

ИСТОРИЧЕСКИЕ, АРХЕОЛОГИЧЕСКИЕ И
ИСКУССТВОВЕДЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

УДК 582.26:57.017.53

**РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ:
170-ЛЕТНЯЯ ИСТОРИЯ И ПЕРСПЕКТИВЫ ИССЛЕДОВАНИЙ***

Давидович Н.А.

ФГБУН «Карадагская научная станция имени Т.И. Вяземского – природный заповедник РАН»,
пгт. Курортное, г. Феодосия, Российская Федерация,
e-mail: karadag-algae@yandex.ru

Репродуктивное поведение диатомовых водорослей занимает умы исследователей немногим более 170 лет. За это сравнительно небольшое время установлен ряд общих закономерностей и правил, согласно которым происходит зависящее от размеров клеток прохождение жизненного цикла. Описан половой процесс у порядка 250 видов диатомовых. В работе обсуждаются предложенные в разное время варианты классификации типов полового процесса. Показано, что эволюция диатомовых тесно связана с эволюцией способов доставки гамет к месту сингамии. Изменение репродуктивного поведения рассматривается у диатомовых как один из основных эволюционных трендов. Выделены наиболее значимые в последние десятилетия направления исследований в области репродуктивной биологии диатомовых.

Ключевые слова: диатомовые, половое воспроизведение, жизненный цикл, история изучения.

Введение

В целом история диатомологии достаточно хорошо освещена во многих обзорных работах, в ряде из них затрагиваются вопросы репродукции диатомовых (Drebes, 1977; Round et al., 1990; Roshchin, Cherpurnov, 1999; Чепурнов, Манн, 2001; и др.). Знание основных характеристик жизненного цикла, особенностей полового воспроизведения, системы скрещивания становится актуальным и все чаще востребованным при внедрении в практику диатомологии новых методов (например, молекулярных) и появлении новых задач исследования (молекулярная филогения, филогеография, селекция штаммов и проч). Цель настоящей работы состояла в изучении истории исследований в области репродуктивной биологии, прежде всего, трансформации представлений о типах полового процесса, анализе основных достижений и перспектив направления, а также публикационной активности современных авторов.

Результаты и обсуждение

Диатомовые были открыты в начале 18 века неизвестным английским микроскопистом. Его рисунок, на котором можно распознать цепочку *Tabellaria* (Anonymus, 1703), положил начало исследованиям этой огромной по количеству видов группы одноклеточных микроводорослей, отличающихся поразительным

* Работа выполнена в рамках государственного задания по теме "Изучение фундаментальных физических, физиолого-биохимических, репродуктивных, популяционных и поведенческих характеристик морских гидробионтов" (№ госрегистрации АААА-А19-119012490045-0).

разнообразием форм и необычной структурой двустворчатых панцирей. Весь 18-й век и первая половина 19-го были посвящены описанию новых таксонов, создавались первые системы классификации. О половой репродукции диатомовых речи еще не шло.

Первая работа объемом в одну страницу, в которой содержались данные о половом поведении некоторых представителей группы, была опубликована в 1847 году (Thwaites, 1847), т.е. спустя почти полтора столетия после открытия диатомовых. Вслед за ней последовали работы других авторов (Griffith, 1855; Carter, 1856; Smith, 1856; Pritchard, 1861; Lüders, 1862). К концу первой половины 19 века сложилось вполне обоснованное представление о том, что половое воспроизведение характерно для диатомовых водорослей так же, как и для большинства других организмов. Любопытно, что при этом не утихали споры о том, к кому следует отнести диатомовых: к растениям или к животным, полагая, что хлоропласты представляют собой органеллы, отвечающие за пищеварение, и ввиду подвижности клеток многих из них (Ehrenberg, 1838; Kützing, 1844; Ralfs, 1848). Надо сказать, что с точки зрения сегодняшнего знания об эндосимбиотическом происхождении пластид – впервые эта идея выдвинута К.С. Мережковским (Мережковский, 1909) – дискуссия не была беспочвенной, хотя основывалась она на совершенно иных фактах, прежде всего на наблюдавшейся у многих диатомей подвижности клеток.

По мере накопления данных возникла потребность в их систематизации. Вначале, в самых первых работах процесс полового воспроизведения трактовался как "конъюгация" и был классифицирован по типам в зависимости от количества родительских клеток и образующихся ауксоспор, называемых в то время спорангиями. Так, W. Smith (Smith, 1856) выделял четыре типа:

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».

Более поздняя классификация Н. Klebahn (Klebahn, 1896) включала уже пять типов:

I. «Одна материнская клетка образует одну ауккоспору».

II. «Одна материнская клетка образует две ауккоспоры».

III. «Две материнские клетки образуют две ауккоспоры... без конъюгации».

IV. «Две материнские клетки образуют одну ауккоспору путем конъюгации».

V. «Две родительские клетки образуют две ауккоспоры путем конъюгации».

Из них только два последних считались половыми, а три первых относили к бесполом способам размножения. Понятно, что некоторые пункты в этой системе ошибочны, например, одна материнская клетка не может сформировать две ауккоспоры, ни бесполом, ни половым путём. Вероятнее всего, наблюдатель упускал из виду участие второй родительской клетки, от которой после выхода гамет оставались только пустые створки, не попавшие в поле зрения.

Более поздняя система G. Karsten (Karsten, 1898, 1899) была похожа на систему Н. Klebahn и подразумевала наличие половых типов четырех категорий, хотя с иным порядком следования:

I. «Две ауккоспоры из одной материнской клетки».

II. «Две ауккоспоры путем попарного спаривания вновь образованных четырех дочерних клеток от двух материнских клеток».

III. «Одна ауккоспора путем копуляции двух материнских клеток».

IV. «Одна ауккоспора ... из одной материнской клетки».

Репродуктивная биология диатомовых в те годы активно развивалась благодаря исследованиям не только европейских ученых, но также представителей русской

школы. К.С. Мережковский разработал классификацию типов полового процесса, в которой попытался отразить их эволюционные отношения (Mereschkowsky, 1903; Мережковский, 1903). Опираясь на предыдущий материал, прежде всего на работы G. Karsten, Мережковский выделил пять типов ауксоспорообразования, разбив их на два класса.

Класс I: Ауксоспорообразование асексуальное

(ауксоспоры формируются без копуляции и с участием одной клетки)

Тип I. Формирование одной ауккоспоры одиночной родительской клеткой (тип I Карстена)

а. Подтип Ia аналогичен предыдущему, но эволюционно получен из сексуального типа.

Тип II. Две ауккоспоры, сформированные одной родительской клеткой (тип I Карстена)

а. Подтип IIa, ядро временно разделяется на две части

б. Подтип IIb, одна ауккоспора, только с редуцированным ядром

Класс II: Ауккоспоры/ауксоспорообразование сексуальные

(образованы совокуплением двух клеток)

Тип III. Две материнские клетки делятся на две сестринские клетки, каждая половина спаривается с половиной другой клетки, образуя две ауккоспоры (тип II Карстена).

Тип IV. Две клетки образуют одну ауккоспору

Ядро материнских клеток разделено на четыре (Карстен, III тип).

а. Подтип IVa, ядро материнских клеток делятся на две части.

Тип V. Две клетки соединяются, но не совокупаются, производя две ауккоспоры (редуцированная сексуальность).

Представители первого класса неподвижны, включают центрических и бесшовных пеннатных. Способ формирования ауккоспор в этом классе Мережковский считал, как мы сейчас понимаем, ошибочно, бесполом. Ко второму классу он относил подвижных диатомовых, и ауксоспорообразование у них связывал с половым процессом. В начале 20 века 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 ауккоспор во всех отношениях параллельна эволюции диатомовых водорослей, ... два дерева, одно представляющее эволюцию ауккоспор, и то, что представляет эволюцию диатомовых водорослей, прекрасно совпадают"). Лишь спустя 100 лет его провидческие идеи нашли выражение в новейшей системе диатомовых, в основу которой помимо молекулярных данных положено строение ауккоспор (Medlin, Kaczmarska, 2004). L. Medlin и I. Kaczmarska, предложили разделить Bacillariophyta на три класса: Bacillariophyceae Haeckel (пеннатные), Coscinodiscophyceae Round & R.M.Crawford (центрические радиальные) и Mediophyceae (Jousé & Proshkina-Lavrenko) Medlin & Kaczmarska (центрические полярные + Thalassiosirales). Эта система находит всё большее количество подтверждений в виде молекулярных данных и базирующихся на них филогенетических построений (Medlin, 2016).

Репродуктивное поведение диатомовых сегодня рассматривается как один из основных эволюционных трендов. С позиций репродуктивной биологии одна из главных проблем, которые эволюция решает тем или иным способом, — это проблема доставки гамет к месту слияния. В этой связи ряд авторов увязывает эволюцию диатомовых с подвижностью клеток и типами полового процесса (Nakov et al., 2018). Как показали исследования Т. Nakov с соавторами, выполненные на огромном материале (1151 таксон, мультигенная, 11 генов, филогения), принципиальными для

эволюции диатомовых являются два критерия: во-первых, репродуктивная стратегия, включающая черты жизненного цикла и способ полового воспроизведения, и, во-вторых, подвижность клеток.

Первые диатомовые, появившиеся на Земле порядка 200 млн. лет тому назад, были радиально-центрическими (*Coscinodiscophyceae*), и вероятнее всего, оогамными. Спустя приблизительно 25 млн. лет процесс эволюции привел к появлению полярности в строении панциря (*Mediophyceae*). У полярных центрических сохранился оогамный тип полового воспроизведения, хотя, как показывают недавние исследования, представитель токсариид *Ardissonaea crystallina* (C. Agardh) Grunow ушла в своем развитии дальше и демонстрирует неоогамный тип полового процесса (Davidovich et al., 2017). Пока это единственный установленный случай конвергентной эволюции типов полового процесса у центрических и пеннатных.

По прошествии еще около 25 млн. лет возникли пеннатные диатомовые (*Bacillariophyceae*). Вначале пеннатные были бесшовными и, соответственно, неподвижными. От планктонного образа жизни, характерного для большинства центрических, пеннатные перешли к субстратно связанному. Произошли кардинальные изменения в способе полового воспроизведения: все пеннатные (по крайней мере, современные), как известно, относительно изогамны. Гаметы у пеннатных диатомовых, в отличие от мужских гамет центрических, лишены жгутиков. Встреча гамет возможна только в том случае, если родительские клетки оказываются на достаточно близком расстоянии. С точки зрения репродуктивной биологии у бесшовных пеннатных неподвижность гамет и родительских клеток является основным препятствием для оставления потомства. У некоторых бесшовных она решается путем формирования временных псевдоподиальных выростов (Davidovich et al., 2012).

Приблизительно 135 млн. лет тому назад от бесшовных пеннатных отделилась линия, приведшая к наиболее разнообразной на сегодняшний день группе шовных пеннатных. У последних проблема доставки гамет к месту сингамии решается самими родительскими клетками – так называемая гаметангиогамия (Chernov et al., 2004). Помимо способов полового воспроизведения – оогамия vs. оносительная изогамия – центрические и пеннатные отличаются еще способом детерминации пола и системой скрещивания. Центрические генетически онодомны, у них возможно внутриклоновое воспроизведение (гермафродитизм), у пеннатных наблюдается раздельнополость (генетическая двудомность), и основным путем воспроизведения у них является межклоновое скрещивание. Таким образом, у центрических допускается инбридинг, в то время, как у пеннатных доминирует аутбридинг. Очевидно, что репродуктивная стратегия пеннатных оказалась более прогрессивной, и это привело, наряду с другими факторами, к их процветанию. По этому поводу T. Nakov с соавторами пишут (Nakov et al., 2018, с. 2): "These considerations suggest that life history – specifically the mode of sexual reproduction – is one of the key factors driving the observed disparity in species richness across diatom groups" ("Эти соображения позволяют предположить, что жизненный цикл, особенно способ полового размножения, является одним из ключевых факторов, определяющих наблюдаемое неравенство в видовом богатстве между группами диатомовых").

Сейчас шовные и бесшовные пеннатные объединены в один класс *Bacillariophyceae*, хотя, учитывая принципиальные различия, связанные со строением клеток и их репродуктивной стратегией, а также монофилетическое происхождение шовных (Medlin, 2016), заслуживает внимания вопрос о разделении пеннатных на два самостоятельных класса. Такое разделение следует воспринимать не как "возврат" к предыдущей схеме F. Round с соавторами (Round et al., 1990), а как логичное развитие современных представлений об эволюции диатомовых.

В большинстве представленных классификаций порядок следования типов полового процесса не случаен. Авторы тем самым пытаются отобразить существующие, на их взгляд, эволюционные тренды. Мережковский, анализируя систему G. Karsten, отмечал, что предложенный последним порядок следования категорий не отвечает естественному эволюционному процессу. В частности, самым примитивным Мережковский считал такой тип воспроизведения, при котором одна клетка формирует одну ауксоспору, а не две, как у G. Karsten. Любопытно, что при этом формирование одной родительской клеткой одной ауксоспоры Мережковский относил к бесполом процессам. Впрочем, в ряде случаев так и происходит, когда речь идет о вегетативном укрупнении клеток (Stosch, 1965; Ribier et al., 1988). Следует помнить, однако, что при вегетативном "ауксоспорообразовании" крупные клетки образуются иным путем, без формирования перизониума, имеют неправильную форму и коэффициент увеличения размеров небольшой – размер увеличивается на несколько десятков процентов, а не в разы, как это наблюдается в случае нормального процесса полового воспроизведения.

В начале 20 века G. Karsten (Karsten, 1912) показал, что формирование гамет сопровождается мейозом, тем самым было подтверждено диплоидное состояние клеток в течение основной части жизненного цикла. К тридцатым годам был накоплен значительный объем информации, позволивший F. Hustedt (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 A. Две материнские клетки продуцируют ауксоспоры посредством копуляции.

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

III. «Редуцированный Тип B. Аутогамное ауксоспорообразование.

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

(б) Автогамия».

IV «Редуцированный Тип C. Апогамное ауксоспорообразование.

- (a) Две зиготы формируются в одной клетке.*
- (b) Одна зигота формируется в каждой клетке».*

Классификация F. Hustedt была дополнена и слегка переработана L. Geitler (Geitler, 1932; 1975). Она охватывает пениатных диатомей и используется по настоящее время. Для центрических наиболее полная классификация типов полового процесса и их эволюционных отношений представлена не так давно M. Mizuno (Mizuno, 2006, 2008).

К середине 19 века были накоплены знания, позволившие установить ряд принципиальных положений, относящихся к жизненному циклу диатомовых. Прежде всего, это касается закономерностей изменения размеров клеток, а именно их постепенного измельчания в ходе повторяющихся митотических делений и восстановления исходных размеров в процессе полового воспроизведения – так называемое правило МакДональда-Пфитцера (McDonald, 1869; Pfitzer, 1869). В начале 20 века L. Geitler определил в жизненном цикле диатомовых наличие кардинального пункта, т.е. критического (порогового) размера клеток, преодолевая который клетки становятся способными к половому воспроизведению (Geitler, 1932, 1935). Всего в жизненном цикле у диатомовых выделяют несколько критических точек

(кардинальных пунктов по Гайтлеру): максимальный видоспецифический размер, который имеют инициальные клетки, полученные в результате полового процесса; уже упомянутая верхняя граница размерного диапазона, допускающего воспроизведение; нижняя граница этого диапазона и минимальные размеры, при которых клетки еще жизнеспособны. У ряда видов минимальная граница репродуктивного диапазона совпадает с абсолютными минимальными размерами; в таком случае говорят об открытом размерном диапазоне аукусспорообразования (Роцин, 1994; Чепурнов, Манн, 2001). В случае закрытого диапазона способность к воспроизведению теряется раньше, чем будут достигнуты минимальные размеры.

Отдельного внимания заслуживает вопрос о механизме детерминации пола. При половом воспроизведении у большинства диатомовых клетки/клоны ведут себя как комплементарные по полу. В отсутствие каких-либо внешних признаков их можно разделить на два типа скрещивания, а в случае обнаружения морфологических различий вести речь о двух полах, мужском и женском. Как уже упоминалось, у центрических пол детерминирован эпигенетически, реализация конкретного пола зависит от температуры, фотопериода, размера клеток и других факторов негенетической природы. У пеннатных, напротив, разделение полов объясняется генетическими различиями, и пол клона не меняется на всем протяжении его жизни. Как удалось показать на примере нескольких видов с явной морфологически выраженной дифференциацией полов, мужской пол у пеннатных гетерогаметен, а женский гомогаметен в отношении половых генетических факторов (Davidovich, 2002; Davidovich et al., 2006; 2010; Давидович, Давидович, 2010; Podunay et al., 2014).

Еще один вопрос репродуктивной биологии касается наследования связанного с полом. Известно, что у большинства животных и растений такие важные органеллы клетки как митохондрии наследуются исключительно по одной линии, в большинстве случаев по женской. Данные о наследовании митохондрий у диатомовых до недавнего времени отсутствовали. Скрещивание двух генетически различающихся, но репродуктивно совместимых популяций *Haslea ostrearia* (Bory) Simonsen показало, что у диатомовых наследование митохондрий также происходит только по одной линии (Gastineau et al., 2013). К сожалению, для *H. ostrearia* характерна полная изогамия, как морфологическая, так и поведенческая, поэтому различить, по линии какого пола происходит наследование, пока не представляется возможным. Здесь уместно упомянуть о наследовании хлоропластов, которое у изученного в этом отношении представителя рода *Pseudo-nitzschia* происходило случайным образом (Levaldi Ghiron et al., 2008).

В целом репродуктивная биология диатомовых как направление исследований продолжает развиваться. Об этом говорит хотя бы прогрессивно растущее число публикаций по вопросам, связанным с полом, половым воспроизведением и жизненными циклами. В мировом масштабе насчитывается порядка тридцати специалистов, фамилии которых встречаются пять и более раз в англоязычных работах, опубликованных за последние 18 лет, т.е. с начала нынешнего столетия. На рисунке (рис. 1) представлен анализ публикационной активности авторов, активно работающих в области репродуктивной биологии диатомовых в наши дни. Автором (соавтором) наибольшего количества работ является мэтр диатомологии D.G. Mann. Приходится констатировать, что подавляющее количество работ по репродукции диатомовых выходит на английском языке, и, к сожалению, буквально считанные единицы – на русском, они не вошли в указанный перечень.

Можно выделить следующие основные и наиболее актуальные в последние десятилетия направления исследований в области репродуктивной биологии:

- описание процесса полового воспроизведения у конкретных видов;

- изучение действия физических факторов, контролирующих половое воспроизведение;
- изучение жизненных циклов;
- биогеографические исследования, изучение репродуктивной изоляции популяций/видов и потока генов между ними;
- изучение молекулярных основ, регулирующих половое воспроизведение и проявление пола;
- наследование, связанное с полом;
- механизмы доставки гамет к месту сингамии; участие феромонов в процессе полового воспроизведения;
- эволюция пола.

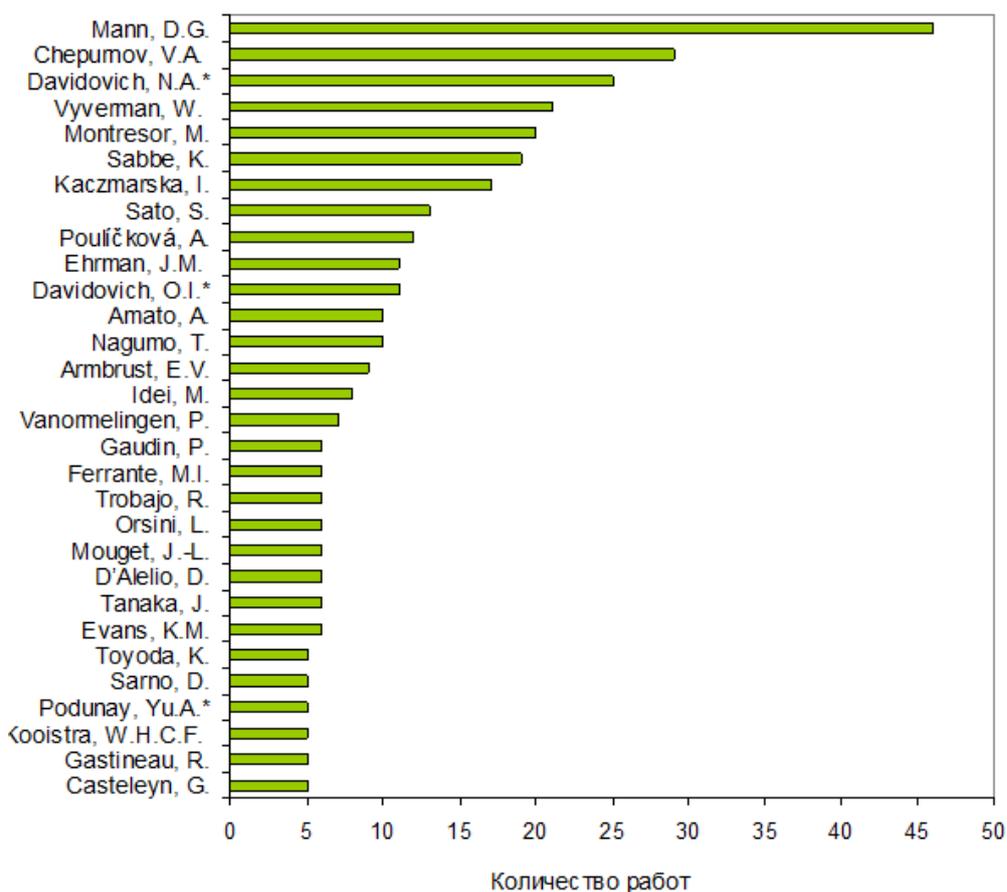


Рис. 1. Рейтинг публикационной активности авторов, работающих в области репродуктивной биологии диатомовых. Учтены статьи в периодических изданиях за 18 лет с начала текущего столетия. Звездочкой обозначены сотрудники лаборатории водорослей и микробиоты Карадагской научной станции

Как уже выше упомянуто, недавно был показан пример гомоплазии в эволюционном развитии диатомовых. У *Ardissonea crystallina* (C.Agardh) Grunow, являющейся, согласно молекулярным данным, представителем полярных центрических, был открыт неоогамный половой процесс (Davidovich *et al.*, 2017). До настоящего времени все центрические считались оогамными (исключая случаи аутогамии), в то время как пеннатные демонстрировали относительную изогамии при полном отсутствии жгутиковых сперматозоидов. Такая особенность ставит *A. crystallina* в ряд наиболее эволюционно продвинутых диатомей. В этой связи одной из перспектив исследований в области репродуктивной биологии и эволюции

Bacillariophyta следует считать поиск среди Mediophyceae других видов, ушедших в своём эволюционном развитии от оогамии, свойственной центрическим диатомеям.

Важным и интересным вопросом репродуктивной биологии является эволюция систем скрещивания, т.е. совокупности тех путей воспроизведения, которые доступны виду и конкретным популяциям (Чепурнов, Манн, 2001; Davidovich et al., 2010; Podunay et al., 2014). Первые диатомовые, как и современные центрические, вероятнее всего, были однодомными. Невозможно однозначно утверждать, что изначально они были оогамными, не исключено, что и мужские и женские гаметы имели жгутики и были подвижными, а последующая эволюция — в соответствии с характерным для большинства других групп организмов трендом — привела центрических к оогамии, и только в дальнейшем у пеннатных возник неоогамный способ воспроизведения. Впрочем, однодомность не означает обязательности самооплодотворения, существует ряд механизмов, препятствующих инбридингу. Например, у многих центрических клетки, находящиеся в начале генеративной фазы, т.е. более крупные, выступают в роли оогониев, в то время как, уменьшившись в размерах, клетки этого же клона начинают продуцировать мужские гаметы (Drebes, 1977). Помимо такого последовательного гермафродитизма у некоторых клонов *Melosira moniliformis* (O.F.Müller) C.Agardh и *Coscinodiscus granii* L.F.Gough наблюдалось преимущественное проявление одного пола на протяжении всей жизненной истории (Roshchin, Chepurnov, 1999). В отношении пеннатных можно сказать, что последовательность эволюционных преобразований системы скрещивания у них отнюдь не очевидна. Известны примеры сочетания в клонах однодомности и двудомности как у бесшовных (Davidovich et al., 2010; Podunay et al., 2014) так и у эволюционно более продвинутых шовных пеннатных (Davidovich, 2002; Davidovich et al., 2006).

Заключение

Круг вопросов, которые относятся к половой репродукции диатомовых водорослей, постоянно расширяется. Многие получаемые в этой области результаты имеют общебиологический характер, а диатомовые при этом выступают удобной модельной группой. Очевидно, что направление исследований — репродуктивная биология диатомовых — находится сейчас на подъеме и может привести к появлению новых, интересных данных.

Список литературы

1. Давидович Н.А., Давидович О.И. Половое воспроизведение и система скрещивания *Tabularia tabulata* (C. Agardh) Snoeijs (Bacillariophyta) // Альгология. – 2010. – Т. 20. – № 4. – С. 385–405.
2. Мережковский К.С. К морфологии диатомовых водорослей. – Казань: Типо-литография Императорского Университета, 1903. – 430 с.
3. Роцин А.М. Жизненные циклы диатомовых водорослей. – Киев: Наукова думка, 1994. – 171 с.
4. 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 (Сборник научных трудов, посвященный 85-летию Карадагской биологической станции им. Т.И.Вяземского). – Симферополь: "Сонат", 2001. – С.159-175.
5. Carter H.J. On the conjugation of *Cocconeis*, *Cymbella* and *Amphora* // Annals and Magazine of Natural History. – 1856. – Ser. 2. – № 17. – P. 1–9.

6. *Chepurnov V.A., Mann D.G., Sabbe K., Vyverman W.* Experimental studies on sexual reproduction in diatoms // *International Review of Cytology*. – 2004. – V. 237. – P. 91–154.
7. *Davidovich N.A., Kaczmarska I., Ehrman, J.M.* Heterothallic and homothallic sexual reproduction in *Tabularia fasciculata* (Bacillariophyta) // *Fottea*. – 2010. – V. 10, Iss. 2. – P. 251–266.
8. *Davidovich N.A.* Sexual heterogeneity of the clones of *Nitzschia longissima* (Breb.) Ralfs (Bacillariophyta) // *International Journal on Algae*. – 2002. – V. 4, Iss. 3. – P. 104–116.
9. *Davidovich N.A., Davidovich O.I., Podunay Y.A., Gastineau R., Kaczmarska I., Pouličková A., Witkowski A.* *Ardissonaea crystallina* has a type of sexual reproduction that is unusual for centric diatoms // *Scientific Reports*. – 2017. – V. 7, No 14670. – P. 1–16.
10. *Davidovich N.A., Kaczmarska I., Ehrman J.M.* The sexual structure of a natural population of the diatom *Nitzschia longissima* (Bréb.) Ralfs // *Proceedings of the 18th International Diatom Symposium*. Miedzyzdroje, Poland, 2-7 September, 2004 / Ed. A. Witkowski. – Bristol: Biopress Limited, 2006. – P. 27–40.
11. *Davidovich N.A., Kaczmarska I., Ehrman J.M.* Heterothallic and homothallic sexual reproduction in *Tabularia fasciculata* (Bacillariophyta) // *Fottea*. – 2010. – V. 10, Iss. 2. – P. 251–266.
12. *Davidovich N.A., Kaczmarska I., Karpov S.A., Davidovich O.I., MacGillivray M.L., Mather L.* Mechanism of male gamete motility in araphid pennate diatoms from the genus *Tabularia* (Bacillariophyta) // *Protist*. – 2012. – V. 163, Iss. 3. – P. 480–494.
13. *Drebes G.* Sexuality // *The Biology of Diatoms*. Botanical Monographs. V. 13 / Ed. D. Werner. – Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1977. – P. 250–283.
14. *Ehrenberg C.G.* Die Infusionsthierchen als vollkommene Organismen. Ein Blick in das tiefere Leben der Natur. – Leipzig: Leopold Voss, 1838. – 548 pp.
15. *Gastineau R., Leignel V., Jacqueline B., Hardivillier Y., Wulff A., Gaudin P., Bendahmane D., Davidovich N.A., Kaczmarska I., Mouget J.-L.* Inheritance of mitochondrial DNA in the pennate diatom *Haslea ostrearia* (Naviculaceae) during auxosporulation suggests a uniparental transmission // *Protist*. – 2013. – V. 164, Iss. 3. – P. 340–351.
16. *Geitler L.* Der Formwechsel der pennaten Diatomeen (Kieselalgen) // *Archiv für Protistenkunde*. – 1932. – V. 78. – P. 1–226.
17. *Geitler L.* Reproduction and life history in diatoms // *Botanical Review*. – 1935. – V. 1, N 5. – P. 149–161.
18. *Geitler L.* Auxosporenbildung und Systematik bei pennaten Diatomeen und die Zytologie von *Cocconeis*-Sippen // *Österreichische botanische Zeitschrift*. – 1973. – V. 122. – P. 299–321.
19. *Griffith J.W.* On the conjugation of the Diatomaceae // *Annals and Magazine of Natural History*. – 1855. – Series 2, N 16. – P. 92–94.
20. *Hustedt F.* Bacillariophyta (Diatomeae) // *Die Süßwasser-Flora Mitteleuropas* / Ed. A. Pascher. – Jena: Gustav Fischer, 1930. – 466 pp.
21. *Karsten G.* Neuere Untersuchungen ueber die Auxosporenbildung der Diatomeen // *Annales du Jardin botanique de Buitenzorg*. – 1898. – Suppl. 2. – P. 47–52.
22. *Karsten G.* Die Diatomeen der Kieler Bucht. – Kiel: Wiss. [Meeresuntersuchungen](#), 1899. – V. 4. – P. 19–205.
23. *Karsten G.* Über die Reduktionsteilung bei der Auxosporenbildung von *Surirella saxonica* // *Zeitschrift für Botanik*. – 1912. – V. 4. – P. 417–426.
24. *Klebahn H.* Beiträge zur Kenntniss der Auxosporenbildung I. *Rhopalodia gibba* (Ehrenb.) O. Müller // *Zeitschrift für wissenschaftliche Botanik*. – 1896. – V. 29. – P. 595–654.
25. *Kützing F.T.* Die kieselschaligen Bacillarien oder Diatomeen. – Nordhausen: W. Köhne. – 1844. – 151 pp.

26. *Levioldi Ghiron J.H., Amato A., Montresor M., Kooistra W.H.C.F.* Plastid inheritance in the planktonic raphid pennate diatom *Pseudo-nitzschia delicatissima* (Bacillariophyceae) // *Protist.* – 2008. – V. 159, Iss. 1. – P. 91–98.
27. *Lüders J.E.* Beobachtungen über die Organisation, Theilung und Copulation der Diatomeen // *Botanische Zeitung.* – 1862. – V. 20, No 6. – P. 41–43. – No 7. – P. 49–52. – No 8. – P. 57–61. – No 9. – P. 65–69.
28. *MacDonald J.D.* On the structure of the diatomaceous frustule, and its genetic cycle // *Annals and Magazine of Natural History.* – 1869. – Ser. 4, N 3. – P. 1–8.
29. *Medlin L.K.* Evolution of the diatoms: major steps in their evolution and a review of the supporting molecular and morphological evidence // *Phycologia.* – 2016. – V. 55, Iss. 1. – P. 79–103.
30. *Medlin L.K., Kaczmarska I.* Evolution of the diatoms: V. Morphological and cytological support for the major clades and a taxonomic revision // *Phycologia.* – 2004. – V. 43, Iss. 3. – P. 245–270.
31. *Mereschkowsky C.* Les types des auxospores chez les Diatomées et leur evolution // *Annales des Sciences Naturelles, Botanique.* – 1903. – V. 17, Ser. 8. – P. 225–262.
32. *Mizuno M.* Evolution of meiotic patterns of oogenesis and spermatogenesis in centric diatoms // *Phycological Research.* – 2006. – V. 54, Iss. 1. – P. 57–64.
33. *Mizuno M.* Evolution of centric diatoms inferred from patterns of oogenesis and spermatogenesis // *Phycological Research.* – 2008. – V. 56, Iss. 3. – P. 156–165.
34. *Nakov T., Beaulieu J.M., Alverson A.J.* Accelerated diversification is related to life history and locomotion in a hyperdiverse lineage of microbial eukaryotes // *New Phytologist.* – 2018. – V. 219, Iss. 1. – P. 462–473.
35. *Pfitzer E.* Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Bacillariaceen (Diatomaceen) // *Botanische Abhandlungen aus dem Gebiet der Morphology und Phycologie.* – 1871. – V. 1, N 2. – P. 1–189.
36. *Podunay Yu.A., Davidovich O.I., Davidovich N.A.* Mating system and two types of gametogenesis in the fresh water diatom *Ulnaria ulna* (Bacillariophyta) // *Альгология.* – 2014. – T. 24, № 1. – С. 3–19.
37. *Pritchard A.* A history of Infusoria, including Desmidiaceae and Diatomaceae, British and foreign / Revised and enlarged by J.T. Arlidge, W. Archer, J. Ralfs, W.C. Williamson and A. Pritchard. Edition IV. – London, 1861. – 968 pp.
38. *Ralfs W.* The British Desmidiaceae. – London: Reeve, Benham, and Reeve, 1948. – 226 pp.
39. *Ribier J., Patillon M., Falxa M., Godineau J.* The antarctic diatom: *Stellarima microtrias* (Ehrenberg) Hasle & Sims. Cell structure and vegetative cell enlargement in culture // *Polar Biology.* – 1988. – V. 8, Iss. 6. – P. 447–455.
40. *Roshchin A.M., Chepurnov V.A.* Dioecy and monoecy in the pennate diatoms (with reference to the centric taxa) // 14th International Diatom Symposium, 1996 / Eds. S. Mayama, M. Idei & I. Koizumi. – Koenigstein: Koeltz Scientific Books, 1999. – P. 241–261.
41. *Round F.E., Crawford R.M., Mann D.G.* The Diatoms. Biology and Morphology of the Genera. – Cambridge: Cambridge University Press, 1990. – 747 pp.
42. *Smith W.* A synopsis of the British Diatomaceae. Vol. 2. – London: J. van Voorst, 1856. – 107 pp.
43. *Stosch H.A. von.* Manipulierung der Zellgrösse von Diatomeen im Experiment // *Phycologia.* – 1965. – V. 5, N 1. – P. 21–44.
44. *Thwaites G.H.K.* On conjugation in the Diatomaceae // *Annals and Magazine of Natural History. Series 1.* – 1847. – V. 20, Iss. 130. – P. 9–11, 343–344.

**REPRODUCTIVE BIOLOGY OF DIATOMS: 170-YEAR HISTORY AND
PERSPECTIVES OF RESEARCH**

Davidovich N.A.

*T.I. Vyazemsky Karadag Scientific Station – Nature Reserve of the RAS,
Kurortnoye, Feodosia, Russian Federation
e-mail: karadag-algae@yandex.ru*

Reproductive behaviour of diatoms occupies the minds of researchers slightly more than 170 years. During this relatively short period, a number of general rules were established describing the life cycle which is dependent on the size of cells. Sexual process has been described in about 250 species of diatoms. The paper discusses classifications of the types of sexual process proposed at different times. It is shown that the evolution of diatoms is closely related to the evolution of methods by which the gametes are delivered to the place of syngamy. The change of reproductive behaviour is considered as one of the main evolutionary trends in diatoms. The areas of research in the field of reproductive biology of diatoms which are most significant during last decades have been identified.

Keywords: diatoms, sexual reproduction, life cycle, the history of research.

Поступила в редакцию 22.02.2019 г.