

ПРОВ 199

Национальная Академия наук Украины
Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского

*Восьмидесятилетию
Карадагской
научной станции
посвящается*

ПРОВ 2010

ТРУДЫ КАРАДАГСКОГО ФИЛИАЛА 1994

Сборник научных трудов

Институт биологии
южных морей ДН УССР
БИБЛИОТЕКА
№ 38085

Севастополь 1997

ПОЛОВОЕ ВОСПРОИЗВЕДЕНИЕ И БИОЛОГИЧЕСКАЯ ЭВОЛЮЦИЯ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ

Введение

Диаомовые водоросли — самый богатый видами отдел, на долю которого приходится около 12 тыс. из 35 тысяч видов всех водорослей. При наибольшем видовом разнообразии они являются и самыми многочисленными водорослями на земле. Встречаются они всюду, где могут жить водоросли, населяя открытые и прибрежные воды морей и океанов, их сублитораль, континентальные солоноватые и пресные водоемы, включая термальные источники, и даже почвы. Растут на стенах влажных пещер и на моховых болотах. Они же образуют плотный коричневатый слой на нижней поверхности льдов Антарктиды.

Эти микроскопические одноклеточные организмы, способные к фотосинтезу, играют огромную роль в биосфере Земли, ежегодно создавая примерно 1/4 всего органического вещества, продуцируемого растительностью планеты [Werner, 1977]. По биологической продуктивности диатомовые водоросли стоят в одном ряду с гигантскими хвойными лесами северного полушария Земли или с травянистыми ландшафтами, включая посевные площади, используемые в сельском хозяйстве.

Изучение диатомовых водорослей началось с изобретения микроскопа, но углубленное исследование их жизненных циклов и полового воспроизведения было связано с разработкой и усовершенствованием методов их культивирования в лабораторных условиях [Geitler, 1932; von Stosch, Drebes, 1964]. Однако следует отметить, что в отношении пениатных диатомовых метод клоновых культур до сих пор используется явно недостаточно. К середине 80-х годов XX столетия изучение жизненных циклов и типов полового воспроизведения в первом приближении завершилось [Geitler, 1973; Drebes, 1977], но работы, посвященные отдельным видам и родам, продолжают появляться и в настоящее время. Наибольший вклад в изучение полового воспроизведения центрических видов принадлежит Г.А. фон Стошу и Г.Дребесу. Познание биологии пениатных диатомовых связано главным образом с многолетними исследованиями Л.Гейтлера, а в течение последних 10 лет в этом направлении активно работает Д.Г.Манн.

По оценке Д.Г.Манна [Mann, 1988; Rosowski, Johnston, Mann, 1992], насчитывается лишь около 200 сообщений о половом процессе у диатомовых водорослей, т.е. немного, если принять во внимание, что некоторые роды содержат по несколько сотен видов. Можно назвать лишь немногих биологов, которые описали половое воспроизведение у нескольких видов диатомей. Сегодня, когда ушли из жизни Г.А. фон Стош и Л.Гейтлер и прекратил исследования в этой области Г.Дребес, число исследователей полового воспроизведения снизилось до пугающего минимума.

Краткая хронология исследования

В Карадагском филиале ИнБЮМ исследования жизненных циклов и полового воспроизведения центрических диатомовых были начаты в 1969 г. автором этих строк. Прежде всего была усовершенствована питательная среда, которая позволила культивировать центрические диатомовые без перерыва на летний сезон. Этой средой мы пользуемся уже четверть века, в том числе для культивирования

пеннатных видов [Рошин, 1987а]. У центрических видов *Coscinodiscus granii* и *C.janischii* впервые были найдены и описаны сложные жизненные циклы, включающие в себя не один, как обычно, а два или несколько размерных диапазонов аукоспорообразования [Рошин и др., 1973; Рошин, 1975, 1976а]. Изучено влияние освещенности и длительности фотопериодов на аукоспорообразование у *Coscinodiscus granii*, *C.janischii* и *Chaetoceros curvisetus* [Рошин, 1972, 1976б]. При этом установлено, что для полового воспроизведения первых двух видов темновые периоды не нужны, тогда как у последнего вида без достаточно длительных темновых периодов аукоспоры не образуются.

В этом направлении, но уже с пеннатыми видами сейчас работает Н.А.Давидович. Были изучены также пути движения ядра в вегетативных клетках *Coscinodiscus janischii*, *C.granii*, *Biddulphia mobilensis*, *Chaetoceros curvisetus*, *Rhizosolenia calcar avis* [Рошин, 1974, 1976в].

У *Coscinodiscus granii* в море тогда встречались клоны, в которых образование аукоспор начиналось еще до наступления сперматогенеза. В специальных экспериментах было установлено, что и при наличии сперматогенеза в культуре изолированные клетки способны к образованию аукоспор без участия спермиев [Рошин, 1990а]. У *C.janischii* из потомства природного обоеполого клона были выделены два клона, которые вели себя как женские, т.е. производили только оогонии. Значение этих наблюдений стало понятным только после изучения целого ряда пеннатных видов. Опыт, накопленный в работе с центрическими видами в 1969-1976 гг. не пропал даром. Он позволил получить очень серьезные результаты в 1991-1994 гг., которые будут изложены позднее.

С 1979 г., после двухлетнего перерыва, основное внимание уделялось изучению бентосных пеннатных диатомовых. Непредвиденные трудности, с которыми пришлось столкнуться в исследовании новой для автора группы диатомовых водорослей, были преодолены лишь в 1984 г., когда была установлена двудомность *Licmophora ehrenbergii*. Эта водоросль стала третьим в науке двудомным пеннатым видом после *Rhabdonema adriaticum* и *Grammatophora marina*, изученных Г.А.фон Стошем [фон Stosch, 1958; von Stosch, Drebes, 1964]. В том же году, вслед за *L.ehrenbergii* и благодаря ей, впервые в науке было найдено сочетание однодомности и двудомности у *Synedra tabulata*. Одна из трудностей методического характера состояла в том, что в культурах большинства пеннатных видов некоторое количество клеток всплывает под пленку поверхностного натяжения среды, где всплывшие клетки не только довольно прочно удерживаются, но и размножаются с такой же скоростью, как на дне чашек Петри. При пересевах культур, когда клетки сознательно переносятся с помощью пипетки со дна одной чашки на дно другой, автоматически совершается перенос других клеток на наружных стенках пипетки с поверхности на поверхность. Не зная этого, очень трудно выделять из проб клоны того или иного вида, очищать клоновые культуры от засорения клетками других видов, выделять крупноклеточные клоны из культур, в которых происходит образование аукоспор. После того, как всплывание клеток в культурах пеннатных бентосных видов было обнаружено и изучено [Рошин, 1984], эта трудность стала легко преодолима. Во-вторых, литературные данные по существу не ориентировали на поиск двудомности, так как считалось, что виды диатомовых водорослей в подавляющем большинстве однодомные [Drebes, 1977]. Не предлагалось и методических приемов поиска двудомности, а однодомно-двудомные виды вообще не были известны.

Двудомные и однодомно-двудомные пеннатные виды изучались в следующей последовательности: двудомный вид *Licmophora ehrenbergii* — 1982-1986 гг. [Рошин, 1986, 1989а], однодомно-двудомный вид *Synedra tabulata* — 1982-1985 гг. [Рошин, 1987а, 1989б], однодомное укрупнение клеток у уже известного двудомного вида *Grammatophora marina* — 1982-1985 гг. [Рошин, 1987б], однодомно-двудомный вид *Nitzschia lanceolata* — 1985-1987 гг. [Рошин, 1990б], однодомно-двудомная разновидность *Achnanthes brevipes* var. *intermedia* — 1985-1991 гг. [Рошин, Чепурнов, 1993; Рошин, 1994а], однодомно-двудомный вид *Fragilaria delicatissima* — 1988-1990 гг. [Рошин, 1994а], двудомный вид *Haslea subagnita* — 1989 г. [Рошин, 1991], двудомный вид *Licmophora abbreviata* — 1989-1990 гг. [Чепурнов, см. Рошин, 1994а], двудомный вид *Striatella unipunctata* — 1990 г. [Чепурнов, см. Рошин, 1994а], двудомный вид *Nitzschia longissima* — 1990-1991 гг. [Чепурнов, см. Рошин, 1994а], двудомное воспроизведение однодомно-двудомного вида *Achnanthes longipes* — 1991-1992 гг. [Рошин, 1994б]. Исследования стали более полными, когда к ним подключился В.А.Чепурнов. Защитив в 1988 г. кандидатскую диссертацию, он освоил методику тонких наблюдений полового процесса и микрофотографию.

Таким образом, были изучены пять двудомных пеннатных видов (*Licmophora ehrenbergii*, *L. abbreviata*, *Striatella unipunctata*, *Haslea subagnita*, *Nitzschia longissima*) и пять однодомно-двудомных (*Synedra tabulata*, *Fragilaria delicatissima*, *Achnanthes brevipes* var. *intermedia*, *A. longipes*, *Nitzschia lanceolata*). Кроме того, у *Grammatophora marina*, известной ранее как двудомный вид, найдено однодомное укрупнение клеток, поэтому она переходит из группы двудомных в группу однодомно-двудомных видов. Двудомные виды ранее были известны только среди бесшовных пеннатных диатомовых (*Rhabdonema adriaticum* и *Grammatophora marina*). Нами найдены еще три бесшовных двудомных вида — *Licmophora ehrenbergii*, *L. abbreviata*, *Striatella unipunctata*. Теперь двудомные виды известны и среди шовных пеннатных форм, конкретнее, в богатых видами семействах *Naviculaceae* (*Haslea subagnita*) и *Nitzschiaceae* (*Nitzschia longissima*). Среди однодомно-двудомных видов также есть бесшовные (*Synedra tabulata*, *Fragilaria delicatissima*, *Grammatophora marina*) и шовные (*Achnanthes brevipes* var. *intermedia*, *A. longipes*, *Nitzschia lanceolata*). Как это ни странно, ни одного однодомного пеннатного вида нам не встретилось.

Системы воспроизведения и экология пеннатных видов

Теперь есть возможность рассмотреть в сравнении двудомные и однодомно-двудомные пеннатные виды. Системы воспроизведения двудомных видов довольно однообразны. Их популяции состоят из клонов противоположного пола. У видов с морфологически анизогамным половым процессом (*Licmophora ehrenbergii*, *L. abbreviata*, *Striatella unipunctata*, *Nitzschia longissima*) можно различать мужские и женские клоны, как и у оогамного вида *Rhabdonema adriaticum*. Близкородственные скрещивания (братья и сестры) дают нежизнеспособное потомство, как у *Licmophora abbreviata*, или просто отсутствуют, как у *Haslea subagnita* и *Nitzschia longissima*, т.е. высокая степень инбридинга исключается. Преобладание аутобридинга должно поддерживать в популяциях повышенный уровень гетерозиготности. Получение чистых (гомозиготных) линий у двудомных видов невозможно. Культивирование, начатое с двух клонов противоположного пола, взятых из природы, позволяет получить лишь одно новое поколение.

Системы воспроизведения однодомно-двудомных видов сложнее и разнообразнее. Сложнее они уже в том, что двудомность у этих видов сочетается с однодомностью. В их популяциях одновременно могут существовать как однодомные клоны, так и клоны противоположного пола, способные к двудомному воспроизведению. Это четко наблюдалось у *Fragilaria delicatissima* и *Achnanthes longipes*. В популяции *A. brevipes* var. *intermedia* одновременно с однодомными клонами встречались клоны, составляющие исключение из правила МакДональда - Пфитцера. Однако не исключено, что у некоторых видов однодомность и двудомность могут быть рассредоточены во времени.

У видов с чередованием однодомности и двудомности по поколениям точно установить число однодомных поколений, предшествующих переходу на двудомность, как и число двудомных поколений, следующих за этим переходом, оказалось непросто. Это предстоит сделать молодым исследователям. Теперь лишь выясняется, что это число немалое. У *Fragilaria delicatissima* удалось получить в культуре шесть двудомных поколений, но количество их больше, так как шестое поколение не перешло к однодомному воспроизведению. В потомстве четырех однодомных природных клонов *Achnanthes brevipes* var. *intermedia* были прослежены 16-18 однодомных поколений все еще без перехода к двудомности, хотя в потомстве двух других природных клонов однодомное воспроизведение прекратилось соответственно после второго и третьего однодомного поколения. Разнообразие систем воспроизведения у однодомно-двудомных видов связано, в частности, с их различным отношением к близкородственным скрещиваниям при двудомном воспроизведении. У *Synedra tabulata* с переходом на двудомность первое же близкородственное воспроизведение оставляет после себя только мужское потомство, так что дальнейшие близкородственные скрещивания уже невозможны. При однодомном воспроизведении этой водоросли межклоновые скрещивания маловероятны, так как гаметогенез одновременно охватывает немногие и значительно отдаленные друг от друга скопления клеток, каждое из которых представляет собой потомство одной вегетативной клетки. Этим обеспечивается полный инбридинг, который, однако, не снижает жизнеспособности и фертильности полового потомства. Число однодомных поколений, как мы убеждаемся на примере *Achnanthes brevipes* var. *intermedia*, достаточно велико, чтобы за период однодомности могли получиться чистые линии и чтобы популяция могла освободиться от вредных мутаций. С переходом на двудомность с запрещенными, по существу, близкородственными скрещиваниями открывается достаточно длинный ряд межлинейных скрещиваний. Снижение гетерозиготности за счет инбридинга при однодомном воспроизведении сменяется ее повышением, созданием новых комбинаций генов. Хочется сказать, что эта водоросль сама себе — талантливый селекционер. Ее популяции сложнее, чем у двудомных видов, но культивирование, начатое с двух клонов противоположного пола, прерывается также после первого близкородственного двудомного воспроизведения.

Fragilaria delicatissima отличается в рассматриваемом аспекте от *Synedra tabulata* тем, что близкородственное двудомное воспроизведение у нее возможно не меньше чем в пяти поколениях без снижения жизнеспособности и фертильности потомства. Не исключено, что оно может продолжаться вплоть до перехода на однодомность. Однодомное аукоспорообразование, как и у *S. tabulata*, сильно растянуто во времени, но, одновременно, в половой процесс вступают очень редкие пары клеток. Для аутбридинга благоприятно массовое аукоспорообразо-

вание, охватывающее популяцию на сравнительно короткое время. Это наблюдалось в смешанных посевах клонов противоположного пола у всех видов, у которых исследовалось двудомное воспроизведение. Очень редкое, но продолжающееся многие месяцы образование аукуспор при однодомном воспроизведении, по-видимому, как-то способствует предотвращению аутбридинга и поддержанию инбридинга при аллогамном половом процессе. Чистые линии, которые с большой вероятностью создаются в ряду однодомных поколений *F. delicatissima*, могут в значительной мере продолжаться и после перехода на двудомность, так как межлинейные скрещивания не строго обязательны. Гетерозиготность с переходом на двудомность, очевидно, возрастает меньше, чем у *S. tabulata*, т.е. поставляется меньше материала для отбора лучших сочетаний генов.

Очень своеобразная система воспроизведения намечается у *Achnanthes longipes*. Кроме однодомности и двудомности у этого вида есть еще вегетативное укрупнение клеток в мелкоклеточном размерном диапазоне [Рошин, Чепурнов, 1992], способное продлевать жизнь как однодомных, так и неодомных клонов без изменения их генотипов. Благодаря этому генотипы, более соответствующие конкретным условиям обитания, вероятно, могут существовать дольше. По своему отношению к близкородственным скрещиваниям при двудомном воспроизведении *A. longipes* находится где-то между *Synedra tabulata* и *Fragilaria delicatissima*, но ближе к *S. tabulata*. Строгого запрета на близкородственные скрещивания нет, но уже во втором инбредном поколении многие инициальные клетки нежизнеспособны. Еще одно отличие от *S. tabulata* и *F. delicatissima* состоит в том, что аукуспорообразование в культурах однодомных клонов, хотя и не столь обильно, как при двудомном воспроизведении, но, по сравнению с однодомным аукуспорообразованием этих видов, вполне обильно. В совсем недавнем исследовании В.А. Чепурнова выяснилось, что однодомные клоны скрещиваются не только в любых сочетаниях друг с другом, но и с клонами обоих полов, готовыми к двудомному воспроизведению. При скрещиваниях однодомных клонов друг с другом аукуспорообразование даже значительно обильнее, чем в клоновых культурах. В природной популяции однодомное аукуспорообразование, обеспечивающее полный инбридинг, очевидно, реализуется редко, а преобладают межклововые скрещивания. Это подтверждается отсутствием в природных клонах разнообразия полового процесса, обнаруженного при близкородственных скрещиваниях. Не встречается в природном материале и такой рецессивный признак, как образование клетками двух слизистых ножек. Получается, что однодомность клонов, сочетающаяся с аллогамным половым процессом и с подвижностью клеток, в данном случае способствует аутбридингу, как и двудомность. В этом же направлении действует и способность к скрещиванию однодомных клонов с клонами обоих полов, готовыми к двудомному воспроизведению. Не способствует аутбридингу только вегетативное укрупнение клеток. Изучение системы воспроизведения *A. longipes* еще продолжается.

У *Nitzschia lanceolata* любой жизнеспособный клон способен к однодомному воспроизведению и одновременно готов к двудомному воспроизведению с клонами противоположного пола. В однодомном аукуспорообразовании одновременно участвуют очень немногие пары клеток, но продолжается оно длительное время, как у *Fragilaria delicatissima*, тогда как в двудомное воспроизведение одновременно вовлекается большинство клеток. Но в условиях сильно выраженного численного неравенства полов (3:1), в результате которого примерно 50% клеток не

находят себе партнеров для двудомного воспроизведения, для однодомного воспроизведения открываются большие возможности, что допускает создание чистых линий в ряду поколений. Инбридинг у этого вида ограничен только на уровне клонов-близнецов, происходящих от одной и той же пары гаметангиев. Разнополые близнецы однодомного происхождения не могут вступать в двудомное воспроизведение, потому что только один из них сохраняет жизнеспособность, а разнополые близнецы двудомного происхождения вступают, но в их потомстве клоны одного из полов нежизнеспособны, так что более близкородственное воспроизведение уже невозможно. Однако менее близкородственное двудомное воспроизведение не прекращается, так как однодомное воспроизведение более обычно поставляет клоны именно того пола, который нежизнеспособен при близкородственном двудомном воспроизведении. Кроме того, для тех 50% клеток, которые не находят себе партнеров для двудомного воспроизведения, путь к двудомности полностью не закрыт, поскольку разнополое потомство (не близнецы) однодомного происхождения, даже одного клона, способно вступать в двудомное воспроизведение, причем без отрицательного влияния инбридинга на жизнеспособность нового поколения. Популяции этого вида могут состоять из чистых линий и межлинейных гибридов. Непрерывность чистых линий обеспечивается как однодомным, так и двудомным воспроизведением, так как последнее вполне возможно внутри потомства отдельного клона. Столь сложная организация системы воспроизведения на выходе дает простой результат — возможность существования водоросли в виде малых популяций без регулярного притока иммигрантов, благодаря непрерывности чистых линий, и готовность к межлинейным скрещиваниям в случае появления иммигрантов. Именно в виде малых популяций, значительно отдаленных друг от друга, встречается *N. lanceolata* у берегов Черного моря [Прошкина-Лавренко, 1963; Рошин, 19906]. Культивировать ее можно неопределенно долго, введя в культуру даже один природный клон.

Таким образом, в отличие от однообразия двудомных видов, системы воспроизведения четырех наиболее полно изученных однодомно-двудомных видов различны.

Между двудомными и однодомно-двудомными видами обнаруживаются различия и в экологическом аспекте. Из всех известных теперь двудомных видов *Haslea subagnita* выделяется очень ограниченным распространением. Она известна только в Черном и Каспийском морях и, возможно, является эндемиком этих морей. По-видимому, солоноватоводная [Караева, 1972]. Но *Rhabdonema adriaticum*, *Licmophora ehrenbergii*, *L. abbreviata*, *Striatella unipunctata* и *Nitzschia longissima* — морские виды, правда, *N. longissima* характеризуется как солоноватоводно-морская [Прошкина-Лавренко, 1963]. Ни один из этих видов, включая *N. longissima*, не встречается в Каспийском море [Караева, 1972].

Среди однодомно-двудомных видов также есть ограниченно распространенные. Неполно изученная солоноватоводная разновидность *Navicula pennata* var. *pontica* [Рошин, 1994а] известна только в Черном, Азовском и Каспийском морях [Прошкина-Лавренко, 1963; Караева, 1972]. Не совсем ясен вопрос с распространением *Fragilaria delicatissima*. Она была описана на материале из Черного моря [Прошкина-Лавренко, 1963], но указывается еще среди бентосных видов залива Посьета в Японском море [Николаев, 1976]. Но *Synedra tabulata*, *Grammatophora marina*, *Achnanthes brevipes* var. *intermedia*, *A. longipes* и *Nitzschia lanceolata* отличаются своей экологией от просто двудомных видов. Первые четы-

ре вида — морские и солоноватоводные, в большой, но несколько различной степени эвригалинные, все встречаются в Каспийском море [Караева, 1972]. *G. marina* обитает в морях всех широт, в том числе в континентальных, космополит [Караева, 1972; McIntire, Moore, 1977]. *S. tabulata* наиболее широко эвригалинна, космополитически распространена у берегов морей и океанов, в том числе в опресненных бухтах, но в то же время обитает в континентальных соленых и солоноватых водоемах и даже в почти пресных водах [Караева, 1972; Коган, 1972; McIntire, Moore, 1977]. *A. longipes* также космополит, широко распространен в морях и соленых континентальных водоемах, встречается в степных реках Украины [Караева, 1972; Прошкина-Лавренко, 1955]. *A. brevipes var. intermedia* также широко распространен в морях, но особенно в континентальных соленых и солоноватых водах [Караева, 1972; Watanuki, 1979]. Наконец, *N. lanceolata* уже не морская, а солоноватоводная водоросль, широко распространенная в континентальных водоемах, реже встречается на опресненных участках морей [Караева, 1972]. Уже это краткое описание ареалов пяти последних однодомно-двудомных видов могло бы служить иллюстрацией на тему "Заселение континентальных водоемов морскими пennisными диатомовыми".

С оговоркой об ограниченном количестве изученных видов можно заключить, что в заселении континентальных вод могли участвовать скорее однодомно-двудомные, чем просто двудомные виды. Двудомность, образно говоря, поддерживает у ее носителей "патриотическое" отношение к исконному ареалу, тогда как ее сочетания с однодомностью, по крайней мере некоторые, расширяя приспособительные возможности видов, способствуют освоению ими новых территорий с другими условиями среды обитания.

Разнообразно организованные системы воспроизведения однодомно-двудомных видов также имеют отношение к их экологии. Очень удачный вариант в смысле достижения широкой эвригалинности мы находим у *Synedra tabulata*. Его краткая формула-переход на чистые линии в ряду однодомных поколений и облигатность межлинейной гибридизации при двудомном воспроизведении. Достаточно отменить облигатность межлинейных скрещиваний, как это осуществилось у *Fragilaria delicatissima*, от эвригалинности и широкого распространения почти ничего не остается. При господстве аутбридинга в популяции *Achnanthes longipes* существование чистых линий в природе, по-видимому, невозможно. Как в этом случае достигается эвригалинность на фоне повышенной гетерозиготности, подобной двудомным видам, пока не ясно. Возможно, какую-то роль играет вегетативное укрупнение клеток, способствующее продолжению жизни клонов. Здесь возможен отбор генотипов, наиболее адекватных конкретным условиям обитания. Зато у *A. brevipes var. intermedia* при неаллогамном однодомном аутокоспорообразовании, обеспечивающем полный инбридинг, существование чистых линий вполне реально, как и наличие аутбридинга после перехода на двудомность. Система воспроизведения этой водоросли, вероятно, очень близка к таковой у *S. tabulata*. Непрерывное существование чистых линий и лишь минимальное ограничение инбридинга у *Nitzschia lanceolata* не обеспечивает этой водоросли эвригалинности, но позволяет жить в виде малых популяций, что так важно при обитании в континентальных водоемах. Рассмотренные примеры показывают, что связь экологических особенностей видов с особенностями их систем воспроизведения вполне реальна и заслуживает серьезного внимания исследователей.

Об однодомно-двудомных видах среди пресноводных пеннатных диатомовых

В связи с гипотезой о первичном заселении континентальных вод морскими однодомно-двудомными видами возникает вопрос, существуют ли однодомно-двудомные пеннатные виды в современных пресных или почти пресных водоемах. Наиболее уверенный положительный ответ можно дать в отношении видов и разновидностей, известных как исключения из правила МакДональда - Пфитцера. К ним относятся *Eunotia pectinalis* var. *minor* [Geitler, 1932], *Navicula seminulum*, *N. cryptocephala* var. *exilis*, *N. muralis* [Locker, 1950], *N. pelliculosa* [Reimann et al., 1966], *Nitzschia palea* [Wiedling, 1948; von Denffer, 1949], *N. palea* var. *debilis*, *N. subtilis* var. *paleaceae*, *N. kutzingiana* [Wiedling, 1948]. Из них *Navicula cryptocephala* var. *exilis* — пресноводная-солонатоводная водоросль, *Nitzschia kutzingiana* — солонатово-пресноводная, *Navicula seminulum* обитает в пресных и слегка солонатовых водах, остальные виды и разновидности пресноводные [Диатомовый анализ, кн. 3]. Нельзя быть уверенным, что круг таких форм в дальнейшем не будет расширен. По аналогии с *Achnanthes brevipes* var. *intermedia* мы полагаем, что клоны этих таксонов с неуменьшающимися размерами клеток появляются в связи с переходом от однодомного воспроизведения к двудомному.

Л. Гейтлер [Geitler, 1968, 1973] развивал представление, согласно которому многие пресноводные виды пеннатных диатомовых являются сборными, т.е. состоят из малых таксонов. Чаще всего он употреблял термин "раса", но давать этим малым таксонам какие-то окончательные названия не спешил. Наблюдения, на которых основывалось это представление, были выполнены им в основном на природном материале, а не в клоновых культурах. Мы не уверены, что с малыми таксонами Л. Гейтлер не прав во всех случаях, и приведем лишь несколько изученных им видов, у которых сочетание однодомности и двудомности более вероятно, чем наличие малых таксонов. При этом основанием для нас будет служить тот факт, что у одного и того же однодомно-двудомного вида возможны два различных типа полового процесса, причем хотя бы один из них, который связан с двудомностью, должен быть аллогамным. У *Denticula tenuis* Л. Гейтлер находил две расы, одна из которых аллогамная, другая автогамная [Geitler, 1968, 1985]. У *Gomphonema angustatum* также существуют две расы, облигатно аллогамная и облигатно педогамная [там же]. В одной популяции *Gomphonema constrictum* var. *capitatum* аукоспорообразование происходило облигатно педогамно, в другой — исключительно аллогамно [Geitler, 1985]. На наш взгляд, во всех этих и подобных им случаях возможно сочетание однодомности и двудомности соответственно с неаллогамным и аллогамным половым процессом.

В ряде случаев Л. Гейтлер [Geitler, 1968] встречался с малыми таксонами в различных биотопах и, в связи с этим, задавался вопросом, не существует ли между ними экологических различий. В противоположность "колебаниям" типов полового процесса в разных популяциях одного и того же вида, у ряда других видов он сталкивался с полным совпадением типа копуляции и образования аукоспор в широко отдаленных и экологически очень разнообразных популяциях. Такое "стабильное и от окружающих условий независимое" половое воспроизведение он находил у *Eunotia arcus*, *Anomoeoneis exilis*, *Achnanthes minutissima* и у *Gomphonema parvulum* var. *micropus* [Geitler, 1973, S. 316]. Для нас интересен тот факт, что у всех без исключения этих таксонов образование аукоспор аллогамное, а у однодомно-двудомных видов возможен и один тип полового процесса, но

тогда он обязательно аллогамный, т.е. в этих случаях сочетание однодомности и двудомности не исключается.

Таким образом, однодомно-двудомные виды среди пресноводных пennisных диатомовых вполне возможны. "Чисто" двудомных видов в пресных водоемах может и не быть, так как морские двудомные виды, известные в настоящее время, не склонны к заселению даже солоноватых континентальных водоемов. Стать эндемиками значительно опресненных морей они, кажется, могли (*Haslea subagnita*). Как ни удивительно, но об однодомных пennisных видах пресных вод в данный момент сказать нечего. Однодомность у них пока только подразумевается. Например, никто не сомневался в том, что *Navicula seminulum* — однодомная водоросль, даже после выращивания Ф. Локкером [Löcker, 1950] клона, составившего исключение из правила МакДональда - Пфитцера. У этого вида Л. Гейтлер [Geitler, 1932] наблюдал аукоспорообразование в клонах двух и даже трех поколений, что до сих пор представлялось более чем достаточным доказательством однодомности, но теперь этого недостаточно. В качестве очень общего суждения можно добавить, что континентальные пресные водоемы с очень разнообразными и широко изменчивыми условиями обитания в них представляются наиболее доступными и подходящими именно для однодомно-двудомных пennisных видов. С точки зрения более правильной стратегии исследований полезнее считать, что все пресноводные пennisные виды однодомно-двудомные.

Что первично — однодомность или двудомность?

В отношении пennisных диатомовых этот вопрос будет решен скорее всего в пользу двудомности. Из шести известных теперь двудомных видов у одного уже давно описана оогамия [von Stosch, 1958] и у четырех найдена морфологическая и поведенческая анизогамия [Рощин, 1994а], т.е. преобладают формы полового процесса, которые Г.Дребес [Drebes, 1977] отнес к типу, переходному между центрическими и пennisными диатомовыми. Морфологическую анизогамию, известную теперь не только у бесшовных форм, но и у *Nitzschia longissima*, вряд ли можно считать переходной ступенью между центрическими и пennisными диатомовыми. От оогамии *Rhabdonema* ее отделяет только один шаг — утрата дифференцирующих митозов в мужских гаметангиях. Очевидно, возникла она уже на уровне бесшовных пennisных форм и среди них получила наибольшее распространение. Она же представлена при двудомном воспроизведении однодомно-двудомных бесшовных видов *Grammatophora marina* [Magne-Simon, 1962], *Synedra tabulata* и *Fragilaria delicaltissima* [Рощин, 1994а]. Настоячивая привязанность двудомности к более примитивным формам полового процесса, уже довольно наглядная в группе бесшовных пennisных диатомовых, склоняет чашу весов в пользу ее первичности. Кроме того, на примерах *S. tabulata* и *F. delicaltissima* мы видим, что у одних и тех же видов двудомность связана с более примитивной морфологически анизогамной формой полового процесса, а однодомность — с вариантами изогамии. Наконец, у *S. tabulata* и не только у нее однодомность находится по отношению к двудомности в "подчиненном" положении: в ряду однодомных поколений сохраняется принадлежность к двум полам, приобретенная в предшествующем однодомности двудомном воспроизведении и вновь реализуемая после перехода с однодомности на двудомность. По некоторым признакам, прежде всего по характеру роста, наличие двух полов в ряде случаев можно распознать еще в однодомных поколениях. У *S. tabulata* и у других видов, сходных

с нею по способу сочетания однодомности и двудомности, скорее цепочки однодомных поколений встроены в череду двудомных, чем наоборот.

Однодомное образование ауксоспор у однодомно-двудомных видов может быть как аллогамным (*Synedra tabulata*, *Fragilaria delicatissima*, *Navicula pennata* var. *pontica*, *Achnanthes longipes*, *Nitzschia lanceolata*), так и неаллогамным (*Achnanthes brevipes* var. *intermedia* и, предположительно, *Grammatophora marina*). Л. Гейтлер [Geitler, 1973, 1979, 1985] неоднократно высказывал свое мнение о том, что аутомиксис (который невозможен при двудомности, а возможен только при однодомности) встречается параллельно в различных семействах и родах пеннатных диатомовых и, по-видимому, представляет собой филогенетически недавнее приобретение. Это полностью соответствует нашим представлениям о вторичном характере однодомности. При двудомном воспроизведении эволюция форм полового процесса ограничена рамками аллогамных типов. Переход однодомного воспроизведения от аллогамии к аутомиксису, который полностью исключает возможность аутбридинга, обеспечивает более строгий выход на чистые линии после аутбридинга при двудомном воспроизведении. Скорее всего, не случайно у таких видов с аллогамным однодомным образованием ауксоспор, как *Synedra tabulata*, *Fragilaria delicatissima* и *Nitzschia lanceolata* этот процесс носит хронический характер: очень мало ауксоспор образуется одновременно, но длится ауксоспорообразование многие месяцы. Более дружный переход популяции к однодомному воспроизведению открывал бы дорогу аутбридингу, и нам не пришлось бы говорить о чистых линиях. Но у *Achnanthes brevipes* var. *intermedia* при неаллогамном половом процессе однодомное образование ауксоспор довольно обильно. Таким образом, переход однодомного воспроизведения от аллогамии к аутомиксису, отмеченный Л. Гейтлером, имеет свои преимущества, если речь идет об однодомно-двудомных видах. Его высказывание о том, что аутомиктические растения чаще всего морфологически не отличаются от аллогамных, и иногда оба встречаются в одной и той же популяции [Geitler, 1985], мы относим именно к однодомно-двудомным видам, ждущим своих исследователей. Существование исключительно аутомиктических видов для нас очень сомнительно. О. Солбриг и Д. Солбриг [1982] считают, что видов растений и животных, которые бы размножались исключительно при помощи самооплодотворения, вероятно, не существует. В этом отношении пеннатные диатомовые вряд ли могут быть исключением.

Центрические диатомовые

Как только основное направление биологической эволюции пеннатных диатомовых — от двудомности к ее сочетаниям с однодомностью — наметилось достаточно четко, возникла необходимость вернуться к исследованиям центрических форм, чтобы получить ответ на вопрос, в каком направлении эволюционировали они.

Почти все изученные центрические виды однодомные [Drebes, 1977], т.е. способны к образованию ауксоспор в клоновых культурах. Так как в клоновой культуре половое воспроизведение осуществляется в условиях самооплодотворения, в работе с аллогамными центрическими видами неизбежно столкновение с влиянием полного инбридинга на жизнеспособность полового потомства, на что неоднократно указывал Г.А. фон Стош [von Stosch, 1965; von Stosch et al., 1973]. Показателен описанный им пример с 37 клонами *Stephanopyxis turris*, полученными от изолированных ауксоспор, образовавшихся в клоновой культуре [von Stosch, 1965]. В обычных для этого вида условиях культивирования многие клоны

не доживали даже до первого пересева, другие отмирали после первого или второго пересева. Только восемь клонов продолжали расти дальше, но и они различались по скорости размножения и по способности к образованию покоящихся спор. Из своего большого и очень успешного опыта работы с клоновыми культурами центрических видов Г.А. фон Стош [von Stosch et al., 1973] вынес заключение, что клоны полового потомства часто нефертильны. Чтобы получить несколько клонов F410, способных к дальнейшему половому воспроизведению, нужно выделять и выращивать их в достаточно большом количестве. Популяции однодомных аллогамных центрических видов состоят из однотипных однодомных обоеполых клонов, причем у большинства видов размерные диапазоны образования мужских и женских гамет только частично перекрывают друг друга, так что самые крупные клетки полового размерного диапазона производят только оогонии, а самые мелкие — только сперматогонии [Drebes, 1977]. Их популяции сходны со сложными гетерозиготными популяциями перекрестноопыляющихся высших растений, а их половое воспроизведение в клоновых культурах аналогично принудительному самоопылению растений-перекрестников. У таких центрических видов, по-видимому, возможно получение чистых линий с последующими межлинейными скрещиваниями. В популяциях *Skeletonema costatum* установлена пониженная гетерозиготность, обусловленная преобладанием вегетативного укрупнения клеток над аукоспорообразованием [Gallagher, 1983].

Поведение, отличное от однодомного, впервые обнаружил Г. Дребес [Drebes, 1968] в клоновых культурах *Coscinodiscus granii* из Северного моря. Клоны вели себя чаще всего субдвугодно, так как производили только преимущественно мужские или женские половые клетки [Drebes, 1974]. Однако, спустя несколько лет, клоны, взятые в том же районе моря, оказались подлинно однодомными [Drebes, 1977].

В 1991-1994 г. мы изучали бентосные центрические водоросли *Melosira lmoniliformis* var. *subglobosa*, *M. moniliformis* var. *moniliformis* и планктонный вид *Coscinodiscus granii*. Каждый из этих таксонов исследовался уже не первый раз, что связано со сложной и необычной организацией их систем воспроизведения. Ни один из них нельзя отнести ни к однодомным, ни к двугодно-однодомным, ни к однодомно-двугодно-однодомным видам.

В популяции *Melosira moniliformis* var. *subglobosa*, существующей у Карадагского берега Черного моря, встречаются однодомные оогамные клоны, типичные для большинства однодомных аллогамных центрических видов, с частичным перекрыванием размерных диапазонов мужского и женского гаметогенеза. Но этому сходству с однодомными аллогамными видами сопутствуют два существенных отличия. Во-первых, в этой же популяции даже чаще, чем обоеполые, встречаются мужские клоны, в культурах которых, наряду с интенсивным сперматогенезом, могут появляться единичные аукоспоры. Однако некоторые мужские клоны не давали ни одной аукоспоры. Из шести клонов, полученных от скрещивания мужского клона с ограниченным однодомным аукоспорообразованием и обоеполого, три оказались мужскими, причем все с ограниченным однодомным образованием аукоспор, и три — обоеполыми. Можно считать, что при таких скрещиваниях мужские и обоеполые клоны воспроизводятся в равном количестве, при этом ограниченная однодомность мужских клонов, кажется, наследуется.

Мужские клоны встречаются в популяции чаще обоеполых, потому что они производятся еще при самооплодотворении обоеполых клонов. Полный инбридинг в данном случае влияет на жизнеспособность потомства довольно мягко, а фертильность снижается лишь частично и таким образом, что вместо обоеполых получают мужские клоны. Это происходит благодаря тому, что инбредные клоны полностью или почти полностью утрачивают оогенез, но сохраняют спер-

матогенез. Из шести клонов, полученных в результате самооплодотворения обоеполого клона, нежизнеспособным оказался только один, остальные вели себя как мужские, причем два из них эпизодически давали единичные ауксоспоры. Следовательно, мужские клоны вторичны по отношению к обоеполым. У *Melosira moniliformis* var. *subglobosa* мы находим не только путь их прохождения, но и биологический смысл вовлечения их в оогамное ауксоспорообразование.

Только частичное перекрывание размерных диапазонов мужского и женского гаметогенеза в обоеполых клонах способствует перекрестному оплодотворению и аутбридингу. Для однодомных аллогамных центрических видов это очень важно, потому что, как отмечалось выше, полный инбридинг при самооплодотворении резко снижает жизнеспособность и фертильность их потомства. Но, в противовес чему, у *Melosira 1moniliformis* var. *subglobosa* произошло дополнительное повышение вероятности аутбридинга путем включения мужских клонов в оогамное ауксоспорообразование, если отрицательное влияние самооплодотворения ее обоеполых клонов на жизнеспособность и фертильность инбредного потомства даже сильно смягчено? Здесь пришло время сказать, что, во-вторых, в той же самой популяции этой водоросли чаще всего встречаются однодомные клоны совершенно другого типа, с неоогамным, вероятно, с автогамным образованием ауксоспор при полном отсутствии сперматогенеза. Полный инбридинг, реализующийся при ауксоспорообразовании этих клонов, в длинном ряду неоогамных поколений обеспечивает выход на чистые линии. В том, что ряд неоогамных поколений достаточно длинный, нет сомнений. В момент написания этих строк в культуре растет клон уже 25-го поколения, ведущий свое начало от неоогамного природного клона. Несмотря на полный инбридинг, практически все потомство неоогамных клонов жизнеспособно и фертильно, поэтому не удивительно, что в популяции неоогамные клоны наиболее обычны. В противовес возрастанию гомозиготности в ряду неоогамных поколений в оогамное воспроизведение включены мужские клоны, способствующие повышению гетерозиготности. Появление мужских клонов представляет собой шаг к двудомности при оогамном воспроизведении. Если бы обоеполые клоны, утратив сперматогенез, стали женскими, то *M. moniliformis* var. *subglobosa* стала однодомно-двудомной. Но этот последний шаг не был сделан.

Таким образом, *Melosira moniliformis* var. *subglobosa* занимает переходное положение между однодомными и однодомно-двудомными видами. Изучение этой водоросли приводит к выводу, что у центрических диатомовых первична однодомность с оогамным половым процессом.

Система воспроизведения *Melosira moniliformis* var. *moniliformis* очень сходна с таковой у только что описанной разновидности, только в деталях есть небольшие различия. В ее популяции встречаются также однодомные обоеполые, мужские и однодомные неоогамные клоны. В обоеполых клонах мелкоклеточный размерный диапазон, в котором производились бы только сперматогонии, отсутствует. Сперматогенез и оогенез прекращаются одновременно, когда клетки, измельчавшие до предела, уже отмирают. Неоогамные клоны не утратили сперматогенеза, но образование ауксоспор в их культурах начинается еще до наступления сперматогенеза. На лестнице биологической эволюции *M. moniliformis* var. *moniliformis* занимает такое же промежуточное положение между однодомными и однодомно-двудомными видами, как и *M. moniliformis* var. *subglobosa*.

В организации системы воспроизведения *Coscinodiscus granii* достигнут некоторый прогресс по сравнению с представителями рода *Melosira*. У этого вида также есть неоогамные клоны, в культурах которых, как у *Melosira moniliformis* var. *moniliformis*, образование ауксоспор уже происходит, когда сперматогенеза еще нет. Но в оогамном ауксоспорообразовании участвуют не два, а даже три типа

клонов: обоеполые клоны с частично перекрывающимися размерными диапазонами мужского и женского гаметогенеза, мужские клоны, способные время от времени производить единичные ауксоспоры, и почти женские клоны, которых у двух разновидностей *Melosira moniliformis* нет. Новый шаг, который сделан *C. granii* в направлении к однодомно-двудомному состоянию, выглядит каким-то неумелым. Почти женские клоны еще не чисто женские. Так как небольшое количество сперматогонангиев они производят, и однодомные обоеполые клоны еще сохраняются в качестве напоминания об однодомных предках. Несмотря на этот новый шаг, *C. granii* остается переходным между однодомными и однодомно-двудомными видами, хотя и располагается на этом пути несколько впереди разновидностей *M. moniliformis*.

Хотелось бы еще раз вернуться к изучению планктонного вида *Coscinodiscus janischii*, так как результаты прежнего неполного исследования [Рошин, 1990a] показывают, что у этого вида возможен другой эволюционный путь: не к однодомно-двудомному, а к двудомному поведению. У него были найдены однодомные обоеполые клоны. Из ауксоспор одного из таких клонов получились два женских клона. Двудомность у этого вида, вероятно, уже есть, но еще сохраняются обоеполые однодомные клоны.

Исследование центрических видов, основанное на тщательном выявлении всего спектра типов клонов, существующих в их популяциях, уже дало первые серьезные результаты. Выясняется, что биологическая эволюция центрических форм шла в направлении от однодомности с оогамным образованием ауксоспор к однодомно-двудомному и, по-видимому, параллельно — к двудомному поведению. Разумеется, еще далеко не все переходные состояния выяснены, а однодомно-двудомные и двудомные центрические виды пока вообще не известны. Представители порядков *Melosirales* и *Coscinodisciales* могут дать еще много нового для более полного понимания биологической эволюции центрических диатомовых.

Уже можно отметить, что у видов, занимающих переходное положение между однодомными и однодомно-двудомными, оогамное и неоогамное воспроизведение может происходить в популяциях одновременно или последовательно. В популяции *Melosira moniliformis* var. *subglobosa* мужские, обоеполые и неоогамные клоны встречаются одновременно. Г. Дребес [Drebes, 1968, 1974], как уже упоминалось, сначала изучил клоны *Coscinodiscus granii* с субдвудомным оогамным поведением, но через несколько лет клоны, взятые в том же районе Северного моря, вели себя как однодомные. Мы оказались свидетелями более непосредственного перехода *C. granii* от оогамного к неоогамному воспроизведению. В весенне-летний период 1993 г. из черноморской популяции выделялись мужские, почти женские и обоеполые клоны, тогда как из 12 клонов, выделенных в мае 1994 г. один был нефертильный, остальные — неоогамные.

Заключение

Вопрос о биологической эволюции диатомовых водорослей, поставленный нами три года назад на основании изучения пеннатных диатомовых [Рошин, 1994a], к 80-летнему юбилею Карадагской биологической станции разработан и на центрических видах в той мере, которая достаточна, чтобы привлечь внимание диатомологов. Теперь в основном ясно, что центрические формы, первично однодомные, эволюционировали в направлениях к однодомно-двудомному и, вероятно, к двудомному способам воспроизведения, пеннатные — от двудомности к ее сочетаниям с однодомностью. Полную картину всех переходных состояний и состыковки биологической эволюции центрических и пеннатных диатомовых предстоит завершить будущим исследователям.

Знание биологической эволюции диатомовых водорослей позволит решить вопросы о причинах их процветания на земле и об экологических различиях, существующих между центрическими и пеннатными диатомовыми: основным местообитанием центрических форм является планктон морей и океанов, а пеннатные населяют главным образом сублитораль морей и океанов и разнообразные континентальные водоемы. Однодомность, двудомность и их сочетания, вместе с другими механизмами, регулирующими инбридинг и аутбридинг, создают разнообразие систем воспроизведения и типов популяций, соответствующих различным экологическим условиям.

Открыт широкий простор для исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Диатомовый анализ* / Под ред. А.Н. Криштофовича. — Л.: Гостеолиздат, 1950. — Кн. 3. — 399 с.
2. *Караева Н.И.* Диатомовые водоросли бентоса Каспийского моря. — Баку: ЭЛМ, 1972. — 258 с.
3. *Коган Ш.И.* Водоросли водоемов Туркменской ССР. — Ашхабад: Ылым, 1972. — 250 с.
4. *Николаев В.А.* Вертикальное распределение бентосных диатомовых водорослей в заливе Посьета // Прибрежные сообщества дальневосточных морей. — 1976. — N 6. — С. 94-98.
5. *Прошкина-Лавренко А.И.* Диатомовые водоросли планктона Черного моря. — М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1955. — 222 с.
6. *Прошкина-Лавренко А.И.* Диатомовые водоросли бентоса Черного моря. — М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1963. — 243 с.
7. *Роштин А.М.* Влияние условий освещения на образование аукоспор и скорость деления клеток *Coscinodiscus granii* Gough // Физиол. растений. — 1972. — 19, Вып. 1. — С. 180-185.
8. *Роштин А.М.* Миграция ядер вегетативных клетках диатомовых водорослей // Журн. общ. биологии. — 1974. — 35, N 3. — С. 429-439.
9. *Роштин А.М.* Особенности онтогенеза морских центрических диатомовых водорослей в клоновых культурах // Биол. науки. 1975. — N 3. — С. 47-51.
10. *Роштин А.М.* Сезонные изменения структуры популяции диатомовой водоросли *Coscinodiscus janischii* A.S. в Карадагской бухте Черного моря // Биол. моря. — 1976а. — Вып. 39. — С. 51-54.
11. *Роштин А.М.* Влияние условий освещения на вегетативное размножение клеток и половое воспроизведение двух видов центрических диатомовых водорослей // Физиол. растений. — 1976б. — 23, Вып. 4. — С. 715-719.
12. *Роштин А.М.* Пути движения ядра в вегетативных клетках центрических диатомовых водорослей // Биол. науки. — 1976в. — N 7. — С. 91-93.
13. *Роштин А.М.* Некоторые особенности роста и всплывание клеток в культурах бентосных диатомовых водорослей // Биол. науки. — 1984. — N 6. — С. 49-56.
14. *Роштин А.М.* Условия образования аукоспор в культуре и природной популяции диатомовой водоросли *Licmophora ehrenbergii*. — М., 1986. — 13 с. — Рукоп. деп. в ВИНТИ 13.02.86, N 1090-В86.
15. *Роштин А.М.* Диатомовая водоросль с однодомным и двудомным воспроизведением // Журн. общ. биологии. — 1987а. — 48, N 6. — С. 771-783.
16. *Роштин А.М.* Однодомное воспроизведение диатомовой водоросли *Grammatophora marina* // Биол. науки. — 1987б. — N 6. — С. 65-69.
17. *Роштин А.М.* Двудомность морской бентосной диатомовой водоросли *Licmophora ehrenbergii* (Kutz.) Grun. — Киев, 1989а. — 14 с. — Рукоп. деп. в ВИНТИ 3.01.89, N 87-В89.
18. *Роштин А.М.* Проявление инцухта у диатомовой водоросли *Synedra tabulata* // Журн. общ. биологии. — 1989б. — 50, N 3. — С. 412-416.
19. *Роштин А.М.* Жизненные циклы диатомовой водоросли *Melosira moniliformis* var. *moniliformis* в сравнении с другими центрическими видами. — Киев, 1990а. — 17 с. — Рукоп. деп. в ВИНТИ 15.05.90, N 2635-В90.
20. *Роштин А.М.* Сочетание однодомности и двудомности у диатомовой водоросли *Nitzschia lanceolata* W. Sm. // Журн. общ. биологии. — 1990б. — 51, N 5. — С. 699-708.
21. *Роштин А.М.* Двудомная диатомовая водоросль из семейства навикуловых. — М., 1991. — 7 с. — Рукоп. деп. в ВИНТИ 13.03.91, N 1094-В91.
22. *Роштин А.М.* Жизненные циклы диатомовых водорослей. — Киев: Наук. думка, 1994а. — 170 с.
23. *Роштин А.М.* Двудомное воспроизведение *Achnanthes longipes* Ag. (Bacillariophyta) // Альгология. — 1994б. — 4, N 1. — С. 22-29.
24. *Роштин А.М., Лекамец В.Н., Луценко Н.А.*

- О жизненных циклах некоторых видов морских диатомовых водорослей в культурах // Биол. науки. — 1973. — N 3. — С. 75-79.
25. Роштин А.М., Чепурнов В.А. Вегетативное укрупнение клеток в жизненных циклах *Achnanthes longipes* Ag. (Bacillariophyta) // Альгология. — 1992. — 2, N 3. — С. 26-32.
 26. Роштин А.М., Чепурнов В.А. Образование аукоспор в клонной культуре *Achnanthes brevipes* Ag. var. *intermedia* (Kütz.) Cl. (Bacillariophyta) // Альгология. — 1993. — 3, N 1. — С. 19-22.
 27. Солбриг О., Солбриг Д. Популяционная биология и эволюция. — М.: Мир, 1982. — 488 с. Denffer V.D. Die planktische Massenkultur pennater Grunddiatomeen // Arch. Microbiol. — 1949. — 14, H. 2. — S. 159-202.
 28. Drebes G. Subdiozie bei der zentrischen Diatomee *Coscinodiscus granii* // Naturwiss. — 1968. — 55, N 5. — S. 236.
 29. Drebes G. Marines Phytoplankton. Eine Auswahl der Helgolander Planktonalgen (Diatomeen, Peridineen). — Stuttgart: Georg Thieme Verlag, 1974. — 186 S.
 30. Drebes G. Sexuality // Bot. Monographs. — 1977. — 13. — P. 250-283.
 31. Gallagher J.C. Cell enlargement in *Skeletonema costatum* (Bacillariophyceae) // J. Phycol. — 1983. — 19, N 4. — P. 539-542.
 32. Geitler L. Der Formwechsel der pennaten Diatomeen (Kieselalgen) // Arch. Protistenk. — 1932. — 78, H. 1. — S. 1-226.
 33. Geitler L. Kleinsippen bei Diatomeen // Osterr. bot. Z. — 1968. — 115, H. 3. — S. 354-362.
 34. Geitler L. Auxosporienbildung und Systematik bei pennaten Diatomeen und die Cytologie von *Coconeis-Sippen* // Osterr. bot. Z. — 1973. — 122, H. 5. — S. 299-321.
 35. Geitler L. On some peculiarities in the life history of pennate diatoms hitherto overlooked // Amer. J. Bot. — 1979. — 66, N 1. — P. 91-97.
 36. Geitler L. Automixis bei pennaten Diatomeen // Plant Syst. a. Evol. — 1985. — 150, N 3-4. — P. 303-306.
 37. Locker F. Beiträge zur Kenntnis des Formwechsels der Diatomeen an Hand von Kulturversuchen // Osterr. bot. Z. — 1950. — 97, H. 3/4. — S. 322-332.
 38. Magne-Simon M.-F. L'auxosporulation chez une Tabellariacee marine, *Grammatophora marina* (Lyngb.) Kütz. // Cah. Biol. mar. — 1962. — 3, N 1. — P. 79-89.
 39. Mann D.G. Why didn't Lund see sex in *Asterionella*? A discussion of the diatom life cycle in nature // Algae and aquatic environment. — Bristol: Biopress Ltd., 1988. — P. 384-412.
 40. McIntire C.D., Moore W.W. Marine littoral diatoms: ecological considerations // Bot. Monographs. — 1977. — 13. — P. 333-371.
 41. Reimann B.E.F., Levin J.C., Volcani B.E. Studies on the biochemistry and fine structure of silica shell formation in diatoms. II. The structure of the cell wall of *Navicula pelliculosa* (Breb.) Hilse // J. Phycol. — 1966. — 2, N 2. — P. 74-84.
 42. Rosowski J.R., Johnston L.M., Mann D.G. On the report of gametogenesis, oöamy and unflagellated sperm in the pennate diatom *Nitzschia pungens* (1991. J. Phycol. 27 : 21-26) // J. Phycol. — 1992. — 28. — P. 570-574
 43. Stosch v. H.A. Kann die oögame *Araphidee Rhabdonema adriaticum* als Bindeglied zwischen den beiden grossen Diatomeengruppen angesehen werden? // Ber. deut. bot. Ges. — 1958. — 71, H. 6. — S. 241-249.
 44. Stosch v. H.A. Manipulierung der Zellgrosse von Diatomeen im Experiment // Phycologia. — 1965. — 5, H. 1. — S. 21-44.
 45. Stosch v. H.A., Drebes G. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an zentrischen Diatomeen. IX. Die Planktondiatomee *Stephanopyxis turris*—ihre Behandlung und Entwicklungsgeschichte // Helgoland. wiss. Meeresunters. — 1964. — 11, N 3-4, S. 209-257.
 46. Stosch v. H.A., Theil G., Kowallik K.V. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an zentrischen Diatomeen. Y. Bau und Lebenszyklus von *Chaetoceros didymum*, mit Beobachtungen über einige andere Arten der Gattung // Helgoland. wiss. Meeresunters. — 1973. — 25, N 2-3. — S. 384-445.
 47. Watanuki T. Isolation and culture of antarctic diatoms from the saline lakes in the Soya coast of east Antarctica // Mem. Nat. Inst. Polar. Res. — 1979. — Spec. N 11. — P. 35-41.
 48. Werner D. Introduction with a note on taxonomy // Bot. Monographs. — 1977. — 13. — P. 1-17.
 49. Wiedling S. Beiträge zur Kenntnis der vegetativen Vermehrung der Diatomeen // Bot. Notiser. — 1948. — H. 3. — S. 322-354.