

УДК 582.261

А.М.РОЩИН, В.А.ЧЕПУРНОВ

Карадагский филиал Ин-та биологии южных морей
им. А.О.Ковалевского НАН Украины,
334876 Крым, пос.Курортное, Украина

АЛЛОГАМНЫЙ ПОЛОВОЙ ПРОЦЕСС И ГАПЛОИДНЫЙ ПАРТЕНОГЕНЕЗ У ДВУДОМНОЙ ВОДОРΟΣЛИ *LICMOPHORA EHRENBORGII* (KÜTZ.) GRUN. (BACILLARIOPHYTA)

Образованию аукоспор у *Licmophora ehrenbergii* (Kütz.) Grun. (Bacillariophyta) предшествует морфологическая анизогамия с цис-типом копуляции гамет. Две круглые подвижные гаметы образуются в мужском гаметангии и две неподвижные неокругляющиеся - в женском. Только мужские гаметы, которым не удается копулировать, развиваются в гаплоидные аукоспоры. Некоторые гаплоидные клоны жизнеспособны.

Ключевые слова: диатомовые водоросли, *Licmophora ehrenbergii* (Kütz.) Grun., морфологическая анизогамия, цис-тип копуляции, гаплоидный партеногенез.

Введение

Среди диатомовых водорослей двудомность впервые была установлена у *Rhabdonema adriaticum* Kütz. (von Stosch, 1958), затем у *Grammatophora marina* (Lyngb.) Kütz. (von Stosch, Drebes, 1964). С 1984 г. в нашей лаборатории изучены еще пять двудомных и четыре однодомно-двудомных пеннатных видов¹. Первой из водорослей, у которой мы установили двудомность, была *Licmophora ehrenbergii* (Kütz.) Grun. (Рощин, 1986, 1989а). Однако по неизвестным причинам с 1987 г. мы перестали встречать ее у Карадагского берега Черного моря. Поэтому половой процесс у *Licmophora ehrenbergii*, предшествующий образованию аукоспор, остался неизученным. В связи с этим мы провели дополнительное исследование данного вида на материале, введенном в культуру из Севастопольской бухты. Полученные результаты приведены ниже.

Материалы и методы

В пробе, взятой в Севастопольской бухте 16 апреля 1992 г. в виде соскоба с подводного камня, поднятого с глубины около 0,2 м, преобладали клетки *Licmophora ehrenbergii*. После транспортировки ее в Курортное в культуру были введены четыре клоны (1-4) *Licmophora ehrenbergii* с первоначальной длиной клеток соответственно 135 ± 1 , 129 ± 1 , 65 ± 1 и 132 ± 1 мкм. Из предыдущих исследований мы уже знали, что у этой водоросли к половому воспроизведению способны клетки длиной 100 мкм и меньше, а в крупноклеточных клонах встречается спонтанное скачкообразное уменьшение длины клеток, которое можно использовать для ускорения перехода клонов в размерный диапазон половозрелости (Рощин, 1989а). К середине мая уже были размножены мелкоклеточные субклоны клонов 1, 2 и 4, длина клеток которых (53 ± 1 , 80 ± 1 и 79 ± 1 мкм), как и клона 3, соответствовала половому диапазону. Парные смешанные посевы клеток этих четырех культур показали, что клон 2 вступает в половой процесс с каждым из остальных клонов. Смешанные культуры клона 2 с клонами противоположного пола 3 и 4 послужили материалом для изучения полового процесса *Licmophora ehrenbergii*.

Культуры выращивали по принятой в лаборатории методике (Рощин,

¹Сведения о двудомных и однодомно-двудомных водорослях, изученных авторами статьи, будут опубликованы в подробном изложении в 1994 г. в монографии А.М.Рощина "Жизненные циклы диатомовых водорослей". — Киев: Наук. думка (в печати).

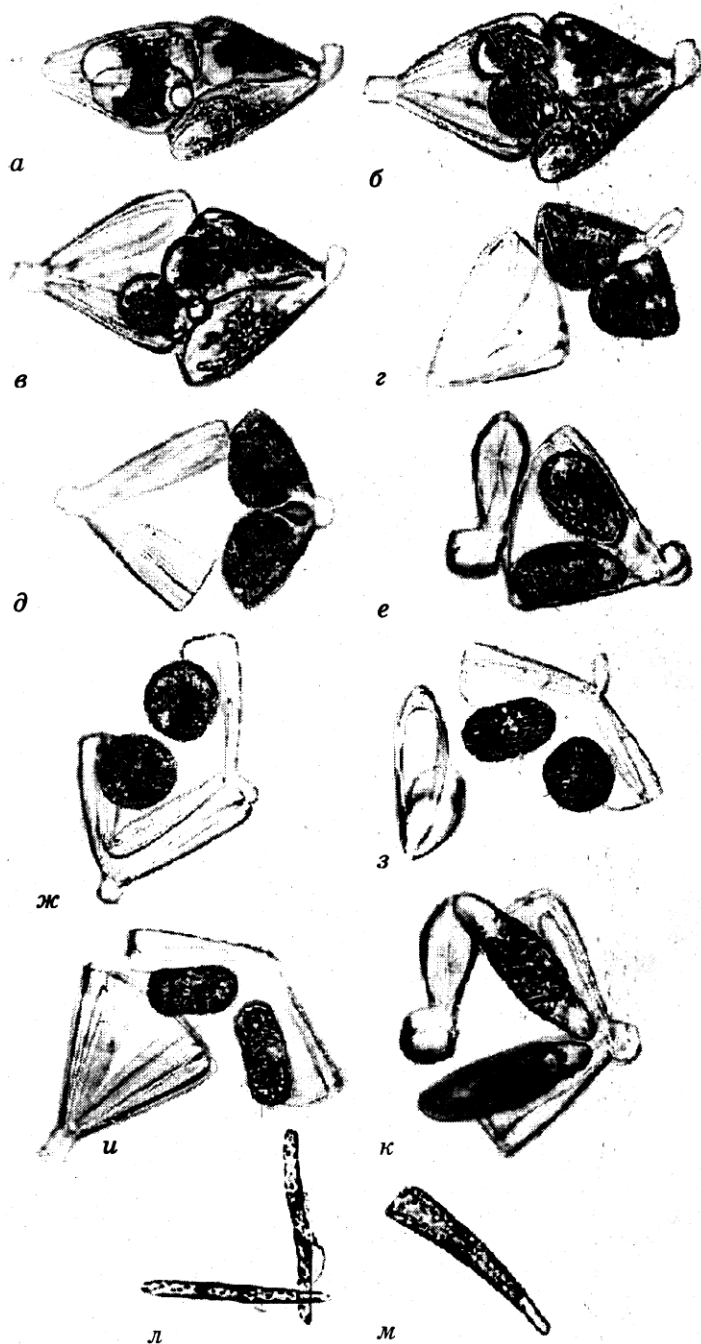


Фото 1. Половой процесс и образование аукоспор у *Licmophora ehrenbergii* (Kütz.) Grun.: а – мужской гаметангий с округляющимися (слева) и женский с неокругляющимися гаметами (справа); б – округление мужских гамет завершилось; в, г – начало и завершение копуляции гамет; д – молодые зиготы еще прилегают к текам женского гаметангия; е, ж – округление зигот; з, и – начало роста аукоспор; к – растущие аукоспоры; л – формирование инициальных клеток; м – инициальная клетка, вид с пояса (а-к – х280; л, м – х135).

Photo 1. Sexual process and auxospore formation in *Licmophora ehrenbergii* (Kütz.) Grun.: а – male gametangium with rounding (on the left) and female one with non-rounding gametes (on the right); б – rounding of male gametes is completed; в, г – the beginning and the completion of fusion; д – young zygotes are still adjacent to the thecae of female gametangium; е, ж – rounding of zygotes; з, и – beginning of growth of auxospores; к – growing auxospores; л – formation of initial cells; м – initial cell, view from the girdle (а-к – х280; л, м – х135).

1987; Рошин, Чепурнов, 1992). Пересевы в свежую среду производили через каждые 3-4 дня. Половой процесс и образование ауксоспор наблюдали и фотографировали под микроскопом МБИ-6 с водоиммерсионным объективом х40. Ядра клеток окрашивали уксуснокислым кармином (Рошин, 1974). Для изучения формы и структуры створок готовили постоянные препараты панцирей, очищенных и заключенных в среду Эляшева по методике, описанной ранее (Рошин, Чепурнов, 1992).

Результаты и обсуждение

Ранее было установлено (Рошин, 1989а), что в размерном диапазоне ауксоспорообразования клетки *Licmophora ehrenbergii* не образуют вееровидных колоний. Они вырабатывают короткие слизистые ножки, с помощью которых прикрепляются базальными концами ко дну чашек Петри. В смешанных посевах стимулируют друг друга на переход к гаметогенезу только те клетки клонов противоположного пола, базальные концы которых находятся на расстоянии, не превышающем их суммарной длины (фото 1, а-в). Клетки более удаленные друг от друга продолжают размножаться вегетативно.

В каждом гаметангии каждой пары образуется по две гаметы, которые различаются и по форме, и по миграционному поведению. В гаметангиях, принадлежавших клону 2, обе гаметы всегда округлялись (фото 1, а, б, левый гаметангий) и приобретали способность к движению, тогда как в гаметангиях клонов противоположного пола гаметы не округлялись и оставались неподвижными, сохраняя контакт с теками гаметангия (фото 1, а, б, правый гаметангий). Клон 2 с круглыми подвижными гаметами мы рассматриваем как мужской, а клоны 1, 3 и 4 с неподвижными и неокругляющимися гаметами — как женские. Подвижные мужские гаметы приближались к женским (фото 1, б, в) и копулировали с ними (фото 1, в, г), образуя две зиготы (фото 1, г, д). От завершения цитокинеза в гаметангиях до копуляции гамет проходило около полутора часов. Через некоторое время после копуляции гамет зиготы округлялись (фото 1, е, ж), переходили к биполярному росту (фото 1, з, и). По завершении роста ауксоспор (фото 1, к, л) каждая из них превращалась в крупную инициальную клетку (фото 1, м).

По системе Л.Гейтлера (Geitler, 1973) половой процесс *Licmophora ehrenbergii* относится к типу I (две материнские клетки образуют по две функциональные гаметы, две зиготы и, соответственно, ауксоспоры), к подтипу IA2 (слияние подвижных и неподвижных гамет в одном направлении). Такой же тип полового процесса Д.Г.Манн (Mann, 1982) описал у *L. gracilis* (Ehr.) Grun. var. *anglica* (Kütz.) Peragallo. Так как одна материнская клетка производит две мигрирующие гаметы, а другая — две стационарные, он назвал этот вариант *цис*-типом поведенческой анизогамии, в отличие от *транс*-типа у тех многих шовных диатомовых, у которых каждая материнская клетка производит одну мигрирующую и одну стационарную гамету. Но если *транс*-тип копуляции представляет собой действительно только поведенческую анизогамию, а морфологически это изогамный половой процесс, то в половом процессе с копуляцией *цис*-типа выражена не только поведенческая, но и морфологическая анизогамия. Согласно определению, приведенному Л.Гейтлером (Geitler, 1973), под поведенческой анизогамией следует понимать “активное в смысле подвижности и, соответственно, пассивное поведение гамет, морфологически не различимых при их слиянии” (с. 300). Однако готовые к слиянию и уже сливающиеся гаметы *L. ehrenbergii* никак нельзя считать морфологически неразличимыми (см. фото 1, б, в), так как одна материнская клетка производит две круглые гаметы, другая — две неокругляющиеся. Такая же морфологическая анизогамия с *цис*-типом копуляции, позволяющая различать мужские и женские клоны, представлена у бесшовных двудомных видов *Licmophora abbreviata* Ag. и *Striatella unipunctata* (Lyngb.) Ag. (Рошин, в печати), а также при двудомном воспроизведении бесшовных однодомно-двудомных водорослей

Synedra tabulata (Ag.) Kütz. (Рощин, 1987, 19896) и *Fragilaria delicatissima* Pr.-Lavr. (Рощин, в печати)¹.

У всех этих видов, включая *Licmophora ehrenbergii* (Рощин, 1989а), от одной из двух аукоспор, произведенных парой гаметангиев, происходит мужской клон, от другой – женский, что свидетельствует в пользу генотипического определения пола и связанных с ним различий в форме и миграционном поведении гамет. Цис-тип анизогамии известен еще у бесшовных видов *Synedra ulna* (Nitsch.) Ehr., *S. rumpens* Kütz., *S. amphicephala* Kütz., *Diatoma elongatum* (Lyngb.) Ag. (Round et al., 1990). Эти водоросли, как и *Licmophora gracilis* var. *anglica* (Mann, 1982), изучались в работе с природным материалом, а не с клоновыми культурами, поэтому невозможно установить, однодомные они или двудомные. Накопленные данные работы с клоновыми культурами позволяют предположить, что морфологическая анизогамия с цис-типом копуляции всегда связана с двудомностью. У *Synedra ulna* неокругляющиеся гаметы не остаются неизменными в теках материнского гаметангия, а стягиваются в холмики, плотно прилегающие основаниями к средней зоне обеих тек (Round et al., 1990, fig. 60, a-c). Точно такое же сокращение женских гамет неожиданно обнаружилось у шовного двудомного вида *Nitzschia longissima* (Bréb.) Ralfs (Рощин, в печати)¹. Но у *Synedra ulna*, кроме цис-типа анизогамии, позволяющего предполагать двудомность, известна еще педогамия (Geitler, 1939а, 1939б), которая может обеспечивать только однодомное воспроизведение. Эта водоросль, вероятно, однодомно-двудомная.

Вполне очевидно, что морфологическая анизогамия с цис-типом копуляции широко распространена среди бесшовных пеннатных диатомовых. В то же время среди шовных форм, где преобладает транс-тип поведенческой анизогамии (Geitler, 1973), достоверно известны только два вида с гетерогамией цис-типа: *Mastogloia smithii* Thw. и уже упоминавшаяся *Nitzschia longissima*. *M. smithii* изучалась на природном материале (Stickle, 1986), поэтому наличие двудомности у нее мы можем только предполагать, тогда как двудомность *N. longissima* установлена в работе с клоновыми культурами (Рощин, в печати)¹. Еще у одного двудомного и двух однодомно-двудомных шовных видов двудомность связана с другими типами полового процесса: у двудомной *Haslea subagnita* (Pr.-Lavr.) Makar. et Kar. с изогамией типа IB2a по классификации Л.Гейтлера (Рощин, 1991; Чепурнов, 1993), у *Achnanthes longipes* Ag. – с изогамией типа IC (Рощин, 1994), у *Nitzschia lanceolata* W. Sm. – с транс-типом поведенческой анизогамии (IA1 по Л.Гейтлеру) (Рощин, 1990).

Таким образом, из четырех шовных видов, у которых в настоящее время известна двудомность, только у одного вида она связана с морфологической гетерогамией, у остальных – с морфологически изогамными вариантами полового процесса. В противоположность этому, у всех бесшовных видов с известной двудомностью ее "обслуживают" морфологически гетерогамные типы полового процесса: оогамия у *Rhabdonema adriaticum* (von Stosch, 1958), морфологическая анизогамия с цис-типом копуляции у пяти двудомных и однодомно-двудомных бесшовных видов, изученных нами, и морфологическая анизогамия, по Г.Дребесу (Drebes, 1977), с образованием в каждом гаметангии одной функциональной гаметы и одного полярного тела (Magne-Simon, 1962) у *Grammatophora marina*. Небезынтересно, что у бесшовных видов именно двудомность связана с морфологически анизогамными формами полового процесса, а к однодомному воспроизведению однодомно-двудомных видов это не относится. Можно считать, что как оогамия обычна для центрических диатомовых и единична среди бесшовных пеннатных форм, так и морфологическая анизогамия с цис-типом копуляции обычна для бесшовных, но единична среди шовных пеннатных диатомовых, если будущие исследования не внесут существенных корректив.

¹См. сноску на стр. 3.

При изучении полового процесса *Licmophora ehrenbergii* мы столкнулись с малоизвестным явлением, каким является гаплоидный партеногенез. В обзорной статье Л.Гейтлера (Geitler, 1979) сказано, что гаметы, случайно избежавшие копуляции, способны производить не только гаплоидные аукоспоры, но и инициальные клетки с нормально построенными вальвами. Это наблюдалось у *Symbella cesatii* (Rabh.) Grun. и *Amphora* sp. Гаплоидные инициальные клетки короче диплоидных. В работе с *Licmophora ehrenbergii* нам удалось не только подтвердить это, но и получить дополнительную информацию, на наш взгляд, заслуживающую упоминания.

В смешанных посевах клонов противоположного пола гаметы, не участвовавшие в копуляции, встречались нередко. Это наблюдалось в основном в двух ситуациях: если клетка женского клона индуцировала гаметолизис в двух близко расположенных клетках мужского клона (фото 2, а) или наоборот, то гаметы соответственно одного мужского гаметангия (фото 2, а) или одного женского просто оказывались лишними; если же гаметангии противоположного пола раскрывались не навстречу друг другу, а в разных направлениях (фото 2, б), то мужские гаметы лишались возможности приблизиться к женским. Женские гаметы, не участвовавшие в копуляции, всегда отмирали и разрушались, тогда как мужские обычно превращались в аукоспоры (фото 2, в-е), а затем в инициальные клетки. После окрашивания уксуснокислым кармином в мужских гаметах, начавших вытягиваться в аукоспоры, еще можно видеть одно гаплоидное и одно пикнотическое ядро (фото 2, ж), как и в гаметах других пеннатных видов с нормальным типом полового процесса (Drebes, 1977). Гаплоидные аукоспоры, в отличие от диплоидных, обычно в той или иной мере изогнуты и произвольно ориентированы по отношению к телам материнской клетки (фото 2, д, е). Гаплоидные инициальные клетки примерно в 2 раза короче диплоидных. Способность мужских гаметангиев производить гаплоидные аукоспоры была причиной ошибочного предположения об оогамном половом процессе у *Licmophora ehrenbergii* (Рощин, 1989а). Мужские гаметангии, порождающие аукоспоры, были приняты за оогонии, а расположенные рядом женские клетки с дегенерирующими гаметами — за сперматогонии с разрушающимися остаточными телами.

Для количественной оценки превращения мужских гамет в аукоспоры из смешанного посева мужского клона 2 с женским 4 искусственно изолировали 20 мужских гаметангиев. Меньше чем через сутки 50 % гаметангиев образовали по две аукоспоры, 30 % — по одной, а в 20 % дегенерировали обе гаметы.

Хотя гаплоидные аукоспоры в подавляющем большинстве превращались в инициальные клетки, последние в основном были не жизнеспособны. Из 20 изолированных инициальных клеток две, полученные от разных гаметангиев, все-таки перешли к вегетативному размножению. Исходная длина клеток этих клонов, обозначенных как А и Б, составляла соответственно 95 ± 1 и 104 ± 1 мкм при длине породивших их мужских гаметангиев 88 ± 1 мкм. Длина диплоидных инициальных клеток даже при меньших размерах родительских гаметангиев составляла 184–211 мкм. Форма клеток обоих гаплоидных клонов заметно отличалась от типичной для вида (фото 3, а) суженностью в средней части и клювовидно оттянутыми базальными концами, но структура створок не изменялась (фото 3, б, г). У клеток клона Б, как и у материнской аукоспоры, в ходе вегетативного размножения изогнутость уменьшалась и через полтора месяца после клонирования инициальной клетки сильно варьировала (фото 3, в-д). Гаплоидные клоны уступали диплоидным в скорости размножения клеток, особенно клон Б, клетки которого делились примерно в 2 раза реже.

При длине клеток 83 ± 1 и 92 ± 1 мкм клоны А и Б были проверены на способность вступать в половой процесс друг с другом, а также с мужским клоном 2 и с женским 4. Выяснилось, что гаплоидные клоны вообще не способны к гаметолизису, но их клетки, сами не образуя гамет, вызывали гаметолизис в клетках диплоидных клонов, причем в совместных посевах с клоном А к гаметолизису переходили клетки только женского клона 4, а с клоном Б —

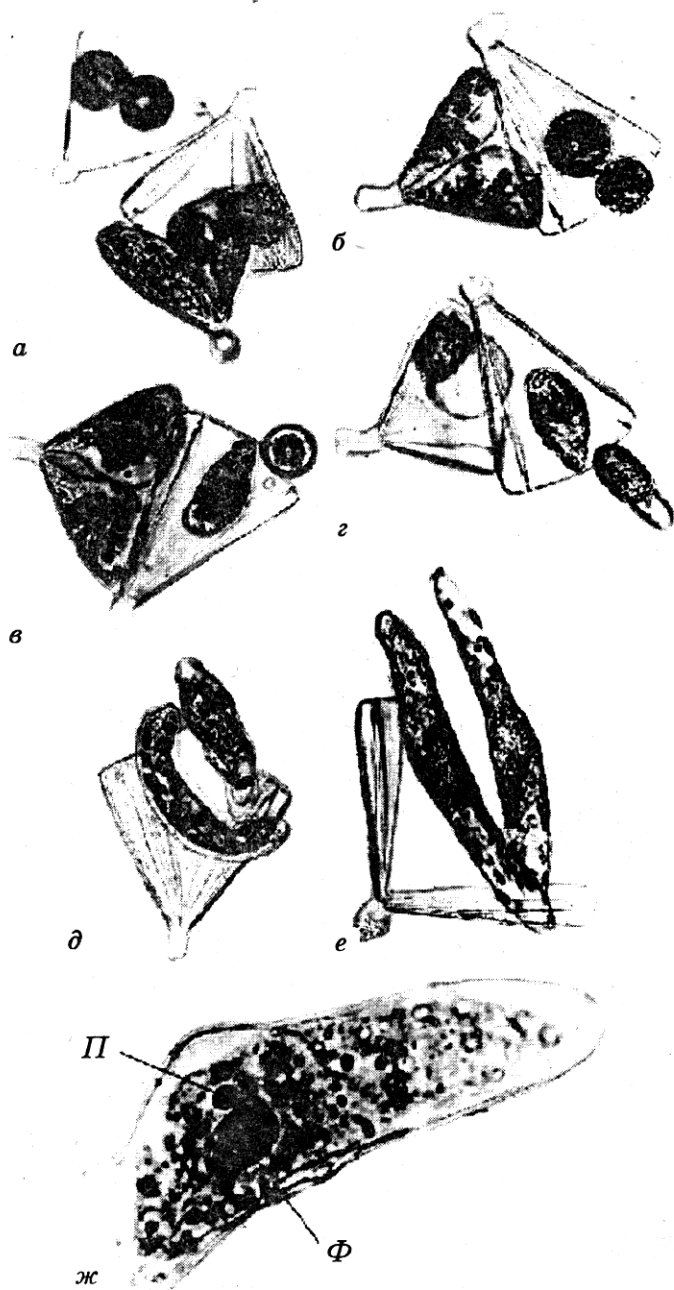


Фото 2. Гаплоидный партеногенез у *Licmophora ehrenbergii* (Kütz.) Grun.: а - лишний мужской гаметангий; б - мужской и женский гаметангии раскрылись в разных направлениях; в - превращение в аукоспору одной мужской гаметы; г - обе мужские гаметы превращаются в аукоспоры, женские разрушаются; д - выросшие гаплоидные аукоспоры; е - формирование гаплоидных инициальных клеток; ж - мужская гамета в начале превращения в аукоспору с функциональным (Ф) и пикнотическим (П) ядром (уксуснокислый кармин) (а-е - x280; ж - x1050).

Photo 2. Haploid parthenogenesis in *Licmophora ehrenbergii* (Kütz.) Grun.: а - excessive male gametangium; б - male and female gametangia are opened in different directions; в - transformation of one male gamete into auxospore; г - both male gametes are transforming into auxospores, female ones are destroying; д - grown haploid auxospores; е - formation of haploid initial cells; ж - male gametes at the beginning of transformation into auxospores with functional (Ф) and picnotic (П) nuclei (acetous carmine) (а-е - x 210; ж - x 1050).

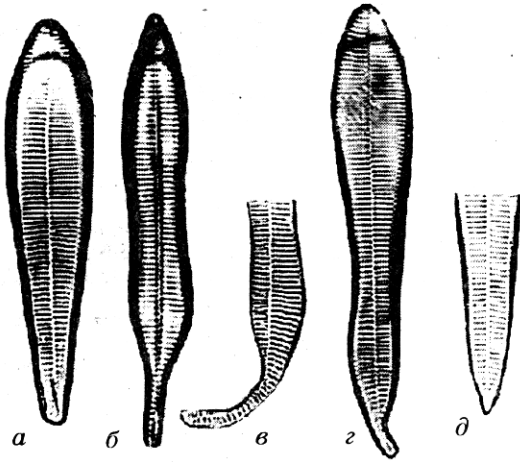


Фото 3. Створки клеток *Lictophora ehrenbergii* (Kütz.) Grun.: а - диплоидный клон; б - гаплоидный клон А; в-д - гаплоидный клон Б (x1050).
Photo 3. Valves of *Lictophora ehrenbergii* (Kütz.) Grun. cells: а - diploid clone; б - haploid clone А; в-д - haploid clone Б (x1050).

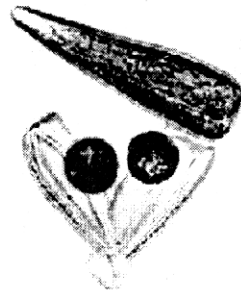


Фото 4. Клетка гаплоидного клон-на Б (сверху) индуцировала образование гамет в клетке мужского клон 2 (x280).

Photo 4. Cell of haploid clone Б (view from above) has induced formation of gametes in cell of male clone 2 (x280).

только мужского клон 2 (фото 4). Следовательно, по стимулирующему влиянию на гаметогенез диплоидных клонов клон А оказался сходным с мужскими клонами, клон Б - с женскими. Поскольку оба гаплоидных клон произошли от мужских гамет и в то же время проявили признаки разного пола, можно ожидать, что именно различия между мужскими гаметами определяют у данного вида пол диплоидных клонов.

Гаплоидный партеногенез встречался также у *Lictophora abbreviata* (Чепурнов, в печати)¹. Как и у *L. ehrenbergii*, в аукоспоры превращались только мужские гаметы. Один жизнеспособный гаплоидный клон, который удалось выделить, стимулировал образование гамет в клетках мужского диплоидного клон, что казалось тогда удивительным.

Выводы

Половой процесс, предшествующий образованию аукоспор у *Lictophora ehrenbergii*, представлен морфологической анизогамией с цис-типом копуляции гамет, уже известной у целого ряда бесшовных и двушовных видов. Для мужских гамет *L. ehrenbergii* довольно обычен гаплоидный партеногенез. Жизнеспособные гаплоидные клоны не образуют гамет, но стимулируют гаметогенез либо только в мужских, либо только в женских диплоидных клонах.

Br.A.M.Roshchin, V.A.Chepurnov

Branch of A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Sea
Kurortnoe, 334876, Republic of Crimea, Ukraine

ALLOGAMOUS SEXUAL PROCESS AND HAPLOID PARTHENOGENESIS
IN DIOECIOUS ALGA *LICTOPHORA EHRENBURGII* (KÜTZ.) GRUN.
(BACILLARIOPHYTA)

It is asserted that morphological anisogamy with cis-type of gamete fusion precedes to auxospore formation in *Lictophora ehrenbergii* (Kütz.) Grun. (Bacillariophyta). Two migratory round

¹См. сноску на стр. 3.

gametes per male gametangium and two stationary non-rounding gametes per female one are produced. Only male gametes failed to fuse are developed into haploid auxospores. Few haploid clones are viable.

Key words: diatoms, *Licmophora ehrenbergii* (Kütz.) Grun., morphological anisogamy, cis-type of fusion, haploid parthenogenesis.

- Роштин А.М. Окрасивание ядер диатомовых водорослей уксуснокислым кармином // Биол. внутр. вод. - 1974. - Информ. бюл. № 22. - С. 58-60.
- Роштин А.М. Условия образования аукоспор в культуре и природной популяции диатомовой водоросли *Licmophora ehrenbergii*. - М., 1986. - 13 с. - Деп. в ВИНТИ, № 1090-В86 Деп.
- Роштин А.М. Диатомовая водоросль с однодомным и двудомным воспроизведением // Журн. общ. биол. - 1987. - 48, №6. - С. 771-783.
- Роштин А.М. Двудомная морская бентосная диатомовая водоросль *Licmophora ehrenbergii* (Kütz.) Grun. - Киев, 1989а. - 14 с. - Деп. в ВИНТИ, № 87-В89 Деп.
- Роштин А.М. Проявление инкухты у диатомовой водоросли *Synedra tabulata* // Журн. общ. биол. - 1989б. - 50, № 3. - С. 412-416.
- Роштин А.М. Сочетание однодомности и двудомности у диатомовой водоросли *Nitzschia lanceolata* W. Sm. // Там же. - 1990. - 51, № 5. - С. 699-708.
- Роштин А.М. Двудомная диатомовая водоросль из семейства навикуловых. - М., 1991. - 7 с. - Деп. в ВИНТИ, № 1094-В91 Деп.
- Роштин А.М., Чепурнов В.А. Вегетативное укрупнение клеток в жизненных циклах *Achnanthes longipes* Ag. (Bacillariophyta) // Альгология. - 1992. - 2, № 3. - С. 26-32.
- Роштин А.М. Двудомное воспроизведение *Achnanthes longipes* Ag. (Bacillariophyta) // Там же. - 1994. - 4, № 1. - С. 22-29.
- Чепурнов В.А. Половой процесс у двудомной водоросли *Haslea subagnita* (Pr.-Lavr.) Makar. et Kar. (Bacillariophyta) // Там же. - 1993. - 3, № 4. - С.37-40.
- Drebes G. Sexuality // Bot. Monographs. - 1977. - 13. - P. 250-284.
- Geitler L. Die Auxosporenbildung von *Synedra ulna* // Ber. deut. bot. Ges. - 1939а. - 57, H. 9. - S. 432-436.
- Geitler L. Gameten - und Auxosporenbildung von *Synedra ulna* im Vergleich mit anderen pennaten Diatomeen // Planta. - 1939b. - 30, H. 5. - S. 551-566.
- Geitler L. Auxosporenbildung und Systematik bei pennaten Diatomeen und die Cytologie von Cocconeis-Sippen // Osterr. bot. Z. - 1973. - 122, H. 5. - S. 299-321.
- Geitler L. On some peculiarities in the life history of pennate diatoms hitherto overlooked // Amer. J. Bot. - 1979. - 66, N 1. - P. 91-97.
- Magne-Simon M.-F. L'auxosporulation chez une Tabellariacee marine, *Grammatophora marina* (Lyngb.) Kütz. // Cah. Biol. mar. - 1962. - 3, N 1. - P. 79-89.
- Mann D.G. Auxospore formation in *Licmophora* (Bacillariophyta) // Plant Syst. and Evol. - 1982. - 139, N 3/4. - P. 289-294.
- Round F.E., Crawford R.M., Mann D.G. The diatoms. Biology and morphology of the genera. - Cambridge: Cambridge University Press, 1990. - 747 p.
- Stickle A.J. *Mastogloia smithii* has a method of sexual reproduction hitherto unknown in raphid diatoms // Diatom Res. - 1986. - 1, N 2. - P. 271-282.
- Stosch H.A. Kann die oogame *Araphidee* *Rhabdonema adriaticum* als Bindeglied zwischen den beiden grossen Diatomeengruppen angesehen werden? // Ber. Deut. bot. Ges. - 1958. - 71, H. 6. - S. 241-249.
- Stosch H.A., Drebes G. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an zentrischen Diatomeen. IV. Die Planktondiatomee *Stephanopyxis turris* - ihre Behandlung und Entwicklungsgeschichte // Helgoland. Wiss. Meeresunters. - 1964. - 11, N 3/4. - S. 209-257.

Получена 01.04.93

УДК 582.26

Е.Л.НЕВРОВА

Ин-т биологии южных морей им. А.О.Ковалевского НАН Украины,
335011 Севастополь, пр. Нахимова, 2, Украина

СУТОЧНЫЕ РИТМЫ ДЕЛЕНИЯ КЛЕТОК У ДОННЫХ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ В КУЛЬТУРАХ

Исследована суточная динамика деления клеток в клонových культурах 10 видов пеннатных диатомовых водорослей (*Bacillariophyta*). Определены значения доли делящихся клеток, основанные на подсчете двойных клеток в стадии телофазы. Установлено, что увеличение