petroneis</i>		
- <i>humerosa</i> (Brébisson ex W. Smith) Stickle et D. G. Mann §	1	Jones <i>et al.</i> , 2005
<i>Pinnularia</i>		
- cf. <i>gibba</i> * (Ehrenberg) Ehrenberg §	3	Fritsch, 1935; Pouličková <i>et al.</i> , 2007; Pouličková & Mann, 2008, 2019
- <i>nodosa</i> (Ehrenberg) W. Smith §		
- <i>viridis</i> (Nitzsch) Ehrenberg §		
<i>Placoneis</i>		
- <i>gastrum</i> (Ehrenberg) Mereschkowsky §	1	Mann & Stickle, 1995
<i>Planothidium</i>		
- <i>lanceolatum</i> (Brébisson ex Kützing) Lange-Bertalot [syn. <i>Achnanthes lanceolata</i> (Brébisson ex Kützing) Grunow] §	1	Geitler, 1977b, 1980
<i>Pleurosigma</i>		
- <i>intermedium</i> W. Smith [syn. <i>Pleurosigma nubecula</i> W. Smith] §	1	Karsten, 1899
<i>Prestauroneis</i>		
- <i>protracta</i> (Grunow) Kulikovskiy et Glushchenko [syn. <i>Navicula protracta</i> Grunow]	1	Mann, 1988a
<i>Pseudo-nitzschia</i>		
- <i>arenysensis</i> Quijano-Scheggia, Garcés, Lundholm §	15	Fryxell <i>et al.</i> , 1991; Davidovich & Bates, 1998; Kaczmarek <i>et al.</i> , 2000; Hiltz <i>et al.</i> , 2000; Amato <i>et al.</i> , 2005, 2007; Chepurnov <i>et al.</i> , 2004, 2005; Amato & Montresor, 2008; Levaldi Ghiron <i>et al.</i> , 2008; D'Alelio <i>et al.</i> , 2009; Quijano-Scheggia <i>et al.</i> , 2009a, 2009b; Holtermann <i>et al.</i> , 2010; Sarno <i>et al.</i> , 2010; Lundholm <i>et al.</i> , 2012; Sabatino <i>et al.</i> , 2015; Scalco <i>et al.</i> , 2016; Kim <i>et al.</i> , 2020
- <i>australis</i> Frenguelli §		
- <i>brasiliiana</i> Lundholm, Hasle et G.A. Fryxell §		
- <i>calliantha</i> Lundholm, Moestrup et Hasle §		
- <i>cuspidata</i> (Hasle) Hasle §		
- <i>delicatissima</i> (P. T. Cleve) Heiden §		
- <i>dolorosa</i> Lundholm et Moestrup §		
- <i>fraudulenta</i> (P. T. Cleve) Hasle §		
- <i>mannii</i> Amato et Montresor §		
- <i>multiseries</i> (Hasle) Hasle §		
- <i>multistriata</i> (Takano) Takano §		
- <i>pseudodelicatissima</i> (Hasle) Hasle §		
- <i>pungens</i> (Grunow ex P. T. Cleve) Hasle §		
- <i>seriata</i> (P. T. Cleve) H. Peragallo §		
- <i>subcurvata</i> (Hasle) G. A. Fryxell §		
<i>Reimeria</i>		
- <i>sinuata</i> (W. Gregory) Kociolek et Stoermer [syn. <i>Cymbella sinuata</i> W. Gregory] §	1	Geitler, 1973
<i>Rhoicosphenia</i>		
- <i>abbreviata</i> (C. Agardh) Lange-Bertalot [syn. <i>Rhoicosphenia curvata</i> (Kützing) Grunow] §	1	Karsten, 1899; Cholnoky, 1927; Mann, 1982b
<i>Rhopalodia</i>		
- <i>gibba</i> § var. <i>ventricosa</i> (Kützing) H. Peragallo et M. Peragallo [syn. <i>Epithemia gibba</i> var. <i>ventricosa</i> (Kützing) Grunow]	1	Klebahn, 1896; Karsten, 1899; Kamakura <i>et al.</i> , 2021

<i>Schizostauron</i>		
- <i>trachyderma</i> (F.Meister) Górecka, Riaux-Gobin et Witkowski §	2	Davidovich <i>et al.</i> , 2017; Górecka <i>et al.</i> , 2022
- sp.		
<i>Scoliopleura</i>		
- <i>peisonis</i> Grunow §	1	Edlund & Spaulding, 2006
<i>Sellaphora</i>		
- <i>bacillum</i> (Ehrenberg) D. G. Mann §		
- <i>laevissima</i> (Kützing) D. G. Mann §		
- <i>marvanii</i> Pouličková et D. G. Mann §	7	Geitler, 1932; Mann, 1989b; Mann <i>et al.</i> , 1999, 2011;
- <i>pausariae</i> Pouličková et D. G. Mann §		Chepurnov <i>et al.</i> , 2004;
- <i>pupula</i> (Kützing) Mereschkovsky §		Mann & Pouličková, 2019
- <i>lanceolata</i> D.G.Mann et S. Droop §		
- <i>seminulum</i> (Grunow) D. G. Mann [syn. <i>Navicula seminulum</i> Grunow] §		
<i>Seminavis</i>		
- <i>macilenta</i> (W.Gregory) D. B. Danielidis et D. G. Mann	2	Chepurnov <i>et al.</i> , 2002; Mann & Chepurnov, 2005; Vanstechelman <i>et al.</i> , 2013b; Bondoc <i>et al.</i> , 2016; Moeys <i>et al.</i> , 2016
- <i>robusta</i> D. B. Danielidis et D. G. Mann §		
<i>Stauroneis</i>		
- <i>anceps</i> Ehrenberg §		
- <i>legumen</i> (Ehrenberg) Kützing	4	Mann & Stickle, 1995; Mann, 1996
- <i>phoenicenteron</i> (Nitzsch) Ehrenberg §		
- <i>siberica</i> (Grunow) Lange-Bertalot et Krammer		
<i>Surirella</i>		
- <i>librile</i> (Ehrenberg) Ehrenberg [syn. <i>Cymatopleura solea</i> (Brébisson) W. Smith] §		
- <i>minuta</i> Brébisson ex Kützing [syn. <i>Surirella ovata</i> Kützing] §	4	Karsten, 1900, 1912, 1928; Liebisch, 1929; Fritsch, 1935; Thaler, 1972; Geitler, 1963, 1973a; Mann, 1987; Watanabe <i>et al.</i> , 2012
- <i>peisonis</i> Pantocsek		
- <i>robusta</i> Ehrenberg [syn. <i>Surirella saxonica</i> Auerswald ex Rabenhors]		
<i>Tetralunata</i>		
- <i>vanheurckii</i> (Brun) Hamsher, Graeff, Stepanek et Kociolek [syn. <i>Denticula vanheurcki</i> Brun] §	1	Geitler, 1932; Fritsch, 1935
<i>Tryblionella</i>		
- <i>angustata</i> W. Smith [syn. <i>Nitzschia angustata</i> (W. Smith) Grunow]	1	Mann, 1986
Всего:	361	

Примечание. N – количество изученных видов и внутривидовых форм. * – название вида как в оригинальном источнике; при наличии синонимии названия видов и их синонимы [syn.] даны согласно современным представлениям [Guiry & Guiry, 2021. AlgaeBase. World-wide electronic publication. National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>; обращение 7 марта, 2022]. § – таксон, для которого имеются данные о генетических последовательностях в базе данных ГенБанк [GenBank, <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/Taxonomy/Browser/wwwtax.cgi>; обращение 8 марта, 2022]

Список источников литературы, указанных в таблице П.2

- Кустенко Н. Г. 1979. Особенности онтогенеза диатомовой водоросли *Cerataulina bergonii* Perag. *Биология моря*, 2: 79–82.
- Кустенко Н. Г. 1991. *Влияние стрессовых факторов среды на размножение диатомовых водорослей*. Киев: Наукова думка. 156 с.
- Кустенко Н. Г., Рошин А. М. 1974. Особенности онтогенеза морской диатомовой водоросли *Skeletonema costatum* (Grev.) Cl. *Биологические науки*, 10: 60–62.
- Поповская Г. И., Скабичевский А. П. 1970. К морфологии и систематике *Melosira baicalensis* (C. Meyer) Wisl. *Новости систематики низших растений*, 7: 7–13.
- Рошин А. М. 1972. Влияние условий освещения на образование аукоспор и скорость деления клеток *Coscinodiscus granii* Gough. *Физиология растений*, 19: 180–185.
- Рошин А. М. 1973. О характере укрупнения клеток *Coscinodiscus granii* Gough. *Биологические науки*, 5: 78–81.
- Рошин А. М. 1976. Влияние условий освещения на вегетативное размножение клеток и половое воспроизведение двух видов центрических диатомовых водорослей. *Физиология растений*, 23: 715–719.
- Рошин А. М. 1986а. Рост и воспроизводство диатомовой водоросли *Melosira moniliformis*. *Биология моря*, 6: 22–26.
- Рошин А. М. 1986б. *Условия образования аукоспор в культуре и природной популяции диатомовой водоросли Licmophora ehrenbergii*. М.: Деп. в ВИНТИ 13.02.86 № 1090-В86.43. 13 с.
- Рошин А. М. 1987. Диатомовая водоросль с однодомным и двудомным воспроизведением. *Журнал общей биологии*, 48: 771–783.
- Рошин А. М. 1990а. Сочетание однодомности и двудомности у диатомовой водоросли *Nitzschia lanceolata* W. Sm. *Журнал общей биологии*, 51: 699–708.
- Рошин А. М. 1990б. *Жизненные циклы диатомовой водоросли Melosira moniliformis var. moniliformis в сравнении с другими центрическими видами*. Киев: Деп. в ВИНТИ №2635-В90. 17 с.
- Рошин А. М. 1994а. Двудомное воспроизведение *Achnanthes longipes* Ag. (Bacillariophyta). *Альгология*, 4: 22–29.
- Рошин А. М. 1994б. *Жизненные циклы диатомовых водорослей*. Киев: Наукова думка. 171 с.
- Рошин А. М., Чепурнов В. А. 1993. Образование аукоспор в клоновой культуре *Achnanthes brevipes* Ag. var. *intermedia* (Kütz.) Cl. (Bacillariophyta). *Альгология*, 3: 19–22.
- Рошин А. М., Чепурнов В. А. 1994. Аллогамный половой процесс и гаплоидный партеногенез у двудомной водоросли *Licmophora ehrenbergii* (Kütz.) Grun. (Bacillariophyta). *Альгология*, 4: 3–10.
- Скабичевский А. П. 1929. К биологии *Melosira baicalensis* (C. Meyer) Wisl. *Русский гидробиологический журнал*, 8: 93–114.
- Скабичевский А. П. 1983. Новый вид диатомовой водоросли *Didymosphenia lineata* (Bacillariophyta) и ее изменчивость. *Ботанический журнал*, 68: 1254–1260.
- Чепурнов В. А. 1993. Половой процесс у двудомной водоросли *Haslea subagnita* (Pr.-Lavr.) Makar. et Kar. (Bacillariophyta). *Альгология*, 3: 37–40.
- Чепурнов В. А. 1997. Половой процесс и формирование аукоспор у диатомовых водорослей (Bacillariophyta). В кн.: Н. А. Давидович, В. А. Емельянов (ред.). *Труды Карадагского филиала Института биологии южных морей им. А. О. Ковалевского НАН Украины, 1994 г.* Севастополь: НПЦ "ЭКОСИ-гидрофизика". С. 53–62.

- Amato A., Kooistra W. H. C. F., Levialedi Ghiron J. H., Mann D. G., Pröschold T., Montresor M. 2007. Reproductive isolation among sympatric cryptic species in marine diatoms. *Protist*, 158: 193–207.
- Amato A., Montresor M. 2008. Morphology phylogeny and sexual cycle of *Pseudo-nitzschia mannii* sp. nov. (Bacillariophyceae), a pseudo-cryptic species within the *P. pseudodelicatissima* complex. *Phycologia*, 47: 487–497.
- Amato A., Orsini L., D'Alelio D., Montresor M. 2005. Life cycle size reduction patterns and ultrastructure of the pennate planktonic diatom *Pseudo-nitzschia delicatissima* (Bacillariophyceae). *Journal of Phycology*, 41: 542–556.
- Armbrust E. V. 1999. Identification of a new gene family expressed during the onset of sexual reproduction in the centric diatom *Thalassiosira weissflogii*. *Applied and Environmental Microbiology*, 65: 3121–3128.
- Assmy P., Henjes J., Smetacek V., Montresor M. 2006. Auxospore formation by the silica-sinking oceanic diatom *Fragilariopsis kerguelensis* (Bacillariophyceae). *Journal of Phycology*, 42: 1002–1006.
- Assmy P., Hernández-Becerril D. U., Montresor M. 2008. Morphological variability and life cycle traits of the type species of the diatom genus *Chaetoceros* *C. dictyota*. *Journal of Phycology*, 44: 152–163.
- Bachmann H. 1903. *Cyclotella bodanica* var. *lemanica* O. Müller im Vierwaldstättersee und ihre Auxosporenbildung. *Jahrbücher für Wissenschaftliche Botanik*, 39: 106–133.
- Barron J., Larsen B., Baldauf J. G., Alibert C., Berkowitz S. P., Caulet J.-P., Chambers S., Cooper A., Cranston R., Dorn W., Ehrmann W., Fox R., Fryxell G., Hambrey M., Huber B., Jenkins C., Kang S.-H., Keating B., Mehl K., Noh I., Oilier G., Pittenger A., Sakai H., Schroder C., Solheim A., Stockwell D., Thierstein H., Tocher B., Turner B., Wei W. 1989. *Proceedings of the Ocean Drilling Program. Initial Reports 119*. College Station Texas. 942 p.
- Belt S. T., Massé G., Allard W. G., Robert J.-M., Rowland S. J. 2002. Effects of auxosporulation on distributions of C25 and C30 isoprenoid alkenes in *Rhizosolenia setigera*. *Phytochemistry*, 59: 141–148.
- Bondoc K. G. V., Lembke C., Vyverman W., Pohnert G. 2016. Searching for a mate: pheromone-directed movement of the benthic diatom *Seminavis robusta*. *Microbial Ecology*, 72: 287–294.
- Bruckmayer-Berkenbusch H. 1954. Die Beeinflussung der Auxosporenbildung von *Melosira nummuloides* durch Aussenfaktoren. *Archiv für Protistenkunde*, 100: 183–211.
- Buffham T. H. 1885. Newly-observed phenomena in the conjugation of the diatom *Rhabdonema arcuatum*. *The Journal of the Quekett Microscopical Club*, II: 31–137.
- Carter H. J. 1856a. On the conjugation of *Cocconeis Cymbella* and *Amphora*. *The Annals and magazine of natural history; zoology, botany, and geology*, 17: 1–9.
- Carter H. J. 1856b. Conjugations of *Navicula serians* *N. rhombooides* and *Pinnularia gibba*. *The Annals and magazine of natural history; zoology, botany, and geology*, 15: 161175.
- Chepurnov V. A., Chaerle P., Vanhoutte K., Mann D. G. 2012. How to breed diatoms: Examination of two species with contrasting reproductive biology. In: Gordon R., Seckbach J. (eds.). *The Science of Algal Fuels: Phycology Geology Biophotonics Genomics and Nanotechnology*. Dordrecht: Springer. P. 325–340.
- Chepurnov V. A., Mann D. G. 1997. Variation in the sexual behaviour of natural clones of *Achnanthes longipes* (Bacillariophyta). *European Journal of Phycology*, 32: 147–154.
- Chepurnov V. A., Mann D. G. 1999. Variation in the sexual behaviour of *Achnanthes longipes* (Bacillariophyta). II. Inbred monoecious lineages. *European Journal of Phycology*, 34: 1–11.
- Chepurnov V. A., Mann D. G. 2000. Variation in the sexual behaviour of *Achnanthes longipes* (Bacillariophyta). III. Progeny of crosses between monoecious and unisexual clones. *European Journal of Phycology*, 35: 213–223.

- Chepurnov V. A., Mann D. G. 2004. Auxosporulation of *Licmophora communis* (Bacillariophyta) and a review of mating systems and sexual reproduction in araphid pennate diatoms. *Phycological Research*, 52: 1–12.
- Chepurnov V. A., Mann D. G., Sabbe K., Vannerum K., Casteleyn G., Verleyen E., Peperzak L., Vyverman W. 2005. Sexual reproduction mating system chloroplast dynamics and abrupt cell size reduction in *Pseudo-nitzschia pungens* from the North sea (Bacillariophyta). *European Journal of Phycology*, 40: 379–395.
- Chepurnov V. A., Mann D. G., Sabbe K., Vyverman W. 2004. Experimental studies on sexual reproduction in diatoms. *International Review of Cytology*, 237: 91–154.
- Chepurnov V. A., Mann D. G., von Dassow P., Armbrust E. V., Sabbe K., Dasseville R., Vyverman W. 2006. Oogamous reproduction with two-step auxosporulation in the centric diatom *Thalassiosira punctigera* (Bacillariophyta). *Journal of Phycology*, 42: 845–858.
- Chepurnov V. A., Mann D. G., Vyverman W., Sabbe K., Danielidis D. B. 2002. Sexual reproduction mating system and protoplast dynamics of *Seminavis* (Bacillariophyceae). *Journal of Phycology*, 38: 1004–1019.
- Chepurnov V. A., Roschin A. M. 1995. Inbreeding influence on sexual reproduction of *Achnanthes longipes* Ag. (Bacillariophyta). *Diatom Research*, 10: 21–29.
- Cholnoky B. J., von 1927. Über die Auxosporenbildung von *Rhoicosphenia curvata* (Ktz.) Grunow. *Archiv für Protistenkunde*, 60: 8–33.
- Cholnoky B. J., von 1928. Über die Auxosporenbildung der *Anomoeoneis sculpta* E. Cl. *Archiv für Protistenkunde*, 63: 23–57.
- Cholnoky B. J., von 1933. Die Kernteilung von *Melosira arenaria* nebst einigen Bemerkungen über ihre Auxosporenbildung. *Zeitschrift für Zellforschung und Mikroskopische Anatomie*, 19: 698–719.
- Cleve-Euler A. 1951. Die Diatomeen von Schweden und Finnland. *Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar, Fjärde Serien*, 2: 1–163.
- Cox E. J. 1985. Auxosporulation by a naviculoid diatom and the taxonomic implications. *British Phycological Journal*, 20: 169–179.
- Crawford R. M. 1974. The auxospore wall of the marine diatom *Melosira nummuloides* (Dillw.) C. Ag. and related species. *British Phycological Journal*, 9: 9–20.
- Crawford R. M. 1975. The frustule of the initial cells of some species of the diatom genus *Melosira* C. Agardh. *Nova Hedwigia*, 53: 37–55.
- Crawford R. M. 1995. The role of sex in the sedimentation of a marine diatom bloom. *Limnology and Oceanography*, 40: 200–204.
- Cupp E. E. 1943. *Marine plankton diatoms of the west coast of North America*. University of California Press Berkeley. 237 p.
- D'Alelio D., Amato A., Luedeking A., Montresor M. 2009. Sexual and vegetative phases in the planktonic diatom *Pseudo-nitzschia multistriata*. *Harmful Algae*, 8: 225–232.
- Dassow P. von; Chepurnov V. A., Armbrust E. V. 2006. Relationships between growth rate cell size and induction of spermatogenesis in the centric diatom *Thalassiosira weissflogii* (Bacillariophyta). *Journal of Phycology*, 42: 887–899.
- Davidovich N. A. 2001. Sexual reproduction of *Berkeleya micans* (Lyngb.) Grun. (Bacillariophyta). *International Journal on Algae*, 3: 1–12.
- Davidovich N. A. 2002. Sexual heterogeneity of the clones of *Nitzschia longissima* (Breb.) Ralfs (Bacillariophyta). *International Journal on Algae*, 4: 104–116.
- Davidovich N. A. 2010. Tendencies in development of reproductive biology in diatomic algae. *International Journal on Algae*, 12: 5–18.
- Davidovich N. A., Bates S. S. 1998. Sexual reproduction in the pennate diatoms *Pseudo-nitzschia multiseriis* and *P. pseudodelicatissima* (Bacillariophyceae). *Journal of Phycology*, 34: 126–137.

- Davidovich N. A., Davidovich O. I. 2010. Sexual reproduction and mating system of *Tabularia tabulata* (C. Agardh) Snoeijs (Bacillariophyta). *Algologia*, 20: 385–405.
- Davidovich N. A., Davidovich O. I., Podunai Yu. A., Shorenko K. I., Kulikovskiy M. S. 2015. Reproductive properties of diatoms significant for their cultivation and biotechnology. *Russian Journal of Plant Physiology*, 62: 153–160.
- Davidovich N. A., Davidovich O. I., Podunay Y. A., Gastineau R., Kaczmarek I., Pouličková A., Witkowski A. 2017. *Ardissonaea crystallina* has a type of sexual reproduction that is unusual for centric diatoms. *Scientific Reports*, 7 (14670): 1–16.
- Davidovich N. A., Davidovich O. I., Witkowski A., Li C., Dąbek P., Mann D. G., Zgłobicka I., Kurzydłowski K. J., Gusev E., Górecka E., Krzywda M. 2017. Sexual reproduction in *Schizostauron* (Bacillariophyta) and a preliminary phylogeny of the genus. *Phycologia*, 56: 77–93.
- Davidovich N. A., Gastineau R., Gaudin P., Davidovich O. I., Mouget J.-L. 2012a. Sexual reproduction in the newly-described blue diatom *Haslea karadagensis*. *Fottea, Olomouc*, 12: 219–229.
- Davidovich N. A., Kaczmarek I., Ehrman J. M. 2006. The sexual structure of a natural population of the diatom *Nitzschia longissima* (Bréb.) Ralfs. In: Witkowski A. (ed.). *Proceedings of the 18th International Diatom Symposium*. Bristol: Biopress Limited. P. 27–40.
- Davidovich N. A., Kaczmarek I., Ehrman J. M. 2010. Heterothallic and homothallic sexual reproduction in *Tabularia fasciculata* (Bacillariophyta). *Fottea*, 10: 251–266.
- Davidovich N. A., Kaczmarek I., Karpov S. A., Davidovich O. I., MacGillivray M. L., Mather L. 2012b. Mechanism of male gamete motility in araphid pennate diatoms from the genus *Tabularia* (Bacillariophyta). *Protist*, 163: 480–494.
- Davidovich N. A., Mouget J.-L., Gaudin P. 2009. Heterothallism in the pennate diatom *Haslea ostrearia* (Bacillariophyta). *European Journal of Phycology*, 44: 251–261.
- Davidovich O. I., Davidovich N. A., Gastineau R., Witkowski A. 2019. Sexual reproduction of the Black Sea diatom *Climaconeis scalaris* (Brébisson) E. J. Cox. *Moscow University Biological Sciences Bulletin*, 74: 200–206.
- Drebes G. 1966. On the life history of the marine plankton diatom *Stephanopyxis palmeriana*. *Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, 13: 101–114.
- Drebes G. 1967. *Bacteriastrum solitarium* Mangin a stage in the life history of the centric diatom *Bacteriastrum hyalinum*. *Marine Biology*, 1: 40–42.
- Drebes G. 1968. Subdiozie bei der zentrischen Diatomee *Coscinodiscus granii*. *Naturwissenschaften*, 55: 236.
- Drebes G. 1969. *Stephanopyxis turris* (Centrales) Geschlechtliche Fortpflanzung Differenzierung der Oogonien Auxosporenbildung. In: Wolf G. (ed.) *Encyclopaedia cinematographica*. Göttingen: Institut für den Wissenschaftlichen Film. P. 1–10.
- Drebes G. 1972. The life history of the centric diatom *Bacteriastrum hyalinum* Mangin. *Nova Hedwigia*, 39: 95–110.
- Drebes G. 1974. *Marines Phytoplankton-Eine Auswahl der Helgoländer Planktonalgen (Diatomeen Peridineen)*. Stuttgart: Theime. 186 p.
- Drebes G. 1977. Sexuality. In: Werner D. (ed.). *The biology of diatoms. Vol. 13*. Oxford: Blackwell Scientific Publications. P. 250–283.
- Drebes G. 1979. Oogame Auxosporenbildung bei *Thalassiosira eccentrica*. *Jahresbericht – Biologische Anstalt Helgoland*, 15: 15–17.
- Edlund M. B., Bixby R. J. 2001. Intra- and inter-specific differences in gametangial and initial cell size in diatoms. In: Economou-Amilli A. (ed.). *Proceedings of the 16th International Diatom Symposium*. Athens: University of Athens Press. P. 169–190.
- Edlund M. B., Spaulding S. A. 2006. Initial observations on uniparental auxosporulation in *Muelleria* (Frenguelli) Frenguelli and *Scoliopleura* Grunov (Bacillariophyceae). In:

- N. Ognjanova-Rumenova, K. Manoylov (eds.). *Fossil and recent phyiological studies*. Sofia-Moscow: PENSOFT Publishers. P. 211–223.
- Erdlund M. B., Stoermer E. F. 1991. Sexual reproduction in *Stephanodiscus niagarae* (Bacillariophyta). *Journal of Phycology*, 27: 780–793.
- Erdlund M. B., Stoermer E. F. 1997. Ecological evolutionary and systematic significance of diatom life histories. *Journal of Phycology*, 33: 897–918.
- Ehrlich A., Crawford R. M., Round F. E. 1982. A study of the diatom *Cerataulus laevis* – the structure of the auxospore and the initial cell. *British Phycological Journal*, 17: 205–214.
- Erben K. 1959. Untersuchungen über Auxosporenentwicklung und Meioseauslösung an *Melosira nummuloides* (Dillw.) C. A. Agardh. *Archiv für Protistenkunde*, 104: 165–210.
- Findlay I. W. O. 1969. Cell size and spore formation in a clone of a centric diatom *Coscinodiscus pavillardii* Forti. *Phykos*, 8: 31–41.
- French F. W., Hargraves P. E. 1985. Spore formation in the life cycles of the diatoms *Chaetoceros diadema* and *Leptocylindrus danicus*. *Journal of Phycology*, 2: 477–483.
- Fritsch F. E. 1935. *The Structure and Reproduction of the Algae. Vol. I. Introduction, Chlorophyceae, Xanthophyceae, Chrysophyceae, Bacillariophyceae, Cryptophyceae, Dinophyceae, Chloromonadineae, Euglenineae, Colourless Flagellata*. London: Cambridge University Press. 791 p.
- Fryxell G. A., Garza S. A., Roelke D. L. 1991. Auxospore formation in an antarctic clone of *Nitzschia subcurvata* Hasle. *Diatom Research*, 6: 235–245.
- Fuchs N., Scalco E., Kooistra W. H. C. F., Assmy F., Montresor M. 2013. Genetic characterization and life cycle of the diatom *Fragilariopsis kerguelensis*. *European Journal of Phycology*, 48: 411–426.
- Furnas M. J. 1985. Diel synchronization of sperm formation in diatom *Chaetoceros curvisetum* Cleve. *Journal of Phycology*, 21: 667–671.
- Gastineau R., Davidovich N. A., Hallegraeff G. M., Prober I., Mouget J.-L. 2014. Reproduction in Microalgae. In: Ramawat K. G., Mérillon J. M., Shivanna K. R. (eds.). *Reproductive Biology of Plants*. Boca Raton: CRC Press Taylor Francis Group. P. 1–28.
- Gastineau R., Hansen G., Davidovich N. A., Davidovich O., Bardeau J.-F., Kaczmarek I., Ehrman J. M., Leignel V., Hardivillier Y., Jacqueline B., Poulin M., Morancais M., Fleurence J., Mouget J.-L. 2016. A new blue-pigmented hasleoid diatom *Haslea provincialis* from the Mediterranean Sea. *European Journal of Phycology*, 51: 156–170.
- Gastineau R., Hansen G., Poulin M., Lemieux C., Turmel M., Bardeau J.-F., Leignel V., Hardivillier Y., Morancais M., Fleurence J., Gaudin P., Meleder V., Cox E., Davidovich N. A., Davidovich O., Witkowski A., Kaczmarek I., Ehrman J. M., Onis E. S., Quintana A. M., Mucko M., Mordret S., Sarno D., Jacqueline B., Falaise C., Seveno J., Lindquist N., Kemp P. S. Jr, Eker-Develi E., Konucu M., Mouget J.-L. 2021. *Haslea silbo* a novel cosmopolitan species of blue diatoms. *Biology*. 10 328 <https://doi.org/10.3390/biology10040328>.
- Geitler L. 1927. Reduktionsteilung Kopulation und Parthenogenese bei *Cocconeis placentula*. *Biologisches Zentralblatt*, 47: 307–318.
- Geitler L. 1932. Der Formwechsel der pennaten Diatomeen (Kieselalgen). *Archiv für Protistenkunde*, 78: 1–226.
- Geitler L. 1939a. Die Auxosporenbildung von *Synedra ulna*. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*, 57: 432–436.
- Geitler L. 1939b. Gameten- und Auxosporenbildung von *Synedra ulna* im Vergleich mit anderen pennaten Diatomeen. *Planta Archiv für wissenschaftliche Botanik*, 30: 551–566.
- Geitler L. 1940. Die Auxosporenbildung von *Meridion circulare*. *Archiv für Protistenkunde*, 93: 288–294.
- Geitler L. 1948. Zur Kenntnis der Rassenbildung und des Kopulationsverhaltens der Diatomee *Cocconeis placentula* und ihres Epiphytismus. *Botaniska Notiser*, 48: 84–92.

- Geitler L. 1949. Beiträge zur Kenntnis der Auxosporenbildung pennater Diatomeen. *Österreichische Botanische Zeitschrift*, 96: 467–472.
- Geitler L. 1951a. Kopulation und Formwechsel von *Eunotia arcus*. *Österreichische Botanische Zeitschrift*, 98: 292–337.
- Geitler L. 1951b. Prägame Plasmadifferenzierung und Kopulation von *Eunotia flexuosa*. *Österreichische Botanische Zeitschrift*, 98: 395–402.
- Geitler L. 1952a. Oogamie Mitose Meiose und metagame Teilung bei der zentrischen Diatomee *Cyclotella*. *Österreichische Botanische Zeitschrift*, 99: 506–520.
- Geitler L. 1952b. Untersuchungen über Kopulation und Auxosporenbildung pennaten Diatomeen I. Automixis bei *Gomphonema constrictum* var. *capitata*. *Österreichische Botanische Zeitschrift*, 99: 376–384.
- Geitler L. 1952c. Untersuchungen über Kopulation und Auxosporenbildung pennaten Diatomeen II. Wander- und Ruhegameten bei *Amphipleura pellucida*. *Österreichische Botanische Zeitschrift*, 99: 385–395.
- Geitler L. 1952d. Untersuchungen über Kopulation und Auxosporenbildung pennaten Diatomeen III. Gleichartigkeit der Gonenkerne und Verhalten des Heterochromatins bei *Navicula radiosa*. *Österreichische Botanische Zeitschrift*, 99: 469–482.
- Geitler L. 1952e. Untersuchungen über Kopulation und Auxosporenbildung pennaten Diatomeen IV. Vierkernige Zygoten bei *Navicula cryptocephala* var. *veneta*; V. Allogamie bei *Synedra rumpens* var. *fragilarioides*. *Österreichische Botanische Zeitschrift*, 99: 598–605.
- Geitler L. 1953. Allogamie und Autogamie bei der Diatomee *Denticula tenuis* und die Geschlechtsbestimmung der Diatomeen. *Österreichische Botanische Zeitschrift*, 100: 331–352.
- Geitler L. 1954. Paarbildung und Gametenfusion bei *Anomoeoneis exilis* und einigen anderen pennaten Diatomeen. *Österreichische Botanische Zeitschrift*, 101: 441–452.
- Geitler L. 1958a. Notizen über Rassenbildung Fortpflanzung Formwechsel und morphologische Eigentümlichkeiten bei pennaten Diatomeen. *Österreichische Botanische Zeitschrift*, 105: 408–442.
- Geitler L. 1958b. Selective Paarung und Gegenseitige Beeinflussung der Kopulationspartner bei der Diatomee *Cocconeis*. *Planta*, 51: 584–599.
- Geitler L. 1960. Obligate pädogamy Automixis bei einer Rasse von *Gomphonema angustatum*. *Österreichische Botanische Zeitschrift*, 107: 275–280.
- Geitler L. 1963. Die Auxosporenbildung von *Surirella ovata* und die Lagebeziehungen von Mutterzellen und Erstlingzellen bei Diatomeen. *Österreichische Botanische Zeitschrift*, 110: 44–52.
- Geitler L. 1969. Die Auxosporenbildung von *Nitzschia amphibia*. *Österreichische Botanische Zeitschrift*, 117: 404–410.
- Geitler L. 1973a. Auxosporenbildung und Systematik bei pennaten Diatomeen und die Cytologie von *Cocconeis*-Sippen. *Österreichische Botanische Zeitschrift*, 122: 299–321.
- Geitler L. 1973b. Zur Lebensgeschichte und Morphologie pennater Diatomeen. I. Allogamie bei *Gomphonema constrictum* var. *capitatum* (Ehr.) Cleve. *Österreichische Botanische Zeitschrift*, 122: 35–49.
- Geitler L. 1975. Formwechsel sippenspezifischer Paarungsmodus und Systematik bei einigen pennaten Diatomeen. *Plant Systematics and Evolution*, 124: 7–30.
- Geitler L. 1977a. Entwicklungsgeschichtliche Eigentümlichkeiten einiger *Achnanthes*-Arten (Diatomeae). *Plant Systematics and Evolution*, 126: 377–392.
- Geitler L. 1977b. Zur Entwicklungsgeschichte der Epithemiaceen *Epithemia Rhopalodia* und *Denticula* (Diatomophyceae) und ihre vermutlich symbiotischen Sphäroidkörper. *Plant Systematics and Evolution*, 128: 259–275.
- Geitler L. 1979. Zur Lebensgeschichte der Diatomee *Achnanthes linearis* und Bemerkungen über andere *Achnanthes*-Arten. *Plant Systematics and Evolution*, 132: 231–238.

- Geitler L. 1980. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und Taxonomie einiger *Achnanthes*-Arten Subgenus *Microneis* (Bacillariophyceae). *Plant Systematics and Evolution*, 134: 1–10.
- Geitler L., Mack B. 1953. Die Achsenlagen der Auxosporen und Erstlingszellen bei der Diatomee *Cymbella*. *Österreichische Botanische Zeitschrift*, 100: 321–332.
- Gibson C. E., Fitzsimons A. G. 1990. Introduction of the resting phase in the planktonic diatom *Aulacoseira subarctica* in very low light. *British Phycological Journal*, 25: 329–334.
- Godhe A., Kremp A., Montresor M. 2014. Genetic and microscopic evidence for sexual reproduction in the centric diatom *Skeletonema marinoi*. *Protist*, 165: 401–416.
- Górecka E., Dąbek P., Davidovich N., Davidovich O., Tremblay R., Belzile C., Gastineau R., Witkowski A. 2022. Life history of the diatom *Schizostauron trachyderma*: Cell size and lipid accumulation. *Frontiers in Marine Science*, 8: 793665. doi: 10.3389/fmars.2021.793665.
- Gran H. H. 1902. Das Plankton des Norwegischen Nordmeeres von biologischen und hydrographischen Gesichtspunkten behandelt. *Report on Norwegian Fishery and Marine Investigations*, 2: 1–222.
- Gran H. H., Angst E. C. 1931. Plankton diatoms of Puget Sound. *Publications Puget Sound Biological Station*, 7: 417–519.
- Gross F. 1937. The life history of some marine plankton diatoms. *Philosophical Transactions of the Royal Society, London, series B*, 228: 1–47.
- Gross F. 1939. The development of isolated resting spores into auxospores in *Ditylum brightwellii* (West) Grunow. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 24: 375–380.
- Hargraves P. E. 1990. Studies on marine planktonic diatoms. V. Morphology and distribution of *Leptocylindrus minimus* Gran. *Nova Hedwigia*, 100: 47–60.
- Hasle G. R., von Stosch H. A., Syvertsen E. E. 1983. Cymatosiraceae a new diatom family. *Bacillaria*, 6: 9–156.
- Heath I. B., Darley W. M. 1972. Observations on the ultrastructure of the male gametes of *Biddulphia levis* Ehr. *Journal of Phycology*, 8: 51–59.
- Hegde S., Narale D. D., Anil A. C. 2011. Sexual reproduction in *Odontella regia* (Schultze) Simonsen 1974 (Bacillariophyta). *Current Science*, 101: 222–225.
- Hiltz M., Bates S. S., Kaczmarska I. 2000. Effect of light:dark cycles and cell apical length on the sexual reproduction of the pennate diatom *Pseudo-nitzschia multiseriis* (Bacillariophyceae) in culture. *Phycologia*, 39: 59–66.
- Hoban M. A. 2008. Biddulphioid diatoms III: Morphology and taxonomy of *Odontella aurita* and *Odontella longicruris* (Bacillariophyta Bacillariophytina Mediophyceae) with comments on the sexual reproduction of the latter. *Nova Hedwigia*, 133: 47–65.
- Holmes R. W. 1966. Short-term temperature and light conditions associated with auxospore formation in the marine centric diatom *Coscinodiscus concinnus* W. Smith. *Nature*, 209: 217–218.
- Holmes R. W. 1967. Auxospore formation in two marine clones of the diatom genus *Coscinodiscus*. *American Journal of Botany*, 54: 163–168.
- Holt M. G., Smayda T. J. 1974. The effect of daylength and light intensity on the growth rate of the marine diatom *Detonula confervacea* (Cleve) Gran. *Journal of Phycology*, 10: 231–237.
- Holtermann K. E., Bates S. S., Trainer V. L., Odell A., Armbrus E. V. 2010. Mass sexual reproduction in the toxigenic diatoms *Pseudo-nitzschia australis* and *P. pungens* (Bacillariophyceae) on the Washington Coast USA. *Journal of Phycology*, 46: 41–51.
- Hoops H. J., Floyd G. L. 1979. Ultrastructure of the centric diatom *Cyclotella meneghiniana*: Vegetative cell and auxospore development. *Phycologia*, 18: 424–435.
- Hoppenrath M., Elbrächter M., Drebes G. 2009. *Marine phytoplankton: Selected microphytoplankton species from the North Sea around Helgoland and Sylt*. Stuttgart: Schweizerbart Science Publishers. 264 p.

- Horner R. A. 2002. *A taxonomic guide to some common marine phytoplankton*. Bristol: Biopress Ltd. 195 p.
- Hotker J. 1928. Die Teilung Mikrosporen- und Auxosporenbildung von *Coscinodiscus bicornucis*. *Annales de protistologie, Paris*, 1: 167–194.
- Hustedt F. 1923. Zur Morphologie und Auxosporenbildung von *Melosira jürgensi* Ag. und *M. arenaria* Moore. *Archiv für Hydrobiologie*, 14: 720–725.
- Idei M. 1993. *Eunotia tropica* Hustedt. In: Hori T. (ed.). *An Illustrated Atlas of the Life History of Algae. Vol. 3. Unicellular and Flagellated Algae*. Tokyo: Uchida Rokakuho. P. 258–259. (In Japanese)
- Idei M., Chihara M. 1992. Successive observations on the fertilization of a centric diatom *Melosira moniliformis* var. *octagona*. *The Botanical Magazine, Tokyo*, 105: 649–658.
- Idei M., Nagumo T. 2004a. Auxospore structure of the marine diatom genus *Lampriscus* with triangular / quadrangular forms. In: Poulin M. (ed.). *Proceedings of the 17th international diatom symposium. Ottawa: International Society for Diatom Research*. P. 55.
- Idei M., Nagumo T. 2004b. Auxospore structure of a triangular diatom *Trigonium formosum*. In: Grachev M. A., Likhoshvaj E. V. (eds.). *International Symposium: The Living Diatom Cell: 100 Years A. P. Skabichevsky Memorial*. Irkutsk: Izdatel'stvo Instituta geografii. P. 166.
- Idei M., Osada K., Sato S., Toyoda K., Nagumo T., Mann D. G. 2012. Gametogenesis and auxospore development in *Actinocyclus* (Bacillariophyta). *PLoS One*, 7(8): e41890.
- Idei M., Sato S., Watanabe T., Nagumo T., Mann D. G. 2013. Sexual reproduction and auxospore structure in *Diploneis papula* (Bacillariophyta). *Phycologia*, 52: 295–308.
- Idei M., Sato S., Nagasato C., Motomura T., Toyoda K., Nagumo T., Mann D. G. 2015. Spermatogenesis and auxospore structure in the multipolar centric diatom *Hydrosera*. *Journal of Phycology*, 51: 144–158.
- Idei M., Sato S., Nagasato C., Motomura T., Toyoda K., Nagumo T., Mann D. G. 2015. Spermatogenesis and auxospore structure in the multipolar centric diatom *Hydrosera*. *Journal of Phycology*, 51: 144–158.
- Ikari J., 1921. On the formation of auxospores and resting spores of *Chaetoceros teres* Cleve. *The Botanical Magazine, Tokyo*, 35: 222–227.
- Ishii O., Idei M., Suzuki H., Tanaka J. 2012. Sexual reproduction and fine structure of auxospore in *Caloneis linearis* (Bacillariophyceae). *Japanese Journal of Botany*, 87: 96–107.
- Iyengar M. O. P., Subrahmanyam R. 1944. On reduction division and auxospore formation in *Cyclotella meneghiniana* Kütz. *The Journal of the Indian Botanical Society*, 23: 125–154.
- Jensen K. G., Moestrup Ø., Schmid A.-M. M. 2003. Ultrastructure of the male gametes from two centric diatoms *Chaetoceros lacinosus* and *Coscinodiscus wailesii* (Bacillariophyceae). *Phycologia*, 42: 98–105.
- Jewson D. H. 1992a. Life cycle of *Stephanodiscus* sp. (Bacillariophyta). *Journal of Phycology*, 28: 856–866.
- Jewson D. H. 1992b. Size reduction reproductive strategy and the life cycle of a centric diatom. *Philosophical Transactions of the Royal Society, London, series B*, 336: 191–213.
- Jewson D. H., Khondker M., Rahman M. H., Lowry S. 1993. Auxosporulation of the freshwater diatom *Aulacoseira herzogii* in Lake Banani Bangladesh. *Diatom Research*, 8: 403–418.
- Jewson D. H., Lowry S. 1993. *Cymbellonitzschia diluviana* Hustedt (Bacillariophyceae). habitat and auxosporulation. *Hydrobiologia*, 269/270: 87–96.
- Jones H. M., Simpson G. E., Stickle A. J., Mann D. G. 2005. Life history and systematics of *Petroneis* (Bacillariophyta) with special reference to British waters. *European Journal of Phycology*, 40: 61–87.
- Junmin L., Shide W. 1994. Production of gametes and auxospores in the centric diatom *Lauderia borealis* Gran. *Oceanologia Et Limnologia Sinica*, 25: 601–605.

- Kaczmarska I., Bates S. S., Ehrman J. M., Léger C. 2000. Fine structure of the gamete auxospore and initial cell in the pennate diatom *Pseudo-nitzschia multiseriata* (H.) Hasle. *Nova Hedwigia*, 71: 337–351.
- Kaczmarska I., Davidovich N. A., Ehrman J. M. 2007. Sex cells and reproduction in the diatom *Nitzschia longissima* (Bacillariophyta). Discovery of siliceous scales in gamete cell walls and novel elements of the perizonium. *Phycologia*, 46: 726–737.
- Kaczmarska I., Ehrman J. M. 2015. Auxosporulation in *Paralia guyana* MacGillivray (Bacillariophyta) and possible new insights into the habit of the earliest diatoms. *PLoS One*, 10(10): e0141150.
- Kaczmarska I., Ehrman J. M., Davidovich N. A., Davidovich O. I., Podunay Y. A. 2018. Structure and development of the auxospore in *Ardissonea crystallina* (C. Agardh) Grunow demonstrates another way for a centric to look like a pennate. *Protist*, 169: 466–483.
- Kaczmarska I., Gray B. S. Jr., Ehrman J. M., Thaler M. 2017. Sexual reproduction in plagiogrammecean diatoms: First insights into the early pennates. *PLoS One*, 12(8): e0181413.
- Kaczmarska I., Pouličková A., Sato S., Edlund M. B., Idei M., Watanabe T., Mann D. G. 2013. Proposals for a terminology for diatom sexual reproduction auxospores and resting stages. *Diatom Research*, 28: 263–294.
- Kaczmarska I., Samanta B., Ehrman J. M., Porcher E. M. A. 2019. Auxosporulation in *Chaetoceros acadianus* sp. nov. (Bacillariophyceae) a new member of the section Compressa. *European Journal of Phycology*, 54: 206–221.
- Kamakura S., Mann D. G., Nakamura N., Sato S. 2021. Inheritance of spheroid body and plastid in the raphid diatom *Epithemia* (Bacillariophyta) during sexual reproduction. *Phycologia*, 60: 265–273.
- Karsten G., von 1912. Über die Reduktionsteilung bei der Auxosporenbildung von *Surirella saxonica*. *Zeitschrift für Botanik*, 4: 417–426.
- Karsten G., von 1897. Untersuchungen über Diatomeen. II. *Flora*, 83: 33–53.
- Karsten G., von 1899. *Die Diatomeen der Kieler Bucht. Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen (Kiel) Neue Folge*, 4: 17–207.
- Karsten G., von 1900. Die Auxosporenbildung der Gattungen *Cocconeis Surirella* und *Cymatopleura*. *Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung*, 87: 253–283.
- Karsten G., von 1928. Abteilung Bacillariophyta (Diatomeae). In: Engler A., Prantl K. (eds.). *Die natürlichen Pflanzenfamilien Zweite Diatomeae (Bacillariophyta)*. Leipzig: Wilhelm Engelmann. P. 105–345.
- Kim J. H., Ajani P., Murray S. A., Kim J.-H., Lim H. C., Teng S. T., Lim P. T., Han M.-S., Park B. S. 2020. Sexual reproduction and genetic polymorphism within the cosmopolitan marine diatom *Pseudo-nitzschia pungens*. *Scientific Reports*, 10: 10653.
- Klebahn H. 1896. Beiträge zur Kenntniss der Auxosporenbildung. I. *Rhopalodia gibba* (Ehrenb.) O. Müller. *Jahrbücher für Wissenschaftliche Botanik*, 29: 595–654.
- Kobayashi A., Tanaka J., Osada K., Nagumo T. 2001. An auxospore of *Arachnoidiscus ornatus*. In: Economou-Amilli A. (ed.). *Proceedings of the 16th International Diatom Symposium*. Athens: University of Athens Press. P. 197–204.
- Koester J. A., Brawley S. H., Karp-Boss L., Mann D. G. 2007. Sexual reproduction in the marine centric diatom *Ditylum brightwellii* (Bacillariophyta). *European Journal of Phycology*, 42: 351–366.
- Kumar R. 1978. Auxospore formation in species of the marine diatom *Licmophora* Agardh. *Veröffentlichungen des Instituts für Meeresforschung in Bremerhaven*, 17: 15–20.
- Kurihara M., Takahashi K. 2002. Long-term size variation and life cycle patterns of a predominant diatom *Neodenticula seminae* in the subarctic Pacific and the Bering Sea. *Bulletin of Plankton Society of Japan*, 49: 76–86. (In Japanese).
- Lebour M. V. 1930. *The planktonic diatoms of northern seas*. London: Adlard & Son. 244 p.

- Levaldi Ghiron J. H., Amato A., Montresor M., Kooistra W. H. C. F. 2008. Plastid inheritance in the planktonic raphid pennate diatom *Pseudo-nitzschia delicatissima* (Bacillariophyceae). *Protist*, 159: 91–98.
- Li C.-W., Chiang Y.-M. 1979. A euryhaline and polymorphic new diatom *Proteucylindrus taiwanensis* gen. et sp. nov. *British Phycological Journal*, 14: 377–384.
- Liebisch W. 1928. *Amphitetras antediluviana* Ehrbg., sowie einige Beiträge zum Bau und zur Entwicklung der Diatomeenzelle. *Zeitschrift für Botanik*, 20: 225–271.
- Liebisch W. 1929. Experimentelle und kritische Untersuchungen über die Pektinmembran der Diatomeen unter besonderer Berücksichtigung der Auxosporenbildung und der Kratikularzustände. *Zeitschrift für Botanik*, 22: 1–65.
- Lundholm N., Bates S. S., Baugh K. A., Bill B. D., Connell L. B., Léger C., Trainer V. L. 2012. Cryptic and pseudo-cryptic diversity in diatoms with descriptions of *Pseudo-nitzschia hasleana* sp. nov. and *P. fryxelliana* sp. nov. *Journal of Phycology*, 48: 436–454.
- Magne-Simon M.-F. 1960. Note sur le processus de l'auxosporulation chez une Diatomée marine *Grammatophora marina* (Lyngbye) Kützing. *C. R. Acad. Sci (Paris)*, 251: 3040–3042.
- Magne-Simon M.-F. 1962. L'auxosporulation chez une *Tabellariaceae* marine *Grammatophora marina* (Lyngbye) Kützing. *Cahiers de Biologie Marine*, 3: 79–89.
- Mann D., Poulíčková A., Sato S., Evans M. 2011. Scaly incunabula auxospore development and girdle polymorphism in *Sellaphora marvanii* sp. nov. *Journal of Phycology*, 47: 1368–1378.
- Mann D. G. 1982a. Auxospore formation in *Licmophora* (Bacillariophyta). *Plant Systematics and Evolution*, 139: 289–294.
- Mann D. G. 1982b. Structure life history and systematics of *Rhicosphenia* (Bacillariophyta). II. Auxospore formation and perizonium structure of *Rh. curvata*. *Journal of Phycology*, 18: 264–274.
- Mann D. G. 1984a. Auxospore formation and development in *Neidium* (Bacillariophyta). *British Phycological Journal*, 19: 319–331.
- Mann D. G. 1984b. Structure life history and systematics of *Rhicosphenia* (Bacillariophyta). V. Initial cell and size reduction in *Rh. curvata* and a description of the *Rhicospheniaceae* fam. nov. *Journal of Phycology*, 20: 544–555.
- Mann D. G. 1984c. Observations on copulation in *Navicula pupula* and *Amphora ovalis* in relation to the nature of diatom species. *Annals of Botany*, 54: 429–438.
- Mann D. G. 1986. Methods of sexual reproduction in *Nitzschia*: systematic and evolutionary implications. (Notes for a monograph of the Bacillariaceae 3). *Diatom Research*, 1: 193–203.
- Mann D. G. 1987. Sexual reproduction in *Cymatopleura solea*. *Diatom Research*, 2: 97–112.
- Mann D. G. 1988a. Sexual reproduction and systematics of *Navicula protracta*. *Diatom Research*, 3: 227–236.
- Mann D. G. 1988b. Why didn't Lund see sex in *Asterionella*? A discussion of the diatom life cycle in nature. In: Round F. E. (ed.). *Algae and the Aquatic Environment*. Bristol: Biopress Ltd. P. 384–412.
- Mann D. G. 1989a. On auxospore formation in *Caloneis* and the nature of *Amphiraphia* (Bacillariophyta). *Plant Systematics and Evolution*, 163: 43–52.
- Mann D. G. 1989b. The diatom genus *Sellaphora*: separation from *Navicula*. *British Phycological Journal*, 24: 1–20.
- Mann D. G. 1990. Evidence from sexual reproduction and protoplast structure concerning the relationships of the heterovalvar diatom *Campylopyxis*. In: Ricard M. (ed.). *Ouvrage dédié à la Memoire du Professeur Henry Germain*. Koenigstein: Koeltz Scientific Publications. P. 169–179.
- Mann D. G. 1993. Patterns of sexual reproduction in diatoms. *Hydrobiologia*, 269/270: 11–20.

- Mann D. G. 1994. Auxospore formation reproductive plasticity and cell structure in *Navicula ulvacea* and the resurrection of the genus *Dickieia* (Bacillariophyta). *European Journal of Phycology*, 29: 141–157.
- Mann D. G. 1996. The systematics of *Stauroneis* (Bacillariophyta). sexual reproduction and auxospore development in *S. anceps* var. *siberica*. *Nova Hedwigia*, 112: 307–319.
- Mann D. G. 2011. Size and Sex. In: Seckbach J., Kociolek J. P. (eds.). *The Diatom World. Cellular Origin Life in Extreme Habitats and Astrobiology*. Dordrecht: Springer. 19: 145–166.
- Mann D. G., Chepurnov V. A. 2005. Auxosporulation mating system and reproductive isolation in *Neidium* (Bacillariophyta). *Phycologia*, 44: 335–350.
- Mann D. G., Chepurnov V. A., Droop S. J. M. 1999. Sexuality incompatibility size variation and preferential polyandry in natural populations and clones of *Sellaphora pupula* (Bacillariophyceae). *Journal of Phycology*, 35: 152–170.
- Mann D. G., Chepurnov V. A., Idei M. 2003. Mating system sexual reproduction and auxosporulation in the anomalous raphid diatom *Eunotia* (Bacillariophyta). *Journal of Phycology*, 39: 1067–1084.
- Mann D. G., Crawford R. M., Round F. E. 2017. Bacillariophyta. In: Archibald J. M., Simpson A. G. B., Slamovits C. H. (eds.). *Handbook of the Protists*. Springer International Publishing AG. P. 205–266.
- Mann D. G., Pouličková A. 2009. Incunabula and perizonium of *Neidium*. *Fottea*, 9: 211–222.
- Mann D. G., Pouličková A. 2010. Mating system auxosporulation species taxonomy and evidence for homoploid evolution in *Amphora* (Bacillariophyta). *Phycologia*, 49: 183–201.
- Mann D. G., Pouličková A. 2019. Homothallism morphology and phylogenetic position of a new species of *Sellaphora* (Bacillariophyta) *S. pausariae*. *Plant Ecology and Evolution*, 152: 203–218.
- Mann D. G., Sato S., Rovira L., Trobajo R. 2013. Paedogamy and auxosporulation in *Nitzschia* sect. *Lanceolatae* (Bacillariophyta). *Phycologia*, 52: 204–220.
- Mann D. G., Stickle A. J. 1989. Meiosis nuclear cyclosis and auxospore formation in *Navicula* sensu stricto (Bacillariophyta). *British Phycological Journal*, 24: 167–181.
- Mann D. G., Stickle A. J. 1991. The genus *Craticula*. *Diatom Research*, 6: 79–107.
- Mann D. G., Stickle A. J. 1993. Life history and systematics of *Lyrella*. *Nova Hedwigia*, 106: 43–70.
- Mann D. G., Stickle A. J. 1995. Sexual reproduction and systematics of *Placoneis* (Bacillariophyta). *Phycologia*, 34: 74–86.
- Manton I., von Stosch H. A. 1966. Observations on the fine structure of the male gamete of the marine centric diatom *Lithodesmium undulatum*. *Journal of the Royal Microscopical Society*, 85: 119–134.
- Mather L., Kaczmarska I., Ehrman J.M. 2014. Silicification of auxospores in the araphid diatom *Tabularia fasciculata* (Bacillariophyta). *European Journal of Protistology*, 50: 1–10.
- Mayama S. 1991. *Actinella brasiliensis* Grunow. In: Hori T. (ed.). *An Illustrated Atlas of the Life History of Algae Vol. 3. Unicellular and Flagellated Algae*. Tokyo: Uchida Rokakuho. P. 253. (in Japanese).
- Mayama S. 1992. Morphology of *Eunotia multiplastidica* sp. nov. (Bacillariophyceae) examined throughout the life cycle. *Korean Journal of Phycology*, 7: 45–54.
- Mayama S. 1993. *Eunotia multiplastidica* Mayama. In: Hori T. (ed.). *An Illustrated Atlas of the Life History of Algae Vol. 3. Unicellular and Flagellated Algae*. Tokyo: Uchida Rokakuho. P. 256–257. (in Japanese).
- Medlin L. K., Kaczmarska I. 2004. Evolution of the diatoms: V. Morphological and cytological support for the major clades and a taxonomic revision. *Phycologia*, 43: 245–270.
- Mereschkowsky C. 1903. Les types des auxospores chez les Diatomées et leur évolution. *Annales des Sciences Naturelles, Botanique*, 17: 225–262.

- Meunier A. 1910. *Microplankton des Mers de Barents et de Kara. Duc d'Orléans. Campagne arctique de 1907*. Brussels: Imprimerie scientifique Charles Bulens. 355 p.
- Meyer B., Wulf M., Hekansson H. 2001. Phenotypic variation of life-cycle stages in clones of three similar *Cyclotella* species after induced auxospore production. *Diatom Research*, 16: 343–361.
- Meyer K. 1929. Über die Auxosporenbildung bei *Gomphonema geminatum*. *Archiv für Protistenkunde*, 66: 421–135.
- Migita S. 1967a. Morphological and ecological studies on sexual reproduction of marine centric diatoms. *Information bulletin of planktology*, 14: 13–22. (in Japanese).
- Migita S. 1967b. Sexual reproduction of centric diatom *Skeletonema costatum*. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 33: 392–398.
- Migita S. 1967c. Sexual reproduction of *Melosira moniliformis* Agardh. *Bulletin of the Faculty of Fisheries Hokkaido University*, 23: 123–133 (in Japanese).
- Mills K. E., Kaczmarska I. 2006. Autogamic reproductive behaviour and sex cell structure of *Thalassiosira angulata*. *Botanica Marina*, 49: 417–430.
- Mizuno M. 1994. Sexual reproduction and auxospore formation in *Achnanthes javanica* f. *subconstricta*. *Diatom Research*, 9: 133–141.
- Mizuno M. 1998. Sexual reproduction and auxospore formation of the marine monoraphid diatom *Cocconeis pellucida*. *Diatom Research*, 13: 103–112.
- Mizuno M. 2000. Sexual auxosporulation of the marine diatom *Navicula directa* var. *directa*. *Phycological Research*, 48: 103–106.
- Mizuno M. 2006. Evolution of meiotic patterns of oogenesis and spermatogenesis in centric diatoms. *Phycological Research*, 54: 57–64.
- Mizuno M., Okuda K. 1985. Seasonal change in the distribution of cell size of *Cocconeis scutellum* var. *ornata* (Bacillariophyceae) in relation to growth and sexual reproduction. *Journal of Phycology*, 21: 547–553.
- Moeys S., Frenkel J., Lembke C., Gillard J. T., Devos V., Van den Berge K., Bouillon B., Huysman M. J., De Decker S., Scharf J., Bones A., Brembu T., Winge P., Sabbe K., Vuylsteke M., Clement L., De Veylder L., Pohnert G., Vyverman W. 2016. A sex-inducing pheromone triggers cell cycle arrest and mate attraction in the diatom *Seminavis robusta*. *Scientific Reports*, 6:19252. DOI: 10.1038/srep19252.
- Müller O. 1889. Auxosporen von *Terpsinoë musica* Ehr. *Plant Biology*, 7: 181–183.
- Müller O. 1906. Pleomorphismus Auxosporen und Dauersporen bei *Melosira* Arten. *Jahrbücher für Wissenschaftlichen Botanik*, 43: 49–88.
- Nanjappa D., Kooistra W. H. C. F., Zingone A. 2013. A reappraisal of the genus *Leptocylindrus* (Bacillariophyta) with the addition of three species and the erection of *Tenuicylindrus* gen. nov. *Journal of Phycology*, 49: 917–936.
- Nanjappa D., Sanges R., Ferrante M. I., Zingone A. 2017. Diatom flagellar genes and their expression during sexual reproduction in *Leptocylindrus danicus*. *BMC Genomics*, 18: 813: 1–11.
- Nesterovich A. 2012. Initial cells of a freshwater diatom *Frustulia crassinervia* (Brébisson) Lange-Bertalot Krammer. In: Sabbe K., Van de Vijver B., Vyverman W. (eds). *22nd International Diatom Symposium*. Ghent: VLIZ Special Publication. P. 198.
- Neuville D., Daste P. 1972. Premières observations sur la reproduction par division binaire de la diatomée *Navicula ostrearia* (Gaillon) Bory cultivée in vitro. *Comptes Rendus des Séances de l'Académie des Sciences*, 274 Série D: 1083–1085.
- Neuville D., Daste P. 1975. Observations préliminaires concernant l'auxosporulation chez la diatomée *Navicula ostrearia* (Gaillon) Bory en culture in vitro. *Comptes Rendus des Séances de l'Académie des Sciences*, 281 Série D: 1753–1756.
- Nishikawa T. 2017. Cell size reduction and restoration of the diatom *Eucampia zodiacus* in culture. *Plankton and Benthos Research*, 12: 139–142.

- Orlova T. Yu., Aizdaicher N. A. 2000. Development in culture of the diatom *Chaetoceros sal-sugineus* from the Sea of Japan. *Russian Journal of Marine Biology*, 26: 8–11.
- Osada K. 1993. Life history of *Entomoneis decussata* (Grunow) Osada et Kobayasi. In: Hori T. (ed.). *An Illustrated Atlas of the Life History of Algae Vol. 3. Unicellular and Flagellated Algae*. Tokyo: Uchida Rokakuho. P. 286–287.
- Passy-Tolar S. I., Lowe R. L. 1995. *Gomphoneis mesta* (Bacillariophyta). II. Morphology of the initial frustules and perizonium ultrastructure with some inferences about diatom evolution. *Journal of Phycology*, 31: 447–456.
- Pavillard J. 1921. Sur la reproduction du *Chaetoceros eibenii* Meunier. *Comptes Rendus des Séances de l'Académie des Sciences*, 172: 469–471.
- Payne-Howell R., Pfister L. A. 1983. Sexual reproduction of *Amphora veneta* Kütz (Bacillariophyta) with a special look at the initial cell and its perizonium. *Journal of Phycology*, 19 suppl.: 11.
- Pérez-Martínez C., Cruz-Pizarro L., Sánchez-Castillo P. 1992. Auxosporulation in *Cyclotella ocellata* (Bacillariophyceae) under natural and experimental conditions. *Journal of Phycology*, 28: 608–615.
- Persidsky B. M. 1932. The development of the auxospores in the group of the Centricae (Bacillariaceae). *Bulletin of State Oceanographic Institute*, 10: 3–24.
- Persidsky B. M. 1935. The sexual process in *Melosira varians*. *Beihefte zum botanischen Centralblatt*, 53: 122–132.
- Petit P. 1885. Note sur le developpement des auxospores chez le *Cocconema cistula* Ehr. *Bulletin de la Société de Pathologie Exotique*, 32: 1–5.
- Podunay Y. A., Davidovich N. A., Kulikovskiy M. S., Gusev E. S. 2018. Features of sexual reproduction and mating system of *Ulnaria acus* (Bacillariophyta). *Journal of Siberian Federal University. Biology*, 11: 75–87.
- Podunay Y. A., Davidovich O. I., Davidovich N. A. 2014. Mating system and two types of gametogenesis in the freshwater diatom *Ulnaria ulna* (Bacillariophyta). *Algologiya*, 24: 3–19.
- Podunay Yu. A., Davidovich N. A., Davidovich O. I., Witkowski A., Gastineau R., Solak C. N. 2021. The sexual reproduction and life cycle of the pennate diatom *Entomoneis* cf. *padulosa* (W. Smith) Reimer (Bacillariophyta). *Russian Journal of Marine Biology*, 47: 19–28.
- Pouličková A. 2008a. Morphology cytology and sexual reproduction in the aerophytic cave diatom *Luticola dismutica* (Bacillariophyceae). *Preslia*, 80: 87–99.
- Pouličková A. 2008b. Paedogamy in *Neidium* (Bacillariophyceae). *Folia Microbiologica*, 53: 125–129.
- Pouličková A., Mann D. G. 2006. Sexual reproduction in *Navicula cryptocephala* (Bacillariophyceae). *Journal of Phycology*, 42: 872–886.
- Pouličková A., Mann D. G. 2008. Autogamous auxosporulation in *Pinnularia nodosa* (Bacillariophyceae). *Journal of Phycology*, 44: 350–363.
- Pouličková A., Mann D. G. 2019. Diatom sexual reproduction and life cycles. In: Seckbach J., Gordon R. (eds). *Diatoms: Fundamentals and Applications*. Beverley: Scrivener Publishing LLC: Massachusetts. P. 245–272.
- Pouličková A., Mayama S., Chepurnov V. A., Mann D. G. 2007. Heterothallic auxosporulation incunabula and perizonium in *Pinnularia* (Bacillariophyceae). *European Journal of Phycology*, 42: 367–390.
- Quijano-Scheggia S., Garcés E., Andree K., Fortuño J. M., Camp J. 2009a. Homothallic auxosporulation in *Pseudo-nitzschia brasiliiana* (Bacillariophyta). *Journal of Phycology*, 45: 100–107.
- Quijano-Scheggia S. I., Garcés E., Lundholm N., Moestrup Ø., Andree K., Camp J. 2009b. Morphology physiology molecular phylogeny and sexual compatibility of the cryptic

- Pseudo-nitzschia delicatissima* complex (Bacillariophyta) including the description of *P. arenysensis* sp. nov. *Phycologia*, 48: 492–509.
- Ramsfjell E. 1959. Dimorphism and the simultaneous occurrence of auxospores and microspores in the diatom *Rhizosolenia hebetates* f. *semispina*. *Nytt Magasin for Botanikk*, 7: 169–180.
- Rao V. N. R. 1971. Studies on *Cyclotella meneghiniana* Kütz. II. Induction of auxospore formation. *Phykos*, 10: 84–98.
- Rieth A. 1940. Die Auxosporenbildung bei *Melosira arenaria* (Moore). *Planta*, 31: 171–183.
- Rieth A. 1953. Zur Auxosporenbildung bei *Melosira nummuloides* (Dillw.) C. A. Ag. *Flora* (Jena), 140: 205–208.
- Rines J. E. B. 1999. Morphology and taxonomy of *Chaetoceros contortus* Schütt 1895 with preliminary observations on *Chaetoceros compressus* Lauder 1864 (subgenus *Hyalochaete* section *Compressa*). *Botanica Marina*, 42: 539–551.
- Roemer S. C., Rosowski J. R. 1980. Valve and band morphology of some freshwater diatoms. III. Pre- and post-auxospore frustules and the initial cell of *Melosira roeseana*. *Journal of Phycology*, 16: 399–411.
- Roshchin A. M., Chepurnov V. A. 1999. Dioecy and monoecy in the pennate diatoms (with reference to the centric taxa). In: Mayama M., Idei M., Koizumi I. (eds.). *Proceedings of the 14th International Diatom Symposium*. Koenigstein: Koeltz Scientific Books. P. 241–261.
- Round F. E. 1982. Auxospore structure initial valves and the development of populations of *Stephanodiscus* in Farmoor reservoir. *Annals of Botany*, 49: 447–459.
- Round F. E., Crawford R. M., Mann D. G. 1990. *The diatoms: Biology and morphology of the genera*. Cambridge: Cambridge University Press. 747 p.
- Rozumek K. E. 1968. Der Einfluss der Umweltfaktoren Licht und Temperatur auf die Ausbildung der Sexualstadlen bei der pennaten Diatomee *Rhabdonema adriaticum* Kütz. *Beiträge zur Biologie der Pflanzen*, 44: 365–388.
- Sabatino V., Russo M. T., Patil S., d'Ippolito G., Fontana A., Ferrante M. I. 2015. Establishment of genetic transformation in the sexually reproducing diatoms *Pseudo-nitzschia multistriata* and *Pseudo-nitzschia arenysensis* and inheritance of the transgene. *Marine Biotechnology*, 17: 452–462.
- Sabbe K., Chepurnov V. A., Mann D. G., Vyverman W. 2004a. Sexual behaviour auxosporulation and chloroplast dynamics in a marine *Amphora* (Bacillariophyceae) studied in culture. *Botanica Marina*, 47: 53–63.
- Sabbe K., Chepurnov V. A., Vyverman W., Mann D. G. 2004b. Apomixis in *Achnanthes* (Bacillariophyceae); development of a model system for diatom reproductive biology. *European Journal of Phycology*, 39: 327–341.
- Samanta B., Heffell Q., Ehrman J. M., Kaczmarzka I. 2018. Spermatogenesis in the bipolar centric diatom *Plagiogrammopsis vanheurckii* (Mediophyceae). *Phycologia*, 57: 354–359.
- Samanta B., Kaczmarzka I., Ehrman J. M. 2020. Auxosporulation in *Biddulphia tridens* (Ehrenb.) Ehrenb. (Mediophyceae Bacillariophyta). *European Journal of Phycology*, 55: 296–309.
- Samanta B., Kinney M. E., Heffell Q., Ehrman J. M., Kaczmarzka I. 2017. Gametogenesis and auxospore development in the bipolar centric diatom *Brockmanniella brockmannii* (family Cymatosiraceae). *Protist*, 168: 527–545.
- Sarno D., Zingone A., Montresor M. 2010. A massive and simultaneous sex event of two *Pseudo-nitzschia* species. *Deep Sea Research, Part II*, 57: 248–255.
- Sato A., Kan-no H. 1967. Synchrony to the auxospore phase in the cultured population of a centric diatom *Chaetoceros simplex* var. *calcitrans* Paulsen. *Bulletin of Tohoku Regional Fisheries Research Laboratory*, 24: 101–110.

- Sato S., Beakes G., Idei M., Nagumo T., Mann D. G. 2011. Novel sex cells and evidence for sex pheromones in diatoms. *PLoS One*, 6(10): e26923.
- Sato S., Kuriyama K., Tadano T., Medlin L. K. 2008a. Auxospore fine structure in a marine araphid diatom *Tabularia parva*. *Diatom Research*, 23: 423–433.
- Sato S., Mann D. G., Matsumoto S., Medlin L. K. 2008b. *Pseudostriatella* (Bacillariophyta). A description of a new araphid genus based on observations of frustule and auxospore structure and 18S rDNA phylogeny. *Phycologia*, 47: 371–391.
- Sato S., Mann D. G., Nagumo T., Tanaka J., Tadano T., Medlin L. K. 2008c. Auxospore fine structure and variation in modes of cell size changes in *Grammatophora marina* (Bacillariophyta). *Phycologia*, 47: 12–27.
- Sato S., Nagumo T., Tanaka J. 2004. Auxospore formation and the morphology of the initial cell of the marine araphid diatom *Gephyria media* (Bacillariophyceae). *Journal of Phycology*, 40: 684–691.
- Saunders R. P., Glenn D. A. 1969. Diatoms. In: *Memoirs Hourglass Cruises. Vol. 1 Part. III*. St. Petersburg, Florida: Florida Department of Natural Resources Marine Research Laboratory. 119 p.
- Scalco E., Amato A., Ferrante M. I., Montresor M. 2016. The sexual phase of the diatom *Pseudo-nitzschia multistriata*: cytological and time-lapse cinematography characterization. *Protoplasma*, 253: 1421–1431.
- Schmid A.-M. M. 1984. Tricornate spines in *Thalassiosira eccentric* as a result of valve modeling. In: Mann D. G. (ed.). *Proceedings of the 7th International Diatom Symposium*. Koenigstein: Koeltz. P. 71–95.
- Schmid A.-M. M. 1994. Slit-scales in the auxospore scale case of *Coscinodiscus granii*: the rudiments of rimoportulae? *Diatom Research*, 9: 371–375.
- Schmid A.-M. M. 1995. Sexual reproduction in *Coscinodiscus granii* Gough in culture: A preliminary report. In: Marino D., Montresor M. (eds.). *Proceedings of the 13th International Diatom Symposium*. Bristol: Biopress. P. 139–159.
- Schmid A.-M. M., Crawford R. M. 2001. *Ellerbeckia arenaria* (Bacillariophyceae). Formation of auxospores and initial cells. *European Journal of Phycology*, 36: 307–320.
- Schmidt P. 1923. Morphologie und Biologie der *Melosira varians* mit einem Beitrag zur Mikrosporenenfrage. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*, 11: 114–147.
- Schultz M. E., Trainor F. R. 1968. Production of male gametes and auxospores in the centric diatoms *Cyclotella meneghiniana* and *C. cryptica*. *Journal of Phycology*, 4: 85–88.
- Schultz M. E., Trainor F. R. 1970. Production of male gametes and auxospores in a polymorphic clone of the centric diatom *Cyclotella*. *Canadian Journal of Botany*, 48: 947–951.
- Smith, W. 1856. *A Synopsis of the British Diatomaceae; with Remarks on their Structure, Functions and Distribution; and Instructions for Collecting and Preserving Specimens. Vol. 2*. London: John van Voorst, 107 p.
- Steele R. L. 1963. *Sexual reproduction in the marine centric diatom Isthmia nervosa Kützing (MSc thesis)*. Seattle: University of Washington.
- Steele R. L. 1967. *Induction of sexuality in two marine centric diatoms: Ditylum brightwellii (West) Grunow and Stephanopyxis palmeriana (Grev.) Grunow (PhD thesis)*. Seattle: University of Washington. 91 p.
- Stickle A. J. 1986. *Mastogloia smithii* has a method of sexual reproduction hitherto unknown in raphid diatoms. *Diatom Research*, 1: 271–282.
- Stosch H. A., von 1951. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an zentrischen Diatomeen I. Die Ausporenenbildung von *Melosira varians*. *Archiv für Mikrobiologie*, 16: 101–135.

- Stosch H. A., von 1954. Die Oogamie von *Biddulphia mobiliensis* und die bisher bekannten Auxosporenbildungen bei den Centrales. In: *Rapports et Communications, VIII^e Congrès Internationale de Botanique, Paris*, Sect. 17: 58–68.
- Stosch H. A., von 1956. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an zentrischen Diatomeen. II. Geschlechtszellenreife Befruchtung und Auxosporenbildung einiger grundbewohnender Biddulphiaceen der Nordsee. *Archiv für Mikrobiologie*, 23: 327–365.
- Stosch H. A., von 1958. Kann die oogame Araphidee *Rhabdonema adriaticum* als Bindeglied zwischen den beiden großen Diatomeen gruppen angesehen werden? *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*, 71: 241–249.
- Stosch H. A., von 1962. Über das Perizonium der Diatomeen. *Vorträge aus dem Gesamtgebiet der Botanik*, 1: 43–52.
- Stosch H. A., von 1965. Manipulierung der Zellgröße von Diatomeen im Experiment. *Phycologia*, 5: 21–44.
- Stosch H. A., von 1977. Observations on *Bellerochea* and *Streptotheca* including descriptions of three new planktonic diatom species. In: Simonsen R. (ed.). Proceedings of the Fourth Symposium on Recent and Fossil Marine Diatoms. *Nova Hedwigia*, 54: 113–166.
- Stosch H. A., von 1982. On auxospore envelopes in diatoms. *Bacillaria*, 5: 127–156.
- Stosch H. A., von Drebes G. 1964. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an zentrischen Diatomeen IV. Die Planktondiatomee *Stephanopyxis turris* – ihre Behandlung und Entwicklungsgeschichte. *Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, 11: 209–257.
- Stosch H. A., von Kowallik K. 1969. Der von L. Geitler aufgestellte Satz über die Notwendigkeit einer Mitose für jede Schalenbildung von Diatomeen. Beobachtungen über die Reichweite und Überlegungen zu seiner zellmechanischen Bedeutung. *Österreichische Botanische Zeitschrift*, 116: 454–474.
- Stosch H. A., von Reimann B. E. F. 1970. *Subsilicea fragilarioides* gen. et spec. nov., Eine Diatomee (Fragilariaceae) mit vorwiegend organischer Membran. In: Gerloff J., Cholnoky J. B. (eds.). Diatomaceae II. *Beihefte zur Nova Hedwigia*, 31: 1–36.
- Stosch H. A., von; Theil G., Kowallik K. 1973. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an zentrischen Diatomeen V. Bau und Lebenszyklus von *Chaetoceros didymum* mit Beobachtungen über einige anderen Arten der Gattung. *Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, 25: 384–445.
- Subrahmanyam R. 1945. On somatic division reduction division auxospore-formation and sex differentiation in *Navicula halophila* (Grunow) Cleve. *Current science*, 14: 75–77.
- Subrahmanyam R. 1946. On the occurrence of microspores in some centric diatoms of the Madras coast. *The Journal of the Indian Botanical Society*, 25: 61–66.
- Sunesen I., Sar E. A. 2007. Diatomeas marinas de aguas costeras de la provincial de Buenos Aires (Argentina). III. Géneros potencialmente nocivos *Asterionellopsis Cerataulina Cera-toneis* y *Leptocylindrus*. *Revista Chilena de Historia Natural*, 80: 493–507.
- Thaler F. 1972. Beitrag zur Entwicklungsgeschichte und zum Zellbau einiger Diatomeen. *Plant Systematics and Evolution*, 120: 313–347.
- Thwaites G. H. K. 1847. On conjugation in the Diatomaceae. *The Annals and magazine of natural history; zoology, botany, and geology*, Series 1, 20: 9–11, 343–344.
- Thwaites G. H. K. 1848. *Further observations on the Diatomaceae; with descriptions of new genera and species*. *The Annals and magazine of natural history; zoology, botany, and geology*, Series 2, 1: 161–172.
- Toyoda K., Idei M., Nagumo T., Tanaka J. 2005. Fine-structure of the vegetative frustule perizonium and initial valve of *Achnanthes yaquinensis* (Bacillariophyta). *European Journal of Phycology*, 40: 269–279.

- Toyoda K., Williams D. M., Tanaka J., Nagumo T. 2006. Morphological investigations of the frustule perizonium and initial valves of the freshwater diatom *Achnanthes crenulata* Grunow (Bacillariophyceae). *Phycological Research*, 54: 173–182.
- Trobajo R., Clavero E., Chepurinov V. A., Sabbe K., Mann D. G., Ishihara S., Cox E. J. 2009. Morphological genetic and mating diversity within the widespread bioindicator *Nitzschia palea* (Bacillariophyceae). *Phycologia*, 48: 443–459.
- Trobajo R., Mann D. G., Chepurinov V. A., Clavero E., Cox E. J. 2006. Taxonomy life cycle and auxosporulation of *Nitzschia fonticola* (Bacillariophyta). *Journal of Phycology*, 42: 1353–1372.
- Tschermak-Woess E. 1973a. Über die bisher vergeblich gesuchte Auxosporenbildung von *Diatoma*. *Österreichische Botanische Zeitschrift*, 121: 23–27.
- Tschermak-Woess E. 1973b. Die geschlechtliche Fortpflanzung von *Amphipleura rutilans* und das verschiedene Verhalten der Erstlingszellen von Diatomeen in Gallertschlauchen. *Österreichische Botanische Zeitschrift*, 122: 21–34.
- Tuanlao W., Junmin L. 1996. Studies on sexual reproduction in marine diatom *Cerataulina compacta*. *Jornal Oceanography in Taiwan Strait*, 15: 147–153.
- Vanormelingen P., Chepurinov V. A., Mann D. G., Cousin S., Sabbe K., Vyverman W. 2007. Congruence of morphological reproductive and ITS rDNA sequence data in some Australasian *Eunotia bilunaris* (Bacillariophyta). *European Journal of Phycology*, 42: 61–79.
- Vanormelingen P., Vanellander B., Sato S., Gillard J., Trobajo R., Sabbe K., Vyverman W. 2013a. Heterothallic sexual reproduction in the model diatom *Cylindrotheca*. *European Journal of Phycology*, 48: 93–105.
- Vanstechelmann I., Sabbe K., Vyverman W., Vanormelingen P., Vuylsteke M. 2013b. Linkage mapping identifies the sex determining region as a single locus in the pennate diatom *Seminavis robusta*. *PLoS One*, 8 (3): e60132.
- Vaulot D., Chisholm S. W. 1987. Flow cytometric analysis of spermatogenesis in the diatom *Thalassiosira weissflogii* (Bacillariophyceae). *Journal of Phycology*, 23: 132–137.
- Waite A., Harrison P. J. 1992. Role of sinking and ascent during sexual reproduction in the marine diatom *Ditylum brightwellii*. *Marine Ecology Progress Series*, 87: 113–122.
- Watanabe T., Mayama S., Idei M. 2012. Overlooked heteropolarity in *Surirella* cf. *fastuosa* (Bacillariophyta) and relationships between valve morphogenesis and auxospore development. *Journal of Phycology*, 48: 1265–1277.
- Werner D. 1971. Der Entwicklungscyclus mit Sexualphae bei marinen Diatomee *Coscinodiscus asteromphalus*. III. Differenzierung und Spermatogenese. *Archiv für Mikrobiologie*, 80: 134–146.
- Williams D. W. 2001. Comments on the structure of 'post-auxospore' valves of *Fragilariforma virescens*. In: Jahn R., Kociolek J. P., Witkowski A., Compère P. (eds.). *Lange-Bertalot-Festschrift: Studies on diatoms. Dedicated to Prof. Dr. Dr. h. c. Horst Lange-Bertalot on the occasion of his 65th birthday*. Ruggell: A. R. G. Gantner. P. 103–117.
- Yendo K., Akatsuka K. 1910. Asexual mode of auxospore formation of *Arachnoidiscus ehrenbergii* Bail. *Botanical Magazine*, 24: 47–50.

СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ

- Автогамия** (= аутогамия) [*англ. autogamy*] — форма автомиксиса, при которой в одной клетке-гаметангии в результате ацитокинетического мейоза (без образования гамет) формируются гаплоидные ядра, которые сливаются; образуется зигота, затем ауксоспора.
- Автомиксис** (= аутомиксис) [*англ. automixis*] — способ полового воспроизведения, при котором зигота образуется за счет слияния гамет (педогамия) или гаплоидных ядер (автогамия), сформировавшихся в одной клетке-гаметангии. А. обеспечивает крайнюю степень инбридинга.
- Аллогамия** [*англ. allogamy*] — участие в половом процессе двух клеток-гаметангиев, независимо от того, происходят они из одного (гейтоногамия) или разных клонов (ксеногамия), т.е. генетически идентичны или различаются.
- Алломиксис** [*англ. allomixis*] — слияние гамет, сформированных в разных клетках-гаметангиях; по определению алломиксис подразумевает бипарентальное ауксоспорообразование.
- Амфимиксис** [*англ. amphimixis*] — половое воспроизведение, при котором новый организм образуется путем слияния отцовской и материнской гамет.
- Андромиксис** [*англ. andromixis*] — половое воспроизведение в случае гетероталлической системы скрещивания, когда один из полов (мужской) способен воспроизводится гомоталлически, но аллогамно.
- Анизогамия** (= гетерогамия) [*англ. anisogamy*] — различие гамет по размеру, форме и/или поведению; различают соответственно размерную, морфологическую и поведенческую (физиологическую) анизогамию (гетерогамию).
- Анизометрическое расширение** [*англ. anisometric expansion*] — характер роста ауксоспоры, неравномерный во все стороны, например, би- или мультиполярный.
- Апомиксис** [*англ. apomixis*] — ауксоспоруляция, при которой формирование ауксоспор внешне выглядит как и в случае алло- или аутомиктической ауксоспоруляции, но при этом мейоз замещен псевдомейозом (процессом, напоминающим мейотическую профазу, но без уменьшения плоидности), сопровождающимся митотическим делением или дифференциацией псевдозиготы из диплоидной вегетативной клетки. А., хотя и связан с формированием ауксоспор, по сути, не является половым воспроизведением.
- Асексуальная ауксоспоруляция** (= бесполоя ауксоспоруляция, вегетативное ауксоспорообразование) [*англ. asexual auxosporulation*] — образование клеток, способных увеличиваться в размерах подобно ауккоспорам, не связанное с половым процессом. Термин спорный с той точки зрения, что ауккоспора — следующий этап развития клетки после зиготы — является, по сути, продуктом полового воспроизведения. См. также Вегетативное укрупнение клеток.

Ауксоспора [*англ. auxospore*] — растущая клетка (в первоначальном понимании «прорастающая спора»). Клетка на этапе от момента, когда зигота трогается в рост, до момента, когда внутри нее заканчивается формирование инициальной клетки. Обычно ауксоспоры являются результатом полового воспроизведения, однако в ряде случаев рассматривают асексуальное формирование ауксоспор.

Ауксоспора боковая (= латеральная) [*англ. lateral auxospore*] — ауксоспора, возникающая в районе пояска родительской клетки; ее центральная ось расположена поперечно или наклонно по отношению к центральной оси родительской клетки. Применимо к центрическим диатомеям.

Ауксоспора интеркалярная [*англ. intercalary auxospore*] — ауксоспора с прикрепленными к ней эпи- и гипотекой родительской клетки или их остатками (поясковые ободки чаще более или менее полностью отделяются во время увеличения ауксоспоры). Применимо к центрическим диатомеям.

Ауксоспора конечная (= терминальная) [*англ. terminal auxospore*] — ауксоспора, расположенная на конце колонии клеток, контактирующая с текой только одной родительской клетки. Применимо к центрическим диатомеям.

Ауксоспора полуинтеркалярная [*англ. semi-intercalary auxospore*] — ауксоспора, с одной стороны контактирующая с текой гаметангия, а с другой — с сестринской ауксоспорой, развивающейся в том же гаметангии. Применимо к центрическим диатомеям.

Ауксоспора свободная [*англ. free auxospore*] — ауксоспора, не имеющая контакта с теками гаметангия или гаметангиев. Применимо к центрическим диатомеям.

Ауксоспорообразование (= ауксоспоруляция) [*англ. auxospore formation*] — процесс формирования ауксоспор.

Ауксоспоруляция [*англ. auxosporulation*] — см. Ауксоспорообразование.

Аутбридинг [*англ. outbreeding*] — неродственное скрещивание.

Аутогамия [*англ. autogamy*] — см. Автогамия.

Аутомиксис [*англ. automixis*] — см. Аутомиксис.

Ацитокинетический мейоз [*англ. acytokinetic meiosis*] — мейоз, не сопровождающийся цитокинезом (делением протопласта). А.м. наблюдают при аутогамном воспроизведении.

Ацитокинетический митоз [*англ. acytokinetic mitosis*] — митотическое деление ядра, не сопровождающееся делением клетки. Наблюдают в ряде случаев в процессе гаметогенеза. Формирование тек панциря инициальной клетки сопровождается А.м.

Бесполоая ауксоспоруляция [*англ. asexual auxosporulation*] — см. Асексуальная ауксоспоруляция.

Бипарентальный (= двуродительский) [*англ. biparental*] — происходящий от обоих родителей.

Бипарентальное ауксоспорообразование [*англ. biparental auxosporulation*] — процесс формирования ауксоспор, в котором участвуют два клона, компле-

ментарные (противоположные) по полу (половому типу). Некоторые авторы (например, Kaszmariska *et al.*, 2013) определяют бипарентальную ауксоспоруляцию как процесс формирования ауксоспор в результате слияния гамет, произошедших из двух родительских клеток, а не клонов, т. е. ауксоспоруляцию в результате алломиксиса.

Биполярное расширение [*англ. bipolar expansion*] — характер роста, например, зигот, ауксоспор; рост происходит по одной оси в противоположных направлениях.

Бисексуальные клоны [*англ. bisexual clones*] — клоны, которые проявляют пол (тип скрещивания) того или иного рода в зависимости от пола полового партнера, с которым они взаимодействуют. Способ детерминации пола в таких случаях неясен.

Вегетативная фаза (период) жизненного цикла (= дорепродуктивная фаза (период) жизненного цикла) [*англ. vegetative growth phase*] — начальная фаза жизненного цикла от максимальных размеров клеток до верхней границы сексуального диапазона; в течение В.ф.ж.ц. происходит исключительно вегетативное деление клеток.

Вегетативное ауксоспорообразование [*англ. vegetative auxosporulation*] — см. Асексуальная ауксоспоруляция.

Вегетативное деление [*англ. vegetative division*] — процесс деления клетки, сопровождаемый митозом.

Вегетативное размножение [*англ. vegetative propagation*] — размножение путем вегетативного (бесполого) деления клеток.

Вегетативное укрупнение клеток [*англ. vegetative cell enlargement*] — неполной путь восстановления размеров. Протопласт клетки выходит из панциря и увеличивается в размерах, при этом правильная ауксоспора не формируется, и размер клетки увеличивается не столь существенно, как при нормальном ауксоспорообразовании. Иногда В.у.к. называют асексуальным (вегетативным) ауксоспорообразованием, однако детальные цитологические исследования на предмет формирования перизониума или иных структур, характерных для ауксоспор, и в том и в другом случае отсутствуют. В.у.к. отмечают нечасто и лишь у некоторых видов.

Верхняя граница размерного диапазона ауксоспорообразования [*англ. upper sexual size threshold*] — верхняя граница размерного диапазона клеток, соответствующего репродуктивной фазе жизненного цикла.

Внутриклоновое воспроизведение (= гомоталлическое воспроизведение) [*англ. intraclonal reproduction*] — воспроизведение, происходящее в клоне, без участия других клонов; может быть как аллогамным, так и аутомиктическим. Некоторые авторы считают, что гомоталлическое воспроизведение подразумевает исключительно аллогамию (хотя и внутриклоновую), а В.в. рассматривают более широко, включая аутомиксис.

Воспроизведение (= репродукция) [*англ. reproduction*] — биологический процесс посредством и в результате которого новые организмы (потомство) по-

рождается их родителями. Существует две формы репродукции (воспроизведения): асексуальная (бесполая) и сексуальная (половая).

Гамета [*англ. gamete*] — половая клетка с гаплоидным набором хромосом; у диатомовых водорослей (и у других диплобионтов) образуется в результате мейоза.

Гаметангиальная клетка (= гаметангий, клетка-гаметангий, гаметоцит) [*англ. gametangial cell*] — Клетка, в которой происходит формирование гамет; у диатомовых водорослей (как у всех диплобионтов) гаметы формируются в результате мейоза.

Гаметангиальная пара [*англ. gametangial pair*] — пара клеток-гаметангиев, выступающая в роли половых партнеров. Формирование Г.п. характерно для шовных пеннатных диатомовых, у которых клетки подвижны, и половые партнеры могут сблизиться (процесс взаимодействия регулируется выделяемыми феромонами). Может наблюдаться и у бесшовных (например, *Licmophora*), когда формирование Г.п. происходит за счет случайного расположения клеток в непосредственной близости, позволяющей клеткам осуществить необходимый контакт. Нередко при формировании Г.п. в контакте находится более двух клеток-гаметангиев.

Гаметангий [*англ. gametangium*] — см. Гаметангиальная клетка.

Гаметангиогамия [*англ. gametangiogamy*] — процесс активного поиска и спаривания гаметангиальных клеток (а не гамет как таковых); наблюдается у подвижных пеннатных диатомовых. Благодаря Г. решается вопрос доставки гамет (обладающих ограниченной подвижностью, в отличие, например, от мужских гамет у центрических диатомовых, имеющих жгутик) к месту сингамии.

Гаметогенез [*англ. gametogenesis*] — процесс образования гамет. В случае анизогамии (гетерогамии) различают женский и мужской Г.

Гаметогонангий [*англ. gametogonangium*] — клетка (у оогамных диатомовых), из которой или в которой формируется гаметангий (сперматогоний или оогоний); в первом случае это сперматогонангий, во втором — оогонангий.

Гаметоцит [*англ. gametocyte*] — см. Гаметангиальная клетка.

Гапlobионт [*англ. haplobiont*] — организм, у которого наблюдается гапlobионтный жизненный цикл. Диатомовые водоросли — диплоидные гапlobионты.

Гапlobионтный жизненный цикл [*англ. haplobiontic life cycle*] — жизненный цикл, в котором доминирует одна (диплоидная или гапlobидная) фаза.

Гапlobид [*англ. haploid*] — организм или клетка с одинарным набором хромосом.

Гапlobидный партеногенез [*англ. haploid parthenogenesis*] — развитие неслившихся гамет в гапlobидную ауксоспору и затем инициальную клетку. Последняя может осуществить несколько делений, но клон быстро погибает ввиду нежизнеспособности клеток.

Гаплонт [*англ. haplont*] — организм, клетки которого в вегетативном состоянии гапlobидны.

Гейтоногамия [*англ. geitonogamy*] — вариант аллогамии, при котором в оплодотворении участвуют генетически идентичные клетки (происходящие из одного клона).

Генеративная фаза (= генеративный период; = репродуктивный период) **жизненного цикла** [*англ. generative phase of the life cycle*] — фаза жизненного цикла, связанная с половым воспроизведением.

Генеративный период жизненного цикла [*англ. generative period of the life cycle*] — см. Генеративная фаза жизненного цикла.

Генотипическая детерминация полов [*англ. genotypic sex determination*] — детерминация полов вследствие генетических различий между индивидуальными организмами (клетками, клонами).

Гермафродиты (= полисексуальные клоны) [*англ. hermaphrodites*] — клоны, у которых индивидуальные клетки проявляют различные половые фенотипы, что может происходить одновременно (одновременный гермафродитизм) или в разные моменты жизненного цикла (последовательный гермафродитизм). Транс-анизогамный половой процесс нельзя рассматривать как признак гермафродитизма у диатомовых.

Гетерогаметность [*англ. heterogamy*] — система детерминации пола, при которой один из полов несет гетерогенные половые факторы (М и F) или хромосомы (X и Y).

Гетерогаметный пол [*англ. heterogametic (= heterogamic, heterogamous) sex*] — в случае диплогенотипической детерминации пол, у которого в процессе полового воспроизведения формируются гаметы, несущие разные половые детерминанты; применительно к диатомовым, F и M, т. е. гетерогаметы. У изученных цис-анизогамных пениатных диатомовых гетерогаметность соответствует мужскому полу, определяемому по морфологическим признакам. В результате комплементарного слияния гамет образуется зигота, несущая оба половых фактора (FM, гетерозигота по половым факторам).

Гетерогаметы [*англ. heterogametes*] — термин используется в двух разных смыслах: (1) гаметы, образующиеся в процессе полового воспроизведения и несущие разные половые детерминанты, F и M; (2) гаметы, различающиеся размером и/или формой. При использовании этого термина требуется уточнять вложенный смысл.

Гетерогамия [*англ. heterogamy*] — см. Анизогамия.

Гетерозигота [*англ. heterozygote*] — зигота, имеющая различающиеся аллели какого-то конкретного гена (генов) в гомологичных хромосомах. У диатомовых половые хромосомы не выявлены; можно допустить, что Г. в отношении половых факторов [*англ. это зигота, содержащая оба половых фактора (FM), полученных в результате комплементарного слияния гетерогамет, т. е. гамет, несущих разные половые факторы, F и M, рассматриваемые как аллели одного гена.*

Гетерологичные гаметы [*англ. heterologous gametes*] — гаметы, принадлежащие различным клоновым линиям.

Гетероталлизм (= *реже*: гетероталлия; = раздельнополость) [*англ. heterothallism*] — дифференцировка (разделение) клонов на два (у диатомовых) или более пола или половых типа. В случае Г. половое воспроизведение осуществляется при взаимодействии клеток комплементарных половых типов, происходящих из разных клонов. Г. означает невозможность скрещивания двух генетически идентичных клеток (клеток одного клона).

Гетероталлическое воспроизведение [*англ. heterothallic reproduction*] — воспроизведение, в котором участвуют репродуктивно совместимые клоны, относящиеся к противоположным полам или комплементарным типам спаривания. Г.в. по определению является межклоновым.

Гетероталлия [*англ. heterothally*] — см. Гетероталлизм.

Гибридная зона (= зона гибридизации) [*англ. hybrid zone*] — область перекрытия ареалов генетически различающихся популяций, в которой они контактируют и дают гибридное потомство.

Гологамия (= макрогамия, = хологамия) [*англ. hologamy*] — существует две трактовки: 1). Половое воспроизведение, при котором специальные половые клетки (гаметы) не образуются, а сливаются целые особи. 2). Половое воспроизведение, при котором весь протопласт клетки (понимая под ним весь организм) задействован в половом процессе (при этом вопрос о формировании гамет не обсуждается).

Гомогаметный пол [*англ. homogametic (= homogamic, homogamous) sex*] — пол, который характеризуется формированием гамет, одинаковых в отношении половых факторов. Г.п. у диатомовых расценивается как женский (в соответствии с морфологией и поведением гамет у изученных анизогамных видов) и определяется в диплоидной клетке сочетанием двух одинаковых половых детерминант (FF), распределение которых между гаметами дает гомогаметы, несущие одинаковые детерминанты F; в случае слияния таких гамет образуется зигота, несущая одинаковые половые факторы (FF). При хромосомном определении пола гомогаметность особей одного пола существует в неразрывной связи с гетерогаметностью особей другого пола, в норме обеспечивая равное (1:1) соотношение особей разного пола.

Гомозигота [*англ. homozygote*] — зигота, имеющая два идентичных аллеля какого-либо конкретного гена, при этом она может быть гетерозиготной в отношении других генов.

Гомозиготный пол [*англ. homozygotic sex*] — пол, определяемый двумя идентичными половыми факторами (FF). У изученных диатомовых таковым является женский пол.

Гомоталлизм (= *реже*: гомоталлия; = обоеполость) [*англ. homothallism*] — способность производить гаметы обоих полов (комплементарных типов спаривания) и/или воспроизводиться внутри клона. Потенциальные половые партнеры (клетки-гаметангии, гаметы), происходящие из одного клона, генетически идентичны. Яркий пример Г] — центрические диатомовые, которые способны формировать мужские и женские гаметы в одном клоне. Г. бывает абсолютным (например, при аутомиксисе), но в ряде случаев (например, при

оогами) Г. не отрицает интербридинга («перекрестного» скрещивания) с участием нескольких клонов.

Гомоталлическое воспроизведение [*англ. homothallic reproduction*] — см. Внутриклоновое воспроизведение.

Гомоталлия [*англ. homothally*] — см. Гомоталлизм.

Границы размерного диапазона ауксоспорообразования [*англ. sexual size thresholds*] — границы размерного диапазона клеток, соответствующего репродуктивной фазе клеточного цикла.

Двудомность (= раздельнополость) [*англ. dioecy*] — распределение половых функций, при котором мужской и женский гаметогенез связан соответственно с мужскими и женскими организмами, пол которых детерминирован генетически. Воспроизведение возможно только с участием двух организмов, комплементарных по полу. Термин, по сути, является синонимом понятия гетероталлизм, однако в отношении диатомовых употребляется нечасто; обычно применяется к высшим растениям.

Двуродительский [*англ. biparental*] — см. Бипарентальный.

Двухэтапное ауксоспорообразование [*англ. two-step auxosporulation*] — ауксоспоруляция в два этапа, когда клетки, недавно появившиеся в популяции в результате полового воспроизведения, оказываются способными к следующему ауксоспорообразованию. Это связано с тем, что размер инициальных клеток, появившихся на первом этапе, все еще укладывается в диапазон размеров, позволяющих ауксоспорообразование. В ходе Д.а. формируются инициальные клетки двух размеров.

Дикариотическая клетка [*англ. dikaryotic cell*] — клетка, содержащая два еще не слившихся ядра. У диатомовых в дикариотическом состоянии находятся клетки на стадии зиготы и ауккоспоры.

Диплобионт [*англ. diplobiont*] — организм, у которого наблюдается диплобионтный жизненный цикл.

Диплобионтный жизненный цикл [*англ. diplobiontic life cycle*] — жизненный цикл, в котором присутствуют диплоидная и гаплоидная фазы, в которых организмы могут различаться не только набором хромосом, но и морфотипом.

Диплогенотипическое определение (диплогенотипическая детерминация) **пола** [*англ. diplogenotypical sex determination*] — определение пола диплоидного организма двумя половыми факторами, условно мужским (М) и женским (F). У изученных пennisных диатомовых мужской пол является гетерогаметным (FM), а женский — гомогаметным (FF).

Диплоидность [*англ. diploidy*] — наличие в клетке двойного наборов хромосом, свойственных виду.

Диплоид [*англ. diploid*] — организм или клетка с двойным набором хромосом.

Диплонт [*англ. diplont*] — организм, клетки которого в вегетативном состоянии диплоидны.

Диплонтный жизненный цикл [*англ. diplontic life cycle*] — жизненный цикл (наблюдается, в частности, у диатомовых), в котором доминирует диплоид-

ная фаза, в течение которой клетки размножаются путем вегетативного деления (сопровождается митозом); короткая по продолжительности репродуктивная фаза связана с формированием путем редукционного деления (мейоза) гаплоидных гамет и последующим их слиянием (сингамией).

Дифференциация пола [*англ. sex differentiation*] — развитие (проявление) отличительных половых признаков.

Дифференцирующие митозы [*англ. deauperating cell divisions*] — несколько последовательных делений сперматогонангия, не сопровождающихся ростом образованных клеток, в результате чего они уменьшаются в размерах и в конечном итоге дают первичные сперматоциты.

Добавочные створки [*англ. supernumerary valves*] — серия створок, формирующихся дополнительно при ацитокинетических митозах. Часто наблюдаются в переросшей культуре.

Дорепродуктивная фаза жизненного цикла [*англ. pre-reproductive phase*] — см. Вегетативная фаза жизненного цикла.

Женские гаметы [*англ. female gametes*] — гаметы женского типа, который тривиально определяется по морфологии и/или поведению гамет. В случае оогамии центрических диатомовых Ж.г.] — это яйцеклетки. Пол у центрических генотипически не детерминирован, генетический набор мужских и женских гамет идентичен. У пеннатных пол детерминирован генотипически, поэтому правильнее соотносить женские гаметы с женскими клонами (клонами женского пола), т. е. теми, которые несут женские половые факторы в комбинации FF. В случае транс-анизогамии, с точки зрения генетических детерминант, ошибочно называть активную гамету в гаметангии мужской, а пассивную — женской, т. к. генотипически предопределен пол конкретного клона и, соответственно, конкретного гаметангия, а не гаметы. Женский пол гомогаметный (все гаметы несут F-фактор пола).

Женский гаметангий [*англ. female gametangium*] — клетка, в которой образуются женские гаметы.

Женский клон [*англ. female clone*] — клон, пол которого определен как женский. У пеннатных пол детерминирован генотипически и остается неизменным на протяжении всего онтогенеза. В отношении центрических, у которых пол генотипически не детерминирован, можно говорить о том, что клон, вследствие эпигенетической регуляции, является женским на определенном этапе онтогенеза.

Жизненный цикл [*англ. life cycle*] — в общем смысле Ж.ц. — закономерная смена всех поколений (онтогенезов). Ж.ц.] — это видовая характеристика. У диатомовых Ж.ц. простой, смена поколений отсутствует, основную часть жизненного цикла они проводят в диплоидном состоянии (диплонты), гаплоидны только гаметы, т. е. диатомовые водоросли являются диплоидными гапобионтами. Ввиду отсутствия смены поколений под Ж.ц. у диатомовых иногда понимают последовательность состояний клетки в онтогенезе. Началом Ж.ц. в таком случае следует считать момент появления инициальной клетки; заканчивается Ж.ц. клона с исчезновением последней вегетативной

клетки из числа тех, которые не вступили в половой процесс. Другая трактовка определяет Ж.ц. как последовательность событий от формирования инициальной клетки до инициальной клетки в следующем поколении. При такой формулировке продолжительность Ж.ц. для клеток одного клона может быть различной, что зависит от момента вступления клеток в процесс полового воспроизведения. Обе трактовки непротиворечивы, когда онтогенез клона заканчивается репродуктивной фазой, однако, если вслед за ней возможна пострепродуктивная фаза, ее отношение к жизненному циклу можно охарактеризовать только в рамках первой приведенной трактовки.

Закрытый жизненный цикл [*англ. closed life cycle*] — тип жизненного цикла, который завершается репродуктивной фазой, пострепродуктивной фазы нет.

Затраты полового воспроизведения [*англ. cost of sex*] — затраты (потери) клеток в связи с половым воспроизведением. У диатомовых З.п.в. велики, т. к. соотношение количества потомков, полученных в результате полового воспроизведения и количества родительских клеток, участвовавших в нем, обычно меньше единицы. По этой причине половое воспроизведение нельзя считать размножением.

Зигота [*англ. zygote*] — диплоидная клетка — продукт слияния гамет (или ядер в случае автогамии).

Зона гибридизации [*англ. hybrid zone*] — см. Гибридная зона.

Изогамия [*англ. isogamy*] — сходство гамет по размеру, форме и/или поведению; соответственно различают размерную, морфологическую и поведенческую (или физиологическую) изогамию. Иногда говорят об относительной изогамии, когда при сходных размерах и морфологии гаметы репродуктивно совместимых клонов различаются своим поведением, и абсолютной или полной изогамии, когда гаметы ничем не различаются.

Изометрическое расширение [*англ. isometric expansion*] — характер роста ауксоспоры, равномерный во все стороны.

Инбридинг [*англ. inbreeding*] — близкородственное скрещивание.

Инициальная гипотека [*англ. initial hypotheca*] — гипотека инициальной клетки.

Инициальная клетка [*англ. initial cell*] — Клетка, которая формируется в полностью выросшей ауксоспоре в результате образования инициальной эпитеки и затем инициальной гипотеки; она приступает к вегетативному делению и дает начало новому клону с уникальной (единственной в своем роде) генетической комбинацией. Формирование тек инициальной клетки сопровождается ацитокинетическими митозами. Инициальные клетки обычно немного отличаются морфологически от обычных вегетативных клеток.

Инициальная створка [*англ. initial valve*] — створка (эпитека или гипотека) инициальной клетки.

Инициальная эпитека [*англ. initial epitheca*] — эпитека инициальной клетки.

Инициальный панцирь [*англ. initial frustule*] — панцирь инициальной клетки.

Инкунабула [*англ. incunabula*] — оболочка зиготы, состоящая из первичной оболочке зиготы и вторично образованных элементов до начала роста аук-

соспоры. У пеннатных диатомей И. либо разрывается экваториально на две половинки, которые прикрывают концы растущей ауксоспоры, и называются апикальными, полярными или перизониальными колпачками (см. Колпачки инкунабулы), либо не разрываются, продолжая окружать растущую ауксоспору.

Интеркалярная ауксоспора [*англ. intercalary auxospore*] — ауксоспора, расположенная в цепочке (колонии) клеток, с обеих сторон контактирующая с теками гаметангия, в котором она развилась.

Кардинальные пункты (= кардинальные точки) [*англ. cardinal points*] — критические значения размеров клеток (длины у пеннатных и диаметра у центральных), связанные со сменой вегетативной и генеративной фаз жизненного цикла. Различают такие К.п., как максимальный размер клеток в жизненном цикле, соответствующий размеру инициальных клеток; верхняя граница диапазона размеров клеток, допускающих половое воспроизведение; нижняя граница указанного диапазона; минимальный размер клеток.

Кардинальные точки [*англ. cardinal points*] — см. Кардинальные пункты.

Кариогамия [*англ. karyogamy*] — слияние ядер, которое происходит после плазмогамии половых клеток (гамет); у диатомовых в случае автогамного полового процесса плазмогамия отсутствует.

Клон [*англ. clone*] — все потомство одной клетки, полученное неполовым путем (в результате вегетативного деления). В генетическом смысле все клетки клона абсолютно идентичны (генетические реплики). У диатомовых в природных условиях клон распределен диффузно, имеет свое начало (конкретная инициальная клетка) и конечную продолжительность существования, связанную с прохождением жизненного цикла. Применяя термин К. в лабораторной практике, надо помнить, что, выделяя из природной популяции в лабораторную культуру одну клетку (если она не инициальная), мы создаем субклон (часть клона), к такой культуре применительно понятие штамм (изолят).

Клонирование [*англ. cloning*] — получение клонов. У диатомовых К. на практике означает процесс выделения одной вегетативно делящейся клетки (не связанный с искусственной заменой ядра или иными генетическими манипуляциями).

Колпачки инкунабулы [*англ. incunabular caps*] — две половинки (остатки) инкунабулы, расположенные на концах растущей ауксоспоры в виде колпачков. У пеннатных диатомовых часто при трогании ауксоспоры в рост («прорастании») инкунабула разрывается по экватору, и две ее половинки прикрывают концы растущей ауксоспоры. Иногда эти колпачки называют «полярными колпачками», «апикальными колпачками», «колпачками перизония» или «перизониальными колпачками», последнее не совсем корректно, т. к. структурно и по происхождению они не связаны с перизониумом.

Конъюгация [*англ. conjugation*] — у диатомовых — прямой контакт между клетками (без их слияния), позволяющий обмениваться генетическим материалом. В ряде случаев при К. формируются копуляционные структуры.

Копуляционная капсула [*англ. copulation capsule*] — то же, что и копуляционная оболочка, но в виде относительно более плотной капсулы вокруг гаметангиальной пары у некоторых пеннатных видов; образуется слизистыми выделениями клеток. К.к. хорошо различается в световом микроскопе без применения специальных методов контрастирования. У некоторых видов К.к. состоит из двух разных по консистенции слоев.

Копуляционная оболочка [*англ. copulation envelope*] — копуляционная структура в виде оболочки вокруг гаметангиальной пары, образованная слизистыми выделениями клеток. К.о. прозрачна, иногда плохо различается в световом микроскопе без применения специальных методов контрастирования; присутствует у ряда пеннатных видов.

Копуляционные каналы [*англ. copulation tubes*] — каналы, которые формируются между гаметангиальными клетками для передачи по ним гамет. Типичны для представителей рода *Nitzschia* s. str.

Копуляционное отверстие [*англ. copulation aperture*] — проем (щель, раствор) между створками гаметангиальной клетки (появляющийся, например, в результате приоткрытия створок) для облегчения процесса оплодотворения.

Копуляционные папиллы [*англ. copulation papillae*] — сосковидные выросты цитоплазмы в поясковой зоне гаметангиев, растущие в направлении клеток-гаметангиев половых партнеров, по достижении которых формируют копуляционные каналы.

Копуляционные структуры [*англ. copulation structures*] — копуляционные оболочки, копуляционные каналы, копуляционные папиллы и другие структуры, образуемые клетками гаметангиальной пары для обеспечения успешного оплодотворения.

Копуляция гаметангиев [*англ. copulation*] — процесс спаривания гаметангиев, сопровождающийся формированием копуляционных структур.

Косексуальность [*англ. cosexuality*] — сочетание мужской и женской функций в одном организме (клоне). Дифференциация гамет, произведенных одним гаметангием, на пассивную и активную (транс-анизонамия) не означает К. до тех пор, пока не будет доказана их гетерогаметность в генетическом смысле.

Ксеногамия (= перекрестное оплодотворение) [*англ. xenogamy*] — вариант аллогамного оплодотворения у гомоталлических видов, когда в сингамии участвуют гаметы, происходящие из разных клонов.

Латеральная ауксоспора [*англ. lateral auxospore*] — ауксоспора, образованная в поясковой зоне в середине клетки и растущая за пределами клетки вбок (перпендикулярно) по отношению к клетке-гаметангию.

Максимальный видоспецифический размер [*англ. maximal species-specific size*] — размер наибольшей инициальной клетки. Поскольку размер инициальных клеток зависит от многих факторов, рассматривается наибольшая инициальная клетка, которая может быть получена, что представляет собой крайнюю форму реализации генетического потенциала в данных условиях.

Макрогамия (= гологамия, = хологамия) [*англ. hologamy*] — см. Гологамия.

- Межклоновое воспроизведение (скрещивание)** [*англ. interclonal reproduction*] — воспроизведение, в котором участвуют два клона (или более). М.в. наблюдается при гетероталлизме или в случае перекрестного оплодотворения при гомоталлизме.
- Мейоз** [*англ. meiosis*] — способ деления ядра, в результате которого происходит двукратное уменьшение (редукция) числа хромосом, и после цитокинеза клетка переходит из диплоидного состояния в гаплоидное.
- Мерогенный сперматогенез** [*англ. merogenous spermatogenesis*] — сперматогенез, при котором после второго мейотического деления формируются сперматиды, превращающиеся затем в сперматозоиды, и одно или два остаточных тела. У видов с М.с. спермии часто не имеют хлоропластов (последние сосредоточены в остаточных телах).
- Митоз** [*англ. mitosis*] — способ деления ядер клеток, в результате которого оба дочерних ядра получают идентичный родительскому набор хромосом.
- Многофакторная (= поли(мульти)генная) детерминация пола** [*англ. multigenic sex determination*] — детерминация пола, основанная на нескольких генах.
- Моногения** [*англ. monogeny*] — продуцирование потомства только одного полового типа.
- Моногенная (= однофакторная) детерминация пола** [*англ. monogenic sex determination*] — механизм детерминации пола, предполагаемый, в частности, у пеннатных диатомовых, при котором пол определяется единственным генетическим фактором, обычно одним локусом с двумя аллелями.
- Моновидовая культура** [*англ. monospecific culture*] — см. Альгологически чистая культура.
- Моносексуальные (= однополые) клоны** [*англ. monosexual clones*] — клоны, которые обнаруживают только один из возможных полов (типов скрещивания).
- Мужские гаметы** [*англ. male gametes*] — гаметы мужского типа, последний тривиально определяется по морфологии и/или поведению гамет. В случае оогамии у центрических диатомовых М.г. — это сперматозоиды. Пол у центрических генотипически не детерминирован, генетический набор мужских и женских гамет идентичен. У пеннатных пол детерминирован генотипически, поэтому правильнее соотносить мужские гаметы с мужскими клонами (клонами мужского пола, несущими мужской и женский половые факторы в комбинации MF). В случае транс-анизогамии ошибочно называть с точки зрения генетических детерминант активную гамету в гаметангии мужской, а пассивную — женской; т. к. генотипически предопределен пол конкретного клона, и соответственно, конкретного гаметангия, а не гаметы. Мужской пол гетерогаметный (в гаметангии одна гамета несет М-фактор, другая F-фактор пола).
- Мужской гаметангий** [*англ. male gametangium*] — клетка-гаметангий мужского клона.
- Мужской клон** [*англ. male clone*] — клон, пол которого определен как мужской. У пеннатных пол детерминирован генотипически и остается неизменным на протяжении всего онтогенеза. В отношении центрических, у которых пол генотипиче-

ски не детерминирован, можно говорить о том, что клон, вследствие эпигенетической регуляции, является мужским на определенном этапе онтогенеза.

Мультигенная детерминация пола [*англ. multigenic sex determination*] — см. Многофакторная детерминация пола.

Мультиполярное расширение [*англ. multipolar expansion*] — характер роста ауксоспоры, рост происходит по трем или более направлениям.

Неравный цитокинез [*англ. unequal cytokinesis*] — неравное деление клеток в процессе митоза, приводящее к появлению двух диплоидных клеток разного размера. Н.ц. обычен при формировании покоящихся спор, также наблюдается в процессе гаметогенеза у некоторых видов диатомовых.

Нижняя граница размерного диапазона ауксоспорообразования [*англ. lower sexual size threshold*] — нижняя граница размерного диапазона клеток, соответствующего репродуктивной фазе клеточного цикла.

Оболочка ауксоспоры [*англ. auxospore envelope*] — многослойная, достаточно сложно структурированная оболочка, включающая органические и кремнеземные элементы: перизониум, элементы инкунабулы.

Одновидовая культура [*англ. monospecific culture*] — см. Альгологически чистая культура.

Однодомность [*англ. monoecy*] — способность клона производить как мужские, так и женские гаметы, а соответственно, если мужской и женский гаметогенез идут одновременно — воспроизводиться внутриклоново (гомоталлически). Иногда термин *O.* используют как синоним гомоталлизма, но, вероятно, имеет смысл под гомоталлизмом понимать внутриклоновое воспроизведение более широко, например, когда гаметы не дифференцируются на мужские и женские (случай педогамии) или их нет вообще (аутогамия). Однодомность говорит о том, что пол клона генотипически не детерминирован.

Однополые клоны [*англ. unisexual clones*] — см. Моносексуальные клоны.

Однополярное (= униполярное) расширение [*англ. unipolar expansion*] — характер роста, например, зигот, ауксоспор; рост происходит по одной оси только в одном направлении.

Однородительский (= унипарентальный) [*англ. uniparental*] — происходящий от одного из родителей.

Однородительское (= унипарентальное) ауксоспорообразование [*англ. uniparental auxosporulation*] — процесс формирования ауксоспор одной родительской клеткой, например, в результате аутомиксиса или апомиксиса.

Однородительское (= унипарентальное) наследование [*англ. uniparental inheritance*] — наследование по линии родителей одного пола (например, только по «материнской» линии); в частности, показано — пока на примере только одного вида диатомей — унипарентальное наследование митохондрий.

Однофакторная детерминация пола [*англ. monofactorial sex determination*] — см. Моногенная детерминация пола.

Онтогенез [*англ. ontogenesis*] — процесс развития с момента зарождения до конца жизни. У диатомовых понятие *O.* разумно применять в отношении раз-

вития конкретного клона, от момента появления инициальной клетки до исчезновения последней вегетативной клетки этого клона. В онтогенезе клон проходит несколько фаз (дорепродуктивная, репродуктивная, в ряде случаев — пострепродуктивная).

Оогамия [*англ. oogamy*] — тип полового процесса, при котором сливаются резко отличающиеся друг от друга половые гаметы — крупная неподвижная яйцеклетка с мелкой, обычно подвижной мужской половой клеткой (сперматозоидом). Последние у диатомовых обычно лишены хлоропластов. О. представляет собой крайне выраженную форму анизогамии.

Оогенез [*англ. oogenesis*] — процесс формирования женских гамет. Встречается у оогамных видов центральных диатомовых.

Оогонангий [*англ. oogonangium*] — у оогамных диатомовых клетка, которая дает гаметангий женского типа (оогоний).

Оогоний [*англ. oogonium*] — гаметангий у оогамных диатомовых, в котором формируются гаметы женского типа (яйцеклетки).

Ооцит [*англ. oocyte*] — клетка-оогоний на этапе формирования яйцеклетки. Различают первичные (результат митоза) и вторичные (результат первого мейотического деления) ооциты.

Оплодотворение [*англ. fertilization*] — в общем смысле — слияние двух гаплоидных половых клеток (гамет) с образованием диплоидной зиготы. См. Сингамия

Остаточные клетки [*англ. residual cells*] — сравнительно небольшие клетки, содержащие одно или два ядра (гаплоидных или диплоидных) и незначительное количество цитоплазмы. Обычно возникают как результат неравного цитокинеза, например, при формировании гамет, покоящихся спор и т. п. Функциональность их до конца не выяснена.

Остаточные тела [*англ. residual bodies*] — части клетки, образующиеся в процессе гаметогенеза и не содержащие ядер (в отличие от остаточных клеток), но иногда содержащие хлоропласты (см. Мерогенный сперматогенез).

Открытый жизненный цикл [*англ. open life cycle*] — тип жизненного цикла, в котором за репродуктивной фазой следует пострепродуктивная, иными словами, отсутствует нижний размерный порог полового диапазона, т. е. даже самые мелкие жизнеспособные клетки способны к половому воспроизведению.

Педогамия [*англ. paedogamy*] — форма аутомиксиса, при которой в одной клетке-гаметангии формируются две гаметы, которые затем сливаются, образуя зиготу.

Первичная оболочка зиготы [*англ. primary zygote wall*] — оболочка зиготы, состоящая из тонкого органического слоя снаружи плазмалеммы. Элементы оболочки гамет, если наличествуют, также могут быть включены в П.о.з. Последняя является основной частью инкунабулы или полностью составляет инкунабулу.

Перегруппировка гамет [*англ. gamete rearrangement*] — перемещение гамет в клетке в процессе гаметогенеза у пеннатных диатомовых. Гаметы, после де-

ления лежащие по обе стороны от плоскости деления, перемещаются в апикальные позиции, т. е. к полюсам клетки-гаметангия.

Переключение типов спаривания [*англ. mating-type switching*] — механизм, позволяющий проявлять альтернативные типы спаривания генетически идентичными клетками.

Перекрестное оплодотворение [*англ. cross-fertilization*] — см. Ксеногамия.

Перизониум [*англ. perizonium*] — кремнеземная часть оболочки ауксоспоры, состоящая из продольных и поперечных (у некоторых видов только продольных или только поперечных) элементов; выполняет роль экзоскелета. Известен у пеннатных диатомовых. Формируется в процессе роста ауксоспоры, определяет направление роста. Вначале закладывается первичное кольцо, к которому по обеим сторонам последовательно добавляется несколько вторичных колец, тем самым задается биполярный рост ауксоспоры вдоль апикальной оси. Вместе с поперечными кольцами откладываются продольные первичные и вторичные ленты П.

Периоды жизненного цикла (= стадии, фазы, этапы жизненного цикла) [*англ. life cycle periods*] — части жизненного цикла, на протяжении которых клетки имеют определенное физиологическое состояние. Обычно различают дорепродуктивный, репродуктивный (или генеративный) и пострепродуктивный П.ж.ц. В очень редких случаях облигатно присутствует период покоя (споры, покоящиеся клетки).

Пикноз [*англ. pyknosis*] — нормальный процесс деструкции избыточных ядер; наблюдается, например, в процессе гаметогенеза.

Пикнотические ядра [*англ. pyknotic nuclei*] — дегенерирующие избыточные ядра, образующиеся, например, в гаметах в процессе гаметогенеза. П.я. меньших размеров и при окрашивании выглядят более уплотненными по сравнению с обычными (функциональными) ядрами.

Плазмогамия [*англ. plasmogamy*] — слияние протопластов клеток.

Плазмодий [*англ. plasmodium*] — протопласт, содержащий несколько ядер, образующихся в результате ацитокинетического ядерного деления сперматогонангия.

Пластинки инкунабулы [*англ. incunabular plates*] — элементы инкунабулы, представляющие собой широкие пластинки, почти полностью покрывающие зиготу латерально.

Поведенческая (= физиологическая) **анизогамия** [*англ. behavioural anisogamy*] — один из случаев анизогамии, когда гаметы различаются поведением (активностью), но при этом могут быть морфологически и по размеру неразличимы.

Покоящиеся клетки [*англ. resting cells*] — физиологически и цитологически модифицированные клетки, характеризующиеся метаболическим/фотосинтетическим покоем и уплотненным протопластом.

Покоящиеся споры [*англ. resting spores*] — специализированные клетки с низкой физиологической (метаболической/фотосинтетической) активностью,

имеют грубо окремненные створки, морфологически отличаются от обычных вегетативных клеток. Чаще всего встречаются у центрических видов диатомовых. Образуются в процессе митоза, включая ацитокINETический. Образование П.с. не связано с половым воспроизведением. Различают три типа П.с. (экзогенные, эндогенные и полуэндогенные) в зависимости от их генезиса.

Пол [*англ. sex*] — в общем смысле — совокупность генетически и/или эпигенетически детерминированных признаков особи, определяющих ее роль в процессе полового воспроизведения. У центрических диатомовых пол определяется эпигенетически: один и тот же клон может продуцировать как мужские, так и женские гаметы, резко отличающиеся по размеру, морфологии и поведению (оогамия). У пеннатных диатомовых пол клона детерминирован генотипически и не меняется на протяжении всей жизненной истории. Вегетативно делящиеся клетки не имеют фенотипических признаков пола. У центрических и небольшого числа видов пеннатных диатомовых морфологические (включая поведенческие и/или физиологические) признаки пола проявляются на этапе гаметогенеза. Как правило, мужской пол соотносится с активными гаметами (у центрических это несущие жгутик сперматозоиды), однако надо иметь в виду, что у транс-анизогамных видов пеннатных из двух гамет, сформированных в мужском гаметангии, одна гамета активна, а вторая пассивна, что не означает их разнополости. Пол пеннатных, очевидно, детерминирован двумя половыми факторами, условно М и F, распределенных по двум разным хромосомам, так что при наследовании мужской пол задается сочетанием факторов MF, т. е. является гетерогаметным, а женский пол — факторов FF, т. е. является гомогаметным.

Полигенная детерминация пола [*англ. polygenic sex determination*] — см. Многофакторная детерминация пола.

Полисексуальные клоны [*англ. polysexual clones*] — см. Гермафродиты.

Половая детерминанта (= половой фактор) [*англ. sex determinant*] — аллельная форма гена, определяющего генетическую основу пола клона. В случае диплогенотипической детерминации пола (у пеннатных диатомовых) сочетание половых факторов FM определяет мужской пол, сочетание половых факторов FF — женский пол.

Половая совместимость [*англ. sexual compatibility*] — способность к скрещиванию (половому воспроизведению) двух клеток (клонов) противоположного (комплементарного) типа спаривания.

Половое воспроизведение (= процесс полового воспроизведения) [*англ. sexual reproduction*] — рассматривается как процесс, связанный поэтапно с взаимодействием клеток — половых партнеров (обмен феромонами, спаривание — если характерно), формированием гамет (гаметогенез), их слиянием (сингамия) и последующим образованием зигот и специфических только для диатомовых ауксоспор (ауксоспорообразование) и инициальных клеток. В некоторых случаях (аутогамия) этап формирования гамет может отсутствовать. У диатомовых П.в. ошибочно называть «половым размножением», поскольку число клеток, появившихся в результате П.в., меньше или равно числу роди-

тельских клеток. С позиций генетики П.в. — это смешение геномов, рекомбинация и передача их следующему поколению.

Половой процесс [*англ. sexual process*] — часть процесса полового воспроизведения от начала гаметогенеза до момента оплодотворения.

Половой фактор [*англ. sex factor*] — см. Половая детерминанта.

Полоски (ленты) инкунабулы [*англ. incunabular strips*] — структура в оболочке инкунабулы, сформированная узкими лентами, нерегулярно покрывающими в несколько слоев зиготу и ауксоспору на ранних этапах развития. Перизониум, в отличие от нее, имеет регулярно расположенные элементы. П.и. обнаружены у биполярных центральных и шовных пеннатных диатомовых.

Полуинтеркалярная ауккоспора [*англ. semi-intercalary auxospore*] — ауккоспора в цепочке клеток, с одной стороны контактирующая с текой гаметангии, а с другой — с сестринской ауккоспорой, развивающейся в том же гаметангии.

Полуэндогенные покоящиеся споры [*англ. semi-endogenous resting spores*] — парные споры, гиповальва которых окружена одной из тек панциря родительской клетки, а эпивальва обращена наружу и не прикрыта текой родительской клетки.

Поперечный перизониум [*англ. transverse perizonium*] — система кремнеземных элементов перизониума, представляющих собой кольца, плоскость которых поперечна апикальной оси растущей ауккоспоры. Вначале закладывается первичное кольцо, к которому по обеим сторонам вдоль апикальной оси последовательно добавляются несколько вторичных колец, иногда можно дифференцировать и третичные кольца. Первичное кольцо обычно шире и массивнее. Кольца бывают замкнутые и незамкнутые. В случае незамкнутых колец, все они расположены разомкнутой стороной в одном латеральном направлении, формируя так называемую щель перизониума, иногда довольно широкую. Та сторона перизониума, где расположена щель, считается вентральной. Эпивальва инициальной клетки, которая формируется первой, откладывается на дорсальной стороне. У бесшовных пеннатных, клетки которых не способны двигаться, незамкнутость колец, вероятно, способствует освобождению начинающих делиться инициальных клеток из перизониума. В случае, когда клетки подвижны, они выползают из перизониума через апикальный полюс, отбрасывая прикрывающий его колпачок инкунабулы.

Постзиготическая стерильность [*англ. post-zygotic sterility*] — стерильность при скрещиваниях, обусловленная действием механизмов, вызывающих гибель потомков или их стерильность при последующих скрещиваниях.

Постинициальные клетки [*англ. post-initial cells*] — первые клетки, появившиеся в результате вегетативного деления инициальной клетки.

Пострепродуктивная фаза жизненного цикла [*англ. post-reproductive phase*] — фаза жизненного цикла, наступающая после генеративной фазы. Термин корректен в рамках трактовки жизненного цикла как смены характерного для вида онтогенеза в поколениях. В рамках другой трактовки жизненного цикла — как повторяющихся циклов развития от выбранной фазы до той же фазы в

следующем поколении — термин лишен смысла, поскольку из пострепродуктивной фазы невозможен переход к следующему поколению.

Презиготическая стерильность [*англ. pre-zygotic sterility*] — стерильность при скрещиваниях, обусловленная действием механизмов, препятствующих формированию зигот.

Продольный перизониум [*англ. longitudinal perizonium*] — система кремнеземных элементов перизониума в виде лент, расположенных параллельно апикальной оси растущей ауксоспоры. Различают первичные и вторичные ленты П.п. П.п. препятствует деформации ауксоспор в трансапикальном направлении.

Проперизониум [*англ. properizonium*] — изначально термин предложен для обозначения системы кремнеземных структур в форме колец и чешуек (элементов инкунабулы) в оболочке ауксоспор некоторых биполярных центрических диатомовых. В настоящее время ряд авторов считает достаточным употребление термина перизониум и избыточным разделение на П. и перизониум ввиду их морфологической и функциональной аналогии. Другие авторы находят, что, хотя структура кремнеземных элементов в виде колец сходная, их организация и расположение заметно отличаются у биполярных центрических и бесшовных пеннатных, поэтому надо оставить оба термина.

«**Прораствание**» ауксоспоры [*англ. auxospore expansion*] — переход клетки из состояния зиготы в состояние ауксоспоры — растущей клетки. У биполярных центрических и пеннатных диатомовых П.а. происходит с разрывом инкунабулы и сопровождается построением проперизониума или перизониума.

Процесс полового воспроизведения [*англ. sexual reproduction process*] — см. Половое воспроизведение.

Псевдокопуляция [*англ. pseudocopulation*] — процесс, напоминающий двуродительское воспроизведение половых партнеров, однако каждая из спарившихся клеток при этом воспроизводится аутомиктически.

Псевдомейоз [*англ. pseudomeiosis*] — процесс, включающий стадии, напоминающие мейотическую профазу, но без уменьшения ploидности.

Псевдоподиальные выросты [*англ. pseudopodial processes*] — тонкие цитоплазматические выросты, периодически формирующиеся на поверхности активных (мужских) гамет у некоторых видов диатомовых. Служат для обнаружения полового партнера и достижения контакта с ним. По строению близки к аксоподиям. Длина П.в. в несколько раз превышает диаметр гамет.

Раздельнополость [*англ. dioecy*] — см. Двудомность, Гетероталлизм.

Размерная граница ауксоспорообразования [*англ. sexual size threshold*] — верхний либо нижний порог размерного диапазона ауксоспорообразования. Один из двух критических размеров клеток, уменьшающихся в онтогенезе: пересекая верхнюю границу, клетки приобретают, а проходя нижнюю — теряют способность к половой репродукции.

Размернозависимое проявление пола [*англ. size dependant sexuality*] — свойственное центрическим диатомовым эпигенетическое проявление пола, свя-

занное с размерами клеток. Обычно более крупные клетки — в пределах диапазона размеров, пригодных для аукоспорообразования — продуцируют женские гаметы, в то время как относительно более мелкие клетки способны формировать преимущественно мужские гаметы.

Размерный диапазон аукоспорообразования (= сексуально индуцибельный диапазон размеров клеток) [*англ. sexual size range*] — диапазон размеров клеток, при которых они являются сексуально индуцибельными и могут, при наличии полового партнера (если требуется) и благоприятного сочетания факторов среды, вступить в процесс полового воспроизведения и формирования аукоспор.

Репродуктивная изоляция [*англ. reproductive isolation*] — неспособность скрещиваться и/или оставлять плодовитое потомство. На генетическом уровне это означает невозможность обмена генетическим материалом между организмами и передачи его следующим поколениям.

Репродуктивная совместимость [*англ. sexual compatibility*] — способность вступать во взаимодействие, связанное с половым воспроизведением и появлением потомства, которое и далее способно воспроизводиться половым путем.

Репродуктивная фаза (= репродуктивный период) **жизненного цикла** [*англ. reproductive phase of the life cycle*] — см. Генеративная фаза жизненного цикла.

Репродуктивный период жизненного цикла [*англ. reproductive period of the life cycle*] — см. Репродуктивная фаза жизненного цикла

Репродукция [*англ. reproduction*] — см. Воспроизведение.

Родительский клон [*англ. parental clone*] — клон, участвовавший в воспроизведении, независимо от того, было оно гомо- или гетероталлическим.

Самостерильность [*англ. self-sterility*] — невозможность воспроизводиться внутри клона. С. типична для случаев строгого гетероталлизма.

Свободная аукоспора [*англ. free auxospore*] — аукоспора, не имеющая контакта с теками гаметангия или гаметангиев.

Сексуализация [*англ. sexualization*] — переход клетки в состояние, позволяющее инициирование полового воспроизведения.

Сексуальная индукция [*англ. sexual induction*] — инициирование полового воспроизведения.

Сексуально индуцибельная клетка [*англ. sexually inducible cell*] — клетка, физиологическое состояние которой позволяет вступление в половой процесс, реализуемый при наличии (если необходимо) полового партнера и соответствующих окружающих условий. Клетки за пределами генеративной фазы жизненного цикла (связано с размерами клеток) сексуально неиндуцибельны, т. е. невосприимчивы к действию сигналов или факторов, которые заставили бы их перейти к половому воспроизведению.

Сексуально индуцибельный диапазон (размеров клеток) [*англ. sexually inducible size range*] — см. Размерный диапазон аукоспорообразования.

Сестринские клетки [*англ. sibling cells*] — пара клеток, произошедших от одной родительской клетки. Могут рассматриваться как результат вегетативно-

го деления, но также употребляется в отношении полового воспроизведения, когда в паре гаметангиев формируется пара сестринских ауксоспор/инициальных клеток.

Сингамия [*англ. syngamy*] — слияние гаплоидных половых клеток или гамет, приводящее к образованию диплоидной клетки — зиготы. В большей мере рассматривают как процесс, нежели как результат. См. Оплодотворение.

Система скрещивания [*англ. mating system or breeding system*] — совокупность путей (гомо-, гетероталлический), способов полового воспроизведения (алломиксис, аутомиксис, гаплоидный партеногенез, апомиксис) и порядка дифференциации полов.

Скачкообразное уменьшение размеров [*англ. abrupt (rapid) size reduction*] — появление в клоне клеток, резко уменьшенных в размерах. С.у.р. происходит вследствие нарушений цитокинеза, когда из-за искривления плоскости деления одна дочерняя клетка получается короче другой.

Скрещивающийся тип (= тип спаривания) [*англ. mating type*] — один из репродуктивно комплементарных генотипов у строго изогамных видов, когда клоны скрещиваются как разные по полу, однако при этом невозможно установить их половую принадлежность из-за отсутствия очевидных морфологических или поведенческих различий. Ввиду полового дуализма С.т. в таком случае условно обозначают как «+» и «-» («mt+» и «mt-»). Иногда «mt+» и «mt-» употребляют для обозначения половых типов в отношении активных и пассивных гамет, сформированных одной гаметангиальной клеткой (трансанизогамные виды у пеннатных диатомовых), обозначая их как косексуальные [*англ. cosexual*], однако формально различие в поведении гамет у этих видов не может служить достаточным основанием для разделения гамет на мужские и женские. В этом случае понятие пола следует относить к клону (а не к отдельным гаметам), поскольку все клетки клона будут иметь один и тот же тип спаривания и будут способны скрещиваться только с клонами комплементарного типа спаривания.

Смешанный посев [*англ. cross-inoculation*] — посев двух или более клонов в одной емкости. С.п. обычно делают с целью инициирования межклонового воспроизведения.

Соотношение полов [*англ. sex ratio*] — количественное соотношение клеток мужских и женских клонов в популяции.

Спаривание гаметангиев [*англ. pairing*] — процесс, предшествующий гаметогенезу, в ходе которого две клетки за счет активного движения входят в контакт и образуют гаметангиальную пару. В ряде случаев показано, что С.г. регулируется феромонами.

Сперматогенез [*англ. spermatogenesis*] — процесс формирования мужских гамет у оогамных видов диатомовых.

Сперматогонангий [*англ. spermatogonium*] — клетка, которая образует гаметы мужского типа (сперматогоний). С. известен у оогамных диатомовых.

- Сперматогоний** [*англ. spermatogonium*] — клетка-гаметангий у оогамных диатомовых, в которой формируются гаметы мужского типа (сперматозоиды).
- Сперматозоид** (= спермий) [*англ. spermatozoid*] — мужская гамета, подвижная благодаря имеющемуся жгутику.
- Сперматоцит** [*англ. spermatocyte*] — клетка на этапе формирования сперматозоида. Различают первичные сперматоциты, они диплоидны и образуются за счет митоза или нескольких митозов, и вторичные сперматоциты, они гаплоидны и являются следствием первого мейотического деления.
- Спермаций** [*англ. spermatium*] — мужская гамета, более или менее активно перемещающаяся, например, за счет амебоидного движения. С. не имеет жгутика.
- Спермий** [*англ. sperm*] — см. Сперматозоид.
- Стадии жизненного цикла** [*англ. life cycle stages*] — см. Периоды жизненного цикла.
- Стадия покоя** [*англ. resting stage*] — встречающаяся у небольшого количества видов стадия жизненного цикла, когда формируются специализированные клетки, прекращающие вегетативное деление, впадающие в состояние относительного покоя (покоящиеся клетки, покоящиеся споры). Они способны переносить неблагоприятные условия среды. С.п. в целом, за редкими исключениями, не является обязательным атрибутом жизненного цикла и характерна в большей мере для центрических диатомовых.
- Строгая гетероталлия** [*англ. strict heterothally*] — система скрещивания, при которой никакие другие пути воспроизведения, кроме гетероталлического, невозможны.
- Субдвудомность** [*англ. subdioecy*] — частично выраженный гетероталлизм, наблюдавшийся у центрических диатомовых, при котором большая часть клонов ведет себя как однодомные, а у незначительной части клонов обнаруживается только один половой тип (например, мужской).
- Тип спаривания** [*англ. mating type*] — см. Скрещивающийся тип.
- Транс-анизогамия** [*англ. trans-anisogamy*] — вариант анизогамии у пеннатных диатомовых, когда в каждой клетке гаметангиальной пары одна гамета активна, а другая пассивна. Ошибочно считать активную гамету мужской, а пассивную женской, поскольку принадлежность к половому типу у пеннатных диатомовых определена генетически (в большинстве случаев предполагается гомозиготность женских и гетерозиготность мужских клонов).
- Транс-тип сингамии** [*англ. trans-type of syngamy*] — сингамия при транс-анизогамии.
- Унипарентальный** [*англ. uniparental*] — см. Однородительский.
- Унипарентальное ауксоспорообразование** [*англ. uniparental auxosporulation*] — см. Однородительское ауксоспорообразование.
- Унипарентальное наследование** [*англ. uniparental inheritance*] — см. Однородительское наследование.
- Униполярное расширение** [*англ. unipolar expansion*] — см. Однополярное расширение.

Фазы жизненного цикла [*англ. life cycle phases*] — см. Периоды жизненного цикла.

Физиологическая анизогамия [*англ. physiological anisogamy*] — см. Поведенческая анизогамия.

Хологамия (= гологамия, = макрогамия) [*англ. hologamy*] — см. Гологамия.

Цис-анизогамия [*англ. cis-anisogamy*] — вариант анизогамии у пенициллиевых диатомовых, когда в одной клетке гаметангиальной пары формируются две активные (подвижные) гаметы, а в другой — две пассивные (не способные к движению). Гаметангий с активными гаметами считается принадлежащим к клону мужского типа и, как установлено для нескольких видов, является генетически гетерогаметным.

Цис-тип сингамии [*англ. cis-type of syngamy*] — сингамия при цис-анизогамии.

Цитоплазматическое наследование [*англ. cytoplasmic inheritance*] — наследование неядерных ДНК, передающихся с органеллами или эндосимбионтами. У диатомовых наблюдается, например, в случае наследования хлоропластной и митохондриальной ДНК, последнее происходит, очевидно, по линии родителей только одного пола (однородительское наследование).

Чешуйки инкунабулы [*англ. incunabular scales*] — плоские дисковидные кремнеземные элементы инкунабулы, сходные с чешуйками; могут быть перфорированными.

Штамм [*англ. strain (isolate)*] — генетически однородная (чистая) культура вида микроорганизма, которая характеризуется определенными свойствами. Ш. представляет собой субклон, изолированный в определенное время в определенном месте или полученный в результате мутаций, генетических манипуляций. В отличие от клона, Ш. существует только в виде лабораторной культуры, для него редко применяют понятие жизненного цикла.

Экзогенные покоящиеся споры [*англ. exogenous resting spores*] — покоящиеся споры, образованные в количестве двух или четырех после митотических делений, не заключенные по окончании формирования в панцири родительских клеток.

Эндогенные покоящиеся споры [*англ. endogenous resting spores*] — одиночные или парные споры, образованные в результате ацитокинетического или неравного митоза, полностью заключенные в панцири родительских клеток.

Эпигенетическая детерминация (дифференциация) полов [*англ. epigenetic sex determination (differentiation)*] — дифференциация полов, при которой комплементарные скрещивающиеся фенотипы могут производиться одним и тем же генотипом. Э.д.п. характерна для радиальных центральных диатомовых. При Э.д.п. триггером выступает достижение клетками определенного размера (внутренний негенетический фактор) и/или изменение факторов внешней среды (температуры, условий освещения, рН, состава солей и др.).

Этапы жизненного цикла [*англ. life cycle stages*] — см. Периоды жизненного цикла.

Этапы (процесса) полового воспроизведения [*англ. sexual reproduction stages*]

— в наиболее общем случае к Э.п.в. относятся взаимодействие клеток — половых партнеров (обмен феромонами, спаривание — если характерно), формирование гамет (гаметогенез), их слияние (сингамия), последующее образование зигот, аукоспор (аукоспорообразование) и инициальных клеток.

Эффективный размер популяции [*англ. effective population size*] — среднее количество особей (клеток у одноклеточных) в популяции, эффективно передающих гены следующим поколениям, т. е. участвующих в половом воспроизведении.

Для заметок

Научное издание

Николай Александрович Давидович
Ольга Ивановна Давидович

Репродуктивная биология диатомовых водорослей

Монография

Редактор — Давидович Н. А.

Корректор — Давидович О. И.

Дизайн, макет и верстка — Давидович Н. А.

Формат 70×100/16. Усл. печ. л. 15,93. Тираж 300 экз. Заказ № 07А/21

ИЗДАТЕЛЬСТВО ТИПОГРАФИЯ «АРИАЛ».
295015, Республика Крым, г. Симферополь, ул. Севастопольская, 31-а/2,
тел.: +7 978 71 72 901, e-mail: it.arial@yandex.ru
www.arial.3652.ru

Отпечатано с оригинал-макета в типографии «ИТ «АРИАЛ».
295015, Республика Крым, г. Симферополь, ул. Севастопольская, 31-а/2,
тел.: +7 978 71 72 901, e-mail: it.arial@yandex.ru, www.arial.3652.ru