

УДК 582.261: 581.16

Н.А. ДАВИДОВИЧ

Карадагский природный заповедник НАН Украины,
п. Курортное, ул. Науки, 24, 98188 Феодосия, Украина

ТЕНДЕНЦИИ В РАЗВИТИИ РЕПРОДУКТИВНОЙ БИОЛОГИИ *BACILLARIOPHYTA*

Освещены вопросы репродуктивной биологии диатомовых водорослей – направления в биологии, касающегося таких фундаментальных тем, как половое воспроизведение, жизненные циклы, системы скрещивания, закономерности определения и наследования пола и т.д. В хронологическом плане показаны тенденции в развитии репродуктивной биологии, акцентировано внимание на проблемах, требующих своего решения. Подчеркнута роль приемов и методов репродуктивной биологии в определении межвидовых границ; целесообразность использования методов скрещивания в совокупности с молекулярно-биологическими методами. Дан анализ количества публикаций по репродуктивной биологии диатомовых за истекшие полтора столетия.

Ключевые слова: *Bacillariophyta*, репродуктивная биология, половое воспроизведение.

Репродуктивная биология, или биология воспроизведения, – это раздел биологии, предметом изучения которого является половое воспроизведение организмов во всех аспектах. Перед репродуктивной биологией стоят проблемы, касающиеся разных уровней организации: на молекулярном уровне – это раскрытие генетических основ проявления и закономерностей наследования пола в поколениях; на клеточном уровне – изучение особенностей мейоза, типов полового процесса; на организменном уровне – выявление репродуктивных барьеров, изучение полового поведения; на популяционно-видовом уровне – изучение жизненных циклов, систем скрещивания.

Автору известно более 700 печатных работ, касающихся вопросов репродуктивной биологии диатомовых. Это неполный перечень, однако его анализ дает наглядное представление о динамике количества публикаций (см. рисунок). Отдельные аспекты репродуктивной биологии диатомовых водорослей стали изучаться после изобретения микроскопии в конце 17 – начале 18 веков. Исследователи обнаружили (Leeuwenhoek, 1703, цит. по Round et al., 1990), что в капле воды в изобилии встречаются одноклеточные организмы, обладающие панцирем с причудливым орнаментом, причем разные виды имели разную форму и структуру панциря. Позднее выявилась кремнеземная природа панциря, устойчивого к щелочам и кислотам, и таким образом было заложено и впоследствии сформировалось мощное направление исследований, связанное с изучением только этой, неживой составляющей диатомовых водорослей. Со временем это направление надолго стало доминирующим в изучении диатомовых, возможно, в связи с необходимостью классификации объектов, при том что

© Н.А. Давидович, 2009

панцири, ввиду высокой видоспецифичности их строения, на определенном этапе служили прекрасной основой для таксономических исследований. Практически вся таксономия диатомовых водорослей была построена на различии в строении панцирей. С изобретением в середине 20 в. электронной микроскопии появилась возможность видеть детали строения панцирей. Это расширило возможности по описанию и идентификации видов, однако не изменило главного принципа – исследователи продолжали иметь дело с мертвыми панцирями. В определенной мере такая особенность организации диатомовых, как наличие трудноразрушимого кремнеземного панциря, имела весомые преимущества, ибо позволяла изучать ископаемые остатки диатомовых. Сложились школы диатомологов, прекрасно разбиравшихся в деталях строения панциря и практически не интересовавшихся протопластом клеток диатомовых.

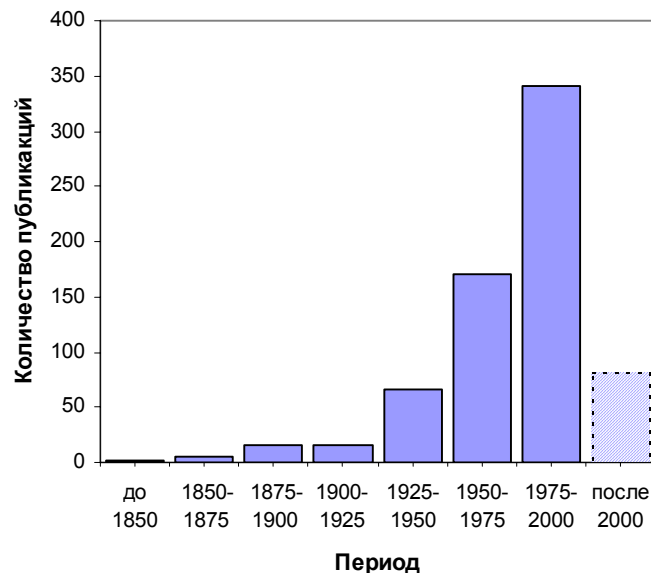


Рисунок. Динамика количества публикаций, посвященных вопросам репродуктивной биологии диатомовых водорослей

Эволюция представлений о типах полового процесса

В середине 19 в. появилась серия работ, описывающих т.н. конъюгацию диатомовых (Thwaites, 1847; Griffith, 1855; Carter, 1856, 1865; Smith, 1856; Pritchard, 1861; Lüders, 1862). Закономерно что, отмечая разнообразные "формы развития", авторы зачастую неполно или не вполне корректно, если судить с позиций сегодняшнего уровня знаний, интерпретировали сущность наблюдаемых процессов. Однако поражают тщательность описания, внимание к деталям и

натурализм исполнения рисунков – единственного средства документирования в то время. Предпринимались попытки классифицировать изрядное количество накопившихся наблюдений. Г. Твайтс (Thwaites, 1847) отмечал "исключительное многообразие" конъюгации диатомовых. Заслуга В. Смита (Smith, 1856), как подчеркнул А. Притчард (Pritchard, 1861), состояла в том, что он привел все известные формы конъюгации к четырем главным. Чуть позднее Г. Клеббан (Klebahn, 1896) выделил пять типов аукоспоруляции (цит. по Mann, 1993). Дальнейшее развитие система получила благодаря трудам Г. Карстена (Karsten, von, 1898, 1899, 1900a, b, 1912), затем Ф. Хустета (Hustedt, 1930) и, наконец, последняя, наиболее детальная попытка классификации типов полового процесса была предложена Л. Гейтлером (Geitler, 1932, 1973). Помимо отдельного типа полового процесса, присущего центрическим (оогамия), выделены несколько типов у пеннатных. В основу их классификации положены такие признаки:

- количество гамет, формирующихся в каждом из гаметангиев, участвующих в половом процессе, соответственно, количество образующихся зигот и аукоспор;
- изогамность/анизогамность;
- конфигурация гаметангиев при спаривании;
- наличие или отсутствие перегруппировки гамет внутри гаметангиев;
- взаимное расположение гаметангиев и аукоспор;
- наличие или отсутствие выделяемой гаметангиями слизи, копуляционных каналов.

Гейтлер выделял четыре главных типа полового процесса, основываясь в первую очередь на количестве аукоспор, порождаемых гаметангиями. Тип I – формирование парой клеток-половых партнеров двух аукоспор. Тип II – формирование одной аукоспоры в гаметангиальной паре. Типом III является аутомиксис, который подразделяется на педогамию и аутогамию. Для диатомовых описан также апомиксис – фактически бесполое воспроизведение, включенное, однако, в систему как отдельный тип IV. Первый и второй типы в свою очередь разбиваются на подтипы в зависимости от изогамного или анизогамного поведения гамет. Затем, в соответствии с изложенными выше критериями, идет дальнейшая детализация подтипов.

Система, предложенная Гейтлером, была представлена без принципиальных изменений в более поздних обзорных работах (Drebes, 1977; Round et al., 1990; Mann, 1993) и используется большинством современных авторов для практического описания и сравнения типов наблюдаемого полового процесса. Впрочем, новые наблюдения приносят новые данные, и возникает необходимость в дополнениях и дальнейшей модификации системы Гейтлера (Mizuno, 1994; Черупнов, Mann, 2004).

Принципиальным моментом в построении системы является идея естественности, т.е. система должна отражать естественный эволюционный

прогресс типов полового процесса. Система Гейтлера не в полной мере отвечает этому требованию (см., например, дискуссию в работах: Mann, 1993; Chernikov, Mann, 2004), и поэтому она непременно будет подвержена ревизии, причем, возможно, даже существенной, в зависимости от того, какие характеристики будут положены в основу классификации. Еще одним недостатком является отсутствие формальной логики в обозначении подтипов полового процесса: так, анизогамия в пределах типа I обозначена буквой А, в то же время анизогамия в пределах типа II обозначается буквой В (а буква А служит для обозначения изогамии).

С начала нынешнего века опубликовано более 20 работ, в которых описано половое воспроизведение разных видов диатомовых. Для продолжения работ по изучению типов полового процесса есть объективные причины. Главная из них – сравнительно небольшое количество видов, для которых в той или иной мере изучено половое воспроизведение (таких немногим более 200), по отношению ко все возрастающему количеству описанных видов диатомовых, общее число которых составляет более 200 тысяч (Mann, Droop, 1996; Mann, 1999). Таким образом, половое воспроизведение изучено у 0,1 % общего числа видов, хотя оно, вероятно, присутствует в жизненном цикле большинства диатомовых.

Жизненные циклы диатомовых

Диатомовые водоросли являются диплоидными гапобионтами (Bold, Wynne, 1985). Это означает, что в жизненном цикле доминирует только одна фаза, в которой организм диплоиден, смена поколений отсутствует. Гаметы, образующиеся в процессе полового воспроизведения, вследствие мейотической редукции гаплоидны и существуют всего несколько минут или часов до момента слияния и формирования зиготы с последующей кариогамией, после чего диплоидный набор хромосом восстанавливается. В указанном смысле жизненный цикл диатомовых водорослей такой же, как у высших растений и животных.

В природной популяции один и тот же вид диатомовых водорослей представлен клетками разных размеров. Такое разнообразие можно объяснить изменением размеров в течение жизни популяции. Было установлено, что по мере того, как клетки делятся вегетативным путем, их размер (вдоль апикальной оси у пеннатных или диаметр у центрических) постоянно уменьшается. При этом был раскрыт механизм уменьшения размера, связанный с особенностями строения панциря клеток диатомовых, состоящего из двух половинок (эпитеки и гипотеки, входящих друг в друга как две половинки чашки Петри). При вегетативном делении у каждой из двух образующихся клеток достраивается внутренняя створка (гипотека), а обе створки материнской клетки становятся наружными (эпитеками). Таким образом, средний размер клеток в популяции в норме постоянно уменьшается. Восстановление исходных видоспецифических

размеров у диатомовых осуществляется посредством формирования специфической клетки – ауксоспоры. Ауксоспора характерна исключительно для диатомовых, она способна сравнительно быстро (за нескольких часов) увеличиться в размерах на порядок величин, по завершении роста внутри ауксоспоры начинает формироваться инициальная клетка – первая вегетативная клетка новой генерации, при этом вначале начинает откладываться эпитека и затем, после ацито-кинетического митоза, – гипотека. Указанная схема изменения размеров в жизненном цикле диатомовых впервые была изложена фактически одновременно Дж. МакДональдом (McDonald, 1869) и Е. Пфитцером (Pfitzer, 1869, 1871) и сейчас носит название правила МакДональда-Пфитцера (Chernov et al., 2004).

В 20 в. исследования жизненных циклов были продолжены. Л. Гейтлер (Geitler, 1932, 1935), например, установил, что к половому воспроизведению способны не все клетки в популяции, а только такие, размер которых стал меньше определенного критического ("кардинального пункта" по терминологии Гейтлера), и сохраняется эта способность до следующего кардинального пункта, ограничивающего снизу диапазон размеров, подходящих для полового воспроизведения. Верхняя граница диапазона размеров, допускающих сексуальную индукцию, в зависимости от видовой принадлежности может находиться на уровне 30-75 % максимального видоспецифического размера, однако для большинства исследованных видов находится вблизи 50 % отметки (Davidovich, 2001).

В теории кардинальных пунктов очень важным представляется вывод Гейтлера о том, что размерный и половой цикл взаимосвязаны, и образование ауксоспор является непременным атрибутом полового воспроизведения. Ауксоспора, по сути, является результатом развития зиготы, сформировавшейся в итоге полового процесса. Известны также случаи формирования ауксоспор путем апомиксиса и гаплоидного партеногенеза (Chernov et al., 2004). Ауксоспора – это не просто "раздувшаяся" зигота. Формирование ауксоспоры связано с разрывом оболочки зиготы и построением специфического кремнеземного "скелета". У пениатных он устроен наиболее сложно, имеет название перизониум и состоит из поперечных и продольных, или только поперечных или же продольных элементов, придающих ауккоспоре видохарактерную форму (Round et al., 1990). Инициальные клетки формируются внутри оболочек ауккоспоры путем последовательного отложения эпитеки и гипотеки.

Значительный вклад в развитие представлений о жизненных циклах диатомовых внес А.М. Рощин (1994), работавший с клоновыми культурами водорослей. Он описал т. н. сложные жизненные циклы, когда в жизненном цикле встречаются несколько периодов полового воспроизведения, прерываемых периодами вегетативного размножения, а также случаи последовательного ауккоспорообразования в несколько этапов, когда клетки, появившиеся из

инициальных, через несколько делений опять вступают в половой процесс. Последнее, впрочем, легко объяснить тем, что размер инициальных клеток, появившихся на первом этапе, оказывается относительно небольшим и попадает в размерный диапазон, допускающий аукоспорообразование (Davidovich, 2001).

При наличии принципиального сходства жизненный цикл у разных видов диатомовых может отличаться в деталях, иногда существенно. К таким существенным отличиям можно отнести, во-первых, отсутствие уменьшения размеров клеток у некоторых видов (Wiedling, 1943; Round, 1972), или у некоторых клонов в пределах вида, как, например, у *Asterionella formosa* Hass. (Давидович, 2005а, б). Это приводит к продолжающемуся неопределенно долгое время бес-полому размножению. Возникает вопрос о наличии у этих видов полового воспроизведения вообще, что противоречит общетеоретическому предположению о том, что оно должно присутствовать в жизненном цикле как обязательный этап.

Во-вторых, возможность альтернативных путей прохождения жизненного цикла. Яркий пример тому – *Grammatophora marina* (Lyngb.) Kütz., у которой аукоспоры, помимо основного аллогамного полового процесса, возникают также в результате внутриклонового аукоспорообразования без копуляции гамет; инициальные клетки формируются как из аукоспор, так и вегетативным путем. Кроме того, существует вегетативное укрупнение и внезапное "скачкообразное" уменьшение клеток (Sato et al., 2008a, b). Аналогичным образом, многовариантным жизненным циклом обладает *Achnanthes longipes* C.A. Ag. (Чепурнов, Roschin, 1995; Чепурнов, Mann, 1997, 1999, 2000) и, в принципе, все те виды, у которых гетероталлизм сочетается с гомоталлизмом, т.е. "однодомно-двудомные" (Рощин, 1994; Roshchin, Чепурнов, 1999), и бесполом аукоспорообразованием, например, в случае апомиксиса (Sabbe et al., 2004). Для диатомовых известна также гаплоидия и полиплоидия (Чепурнов, Roschin, 1995; Чепурнов et al., 2004), однако при таком развитии жизненный цикл оказывается тупиковым.

Реализация потенциала, заложенного в системе воспроизведения конкретных видов диатомовых водорослей, зависит от того, с какой частотой и при каких условиях реализуется тот или иной вариант жизненного цикла в природных популяциях. Очевидна потребность в изучении путей прохождения жизненного цикла природными популяциями.

Системы скрещивания

Если типы полового процесса могут быть изучены в пробах, взятых из естественной среды, причем микроскопирование можно проводить вне лаборатории, непосредственно на водоеме, что и делали исследователи в 19–начале 20 в., то изучение систем скрещивания невозможно без экспериментов с клоновыми культурами водорослей. Имея дело только с природными

популяциями, легко прийти к ошибочным выводам о существовании, например, определенных "рас" или "демов", которым присущи определенные типы полового процесса, хотя, на самом деле, это может быть ни чем иным, как воплощением двух вариантов воспроизведения в пределах одного вида – гомоталлического vs. гетероталлического, что легко проверяется в экспериментах с клоновыми культурами.

А.М. Рошин (1994) серьезное внимание уделял поиску, в его терминологии, "однодомных" и "двудомных" поколений, поскольку считал, что у диатомовых возможно чередование поколений, в т.ч. наличие поколений, способных исключительно к гетероталлическому способу воспроизведения или к гетероталлическому воспроизведению, сочетающемуся с гомоталлическим.

В поисках ответа на вопрос о характере сочетания и последовательности этих поколений было изучено несколько видов, включая пеннатные и центрические, но механизм "переключения" поколений остался неясен. Возможна альтернативная интерпретация данных, полученных А.М. Рошиным. На большом количестве (около 70) клонов *Nitzschia longissima* (Bréb.) Ralfs было показано, что к внутриклоновому воспроизведению способны исключительно мужские клоны, хотя и не все они в равной мере проявляли такую способность (Давидович, 2001, 2002; Davidovich, Bates, 2002; Davidovich et al., 2006).

Принадлежность клонов к мужскому типу была показана на морфологическом и генетическом уровнях, само явление было названо "андромиксис" (Davidovich et al., 2006). При таком подходе исследователь, обнаруживший облигатный гетероталлизм клона, вправе предположить, что имеет дело с женским клоном, в то время как гетероталлизм, сочетающийся с гомоталлизмом, является признаком мужского клона, или, если рассматривать обобщенно, клона того пола, который допускает такое сочетание. Такая оговорка необходима, пока явление андромиксиса достоверно можно отнести к небольшому количеству изученных видов, включая упомянутую *N. longissima*, а также *Tabularia tabulata* (C.A. Ag.) Snoeijs, *Fragilaria delicatissima* Pr.-Lavr. (Рошин, 1994) и *Tabularia fasciculata* (C.A. Ag.) Will. et Round (Kacrmarska et al., 2009; и др.). Во всех случаях гомоталлизм обнаруживался в клонах мужского типа, что связано, возможно, с подвижностью гамет. Однако, если иные принципиальные ограничения для внутриклонового воспроизведения отсутствуют, то нельзя исключить гомоталлизм в клонах генетически женского типа у раздельнополых видов. В целом следует, очевидно, признать раздельнополость пеннатных и способность одного из полов (или обоих) к ограниченному внутриклоновому воспроизведению.

Необходимо также упомянуть о явлении бисексуальности (Черупнов, Mann, 1999), которое пока не нашло генетической трактовки в отношении клонов, способных к проявлению такого полового поведения.

Очень слабо освещен вопрос о системах скрещивания центрических диатомовых. Классическое понимание – центрические являются однотипно

одномными и способны к внутриклоновому воспроизведению – становится все менее универсальным по мере накопления новых данных (Рощин, 1994; Чепурнов, Манн, 2001; Cherpurnov et al., 2004). Наличие клонов, способных производить гаметы преимущественно или только одного пола, предполагает более сложный, чем представлялось, механизм наследования и проявления пола у центрических. Необходимы дальнейшие исследования в этом направлении.

Молекулярно-биологические исследования

Еще сравнительно недавно полагали, что большинство видов диатомовых являются одномными и пол у них определяется исключительно фенотипически (Wiese, 1969; Drebes, 1977). Диплогенотипическое определение пола было обнаружено у представителей двух родов – *Rhabdonema* и *Grammatophora* и считалось на тот момент исключением из общего правила (Drebes, 1977). Ввиду отсутствия отличий на морфологическом уровне двудомность у диатомовых не предполагалась, и это не вызывало потребности в экспериментах по скрещиванию клоновых культур. С накоплением новых данных произошла существенная трансформация представлений о характере детерминации пола у диатомовых (Рощин, 1994; Чепурнов, Манн, 2001; Cherpurnov et al., 2004). Стало ясно, что пол у пеннатных предопределен генетически и, в отличие от центрических, ни внешние факторы, ни размер клеток не могут изменить его проявление.

Достижения кариологии диатомовых (Kociolek, Stoermer, 1989; Седова, 1996) на сегодняшний день не позволяют выявить половые хромосомы, поэтому имеет смысл говорить лишь о мужском (**M**) и женском (**F**) генетических факторах, которые у пеннатных наследуются, судя по имеющимся данным (Рощин, 1994; Давидович, 2001, 2002, 2005а, б, 2007; Cherpurnov et al., 2004; Davidovich et al., 2006), в соответствии с простой моделью диплогенотипической детерминации пола по типу **MM/MF**, где мужские организмы являются гетероаллельными. К сожалению, соответствующие эксперименты, подтверждающие механизм детерминации пола, выполнены пока еще на очень небольшом количестве видов.

Многие виды демонстрируют морфологическую и физиологическую изогамия, и тогда приходится оперировать условными обозначениями пола "+" или "-", однако и в этом случае генетическая основа предопределяет возможность вступления в половой процесс только клонов противоположного знака. Гораздо более удобными для изучения закономерностей наследования пола являются виды, у которых наблюдается *цис*-анизогамный половой процесс (например, *Nitzschia longissima*, виды из родов *Fragilaria*, *Licmophora*, *Tabularia*), т.е. такие, у которых гаметы, формируемые в мужском гаметангии, и морфологически, и поведенчески отличаются от гамет женского гаметангия. Благодаря такой анизогамии удалось подтвердить гетероаллельную природу мужских клонов и связать с ней активность гамет (Давидович, 2002, 2005а, б, Davidovich et al., 2006).

Исследования по расшифровке генетических локусов, отвечающих за половую репродукцию диатомовых, начались сравнительно недавно и пока еще очень немногочисленны (Armbrust, 1999). Можно предположить, что генетический контроль пола осуществляется посредством только одного менделевского локуса с всего лишь двумя аллелями (Ferris et al., 2002).

В последние годы прослеживается тенденция все более широкого применения молекулярно-биологических методов для идентификации видов (Rynearson, Armbrust, 2000; 2004; Lundholm et al., 2002, 2004; Behnke et al., 2004; Evans et al., 2004; Orsini et al., 2004; Bornet et al., 2005; Kaczmarska et al., 2005; Lundholm et al., 2006; Evans et al., 2007; Kaczmarska et al., 2007; Vanormelingen et al., 2007; Dassow et al., 2008; Kaczmarska et al., 2008; Sato et al., 2008a, b). Для этого анализируют последовательности различных участков ядерной, рибосомальной, митохондриальной или пластидной ДНК. Результаты во многих случаях позволяют разграничить виды, которые привычным способом не удается идентифицировать, например т. н., "скрытые" виды, или виды-двойники. Хотя, по сути, криптические виды, не имеющие явных различий по привычным нам критериям, например морфологическим, представляют собой всего лишь пример неполноты наших знаний. При всей корректности, поразительной чувствительности, оперативности и объективности методов молекулярного анализа остается открытым вопрос: отражают ли найденные молекулярные различия истинную границу между видами, и как ее подтвердить?

Вслед за Э. Майром (1968, 1974) мы можем констатировать, что единственным критерием, отражающим суть видообразования и позволяющим разграничить амфимиктические виды, является наличие репродуктивной изоляции, которая вызвана биологическими причинами, находящими свое выражение в неспособности скрещиваться, нежизнеспособности потомства и прочее, т.е. в наличии генетической программы, определяющей такую изоляцию. С появлением биологической репродуктивной изоляции, в отличие, например, от географической, группы организмов, которые теперь могут называться видами, обретают свою собственную эволюционную историю, и это расхождение становится не-обратимым. И наоборот, любое, даже существенное отклонение признаков, включая поведенческие, морфологические, физиологические, вплоть до генетических, не может служить критерием обособленности вида, если нет репродуктивной изоляции. Эксперименты по скрещиванию диатомовых приобретают особую значимость как практический метод определения видовых границ и, несомненно, будут все более востребованы.

Внутривидовое варьирование генетических последовательностей обычно ниже, чем межвидовое (Evans et al., 2007), но и оно поддается анализу благодаря высокой чувствительности молекулярно-биологических методов. Это открывает новые перспективы не только в области таксономии, но и в таком, пока еще во многом дискуссионном вопросе, как механизмы видообразования. Здесь также

представляется особенно важным сочетание молекулярных методов с экспериментами по скрещиванию.

Что касается диатомовых, полностью завершена расшифровка нуклеотидной последовательности генома двух представителей – *Thalassiosira pseudonana* Hasle et Heimdal и *Phaeodactylum tricorutum* Bohl. (Armbrust et al., 2004; Bowler et al., 2008). Очевидно, что знание нуклеотидной последовательности организма не является достаточным для понимания его биологии: необходимо представлять, как функционируют генные продукты. Эта потребность определяет новую область биологии, которая нацелена на выяснение основных отношений между генной структурой и генной функцией: так называемая функциональная геномика (Montsant et al., 2004). И опять, на этот раз уже представители молекулярной биологии делают акцент на том, что "развитие надежных протоколов для полового скрещивания – среди тем, к которым нужно наиболее срочно обратиться, чтобы расширить диапазон возможностей функциональной геномики диатомовых" (Montsant et al., 2004, с. 3).

Диатомовые, у которых половое воспроизведение в большинстве случаев является обязательным атрибутом жизненного цикла, выступают благодатным объектом для подобных исследований.

Заключение

Репродуктивной биологией диатомовых сегодня занимается сравнительно небольшое количество исследовательских групп, которые находятся в Бельгии (Университет города Гент), Великобритании (Музей естественной истории, Лондон; Королевский ботанический сад, Эдинбург), Германии (Институт полярных и морских исследований Альфреда Вегенера, Бремерхаузен), Италии (Зоологическая станция Антон Дорн, Неаполь), Канаде (Университет Маунт Аллисон, Саквилл), США (Университет штата Вашингтон, Сиэтл), Японии (Университет сельского хозяйства, Токио; Университет морских исследований и технологий, Токио) и ряде других мест. Более 35 лет продолжается изучение полового процесса, систем скрещивания, жизненных циклов диатомовых на Карадаге (Карадагский природный заповедник, Феодосия) – единственном в пределах бывшего СССР центре, где выполнялись такие исследования; опубликовано более 100 работ по этой теме. Несмотря на свою академичность, полученные по рассматриваемым вопросам данные оказываются безусловно востребованными, как только возникает, например, практическая необходимость использования тех или иных видов диатомовых в аквакультуре, или связанная с определенными видами проблема токсичности и изменения качества воды.

С фундаментальной точки зрения, рассматриваемые вопросы касаются основ существования и эволюции живой материи. Все возрастающее количество

работ в области репродуктивной биологии диатомовых позволяет с оптимизмом говорить о том, что данное направление себя еще далеко не исчерпало.

N.A. Davidovich

Karadag Natural Reserve, National Academy of Sciences of Ukraine,
24, Nauka St., Settl. Kurortnoye, 98188 Feodosiya, Ukraine

TENDENCIES IN DEVELOPMENT OF REPRODUCTIVE BIOLOGY OF *BACILLARIOPHYTA*

Review concerns questions of reproductive biology, the field of biology that relates to such fundamental items as sexual reproduction, life cycles, breeding systems, rules of sex determination and inheritance. Tendencies of reproductive biology are discussed in chronological order. Unresolved problems are accentuated. The role of reproductive biology methods combined with the methods of molecular biology is emphasised. Publications over the last 150 years are analysed.

Key words: *Bacillariophyta*, reproductive biology, sexual reproduction.

Давидович Н.А. Сочетание инбредного и аутбредного скрещивания в системе размножения диатомовой водоросли *Nitzschia longissima* // Наук. зап. Терноп. держ. пед. ун-ту. Сер. Биол. Спец. вип.: Гідроекологія. – 2001. – С. 72-73.

Давидович Н.А. Половая гетерогенность клонов *Nitzschia longissima* (Bréb.) Ralfs (*Bacillariophyta*) // Альгология. – 2002. – 12, № 3. – С. 279-289.

Давидович Н.А. Наследование пола при внутрикловом воспроизведении облигатно двудомного вида *Nitzschia longissima* (Bréb.) Ralfs (*Bacillariophyta*) // Там же. – 2005а. – 15, № 4. – С. 385-398.

Давидович Н.А. Подчиняется ли *Asterionella formosa* правилу МакДональда-Пфитцера? // Актуальные проблемы современной альгологии: Тез. докл. III Междунар. конф. – Харьков: Харьк. нац. ун-т, 2005б. – С. 44-45.

Давидович Н.А. Внутрикловое воспроизведение у раздельнополых видов диатомовых водорослей // Морфология, клеточная биология, экология, флористика и история развития диатомовых водорослей: Мат. X Междунар. науч. конф. диатомологов стран СНГ. – Минск: БГПУ, 2007. – С. 5-7.

Майр Э. Зоологический вид и эволюция. – М.: Мир, 1968. – 598 с.

Майр Э. Популяции, виды и эволюция. – М.: Мир, 1974. – 460 с.

Роцин А.М. Жизненные циклы диатомовых водорослей. – Киев: Наук. думка, 1994. – 171 с.

Седова Т.В. Кариология водорослей. – СПб.: Наука, 1996. – 386 с.

Чепурнов В.А., Манн Д.Д. Изучение жизненных циклов и репродуктивного поведения диатомовых водорослей в Карадагском природном заповеднике: история вопроса, результаты и перспективы // Карадаг. История, биология, археология: Сб. науч. тр., посвящ. 85-летию Карадаг. биол. ст. – Симферополь: Сонат, 2001. – С. 159-175.

Armbrust E.V., Berges J.A., Bowler C. et al. The genome of the diatom *Thalassiosira pseudonana*: ecology, evolution, and metabolism // Science. – 2004. – 306. – P. 79-86.

Behnke A., Friedl T., Chepurnov V.A., Mann D.G. Reproductive compatibility and rDNA sequence analyses in the *Sellaphora pupula* species complex (*Bacillariophyta*) // J. Phycol. – 2004. – 40, N 1. – P. 193-208.

- Bold H.C., Wynne M.J.* Introduction to the algae. Structure and reproduction. – Englewood Cliffs: Prentice Hall Inc., 1985. – 662 p.
- Bornet B., Antoine E., Françoise S., Marcaillou-Le Baut C.* Development of sequence characterized amplified region markers from intersimple sequence repeat fingerprints for the molecular detection of toxic phytoplankton *Alexandrium catenella* (Dinophyceae) and *Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima* (Bacillariophyceae) from French coastalwaters // J. Phycol. – 2005. – **41**. – P. 704-711.
- Bowler C. et al.* The Phaeodactylum genome reveals the evolutionary history of diatom genomes // Nature. – 2008. – **456**. – P. 239–244.
- Carter H.J.* On the conjugation of *Cocconeis*, *Cymbella* and *Amphora* // Ann. Mag. Nat. Hist. – 1856. – **17**, Ser. 2. – P. 1-9.
- Carter H.J.* Conjugations of *Navicula serians*, *N. rhomboides* and *Pinnularia gibba* // Ibid. – 1865. – **15**, Ser. 3. – P. 161-175.
- Chepurnov V.A., Mann D.G., Sabbe K., Vyverman W.* Experimental studies on sexual reproduction in diatoms // Int. Rev. Cytol. – 2004. – **237**. – P. 91-154.
- Chepurnov V.A., Mann D.G.* Variation in the sexual behaviour of natural clones of *Achnanthes longipes* (Bacillariophyta) // Eur. J. Phycol. – 1997. – **32**, N 2. – P. 147-154.
- Chepurnov V.A., Mann D.G.* Variation in the sexual behaviour of *Achnanthes longipes* (Bacillariophyta). II. Inbred monoecious lineages // Ibid. – 1999. – **34**, N 1. – P. 1-11.
- Chepurnov V.A., Mann D.G.* Variation in the sexual behaviour of *Achnanthes longipes* (Bacillariophyta). III. Progeny of crosses between monoecious and unisexual clones // Ibid. – 2000. – **35**. – P. 213-223.
- Chepurnov V.A., Mann D.G.* Auxosporulation of *Licmophora communis* (Bacillariophyta) and a review of mating systems and sexual reproduction in araphid pennate diatoms // Phycol. Res. – 2004. – **52**, N 1. – P. 1-12.
- Chepurnov V.A., Roschin A.M.* Inbreeding influence on sexual reproduction of *Achnanthes longipes* Ag. (Bacillariophyta) // Diatom Res. – 1995. – **10**, N 1. – P. 21-29.
- Dassow P. von, Petersen T.W., Chepurnov V.A., Armbrust E.V.* Inter- and intraspecific relationships between nuclear DNA content and cell size in selected members of the centric diatom genus *Thalassiosira* (Bacillariophyceae) // J. Phycol. – 2008. – **44**, N 2. – P. 335-349.
- Davidovich N.A.* Species specific sizes and size range of sexual reproduction in diatoms // Proc. 16th Intern. Diatom Symp. – Athens: Univ. of Athens, 2001. – P. 191-196.
- Davidovich N.A., Bates S.S.* *Pseudo-nitzschia* life cycle and the sexual diversity of clones in diatom populations // Proc. LIFEHAB Works.: Life histories of microalgal species causing harmful blooms. – Luxembourg: Office for Official Publ. Europ. Commun., 2002. – P. 27-30.
- Davidovich N.A., Kaczmarska I., Ehrman J.M.* The sexual structure of a natural population of the diatom *Nitzschia longissima* (Bréb.) Ralfs // Proc. 18th Intern. Diatom Symp. – Bristol: Biopress Limited, 2006. – P. 27-40.
- Drebes G.* Sexuality // The biology of diatoms. Botanical monographs. Vol. 13. – Oxford: Black. Sci. Publ., 1977. – P. 250-283.
- Evans K.M., Bates S.S., Medlin L.K., Hayes P.K.* Microsatellite marker development and genetic variation in the toxic marine diatom *Pseudonitzschia multiseries* (Bacillariophyceae) // J. Phycol. – 2004. – **40**, N 5. – P. 911-920.
- Evans K.M., Wortley A.H., Mann D.G.* An assessment of potential diatom "barcode" genes (cox1, rbcL, 18S and ITS rDNA) and their effectiveness in determining relationships in *Sellaphora* (Bacillariophyta) // Protist. – 2007. – **158**, N 3. – P. 349-364.

- Ferris P.J., Armbrust E.V., Goodenough U.W. Genetic structure of the mating-type locus of *Chlamydomonas reinhardtii* // Genetics. – 2002. – **160**. – P. 18 1-200.
- Geitler L. Der Formwechsel der pennaten Diatomeen (Kieselalgen) // Arch. Protist. – 1932. – **78**. – P. 1-226.
- Geitler L. Reproduction and life history in diatoms // Bot. Rev. – 1935. – **1**, N 5. – P. 149-161.
- Geitler L. Auxosporenbildung und systematik bei pennaten diatomeen und die cytologie von *Cocconeis*-Sippen // Öster. Bot. Zeit. – 1973. – **122**. – P. 299-321.
- Griffith J.W. On the conjugation of the *Diatomaceae* // Ann. Mag. Nat. Hist. – 1855. – **16**, Ser. 2. – P. 92-94.
- Hustedt F. *Bacillariophyta* // Die Süßwasser-Flora Mitteleuropas. – Jena: G. Fischer, 1930. – 466 S.
- Kaczmarska I., Beaton M., Benoit A., Medlin L. Molecular phylogeny of selected members of the order *Thalassiosirales* (*Bacillariophyta*) and evolution of the fultroportula // J. Phycol. – 2005. – **42**. – P. 121-138.
- Kaczmarska I., Ehrman J.M., Moniz M.B.J., Davidovich N. Phenotypic and genetic structure of interbreeding populations of the diatom *Tabularia fasciculata* (*Bacillariophyta*) // Phycologia. – 2009. – **48**, N 5. – P. 391-403.
- Kaczmarska I., Reid C., Moniz M. Diatom taxonomy: morphology, molecules and barcodes // Proc. 1st Central-Europ. Diatom Meet. – Berlin; Dahlem: Freie Univ. Berlin, 2007. – P. 69-72.
- Kaczmarska I., Reid C., Martin J.L., Moniz M.B.J. Morphological, biological, and molecular characteristics of the diatom *Pseudonitzschia delicatissima* from the Canadian Maritimes // Botany. – 2008. – **86**. – P. 763-772.
- Karsten G. von. Neuere Untersuchungen über die Auxosporenbildung der Diatomeen // Ann. Jard. Bot. Buiten. – 1898. – Suppl. 2. – P. 47-52.
- Karsten G. von. Die Diatomeen der Kieler Bucht. Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen. – Kiel; Leipzig: Verlag v Lipsius & Tischer, 1899. – P. 17-205.
- Karsten G. von. Die Auxosporenbildung der Diatomeen // Biol. Centr. – 1900a – **20**, N 8. – P. 257-264.
- Karsten G. von. Die Auxosporenbildung der Gattungen *Cocconeis*, *Surirella* und *Cymatopleura* // Flora oder Allg. Bot. Zeit. – 1900b – **87**, N 3. – P. 253-283.
- Karsten G. von. Über die Reduktionsteilung bei der Auxosporenbildung von *Surirella saxonica* // Z. Bot. – 1912. – **4**. – P. 417-426.
- Klebahn H. Beiträge zur Kenntniss der Auxosporenbildung. I. *Rhopalodia gibba* (Ehr.) O.Müll. // J. Wiss. Bot. – 1896. – **29**. – P. 595-654.
- Kociolek J.P., Stoermer E.F. Chromosome numbers in diatoms: A review // Diatom Res. – 1989. – **4**, N 1. – P. 47-54.
- Lüders J.E. Beobachtungen über die Organization, Theilung und Copulation der Diatomeen // Bot. Zeit. – 1862. – **20**. – P. 42-43; 49-52; 57-61; 65-69.
- Lundholm N., Daugbjerg N., Moestrup Ø. Phylogeny of the *Bacillariaceae* with emphasis on the genus *Pseudo-nitzschia* (*Bacillariophyceae*) based on partial LSU rDNA // Eur. J. Phycol. – 2002. – **37**. – P. 115-134.
- Lundholm N., Moestrup Ø., Kotaki Y., Hoef-Emden K. et al. Inter- and intraspecific variation of the *Pseudo-nitzschia delicatissima* complex (*Bacillariophyceae*) illustrated by rRNA probes, morphological data and phylogenetic analyses // J. Phycol. – 2006. – **42**. – P. 464-481.
- McDonald J.D. On the structure of the diatomaceous frustule, and its genetic cycle // Ann. Mag. Nat. Hist. – 1869. – **3**, Ser. 4. – P. 1-8.
- Mann D.G. Patterns of sexual reproduction in diatoms // Hydrobiologia. – 1993. – **269/270**. – P. 11-20.
- Mann D.G., Droop S.J.M. Biodiversity, biogeography and conservation of diatoms // Ibid. – 1996. – **336**. – P. 19-32.
- Mann D.G. The species concept in diatoms (Phycol. Rev. 18) // Phycologia. – 1999. – **38**, N 6. – P. 437-495.

- Mizuno M. Sexual reproduction and auxospore formation in *Achnanthes javanica* f. *subconstricta* // Diatom Res. – 1994. – **9**, N 1. – P. 133-141.
- Montsant A., Maheswari U., Bowler C., Lopez P.J. Diatomics: Toward diatom functional genomics // J. Nanosc. Nanotechn. – 2004. – **5**, N 1. – P. 1-11.
- Orsini L., Procaccini G., Sarno D., Montresor M. Multiple rDNA ITS-types within the diatom *Pseudonitzschia delicatissima* (Bacillariophyceae) and their relative abundances across a spring bloom in the Gulf of Naples // Mar. Ecol. Progr. Ser. – 2004. – **271**. – P. 87-98.
- Pfitzer E. Über den Bau und Zeilteilung der Diatomeen // Bot. Zeit. – 1869. – **27**, N 46. – P. 774-776.
- Pfitzer E. Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Bacillariaceen (Diatomaceen) // Bot. Abhandl. Geb. Morphol. und Phycol. – 1871. – **1**, N 2. – P. 1-189.
- Pritchard A. A history of infusoria, including Desmidiaceae and Diatomaceae, British and foreign. – London, 1861. – Ed. IV. – 968 p.
- Roshchin A.M., Chepurnov V.A. Dioecy and monoecy in the pennate diatoms (with reference to the centric taxa) // 14th Intern. Diatom Symp. – Koenigstein: Koeltz Sci. Books, 1999. – P. 241-261.
- Round F.E., Crawford R.M., Mann D.G. The diatoms. Biology and morphology of the genera. – Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1990. – 747 p.
- Round F.E. The problem of reduction of cell size during diatom cell division // Nova Hedw. – 1972. – **23**. – P. 291-303.
- Rynearson T.A., Armbrust E.V. DNA fingerprinting reveals extensive genetic diversity in a field population of the centric diatom *Ditylum brightwellii* // Limnol. Oceanogr. – 2000. – **45**. – P. 1329-1340.
- Rynearson T.A., Armbrust E.V. Genetic differentiation among populations of the planktonic marine diatom *Ditylum brightwellii* (Bacillariophyceae) // J. Phycol. – 2004. – **40**, N 1. – P. 34-43.
- Sabbe K., Chepurnov V. A., Vyverman W., Mann D.G. Apomixis in *Achnanthes* (Bacillariophyceae); development of a model system for diatom reproductive biology // Eur. J. Phycol. – 2004. – **39**. – P. 327-341.
- Sato S., Mann D.G., Matsumoto S., Medlin L.K. *Pseudostriatella* (Bacillariophyta): a description of a new araphid diatom genus based on observations of frustule and auxospore structure and 18S rDNA phylogeny // Phycologia. – 2008a. – **47**, N 4. – P. 371-391.
- Sato S., Mann D.G., Nagumo T., Tanaka J. et al. Auxospore fine structure and variation in modes of cell size changes in *Grammatophora marina* (Bacillariophyta) // Ibid. – 2008b. – **47**, N 1. – P. 12-27.
- Smith W. A Synopsis of British Diatomaceae. Vol. 1. – London: J. van Voorst, 1856. – 107 p.
- Thwaites G.H.K. On conjugation in the Diatomaceae // Ann. Mag. Nat. Hist. – 1847. – **20**, Ser. 1. – P. 9-11, 343-344.
- Vanormelingen P., Chepurnov V.A., Mann D.G. et al. Congruence of morphological, reproductive and ITS rDNA sequence data in some Australasian *Eunotia bilunaris* (Bacillariophyta) // Eur. J. Phycol. – 2007. – **42**, 1. – P. 61-79.
- Wiedling S. Die Gültigkeit der McDonald-Pfitzerschen Regel bei der Diatomeengattung *Nitzschia* // Naturwiss. – 1943. – **31**, N 9-10. – P. 115.
- Wiese L. Algae // Fertilisation. Comparative morphology, biochemistry, and immunology. Vol. 2. – London; New York: Acad. Press, 1969. – P. 169-188.

Получена 06.10.08

Рекомендовал к печати И.Ю. Костиков