

УДК 582.261

А.М.РОЩИН, В.А.ЧЕПУРНОВ

Карадагский филиал Ин-та биологии южных морей
им. А.О.Ковалевского АН Украины,
334876 Крым, Курортное**ВЕГЕТАТИВНОЕ УКРУПНЕНИЕ КЛЕТОК
В ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛАХ
ACHNANTHES LONGIPES AG. (BACILLARIOPHYTA)**

В жизненных циклах морской пениннатной бентосной водоросли *Achnanthes longipes* Ag., кроме аукоспорообразования, установлен еще вегетативный способ укрупнения клеток, связанный с более мелкоклеточным диапазоном размеров. Протопласты клеток, вытянутых в направлении перивальварной оси, вытекают из панцирей и вырабатывают новые панцири с более длинными (в 2–2,5 раза) створками. При вегетативном укрупнении, в отличие от аукоспорообразования, спаривание клеток отсутствует, а укрупненные клетки разнообразнее по размерам и отличаются различными фенотипическими изменениями формы и структуры створок, которые половому потомству не передаются. Способность или неспособность клона к образованию аукоспор при вегетативном укрупнении клеток сохраняется.

Ключевые слова: диатомовые водоросли, *Achnanthes longipes* Ag., вегетативное укрупнение клеток.

Введение

Клетки диатомовых водорослей в процессе вегетативного размножения, как известно, уменьшаются в размерах. Восстановление первоначальных размеров осуществляется обычно за счет аукоспор, возникновению которых предшествует половой процесс (Drebes, 1977). Четверть века назад Г.А.Стош (von Stosch, 1965) установил, что в культурах морской планктонной водоросли *Ditylum brightwellii* (West) Grun. размеры клеток восстанавливаются вегетативно, без мейоза и полового процесса. Он считал, что таким же путем клетки *D. brightwellii* укрупняются и в природе, по крайней мере в европейских морях. Это отклонение от общего правила было раскрыто и осознано не сразу. Ф.Гросс (Gross, 1937), работавший с культурами *D. brightwellii* значительно раньше фон Стоша, ошибочно принимал вегетативное укрупнение клеток за аукоспорообразование.

Ранее одним из авторов настоящей статьи (Рощин, 1984) было обнаружено, что в клонových культурах морской бентосной водоросли *Achnanthes longipes* Ag. укрупнение клеток происходит в двух размерных диапазонах. При этом только в более крупноклеточном диапазоне была четко прослежена связь укрупнения клеток с образованием аукоспор, а в более мелкоклеточном механизм укрупнения не был ясен. В предпринятом нами новом исследовании, результаты которого излагаются ниже, выяснилось, что в более мелкоклеточном диапазоне клетки *A. longipes* укрупняются вегетативно, как и у планктонного вида *D. brightwellii*.

Материалы и методы

Клетка, давшая начало клоновой культуре *A. longipes*, была выделена 16 февраля 1989 г. из оброста подводного камня, поднятого с глубины около 0,2 м. Длина клеток клона А 6 марта составляла $141 \pm 0,6$ мкм. Культуру выращивали в чашках Петри диаметром 9 см при температуре $20 \pm 2^\circ\text{C}$ и непрямом естественном освещении от окна, обращенного на север. Состав питательной среды опубликован (Рощин, 1987). Пересевы в свежую среду производили через каждые 4–6 дней. Фотографирование клеток и панцирей осуществляли под микроскопом МБИ-6 камерой ФЭД-3.

Препараты панцирей готовили следующим образом. Из достаточно плотной культуры сливали питательную среду, а прикрепленные ко дну чашки Петри клетки и колонии заливали дистиллированной водой. Через 3–5 дней, когда содержимое клеток в основном разрушалось, воду в чашке заменяли этанолом. Панцири переносили на покровное стекло с каплей спирта, который сжигали над пламенем горелки. Эту операцию повторяли несколько раз. От остатков органики панцири освобождали кипячением в капле пергидроля, после чего их заключали в среду Эляшева, нанесенную на предметное стекло.

Чтобы сократить период вегетативного роста клонов и тем самым ускорить их переход к аукоспорообразованию, использовали один из методов искусственного уменьшения размеров клеток, которые разработал Г.А.Стош (von Stosch, 1965). Культура какое-то время выдерживается в состоянии перенаселения, а затем старая питательная среда заменяется свежей. Некоторые клетки при этом проходят неравные деления, в результате которых появляются значительно более мелкие клетки. Этим методом Г.Дребс (Drebes, 1966) успешно получал разноразмерные, но генетически тождественные субклоны планктонной центрической водоросли *Puxidicula palmeriana* (Grev.) Streln. et Nikolaev. Процедура оказалась вполне подходящей и для уменьшения размеров клеток *A. longipes*. Длина клеток или створок приводится в тексте в виде средней арифметической и ее ошибки ($M \pm m$). Объем выборки обычно составлял 10 клеток. Другие случаи оговорены в тексте.

Результаты и обсуждение

Исходная длина клеток клона А ($141 \pm 0,6$ мкм) была примерно в 2–3 раза больше тех размеров, при которых возможен переход от чисто вегетативного роста к аукоспорообразованию (Рошин, 1984). Искусственное скачкообразное уменьшение клеток позволило резко ускорить наступление половозрелости. Клетки субклона А₁, выделенного из перенаселенной культуры после ее пребывания в свежей питательной среде, 31 марта имели длину $57 \pm 0,8$ мкм (схема), а 14 апреля, при длине его клеток $50 \pm 0,8$ мкм, появились первые аукоспоры. Аукоспорообразование продолжалось до начала июня, пока длина клеток, не участвовавших в нем, не уменьшилась до $28 \pm 1,2$ мкм. Длина инициальных клеток, формировавшихся из аукоспор на протяжении этого периода, составляла в среднем $131 \pm 1,7$ мкм ($n = 30$). Как и в прошлых наших наблюдениях, образованию аукоспор предшествовало спаривание клеток (гаметангиогамия). Пары формировались на дне чашек Петри, после чего одна из клеток в каждой паре выделяла слизистую ножку, поднимающую обоих партнеров в толщу среды. Далее в каждой клетке формировалось по две гаметы, попарная копуляция которых завершалась образованием двух зигот, вырастающих в две аукоспоры (фото 1, а; см. вклейку). Последние образуют очень характерную фигуру, напоминающую хомутик. Из аукоспор формируются крупные клетки правильной формы с симметричными створками (фото 1, б), соответствующие описаниям в определителях. Таким образом, для аукоспорообразования в данном случае характерно спаривание клеток, половой процесс так называемого нормального типа, когда две материнские клетки производят две аукоспоры (Geitler, 1973), и образование крупных клеток типичной для вида формы.

После прекращения аукоспорообразования в культуре субклона А₁ наблюдалось только вегетативное деление клеток (схема), что характерно для видов с закрытым диапазоном аукоспорообразования (Drebes, 1977). Но с конца июня, когда длина клеток субклона уменьшилась до $20 \pm 1,2$ мкм, стали появляться и более крупные клетки, створки которых были примерно в 2–2,5 раза длиннее, чем у клеток материнской культуры. При длине створок начиная с 20 мкм все мелкие клетки утрачивают подвижность, при этом многие из них очень сильно вытягиваются в направлении первальварной оси, так что их первальварная длина в несколько раз превышает длину створок (фото 2, а;

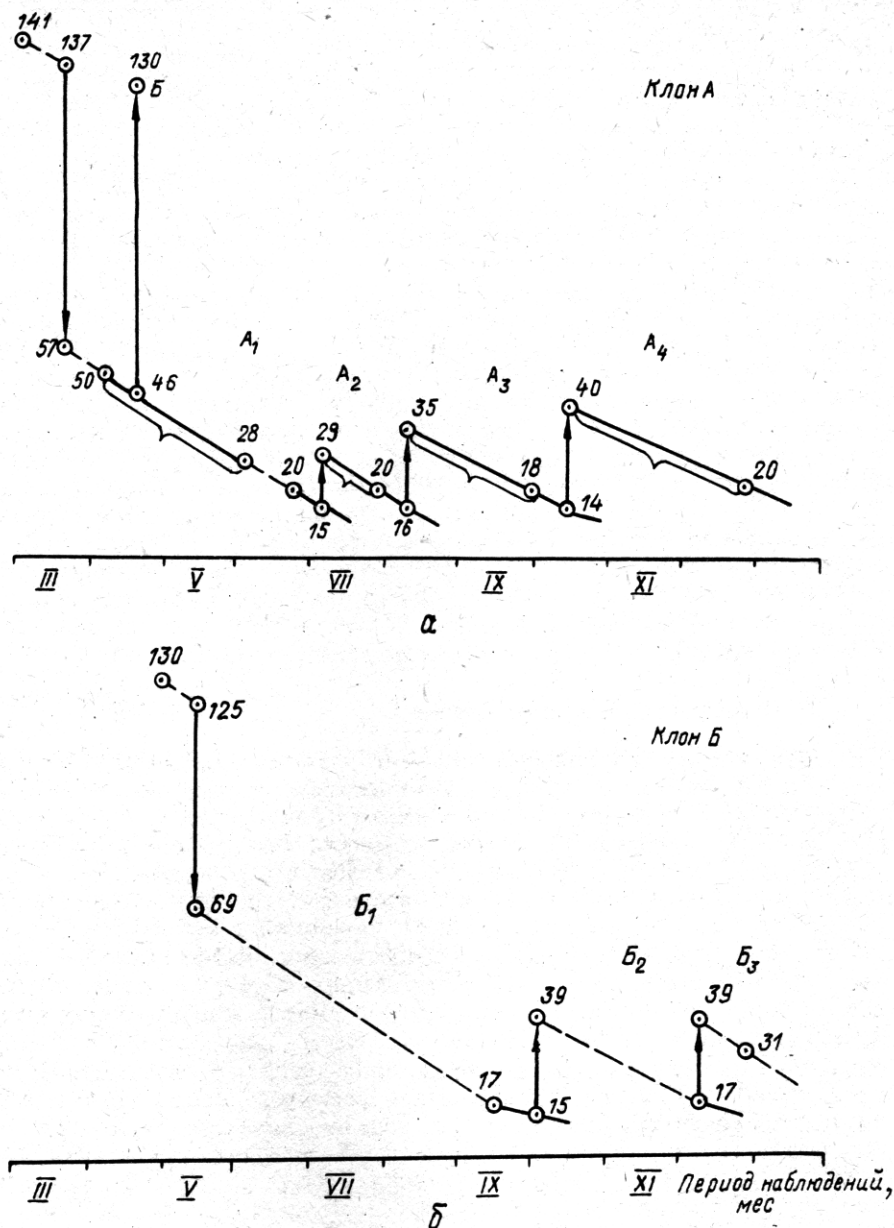


Схема жизненных циклов *Achnanthes longipes* Ag. в вегетативных субклонах клонов А (а) и Б (б) с указанием изменения длины их клеток. Вертикальные стрелки и сопровождающие их числа показывают скачкообразное изменение апикальной длины клеток (в микрометрах). Стрелка, помеченная буквой Б на схеме а, отражает время выделения клона Б и длину исходной клетки. Пунктирные наклонные линии соответствуют периодам только вегетативного роста культур, сплошные — периодам вегетативного укрупнения клеток, сплошные со скобкой — периодам аукоспорообразования.

см. вклейку). Вытягивание клеток обычно сопровождается образованием под старыми створками дополнительных новых створок. Именно эти удлиненные в перальварном направлении клетки способны к укрупнению. Панцирь такой клетки коленчато надламывается, ее протопласт вытекает наружу (фото 2, б) и одевается новым панцирем с более крупными (в 2–2,5 раза) створками (фото 2, в). Укрупнившаяся клетка вскоре переходит к вегетативному размножению (фото 2, г). Не все мелкие клетки удлиняются по перальварной

оси и проходят процесс укрупнения. Параллельно с укрупнением удлинившихся клеток неудлинившиеся продолжают размножаться с дальнейшим уменьшением длины их створок, которые в конце концов становятся круглыми. При диаметре створок 10 мкм наступает отмирание мелких клеток, с которым прекращается и процесс укрупнения.

Описанное укрупнение клеток в диапазоне длины створок 20–10 мкм, как мы убедились, не имеет ничего общего с укрупнением через аукоспорообразование в диапазоне 50–28 мкм. Здесь нет спаривания клеток, предшествующего образованию аукоспор, да оно и невозможно, так как клетки со створками длиной меньше 20 мкм не способны к движению. В этом диапазоне одна мелкая клетка порождает одну более крупную, тогда как при аукоспорообразовании пара материнских клеток производит пару крупных инициальных клеток. Наконец, как отмечалось выше, клетки, ведущие свое происхождение от аукоспор, правильны по форме створок и расположены структурных элементов на них (фото 1, б), а створки клеток, формирующихся в размерном диапазоне 20–10 мкм, представляют собой набор всевозможных отклонений от этой правильной формы и структуры (фото 3, а–д; см. вклейку).

Самое простое отклонение выражается в несимметричности створки относительно трансапикальной оси (фото 3, а), но в большинстве случаев отклонения от типичной формы более значительны (фото 3, б–д). Из структурных элементов наиболее изменчивы форма и длина осевого и среднего полей, тогда как упорядоченность рядов ареол и ребер сохраняется лучше. Среднее поле часто оказывается смещенным к одному из концов осевого поля (фото 3, в, г), а осевое поле может иметь разветвления и изгибы (фото 3, г, д). Но какими бы уродливыми ни выглядели укрупнившиеся без аукоспорообразования клетки, они способны к движению и размножаются вегетативно с передачей по наследству приобретенной формы и структуры створок. Больше того, забегая вперед, отметим, что они способны и к образованию аукоспор, причем в результате аукоспорообразования продуцируются клетки с нормальной морфологией.

Изменчивость, непостоянство формы створок Г.А.Стош (von Stosch, 1965) считал одним из характерных признаков вегетативного укрупнения клеток *Ditylum brightwellii*, которое осуществляется путем повторного “опанцирования” протопласта, полностью или частично вышедшего из материнской клетки и расширившегося. Ход образования панциря, по словам Г.А.Стоша (l. c., с. 28), “трудно точно описать, так как он не всегда одинаков, как у аукоспор, а в каждом отдельном случае вновь “импровизирует”. Протопласт “экспериментирует” с новообразованием панциря на своей поверхности, которое может происходить без различных правил в отношении места закладки и без видимой поляризации псевдоаукоспоры, но прежде всего исключительно плохо повторяется”. Все это в не меньшей мере относится и к укрупнению клеток *A. longipes* в мелкоклеточном диапазоне размеров.

Г.А.Стош (von Stosch, 1965) разработал несколько методов искусственного укрупнения клеток и одним из его объектов был *A. longipes*. Эффективным средством при экспериментальном укрупнении клеток этого вида оказался временный дефицит марганца в питательной среде. Под влиянием недостатка марганца протопласт некоторых клеток выходит из панциря и расширяется, добавка же марганца ведет к выработке голыми протопластами новых более крупных панцирей. При этом форма створок увеличившихся в размерах клеток также широко разнообразна (von Stosch, 1965, Abb. 7). Однако Г.А.Стош отмечал, что если клетки средних размеров укрупнялись вегетативно только под воздействием недостатка марганца, то при очень малых размерах это могло происходить уже спонтанно в хорошо растущей культуре. Но и в этих случаях “спонтанность” выхода протопласта он понимал как реагирование на нарушения, вызываемые негомогенностью условий в культуре, т.е. признавал все-таки “вынужденный” характер укрупнения самых мелких клеток, с чем мы никак не можем согласиться. Дело даже не в том, что укруп-

нение клеток до 10 мкм в диапазоне апикальной длины от 18–24 наблюдалось во всех изученных клонах (Рошин, 1984), причем в присутствии марганца, добавка которого предусмотрена составом нашей питательной среды (Рошин, 1987), а в том, что укрупнению клеток, как и у *Ditylum brightwellii*, предшествует значительное увеличение их первальварной длины (фото 2, а). По данным Ф.Гросса (Gross, 1937), все укрупняющиеся клетки *D. brightwellii* (в его понимании – “дающие аукоспоры”) также очень длинные, определенно длиннее делящихся клеток. Еще одну характерную черту укрупнения клеток *D. brightwellii*, на которую обратил внимание Г.А.Стош, мы находим и у *A. longipes*: клетки, формирующие в процессе вегетативного укрупнения, значительно разнообразнее по размерам, чем возникающие из аукоспор. Например, 12 июля при апикальной длине створок *A. longipes* $14 \pm 0,6$ мкм длина створок вегетативно укрупнившихся клеток варьировала в пределах 22–52 мкм ($n = 30$), при этом отношение размаха вариации к средней величине составило 81%. В диапазоне аукоспорообразования этого же субклона из аукоспор формировались клетки длиной 110–145 мкм, причем размах вариации составлял только 27,5% средней величины.

Вегетативная природа укрупнения клеток *A. longipes* в мелкоклеточном диапазоне размеров была бы полностью доказана, если бы по какому-то четко выраженному признаку могло быть установлено, что генотип клона при этом, в отличие от укрупнения через аукоспорообразование, не изменяется. Такое доказательство нам удалось получить.

Большинство клеток, укрупнившихся вегетативно, попадает по своим размерам в диапазон аукоспорообразования. Аукоспоры начинают появляться уже в том пассаже, в котором укрупнившиеся клетки сформировались. Образованию аукоспор и в этом случае предшествует спаривание клеток и половой процесс “нормального типа”. В культуре субклона A_2 (схема), полученной путем размножения изолированной укрупнившейся клетки, аукоспорообразование продолжалось, пока апикальная длина клеток, не участвовавших в образовании аукоспор, не уменьшилась в среднем до 20 мкм. Из аукоспор формировались клетки длиной $129 \pm 2,5$ мкм ($n = 29$), со створками правильной формы (фото 1, б).

После прекращения аукоспорообразования наблюдалось вегетативное укрупнение клеток в диапазоне 20–10 мкм, как и в культуре субклона A_1 (схема, А). Таким образом, субклоном A_2 был пройден малый цикл со своим диапазоном аукоспорообразования и диапазоном вегетативного укрупнения клеток, причем эти диапазоны в малом цикле полностью смыкаются. С такими же результатами были прослежены еще два последовательных малых цикла в субклонах A_3 и A_4 (схема). Сложилось впечатление, что на уровне таких малых циклов жизнь клона *A* могла бы продолжаться неопределенно долго благодаря повторяющемуся вегетативному укрупнению клеток.

Для изучения полового потомства клона *A* из культуры субклона A_1 , находившегося в процессе аукоспорообразования, 21 апреля выделили крупную клетку, сформировавшуюся из аукоспоры (схема, б), которая дала начало клону *Б*. Длина клеток клона *Б* 4 мая составляла $130 \pm 0,8$ мкм. После искусственного уменьшения размеров клеток выделили субклон B_1 , клетки которого 18 мая достигли длины $69 \pm 0,4$ мкм. Вопреки ожиданию, аукоспорообразования в культуре субклона B_1 не было. Вплоть до второй половины сентября наблюдалось только вегетативное размножение клеток. 18 сентября при длине клеток субклона $18 \pm 1,2$ мкм отметили появление клеток, вытянутых в направлении первальварной оси, а через двое суток были найдены первые вегетативно укрупнившиеся клетки. Субклон B_2 , полученный от вегетативно укрупнившейся клетки, также оказался не способным к образованию аукоспор, но способным к вегетативному укрупнению клеток (схема, B_2). Не было аукоспорообразования и в следующем малом цикле (схема, B_3).

Возможны две причины неспособности клона *Б* к образованию аукоспор. Во-первых, у однодомных аллогамных центрических видов клоны полового потомства часто не фертильны, вероятно, под влиянием инбридинга

(von Stosch, 1965; von Stosch et al., 1973). Во-вторых, у некоторых однодомно-двудомных пеннатных видов способность к образованию ауксоспор в клоновых культурах утрачивается в связи с переходом к двудомному воспроизведению (Рощин, 1987). Вопрос о том, является ли *A. longipes* однодомным или однодомно-двудомным видом, пока остается открытым. Однако ясно, что утрата способности к образованию ауксоспор в клоновой культуре связана с перестройкой генотипа в процессе ауксоспорообразования, тогда как при укрупнении клеток в мелкоклеточном диапазоне способность клона к ауксоспорообразованию не изменяется, что подтверждает вегетативную природу этого укрупнения.

В жизненных циклах большинства изученных видов диатомовых водорослей укрупнение клеток осуществляется в одном размерном диапазоне ауксоспорообразования (Drebes, 1977). Однако уже известны единичные виды со сложными жизненными циклами и несколькими диапазонами ауксоспорообразования. У морской планктонной водоросли *Coscinodiscus janischii* A.S. два половых диапазона, в одном из которых воспроизведение, вероятно, двудомное (Рощин, 1975). Два диапазона ауксоспорообразования характерны для однодомных клонов морской бентосной водоросли *Synedra tabulata* (Ag.) Kütz. (Рощин, 1987). У планктонного вида *Coscinodiscus granii* Gough. ауксоспоры образуются в нескольких диапазонах размеров клеток (Рощин и др., 1973).

Жизненный цикл *A. longipes* также по-своему сложный, хотя у этого вида один закрытый диапазон ауксоспорообразования. Если у других видов с закрытым половым диапазоном все мелкие клетки, оказавшиеся за нижней размерной границей диапазона ауксоспорообразования, обречены на доживание без возможности оставить потомство, то у *A. longipes* по крайней мере какая-то часть из них способна к вегетативному укрупнению, которое возвращает клеткам размеры, позволяющие вступать в ауксоспорообразование, и подвижность, необходимую для спаривания. Ауксоспорообразование ведет к развитию событий по большому циклу, а клетки, не участвовавшие в нем, завершают малый цикл с повторным вегетативным укрупнением, вновь открывающим дорогу в большой и малый циклы, и т.д.

У всех аллогамных видов, включая *A. longipes*, укрупнение клеток через ауксоспорообразование сопровождается рекомбинационной изменчивостью генотипов. Вегетативное укрупнение клеток, свойственное *A. longipes*, по-видимому, может способствовать сохранению лучших сочетаний генов, обеспечивая неизменность генотипа в последовательности малых циклов. В этом можно видеть наиболее очевидное преимущество сочетания ауксоспорообразования и вегетативного укрупнения клеток в жизненных циклах *A. longipes*.

Вегетативное укрупнение клеток найдено недавно в клоновых культурах морской планктонной водоросли *Skeletonema costatum* (Grev.) Cl. (Gallagher, 1983). У этого вида, в отличие от *A. longipes*, клетки, способные к вегетативному укрупнению, по размерам не отличаются существенно от клеток, образующих ауксоспоры, причем вегетативный способ укрупнения более обычен, чем через ауксоспоры. В результате преобладания неполового укрупнения над ауксоспорообразованием в естественных популяциях наблюдается повышенная гомозиготность. У *A. longipes* ауксоспорообразование и вегетативное укрупнение связаны с различными диапазонами размеров клеток и не конкурируют друг с другом столь очевидно.

Н.И.Хенди (Hendey, 1951) встречал на морской литорали популяции клеток *A. longipes* с разнообразными формами створок. Он считал, что вопрос о происхождении таких клеток (в частности, путем выхода голых протопластов и образования новых панцирей) невозможно решить, исследуя только природный материал, но его могли бы решить наблюдения в культурах. Теперь эту задачу можно считать решенной.

Л.Гейтлер, изучавший воспроизведение пеннатных диатомовых свыше 50 лет, выражал уверенность, что при дальнейших наблюдениях будут найдены новые неожиданные особенности биологии воспроизведения, на которые

диатомовые водоросли так щедры (Geitler, 1973). Описанное в статье сочетание аукоспорообразования и вегетативного укрупнения клеток в жизненных циклах пеннатной водоросли *A. longipes* – одна из таких неожиданностей.

A.M.Roshchin, V.A.Chepurnov

Karadag Branch of A.O.Kovalevsky Institute of Biology
of Southern Seas, Ukrainian Academy of Sciences,
Kurortnoe, 334876, Crimea

VEGETATIVE CELLS ENLARGEMENT
IN LIFE CYCLES OF *ACHANTHES LONGIPES* AG.
(BACILLARIOPHYTA)

In the clonal culture the cells with apical length of 50 to 28 mkm were capable of auxosporulation and those of 20 to 10 mkm – of vegetative enlargement. The latter was implemented by cells stretched towards the pervalvar axis. The cells, enlarged vegetatively, differed from initial cells by more various sizes and phenotypical changes of the valve shape and structure. These changes are not transferred to sexual posterity.

Key words: diatoms, *Achnanthes longipes* Ag., vegetative enlargement of cells.

- Рошин А.М. Особенности онтогенеза морских центрических диатомовых водорослей в клоновых культурах // Биол. науки. – 1975. – № 3. – С. 47–51.
Рошин А.М. Жизненные циклы бентосной диатомовой водоросли *Achnanthes longipes* Ag. // Там же. – 1984. – № 11. – С. 71–78.
Рошин А.М. Диатомовая водоросль с однодомным и двудомным воспроизведением // Журн. общ. биол. – 1987. – 48, № 6. – С. 771–783.
Рошин А.М., Лекамец В.Н., Луценко Н.А. О жизненных циклах некоторых видов морских диатомовых водорослей в культурах // Биол. науки. – 1973. – № 3. – С. 75–79.
Drebes G. On the life history of the marine plankton diatom *Stephanopyxis palmeriana* // Helgol. Wiss. Meeresunters. – 1966. – 13, N 1–2. – S. 101–114.
Drebes G. Sexuality // Bot. Monographs. – 1977. – 13. – P. 250–284.
Gallagher J.C. Cell enlargement in *Skeletonema costatum* (Bacillariophyceae) // J. Phycol. – 1983. – 19, N 4. – P. 539–542.
Geitler L. Auxosporenbildung und Systematik bei pennaten Diatomeen und die Cytologie von Cocconeis-Sippen // Osterr. bot. Z. – 1973. – 122, H. 5. – S. 299–321.
Gross F. The life history of some marine plankton diatoms // Phil. Trans. Roy. Soc. London B. – 1937. – 228, N 548. – P. 1–47.
Hendey N.I. Littoral Diatoms of Chichester Harbour with special reference to fouling // J. Roy. Micr. Soc. Ser. 3. – 1951. – 71. – P. 1–86.
Stosch H.A., von. Manipulierung der Zellgrösse von Diatomeen im Experiment // Phycologia. – 1965. – 5, H. 1. – S. 21–44.
Stosch H.A., von, Theil G., Kowalik K.V. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Zentrischen Diatomeen. V. Bau und Lebenszyklus von *Chaetoceros didimum*, mit Beobachtungen über einige andere Arten der Gattung // Helgol. Wiss. Meeresunters. – 1973. – 25, N 2–3. – S. 384–445.

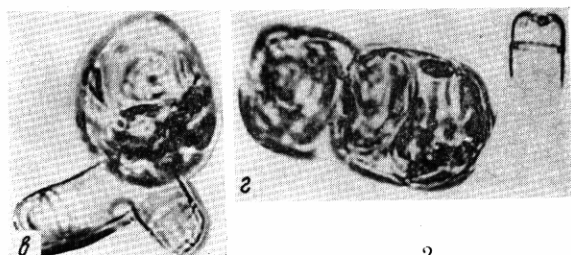
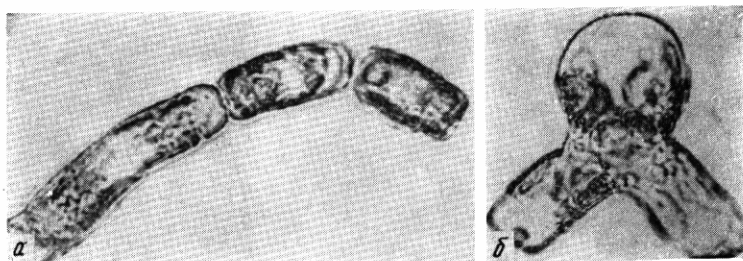
Получена 28.05.91

Новые книги, издательства "Наукова думка" в 1992 г.

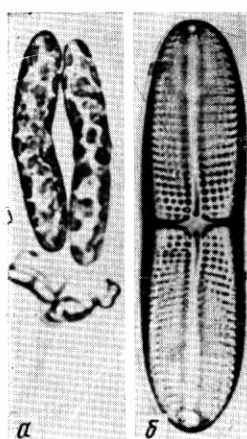
Приходькова Л.П. Синезеленые водоросли почв степной зоны Украины. – Киев: Наук. думка, 1992 (II). – 13 л.

Заказы на это издание принимает магазин издательства "Наукова думка" (252001 Киев 1, ул. Грушевского, 4).

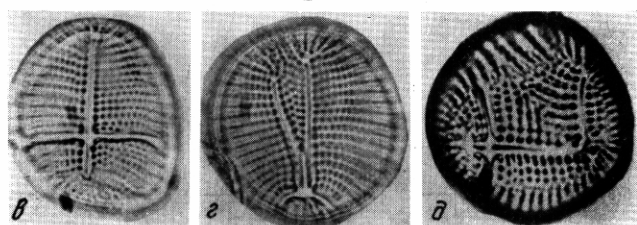
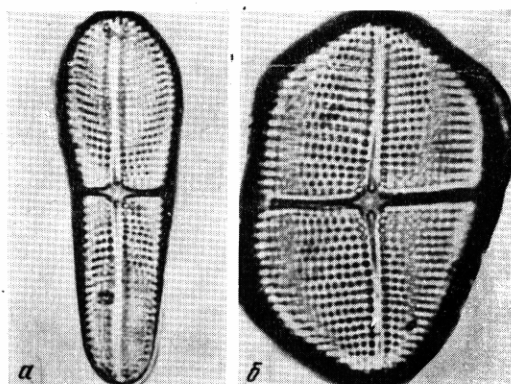
Магазин высылает книги наложенным платежом.



2



1



3

Фото 1. Пара аукоспор *Achnanthes longipes* Ag. с теками материнских клеток на слизистой ножке (а) и створка инициальной клетки (б) (а — $\times 90$, б — $\times 630$; фото уменьшены на 3/4).

Фото 2. Вегетативное укрупнение клеток *Achnanthes longipes* Ag.: а — в трехклеточной колонии левая клетка сильно вытянута в направлении перивальварной оси, две другие — нормальной длины; б — вытекание протопласта из панциря; в — на поверхности протопласта сформирован новый панцирь; г — делящаяся крупная клетка и тека материнского панциря ($\times 280$; фото уменьшены на 3/4).

Фото 3. Створки вегетативно укрупнившихся клеток *Achnanthes longipes* Ag.: а — несимметричная относительно трансапикальной оси клетки; б — необычайно широкая клетка; в — смещение среднего поля; г — разветвление осевого поля; д — изгиб осевого поля ($\times 630$; фото уменьшены на 3/4).