

ОДНОДОМНОЕ ВОСПРОИЗВЕДЕНИЕ ДИАТОМОВОЙ
ВОДОРΟΣЛИ GRAMMATOPHORA MARINA

А. М. Роцин

Морская диатомовая водоросль *Grammatophora marina*, известная как двудомный вид, способна также к однодомному воспроизведению. Можно предположить, что аукоспоры в этом случае образуются автогамно при длине створки материнских клеток от 12 до 5 мкм.

The marine diatom *Grammatophora marina* known as a dioecious species is capable of monoecious reproduction too. It can be suggested that auxospore production is autogamous with valve length of mother cells from 12 up to 5 mkm.

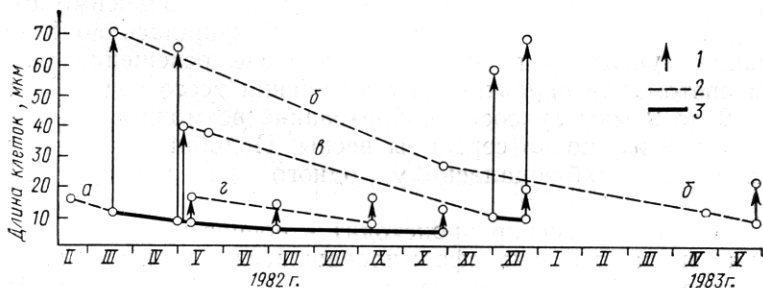
Среди морских бентосных диатомовых водорослей давно известны два двудомных вида — *Rhabdonema adriaticum* и *Grammatophora marina* [15]; из них только первый вид подробно изучен в культуре [19]. Половой процесс *G. marina* исследовали на материале, взятом из моря [17].

При изучении в лабораторной культуре двух черноморских клонов *Grammatophora marina* (Lingb.) Kütz. нами обнаружена способность этой водоросли к однодомному воспроизведению. Результаты исследования излагаются в данной статье.

Клон № 1 был выделен в декабре 1981 г. из посева соскоба со створки мидии, взятой у карадагского берега с глубины около 0,5 м. Длина створки клеток 20 января 1982 г. составляла $20 \pm 0,4$ мкм. Клон № 2 изолирован 15 ноября 1983 г. из бурого оброста камней на глубине не более 0,2 м. В начале декабря створки клеток были длиной $26 \pm 0,2$ мкм. Культуры выращивали при рассеянном дневном свете по описанной ранее методике [9]. В начале каждого периода аукоспорообразования первые крупные клетки переводили в отдельную культуру, а в дальнейшем крупноклеточные колонии либо удаляли, либо использовали для измерения длины клеток.

При длине створок 60—70 мкм клетки этой водоросли с пояaska удлиненно-четыреугольные, причем длина створки совпадает с длиной клетки [6]. Клетки со створками длиной порядка 20 мкм приблизительно квадратные. С уменьшением длины створок до 5—8 мкм клетки вновь становятся удлиненно-четыреугольными, но длина створки при этом соответствует ширине клетки. Колонии таких клеток уже не зигзаговидные, как отмечается в определителях [6, 7], а нитчатые.

Клон № 1. Чередование периодов вегетативного роста и спорообразования схематично представлено на рисунке. К образованию аукоспор в клоновой культуре способны клетки со створками длиной от 12



Вегетативный рост и аукоспорообразование в культурах клона № 1:
1 — увеличение длины створки клеток за счет аукоспорообразования, 2 — периоды вегетативного роста, 3 — периоды аукоспорообразования; а — исходная культура, б — культуры, начатые клетками, полученными из аукоспор

до 5 мкм. По размерам клеток, образующихся из аукоспор, этот диапазон подразделяется на два поддиапазона. В поддиапазоне от 12 до 9 мкм клетки увеличиваются в процессе аукоспорообразования в 6—7 раз, в поддиапазоне от 8 до 5 мкм — в 2—2,5 раза. В целом аукоспорообразование продолжается 7,5 месяца, из них около 1,5 месяца в поддиапазоне от 12 до 9 мкм и почти полгода в поддиапазоне от 8 до 5 мкм.

Клетки длиной $40 \pm 0,5$ и $17 \pm 0,9$ мкм, образовавшиеся из аукоспор в начале мая, были изолированы в отдельные культуры для дальнейших наблюдений. Вегетативный рост в культуре с первоначальной длиной клеток $17 \pm 0,9$ мкм (рис., з) продолжался 4 месяца. Аукоспорообразование происходило только в поддиапазоне 8—5 мкм. В культуре с исходной длиной клеток $40 \pm 0,5$ мкм (рис., в) вегетативный рост продолжался около 7 месяцев. Аукоспорообразование в поддиапазоне 12—9 мкм состоялось, но только в нижнем его пределе. Очевидно, лишь с третьей декады ноября условия освещения стали благоприятными для образования аукоспор в этом поддиапазоне. В культуре с исходной длиной клеток $17 \pm 0,9$ мкм клетки длиной от 12 до 9 мкм обнаруживались в июле — августе, когда интенсивность и продолжительность инсоляции значительно больше, чем в ноябре, и аукоспоры не появились. С 21 декабря культуру с первоначальной длиной клеток $40 \pm 0,5$ мкм очищали от клеток длиной 60—70 мкм, но не очищали от клеток, которые крупнее материнских в 2—2,5 раза. В результате этого образование клеток длиной 60—70 мкм наблюдалось на протяжении всей зимы. В тех случаях, когда такие клетки сохраняли связь с материнскими колониями, измеряли длину створки материнских клеток, которая всегда составляла 9—12 мкм. Можно заключить, что весь зимний сезон по условиям освещения благоприятен для аукоспорообразования в поддиапазоне от 12 до 9 мкм.

В культуре, начавшейся клетками длиной $71 \pm 1,2$ мкм (рис., б), вегетативный рост продолжался больше года. Клетки уменьшились в длину до 12 мкм в последней декаде апреля 1983 г., но аукоспорообразование в поддиапазоне 12—9 мкм не состоялось, хотя в 1982 г. оно осуществилось (рис., а). Между серединой марта и последней декадой апреля интенсивность и продолжительность освещения достигают порогового уровня, выше которого аукоспорообразование в культуре с клетками длиной от 12 до 9 мкм завершиться еще может, если оно наступило раньше, но начаться уже не может. Однако в поддиапазоне от 8 до 5 мкм образование аукоспор осуществилось. Началось оно 25 мая 1983 г. при длине створки материнских клеток $8 \pm 0,3$ мкм; при этом из аукоспор образовались клетки длиной $21 \pm 0,4$ мкм.

Сезонные изменения интенсивности и продолжительности освещения — единственный переменный фактор, воздействию которого подвергались выращиваемые культуры. В поддиапазоне от 8 до 5 мкм аукоспорообразование состоялось во всех случаях, независимо от того, в какое время года длина створки клеток уменьшилась до 8 мкм. Для образования аукоспор в этом поддиапазоне освещение рассеянным дневным светом благоприятно на протяжении всего года. В поддиапазоне от 12 до 9 мкм аукоспорообразование возможно только с конца осени приблизительно до середины весны. Подобная реакция на условия освещения наблюдалась у одного из клонов *Achnanthes longipes* [10].

Образование аукоспор происходит в ночное время. Утром в культуре обнаруживаются уже сформировавшиеся крупные клетки. Образуются аукоспоры, по-видимому, автогамно [16]. Карстен [16] отметил, что в колонии приступают к аукоспорообразованию лишь единичные клетки, а все другие остаются мелкими и со временем отмирают. При образовании аукоспоры эпитека материнской клетки отделяется, благодаря чему освободившееся плазматическое тело значительно вы-

тягивается в длину. Новый панцирь длиннее материнского примерно в 3 раза. Наши наблюдения согласуются с описанием Карстена.

При двудомном воспроизведении *G. marina* [17] половой процесс гетерогамный. Женские половые клетки образуются при длине створки от 70 до 30 мкм, мужские — от 50 до 20 мкм. Таким образом, однодомное воспроизведение черноморского клона и двудомное воспроизведение этой же водоросли у атлантического побережья Франции [17] связаны с различными размерами материнских клеток. Возникает вопрос, способна ли к двудомному воспроизведению черноморская популяция. Имеющиеся данные показывают, что связанные с воспроизведением биологические признаки морских диатомовых водорослей мало зависят от географической удаленности мест их обитания. Так, *Coscinodiscus granii* образует ауксоспоры в нескольких размерных диапазонах и в Северном [14], и в Черном [13] морях, а *Skeletonema costatum* оогамна у берегов Японии [18] и в Черном море [3]. Мы проверили на однодомность черноморские клоны *Rhabdonema adriaticum*. Как и клоны из Северного моря [19], они не способны к однодомному воспроизведению. Наконец, *G. marina* двудомна не только у атлантического побережья Франции, но и в Северном море [20]. В Черном море максимальная длина клеток этого вида, составляющая 106 мкм [7], не меньше, чем в других морях [2]. Поскольку клетки таких размеров при однодомном воспроизведении не образуются, можно допустить, что в море они возникают при двудомном воспроизведении. По-видимому, возможен переход от однодомного воспроизведения к двудомному. При однодомном воспроизведении в поддиапазоне от 12 до 9 мкм длина образовавшихся из ауксоспор клеток колебалась от 57 до 79 мкм. Такие клетки сразу же или после некоторого уменьшения длины в ходе вегетативного размножения попадают по своим размерам в диапазон двудомного воспроизведения. Уже известны два вида пеннатных диатомовых, *Achnanthes longipes* [10] и *Synedra tabulata* [12], у которых ауксоспорообразование осуществляется в двух диапазонах размеров клеток, но в обоих диапазонах воспроизведение этих видов однодомное. *G. marina*, по-видимому, первый описанный вид с двумя диапазонами ауксоспорообразования, в верхнем из которых воспроизведение двудомное, в нижнем — однодомное.

Клетки клона № 1 размножались в культуре довольно медленно. Пересевы в свежую среду производили с интервалами 10—12 дней. Низкая скорость размножения плохо увязывалась с принадлежностью клона к одному из самых массовых видов диатомовых в бентосе Черного моря [5, 7]. На раковинах мидий данный вид также относится к числу доминирующих [4]. Возможно, в обросте мидий участвует особая физиологическая раса, приспособленная к обитанию в среде, обогащенной выделениями моллюсков. Для решения этого вопроса в культуру был введен клон, выделенный из оброста бурых водорослей.

Клон № 2. Клетки этого клона размножались быстро. Пересевы в свежую среду приходилось делать через каждые 4—5 дней. Данный клон также оказался способным к однодомному воспроизведению, но в поддиапазоне 8—5 мкм (табл.), хотя клетки длиной от 12 до 9 мкм дважды, в марте 1984 г. и в январе 1985 г., попадали в благоприятные условия освещения. Опыты с уменьшением интенсивности освещения и сокращением фотопериода до 6 и 4 ч не дали положительных результатов.

Начало ауксоспорообразования
в последовательных жизненных циклах клона № 2

Дата, 1984—1985 гг.	Длина створки клеток, мкм	
	материнских	образовавшихся из ауксоспор
8.V	7±0,3	17±0,5
25.VI	6±0,2	14±0,2
27.VIII	8±0,3	17±1,3
5.X	8±0,4	17±0,6
31.I	8±0,2	19±0,4
2.IV	8±0,3	22±0,4

татов. Меньше чем за год, с 8 мая 1984 г. по 2 апреля 1985 г., клон прошел пять последовательных циклов от ауксоспор до ауксоспор, причем не было отмечено никаких признаков, которые указывали бы на невозможность дальнейшего существования клона на уровне таких малых циклов. На примере этого клона особенно хорошо видно, что ауксоспорообразование в поддиапазоне от 8 до 5 мкм способно длительное время поддерживать жизнь водоросли без перехода к двудомному воспроизведению.

Различия между клонами № 1 и № 2 сходны с различиями между мужским и женским клонами водоросли *Synedra tabulata* [12], для которой характерно чередование поколений, способных либо к однодомному, либо к двудомному воспроизведению. При однодомном воспроизведении нижний диапазон ауксоспорообразования мужского клона охватывает клетки длиной от 66 до 14 мкм. В верхнем пределе диапазона (66—32 мкм) ауксоспорообразование зависит от сезонных условий освещения, в нижнем — не зависит. У женского клона ауксоспоры появляются только при длине клеток 21—24 мкм независимо от сезона, однако ауксоспорообразование возможно и в верхнем пределе диапазона (проверено при длине клеток 49—59 мкм), но только в присутствии клеток мужского клона, способных к двудомному воспроизведению. Можно предположить, что из двух клонов *G. marina* клон № 1 мужской (ауксоспорообразование происходит в обоих поддиапазонах, но в поддиапазоне от 12 до 9 мкм зависит от сезона), а клон № 2 женский (ауксоспоры образуются только в поддиапазоне от 8 до 5 мкм независимо от сезона). Для образования ауксоспор в поддиапазоне 12—9 мкм женского клона, по-видимому, необходимо присутствие клеток мужского клона, способных к двудомному воспроизведению, т. е. длиной от 50 до 20 мкм [17].

Сочетание однодомности и двудомности дает виду некоторые преимущества. Двудомность обеспечивает обмен генетической информацией в популяции и, следовательно, широкие возможности приспособления к условиям конкретного водоема за счет отбора наиболее адекватных комбинаций генов. В исследовании С. К. Джафаровой [1] оптимум солености (25 ‰) для вегетативного роста беломорского клона *G. marina* в культуре совпал с соленостью в том районе, откуда клон был выделен. Между тем для черноморских клонов *Ditylum brightwellii* и *Coscinodiscus granii* оптимальная соленость в культуре выше солености черноморской воды, т. е. эти водоросли в Черном море живут при неоптимальной солености. Обе они однодомны [8], с редуцированным половым процессом, исключающим обмен генетической информацией, обе не достигают в море высокой плотности популяции [6]. К сожалению, черноморские клоны *G. marina* С. К. Джафарова не изучала, но судя по тому, что в бентосе Черного моря это один из наиболее массовых видов [5, 7], можно ожидать, что и здесь данная водоросль живет при оптимальной солености (17—18 ‰). В зарослях цистозиры *G. marina* круглогодично занимает первое место по количеству клеток на единицу площади дна [5]. Интересно, что на втором и третьем месте по этому показателю стоят *Rhabdonema adriaticum* и *Licmophora ehrenbergii*, способные только к двудомному воспроизведению [11, 19].

Мужские и женские клетки стимулируют друг друга на переход к половому процессу только на очень близком расстоянии. У *Rh. adriaticum* и *G. marina* мужские клетки прикрепляются к клеткам женских колоний с помощью слизистых подушечек, после чего начинается переход к мейозу [17, 19]. У *L. ehrenbergii* переход к половому процессу не осуществляется, если клетки противоположного знака находятся на расстоянии 1 см друг от друга [11]. Чтобы двудомное воспроизведение состоялось, в этот период необходима очень высокая плотность популяции хотя бы локально, на некоторых участках ареала, при-

чем потенциально мужские и женские клетки должны быть хорошо перемешаны. При отсутствии этих условий клетки могут измельчать до предела и отмереть, не оставив потомства. Обладая однодомным воспроизведением, водоросль *G. marina* способна длительное время жить и размножаться, пока не создадутся благоприятные условия для двудомного воспроизведения. Это представляется особенно важным при заселении новых участков, куда первыми могут попасть клетки одного пола. По нашим наблюдениям, мелкие клетки *G. marina* со створками длиной до 20 мкм и немного больше распространяются легче, чем более крупные. На каменистом мелководье глубиной до 0,2 м колонии таких клеток встречаются более или менее регулярно с конца осени до начала лета. Лишь однажды была найдена колония из шести клеток, длина которых составляла 45 мкм, а более крупные клетки не встречались ни разу.

Литература

1. Джафарова С. К. Диатомовые водоросли в условиях различной солености. Автореф. канд. дис. Баку, 1985.
2. Диатомовый анализ, кн. 3. Л.: Госгеолгиздат, 1950.
3. Кустенко Н. Г. Ауксоспорообразование у некоторых видов центрических диатомовых водорослей. — Биол. науки, 1986, № 2, с. 65—69.
4. Кучерова З. С. Диатомовые обрастания некоторых моллюсков и крабов в Черном море. — Тр./Севастоп. биол. станции АН СССР, 1960, т. 13, с. 39.
5. Маккавеева Е. Б. К экологии и сезонным изменениям диатомовых обрастаний на цистозире. — Тр./Севастоп. биол. станции АН СССР, 1960, т. 13, с. 27.
6. Прошкина-Лавренко А. И. Диатомовые водоросли планктона Черного моря. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1955.
7. Прошкина-Лавренко А. И. Диатомовые водоросли бентоса Черного моря. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1963.
8. Рошин А. М. Особенности онтогенеза морских центрических диатомовых водорослей в клоновых культурах. — Биол. науки, 1975, № 3, с. 47.
9. Рошин А. М. Скорость размножения и уменьшения размеров клеток некоторых видов бентосных диатомовых водорослей. — Биол. науки, 1982, № 9, с. 71.
10. Рошин А. М. Жизненные циклы бентосной диатомовой водоросли *Achnanthes longipes* Ag. — Биол. науки, 1984, № 11, с. 71.
11. Рошин А. М. Условия образования аукоспор в культуре и природной популяции диатомовой водоросли *Licmophora ehrenbergii*. М.: ВИНТИ, № 1090-B-86Деп.
12. Рошин А. М. Диатомовая водоросль с однодомным и двудомным воспроизведением. — Журн. общей биологии, в печати.
13. Рошин А. М., Лекамцева В. Н., Луценко Н. А. О жизненных циклах некоторых видов морских диатомовых водорослей в культурах. — Биол. науки, 1973, № 3, с. 75.
14. Drebes G. Subdiözöie bei der zentrischen Diatomee *Coscinodiscus granii*. — Naturwissenschaften, 1968, Bd. 55, H. 5, S. 236.
15. Drebes G. Sexuality. — Bot. Monographs, 1977, v. 13, p. 250.
16. Karsten G. Zur Entwicklungsgeschichte der Diatomeen. — Intern. Rev. gesamten Hydrobiologie u. Hydrographie, 1925, Bd. 13, H. 5/6, S. 326.
17. Magne-Simon M.—F. L'auxosporulation chez une Tabellariacée marine, *Grammatophora marina* (Lingb.) Kütz. (Diatomée). — Cahiers Biol. Marine, 1962, t. 3, № 1, p. 79.
18. Migita Seiji. Sexual reproduction of centric diatom *Skeletonema costatum*. — Bul. Jap. Soc. Sci. Fish., 1967, v. 33, № 5, p. 392.
19. Stosch H. A. Kann die oogame Araphidee *Rhabdonema adriaticum* als Bindeglied zwischen den beiden großen Diatomeengruppen angesehen werden? — Berichte deutsch. bot. Gesellschaft, 1958, Bd. 71, H. 6, S. 241.
20. Stosch H. A., Drebes G. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an zentrischen Diatomeen. IV. Die Planktondiatomee *Stephanopyxis turris* — ihre Behandlung und Entwicklungsgeschichte. — Helgoländer Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen, 1964, Bd. 11, № 3—4, S. 209.