

УДК 582.261

А.М.РОЩИН

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

ДВУДОМНОЕ ВОСПРОИЗВЕДЕНИЕ *ACHNANTHES LONGIPES* AG. (BACILLARIOPHYTA)

Обнаружена и изучена двудомность у бентосной диатомовой водоросли *Achnanthes longipes* Ag. в дополнение к ранее известной однодомности. При двудомном воспроизведении, как и при однодомном, две спаренные материнские клетки изогамно производят две аукоспоры. Неоднодомные клоны также способны к вегетативному укрупнению клеток. Независимо от пола они время от времени производят однодомно единичные аукоспоры. В потомстве близкородственного происхождения наблюдали выпячивание таких рецессивных признаков, как бисексуальность клона, образование клетками двух слизистых ножек, формирование все более длинных ножек по мере уплотнения культуры.

Ключевые слова: диатомовые водоросли, *Achnanthes longipes*, двудомность, изогамия, инбридинг, рецессивные формы, выпячивание.

Введение

Виды диатомовых водорослей, изученные к настоящему времени, в подавляющем большинстве однодомные, т.е. способны к половому воспроизведению в клонковых культурах (Drebes, 1977). Среди пеннатных диатомовых до недавнего времени были известны только два двудомных вида, причем оба из порядка бесшовных: *Rhabdonema adriaticum* Kütz. (v. Stosch, 1958) и *Grammatophora marina* (Lyngb.) Kütz. (v. Stosch, Drebes, 1964). Начиная с 1984 г. в нашей лаборатории были изучены еще пять двудомных пеннатных водорослей – бесшовные *Licetophora ehrenbergii* (Kütz.) Grun. (Рощин, 1986, 1989), *L. abbreviata* Ag. (Чепурнов, 1992), *Striatella unipunctata* (Lyngb.) Ag. (Рощин, 1994) и шовные *Haslea subagnita* (Pr.-Lavr.) Makar. et Kar. (Рощин, 1991), *Nitzschia longissima* (Bréb.) Ralfs (Рощин, 1994). На наш взгляд, преждевременно утверждать, что среди морских пеннатных форм двудомных видов больше нет. Двудомные виды в отличие от однодомных не образуют аукоспор в клонковых культурах, но образуют их, если в один и тот же сосуд посеять клетки мужского и женского клона.

С 1984 г. стали известны пеннатные виды, у которых двудомность определенным образом сочетается с однодомностью (Рощин, 1987). Для *Synedra tabulata* (Ag.) Kütz. (Рощин, 1987, 1989a) и *Fragilaria delicatissima* Pr.-Lavr. (Рощин, 1994) характерно чередование однодомных и двудомных поколений, тогда как у *Nitzschia lanceolata* W.Sm. (Рощин, 1990) любой жизнеспособный клон способен к однодомному образованию аукоспор и одновременно готов к двудомному воспроизведению в совместных посевах с клонами противоположного пола. К однодомно-двудомным видам, вероятно, относится и *Grammatophora marina*, черноморские клоны которой оказались способными к внутриклоновому укрупнению клеток (Рощин, 1987a), связанному с размерным диапазоном, отличным от диапазона двудомного воспроизведения (Magne-Simon, 1962).

Не зная о существовании однодомно-двудомных видов, их очень легко принять за однодомные. Так получилось с *Achnanthes longipes* в 1979-1981 гг., когда автор наблюдал образование аукоспор в клонковых культурах этой водоросли (Рощин, 1984a). Все клоны, вводившиеся тогда в культуру, оказались однодомными, поэтому и однодомность вида не вызывала сомнений. Однако после изучения двудомных и однодомно-двудомных видов, перечисленных выше, *A. longipes* как однодомный вид оказался в подозрительном одиночестве, что и побудило нас повторно исследовать его. Результаты изучения двудомного воспроизведения, обнаруженного при этом, излагаются в данной статье.

Материалы и методы

Объектами исследования служили клоны *A. longipes*, выделенные из обростаний подводных камней с глубины до 0,2 м или полученные в результате аукоспорообразования в клоновых и смешанных культурах. Среда и условия выращивания культур, а также методика искусственного уменьшения размеров клеток описаны нами ранее (Рощин, 1987; Рощин, Чепурнов, 1992).

Результаты измерений длины клеток в культурах представлены в виде средней арифметической и ее ошибки ($M \pm m$) при объеме выборки 10 клеток. В тех случаях, когда ошибка средней арифметической составляла меньше 1 мкм, вместо нее приводится абсолютная ошибка измерения, равная 1 мкм.

Результаты и обсуждение

В мае-июне 1991 г. в культуру ввели четыре клона *A. longipes* (табл. 1). Два из них оказались однодомными. В культуре клона 4 образование аукоспор началось тогда, когда исходная клетка достаточно размножилась. В первом пассаже из аукоспор сформировались клетки длиной 121 ± 3 мкм. Точно так же сразу перешел к аукоспорообразованию субклон 1м, выделенный из культуры клона 1 после искусственного уменьшения клеток. При длине-клеток субклона 1м 43 ± 1 мкм (2 июля) из аукоспор образовались клетки длиной 126 ± 2 мкм (5 июля). Однако клон 3, по длине клеток очень близкий к клону 4 (см. табл. 1), не давал аукоспор ни в первом, ни в последующих пассажах, как и мелкоклеточный субклон 2м, изолированный 14 июня из культуры клона 2 как результат искусственного уменьшения размеров клеток. 17 июня клетки субклона 2м были длиной 38 ± 1 мкм (совпадение с длиной клеток клона 4, приведенной в табл. 1, чисто случайное). Таким образом, два из четырех клонов оказались неодомными.

Таблица 1. Клоны *Achnanthes longipes* Ag., введенные в культуру в конце мая – начале июня 1991 г.

Номер клона	Дата выделения из пробы	Дата первого измерения	Длина клетки, мкм	Клон
1	21 мая	27 мая	70 ± 1	Однодомный
2	22 мая	31 мая	126 ± 1	Неодомный
3	4 июня	10 июня	36 ± 1	Неодомный
4	5 июня	13 июня	38 ± 1	Однодомный

В смешанных посевах неодомных клонов 2м и 3 (культура 2м является субклоном только по отношению к клону 2, от которого не отличается по генотипу, а в отношении к другим клонам выступает как клон) наблюдалось образование аукоспор (табл. 2), т.е. по счастливой случайности эти клоны оказались противоположного пола.

Наблюдения под микроскопом, проведенные 24–28 июня, показали, что, как и при однодомном воспроизведении (Рощин, 1984а; Рощин, Чепурнов, 1992), образованию аукоспор предшествует спаривание клеток и выделение слизистой ножки, с помощью которой пара гаметангиев поднимается в толщу среды (фото, а, см. вклейку). Но в данном случае в каждую пару входила более крупная клетка клона 2м и более мелкая клетка клона 3, что характерно для двудомного воспроизведения. В каждом гаметангии образуется также по две гаметы, которые в более крупной клетке клона 2м заметно крупнее (фото, б). Окутанные прозрачной слизью гаметы движутся из раскрытых панцирей гаметангиев навстречу друг другу (фото, в, г). Сначала копулирует одна пара гамет (фото, д), затем вторая (фото, е). Зиготы с одинаковой вероятностью располагаются ближе к более крупному или к более мелкому панцирю (фото, е, е). Поведение гамет можно считать изогамным. Приступив к биполярному росту (фото, ж), зиготы вырастают в аук-

ют в ауксоспоры (фото, з, и), которые по завершении роста преобразуются в пару инициальных клеток (фото, и). Иногда одна из зигот не проявляет способности к росту (фото, к), так что пара гаметангиев производит только одну инициальную клетку. В отличие от *Synedra tabulata*, у которой однодомность и двудомность связаны с двумя различными типами полового процесса (Рощин, 1987, 1989а), у *A. longipes* при обоих способах воспроизведения используется один и тот же тип полового процесса, который в системе Л.Гейтлера (Geitler, 1973) ближе всего к подтипу С типа I (гаметы произвольно изогамные, перерасполагающиеся и округляющиеся, относительно свободные в мягкой копулятивной слизи). В связи с изогамным поведением гамет подразделение двудомных клонов противоположного пола на мужские и женские у данного вида не представляется возможным.

Таблица 2. Результаты ауксоспорообразования в последовательных смешанных посевах клонов 2м и 3

Дата посева смеси клонов в 1991 г.	Длина клетки в клоновой культуре, мкм		Длина крупной клетки в смешанных посевах, мкм
	2м	3	
18 июля	38±1	31±1	135±5
1 июля	32±1	26±1	13±1
8 июля	28±1	22±1	124±2

Вскоре после наблюдений образования ауксоспор и крупных клеток в последнем смешанном посеве клонов 2м и 3 (см. табл. 2) в культуре клона 3, а несколько позднее и в культуре клона 2м началось вегетативное укрупнение клеток в диапазоне длины створок 20–10 мкм, ранее изученное нами в однодомном и неодомном клонах (Рощин, Чепурнов, 1992). Выделенные из культур 2м и 3 вегетативно укрупнившиеся субклоны дали начало первому малому циклу и были обозначены как культуры 2м-Ів и 3-Ів. Эти субклоны не давали ауксоспор каждый в отдельности, но проявили способность к двудомному воспроизведению в смешанном посеве (табл. 3, I малый цикл), т.е. в половом поведении не отличались от клонов 2м и 3. Субклоны 2м-Ів и 3-Ів в свое время также перешли к вегетативному укрупнению клеток в диапазоне 20–10 мкм, а выделенные из них вновь укрупнившиеся субклоны 2м-ІІв и 3-ІІв тоже оказались способными к двудомному образованию ауксоспор в смешанном посеве (см. табл. 3, II малый цикл).

Следовательно, благодаря многократной повторяемости вегетативного укрупнения клеток в последовательных малых циклах двудомное воспроизведение клонов противоположного пола может продолжаться неопределенно долго, как и ауксоспорообразование в однодомных клонах (Рощин, Чепурнов, 1992).

Таблица 3. Результаты ауксоспорообразования в смешанных посевах вегетативно укрупнившихся субклонов клона 2м и 3 в I и II малых циклах

Малый цикл	Дата посева смеси субклонов в 1991 г.	Длина клетки в субклонах клона, мкм		Длина крупной клетки в смешанных посевах, мкм
		2м	3	
I	24 июля	32±1	24±1	134±3
II	27 августа	59±1	33±1	126±2

Чтобы представление о двудомном воспроизведении *A. longipes* было более убедительным, в культуру ввели еще два клона этого вида (табл. 4). Клон 5м давал ауксоспоры в большом количестве в смешанных посевах с клоном 3-Ів, причем в спаривание вступали почти круглые со створки клетки клона 3-Ів с продолговатыми клетками клона 5м, т.е. воспроизведение было определено двудомное. В совместных посевах клонов 5м и 6м также наблюдалось обильное ауксоспорообразование, но не было ауксоспор в сочетаниях клонов 5м + 2м-Ів и 6м + 3-Ів. Таким образом, наличие двудомных клонов противоположного пола в популяции *A. longipes* подтвердилось. Клоны 5м и 2м-Ів

оказались одного пола, а бм и 3-Ів также одного, но противоположного предыдущим клонам пола.

Таблица 4. Клоны *Achnanthes longipes* Ag., выделенные из моря 12 июля 1991 г.

Номер клона	Дата первого измерения клеток	Длина клетки, мкм		Мелкоклеточный субклон
		исходная	после искусственного уменьшения	
5	18 июля	65±1	48±1	5м
6	18 июля	106±1	51±1	6м

Для выяснения отношения данного вида к близкородственным скрещиваниям 27 июня из смешанного посева клонов 2м и 3 выделили и разделили пару инициальных клеток, сформировавшихся из пары аукоспор, получив близкородственные клоны А и Б. Через пять дней длина клеток клона А составляла 124±1 мкм, клона Б – 111±1 мкм. После искусственного уменьшения размеров клеток изолировали мелкоклеточные субклоны Ам и Бм, клетки которых 12 августа были длиной 44±1 и 58±1 мкм соответственно. На протяжении двух следующих недель производили скрещивания клонов Ам и Бм между собой и с субклонами родительских клонов 2м-ІІв и 3-ІІв (вывод 1):

Бм	+		
2м-ІІв	-	+	
3-ІІв	+	-	+
Клоны	Ам	Бм	2м-ІІв

а также с клонами 5м и 6м (вывод 2):

Бм	+		
5м	-	+	
6м	+	-	+
Клоны	Ам	Бм	5м

В результате этих скрещиваний установлено, что клоны Ам и Бм противоположного пола, так как в их смешанных посевах аукоспоры появлялись в больших количествах (смысл упоминания именно о большом количестве аукоспор скоро будет ясен), и что каждый двудомный клон *A. longipes* во всех скрещиваниях ведет себя в строгом соответствии со своим полом, хотя морфологические различия между полами в данном случае не выражены. Как было показано выше, клоны 5м и 2м-Ів (следовательно, и 2м-ІІв) одного пола, а бм и 3-Ів (и 3-ІІв) – противоположного. В полном согласии с этим клоны 2м-ІІв и 5м вступали в половое воспроизведение с клоном Бм, но не вступали с Ам, и наоборот, клоны 3-ІІв и 6м давали аукоспоры в смешанных посевах с клоном Ам и не давали с Бм (см. выводы 1, 2).

Для оценки жизнеспособности и выяснения других особенностей инбредного потомства 28 августа из смешанного посева близкородственных клонов Ам и Бм выделили, а затем разделили три пары инициальных клеток, обозначив их цифрами 1, 2 и 3 (табл. 5). Соответствующие пары клонов двудомного происхождения обозначили Д-1а и Д-1б, Д-2а и Д-2б, Д-3а и Д-3б. Но здесь пришло время сообщить, что двудомные клоны *A. longipes* независимо от их пола время от времени образуют однодомно единичные пары аукоспор, что свойственно также клонам *Nitzschia lanceolata* (Рошин, 1990). Однако в культурах одних клонов *A. longipes*, также независимо от пола, однодомное образование аукоспор встречается исключительно редко, а другие клоны производят их более регулярно.

В частности, из близкородственных клонов Ам и Бм более регулярным однодомным образованием аукоспор отличался клон Ам, из культуры кото-

рого 4 сентября были выделены два клона однодомного происхождения, обозначенные как 0-1 и 0-2 (см. табл. 5). При ограниченном однодомном образовании ауксоспор в культурах двудомных клонов пара гаметангиев производит только одну инициальную клетку, так как вторая зигота или не обнаруживается способности к росту, или же вырастает в ауксоспору, которая не превращается в инициальную клетку. Следовательно, клоны 0-1 и 0-2 произошли не от одной и той же пары, а от двух различных пар гаметангиев и оба оказались жизнеспособными, тогда как из трех пар клонов двудомного происхождения в двух парах обнаружилось по одному нежизнеспособному клону (Д-1а и Д-2б в табл. 5).

Таблица 5. Клоны первого инбредного поколения двудомного и однодомного происхождения

Клон	Жизнеспособность	Длина клетки, мкм	
		4-10 сентября 1991 г.	2 февраля 1992 г.
Д-1а	-	114±1	-
Д-1б	+	116±1	52±1
Д-2а	+	116±1	52±1
Д-2б	-	112±1	-
Д-3а	+	114±1	56±1
Д-3б	+	122±1	55±1
0-1	+	111±1	62±1
0-2	+	104±1	56±1

При пониженной освещенности в осенне-зимний период искусственное уменьшение размеров клеток *A. longipes* затруднено, поэтому его не применяли. К началу февраля 1992 г. длина клеток в культурах достаточно уменьшилась естественным путем (см. табл. 5), чтобы можно было начать попарные скрещивания клонов. Результаты скрещиваний, выполненных на протяжении этого месяца, приведены ниже (вывод 3):

Д-2а	+				
Д-3а	+	+			
Д-3б	+	-	+		
0-1	+	+	-	+	
0-2	+	+	-	+	-
Клоны	Д-1б	Д-2а	Д-3а	Д-3б	0-1

Все клоны, кроме Д-1б, вновь вели себя как принадлежащие к определенному полу. Клоны Д-2а и Д-3б не вступали в половой процесс друг с другом, но каждый из них давал ауксоспоры в парных сочетаниях с клонами противоположного пола Д-3а, 0-1 и 0-2. Точно так же последние не вступали в половой процесс друг с другом, но давали ауксоспоры в смешанных посевах с клонами другого пола Д-2а и Д-3б. Клон Д-1б составил исключение из общего правила. Он вступал в половое воспроизведение со всеми клонами того и другого пола, т.е. оказался бисексуальным. Чтобы исключить возможность какой-либо случайной ошибки, его повторно и очень тщательно клонировали, но и после этого он давал ауксоспоры в сочетаниях с каждым из пяти остальных клонов. Ранее мы уже встречались с бисексуальным клоном у *Fragilaria delicatissima* (Рощин, 1994), который вступал в половой процесс и с мужским, и с женским клоном, в том числе после повторного клонирования. Тогда это казалось очень невероятным, но теперь заслуживает упоминания.

В одной из пар клонов двудомного происхождения (Д-3а и Д-3б) оба клона жизнеспособны и противоположного пола (см. вывод 3), как и родительские клоны Ам и Бм. В двух других парах клоны (парные нежизнеспособным), по-видимому, не случайно имели свои особенности: клон Д-1б, как уже отмечалось, бисексуальный, а клон Д-2а выделялся среди всех клонов двудомного происхождения наиболее регулярным однодомным образованием

ауксоспор. Оба клона однодомного происхождения оказались одного пола (см. вывод 3), но различались по частоте появления ауксоспор однодомного происхождения: клон 0-1 производил их очень редко, а клон 0-2 сравнительно часто. Таким образом, и в первом инбредном поколении частота однодомного образования ауксоспор не зависела от пола клонов, а также от их двудомного или однодомного происхождения.

У *Synedra tabulata* близкородственное двудомное воспроизведение запрещено, так как в первом же инбредном поколении жизнеспособными остаются только мужские клоны (Рошин, 1989а). У *A. longipes* столь жесткого запрета нет. Выделяя клоны второго инбредного поколения, мы надеялись выяснить, возможны ли и в этом поколении жизнеспособные пары клонов противоположного пола. Кроме того, известно, что родственное разведение растений и животных ведет к увеличению выплечения гомозиготных форм и, следовательно, к раскрытию генетического содержания популяций (Дубинин, 1986). В первом инбредном поколении рецессивной формой, возможно, был бисексуальный клон Д-16. Во втором — мы намеревались зарегистрировать появление хотя бы наиболее выделяющихся рецессивных признаков.

Для выяснения первого вопроса 2 марта 1992 г. из смешанного посева клонов первого инбредного поколения Д-3а и Д-3б выделили пару инициальных клеток и разделили их на клоны Д-а и Д-б, длина клеток которых через десять дней составляла соответственно 128 ± 1 и 140 ± 1 мкм. Клетки субклонов Д-ам и Д-бм, полученных путем искусственного уменьшения размеров, были длиной 41 ± 1 и 36 ± 1 мкм соответственно. В смешанных посевах этих культур наблюдалось обильное образование ауксоспор. Следовательно, клоны Д-а и Д-б оказались противоположного пола. Хотя оба они были жизнеспособны, клон Д-б заметно уступал клону Д-а в скорости размножения клеток. В природе, где искусственное уменьшение размеров клеток отсутствует, эти клоны достигли бы половой зрелости в разное время и определенно избежали бы скрещиваний друг с другом. Механизм, позволяющий уклоняться от все более родственных скрещиваний, все-таки существует.

Во втором инбредном поколении удалось отметить появление двух рецессивных признаков. Среди инициальных клеток двудомного происхождения, формировавшихся из ауксоспор в смешанных посевах клонов Д-3а и Д-3б, изредка встречались клетки, которые выделяли не одну, а две слизистые ножки (рисунок). Таких клеток в природных пробах мы никогда не встречали. В растущей клоновой культуре, начатой с двуногой инициальной клетки, большинство составляли обычные одноногие, но единичные двуногие клетки и колонии встречались постоянно. Признак двуногости сильнее проявлялся в потомстве однодомного происхождения клона 0-2, который был также однодомного происхождения. Все инициальные клетки, формировавшиеся в культуре клона 0-2, были одноногие. Две инициальные клетки выделили в клоновые культуры, и в обеих культурах вскоре появились в большом количестве двуногие клетки. Один из этих клонов выращивали долго, и все это время примерно половина всех клеток и колоний прикреплялась ко дну чашек двумя ножками. Более полный инбридинг, характерный для однодомного воспроизведения, способствовал большей выраженности признака.



Делящаяся инициальная клетка с двумя слизистыми ножками (х63; уменьшено на 3/4).

Divisible maternal cell with two mucous stalks (x63; is reduced to 3/4).

Второй рецессивный признак был очень четко выражен в культуре клона однодомного происхождения, выделенного в виде инициальной клетки из клоновой культуры Д-2а (см. табл. 5 и вывод 3). Этот признак выражался в том, что в каждом пассаже только что пересеянные клетки выделяли очень короткие, едва заметные ножки, а по мере уплотнения культуры новые клетки поднимались в толщу среды на все более длинных ножках. Ножки максимальной длины формировались перед наступлением перенаселения.

В результате этого плотные культуры выглядели многоярусными. С таким характером роста мы однажды уже встречались. Именно так рос клон, введенный в культуру в июне 1979 г. из планктонной пробы (Рошин, 1984). Этот случай до сих пор оставался загадкой, так как все последующие клоны, вводившиеся в культуру из образцов подводных камней, росли иначе. Изучение близкородственных скрещиваний вносит в этот вопрос некоторую ясность. Какое-то подтверждение находит здесь и высказанная нами ранее мысль о том, что один из биологических смыслов выхода клеток бентосных видов в планктон моря и их оседания на других участках морского дна состоит в обеспечении неродственных скрещиваний (Рошин, 1989а). По-видимому, не случайно клон с рецессивным признаком встретился именно в планктоне.

Больше ясности теперь и в биологии *A. longipes*. Вид оказался однодомно-двудомным, как изученные ранее *Synedra tabulata*, *Fragilaria delicatissima* и *Nitzschia lanceolata*, но в отличие от последних однодомные (Рошин, Чепурнов, 1992) и двудомные клоны *A. longipes* способны еще к вегетативному укрупнению клеток в мелкоклеточном диапазоне размеров, которое увеличивает продолжительность их жизни без изменений генотипа и с сохранением способности к однодомному или двудомному воспроизведению.

При изучении вегетативного укрупнения клеток (Рошин, Чепурнов, 1992) от однодомного клона был получен через ауксоспорообразование клон, не способный к однодомному воспроизведению, что теперь следует понимать как переход от однодомности к двудомности, связанный со сменой поколений. Двудомные клоны обоих полов однодомно производят небольшое количество ауксоспор, что сближает *A. longipes* с *N. lanceolata* (Рошин, 1990). Если у *S. tabulata* однодомность и двудомность связаны с двумя различными типами полового процесса, то у *A. longipes* при обоих способах воспроизведения используется один и тот же тип полового процесса. Наконец, строгий запрет на близкородственные скрещивания при двудомном воспроизведении, характерный для *S. tabulata* (Рошин, 1989а), у *A. longipes* отсутствует, что позволяет обнаруживать выщепление рецессивных форм, известное у высших растений и животных (Дубинин, 1986).

Проведенные исследования *A. longipes* предостерегают от поспешных заключений об однодомности морских пennisных видов на основании изучения одного или даже нескольких однодомных клонов. Избежать ошибочных заключений поможет целенаправленный поиск двудомности.

A.M. Roshchin

A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas, Karadag Branch
Kurortnoye, Republic of Crimea, 334876, Ukraine

DIOECIOUS REPRODUCTION OF *ACHNANTHES LONGIPES* AG. (BACILLARIOPHYTA)

Dioecious reproduction was found and investigated for benthic diatom alga *Achnanthes longipes* Ag. in addition to previously known monoecious reproduction. By dioecious reproduction as well as by monoecious one, two coupled maternal cells isogamically form two auxospores. Dioecious clones are also capable of vegetative enlargement of cells. Irrespectively of sex from time to time they monoeciously form rare solitary auxospores. In the progeny of near relative origin it is observed appearance of such recessive characteristics as bisexuality of clone, formation by cells of two mucous stalks formation of more and more long stalks as culture becomes more densely populated.

Key words: diatoms, *Achnanthes longipes*, dioecious reproduction, isogamy, inbreeding, recessive forms.

Дубинин Н.П. Общая генетика. — М.: Наука, 1986. — 559 с.

Рошин А.М. Некоторые особенности роста и всплывание клеток в культурах бентосных диатомовых водорослей // Биол. науки. — 1984. — № 6. — С. 49-56.

Рошин А.М. Жизненные циклы бентосной диатомовой водоросли *Achnanthes longipes* Ag. // Там же. — 1984а. — № 11. — С. 71-78.

- Рошин А.М. Жизненные циклы диатомовых водорослей. – Киев: Наук. думка, 1994. – 200 с.
- Рошин А.М. Условия образования аукоспоров в культуре и природной популяции диатомовой водоросли *Licmophora ehrenbergii*. – М., 1986. – 13 с. – Деп. в ВИНТИ 13.02.86, N 1090-B86.
- Рошин А.М. Диатомовая водоросль с однодомным и двудомным воспроизведением // Журн. общ. биологии. – 1987. – 48, № 6. – С. 771-783.
- Рошин А.М. Однодомное воспроизведение диатомовой водоросли *Grammatophora marina* // Биол. науки. – 1987а. – № 6. – С. 65-69.
- Рошин А.М. Двудомность морской бентосной диатомовой водоросли *Licmophora ehrenbergii* (Kütz.) Grun. – Киев, 1989. – 14 с. – Деп. в ВИНТИ 03.01.89, N 87-B89.
- Рошин А.М. Проявление инкухты у диатомовой водоросли *Synedra tabulata* // Журн. общ. биологии. – 1989а. – 50, № 3. – С. 412-416.
- Рошин А.М. Сочетание однодомности и двудомности у диатомовой водоросли *Nitzschia lanceolata* // Там же. – 1990. – 51, № 5. – С. 699-708.
- Рошин А.М. Двудомная диатомовая водоросль из семейства навикуловых. – М., 1991. – 7 с. – Деп. в ВИНТИ 13.03.91, N 1094-B91.
- Рошин А.М., Ченурнов В.А. Вегетативное укрупнение клеток в жизненных циклах *Achnanthes longipes* Ag. (Bacillariophyta) // Альгология. – 1992. – 2, № 3. – С. 26-32.
- Ченурнов В.А. Фенотипическая изменчивость формы створок *Licmophora abbreviata* Ag. (Bacillariophyta) // Там же. – № 4. – С. 12-14.
- Drebes G. Sexuality // Bot. Monographs. – 1977. – 13. – P. 250-283.
- Geitler L. Auxosporenbildung und Systematik bei pennaten Diatomeen und die Cytologie von Cocconeis-Sippen // Osterr. bot. Z. – 1973. – 122, H. 5. – S. 299-321.
- Magne-Simon M.-F. L'auxosporulation chez une Tabellariaceae marine, *Grammatophora marina* (Lyngb.) Kütz. // Cah. Biol. mar. – 1962. – 3, № 1. – P. 79-89.
- Stosch v. 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 v. H.A., Drebes G. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an zentrischen Diatomeen. IV. Die Planktondiatomee *Stephanopyxis turris* – ihre Behandlung und Entwicklungsgeschichte // Helgol. wiss. Meeresunters. – 1964. – 11, N 3/4. – S. 209-257.

Получена 13.08.92

Подписал в печать В.М. Шаларь

УДК 582.26:581.165.7

В.Н.КУЛЕПАНОВ¹, Л.В.ЖИЛЬЦОВА¹, Ю.А.ИВАНОВСКИЙ²¹Тихоокеанский НИИ рыбного хозяйства и океанографии, 690600, ГСП, Владивосток, тупик Шевченко, 4, Россия²Дальневосточный ун-т, кафедра биофизики, 690600 Владивосток, ул. Суханова, 8, Россия

К ИЗУЧЕНИЮ ОСОБЕННОСТЕЙ ВЕГЕТАТИВНОГО РАЗМНОЖЕНИЯ КРАСНЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ ИЗ РОДА *GRACILARIA* GREV.

При культивировании красных водорослей *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. и *G.edulis* (Gmel.) Silva в условиях высокой плотности, пониженной освещенности, изменения концентрации микроэлементов происходит изменение нормального цикла развития водорослей. По всему слоевищу водоросли появляются отростки, разрушается таллом и появившиеся отростки переходят к самостоятельному существованию. Предполагается, что отделение от субстрата и падение таллома в неблагоприятные условия вызывает у грацилярий процессы соматического эмбриогенеза и может приводить к появлению неприкрепленных особей.

Ключевые слова: *Gracilaria*, вегетативное размножение, соматический эмбриогенез.

Введение

Неприкрепленные формы грацилярии широко распространены в природе (Калугина, Миронова, 1985; Титлянова, Титлянов, Козьменко, 1990). Они встречаются вместе с прикрепленными формами, размножаясь половым и бесполом путем. Размножаясь только вегетативно, неприкрепленные формы грацилярии представляют интерес для марикультуры. В то же время нет ясности, осуществляется ли вегетативное размножение только за счет механического разрыва слоевищ или имеют место специальные меха-



Половой процесс и образование аукоспор при двудомном воспроизведении *Achnanthes longipes*: а — спарившиеся гаметангии на слизистой ножке; б — в каждом гаметангии образуется по две гаметы; в, г — сближение гамет из обоих гаметангиев; д — после копуляции одной пары гамет; е, ё — после копуляции обеих пар гамет зиготы располагаются ближе к более крупному или к более мелкому гаметангию; ж — начало биполярного роста зигот; з, и — растущие аукоспоры; й — инициальные клетки; к — инициальная клетка и не способная к росту зигота (й — $\times 135$, остальные — $\times 280$; фото уменьшены на 3/4).

Sexual process and auxospores formation in the course of dioecious reproduction of *Achnanthes longipes*: а — mating gametangia on mucous stalk; б — two gametes are formed in each gametangium; в, г — after copulation of one pair of gametes; е, ё — after copulation of both pairs of gametes zygotes are located more closely to bigger or to smaller gametangium; ж — the beginning of bipolar growth of zygote; з, и — growing auxospores; й — initial cells; к — initial cell and zygote incapable for growth (й — $\times 135$, another — $\times 280$; Photographs are reduced to 3/4).