



Особенности репродуктивной биологии представителей рода *Haslea* Simonsen (Bacillariophyta), позволяющие применять методы классической селекции

Е.С. Кириенко* , Н.А. Давидович 

Карадагская научная станция имени Т.И. Вяземского – природный заповедник Российской академии наук – филиал Федерального исследовательского центра «Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН», Россия, 298188, Республика Крым, г. Феодосия, пгт Курортное, ул. Науки, д. 24

*e-mail: esk-00@bk.ru

Рассматривается применение классической селекции диатомовых водорослей на примере рода *Haslea*. Способность некоторых представителей этого рода синтезировать мареннин и мареннин-подобные пигменты интересует исследователей и держателей устричных ферм в связи с тем, что эти уникальные пигменты окрашивают ткани моллюсков в зеленоватый цвет и улучшают их органолептические свойства. Показано, что мареннин обладает антибактериальной, противовирусной, антиоксидантной и другими биологическими активностями. Предполагается, что эффективность биосинтеза мареннина может быть повышена благодаря получению высокопродуктивных штаммов путем селекции, которая ранее у диатомовых не осуществлялась. Дана оценка возможности и проанализированы перспективы применения методов классической селекции в отношении представителей рода *Haslea*. Показано, что к настоящему времени достигнут значительный успех в изучении жизненного цикла, систем скрещивания и других особенностей репродуктивной биологии представителей рода *Haslea*, что позволяет осуществить их классическую селекцию путем отбора, гибридизации и получения потомков следующего поколения.

Ключевые слова: *Haslea*, диатомовые водоросли, классическая селекция, мареннин, аквакультура, гетероталлизм

DOI: 10.55959/MSU0137-0952-16-78-3-9

Введение

Микроводоросли представляют практический интерес в сфере биотехнологического производства. Благодаря большому содержанию жиров, углеводов, витаминов, иных биологически активных веществ, этими объектами заинтересовались и начали их культивировать в промышленных масштабах еще во второй половине XX в. В то время наибольший интерес представляли зеленые водоросли и цианобактерии, отчасти из-за их относительной нетребовательности к условиям содержания и составу культуральной среды. В последние десятилетия специалисты все чаще стали уделять внимание диатомовым водорослям, способным продуцировать ценные вещества, которые используются в производстве медицинских препаратов, косметических средств [1], а также в виде живых кормов [2].

Среди пениатных диатомовых одним из примечательных является род *Haslea* Simonsen, отдельные представители которого способны синтезировать уникальные пигменты голубого цвета, относящиеся к группе мареннинов [3]. Ценность

этих пигментов заключается не только в их антиоксидантной и антибактериальной активностях [4], но и в способности окрашивать ткани устриц в синевато-зеленый цвет [5]. Первое литературное упоминание о «зеленых устрицах» относится к XVII в., когда Томас Спрат [6] наблюдал «озеленение» пруда для выращивания устриц близ Колчестера в Англии. Эту особенность применяют в своей практике держатели устричных ферм, прежде всего на Атлантическом побережье Франции [7]. Окрашенные устрицы, содержащиеся в прудах, в которых массово развивалась диатомовая водоросль *Haslea ostrearia* (Gaillon) Simonsen, отличаются лучшими вкусовыми качествами, а их коммерческая стоимость повышается. Известно, что окрашивание на плантациях по выращиванию устриц происходит сезонно и нерегулярно, и до сих пор до конца неясно, чем определяется всплеск численности *H. ostrearia*. В Черном море в местах выращивания моллюсков регулярно встречается *H. karadagensis* Davidovich, Gastineau & Mouget [8]. Этот вид, по-видимому, является эндемиком Черного моря, поскольку в других местах

Мирового океана не отмечался. Сравнительно недавнее описание этого вида [9] положило начало изучению разнообразия мареннин-продуцирующих представителей рода *Haslea*.

В свое время проводились опыты по окрашиванию устриц в искусственных условиях [10]. Все более очевидной становится необходимость использования в качестве продуцентов мареннина высокопродуктивных штаммов, для получения которых могут быть задействованы методы селекции и генной инженерии. В литературе представлены теоретические основы и обсуждается перспектива применения методов классической селекции в отношении диатомовых [11–13]. Следует, однако, подчеркнуть, что диатомовые водоросли отличаются значительным разнообразием и индивидуальными особенностями репродуктивной биологии. Применительно к роду *Haslea* заключение о возможности проведения селекции отсутствует. Задача настоящей работы состоит в обсуждении постулатов репродуктивной биологии, актуальных для селекции представителей рода *Haslea* – продуцентов мареннин-подобных пигментов.

Мареннин-подобный пигмент у видов рода *Haslea*

Мареннин и мареннин-подобные пигменты – это пигменты, синтезируемые некоторыми представителями рода *Haslea*, в частности, *H. ostrearia*, *H. karadagensis*, *H. silbo* Gastineau, Hansen & Mouget, *H. provincialis* Gastineau, Hansen & Mouget, *H. nusantara* Mouget, Gastineau & Syakti. Стоит отметить, что все эти пигменты относятся к одной группе – мареннины. Мареннином принято называть пигмент, синтезируемый видом *H. ostrearia*, из-за того, что именно у этой диатомовой он был впервые найден и описан. Пигменты остальных мареннин-продуцирующих видов рода *Haslea* называют мареннин-подобными. Хотя мареннины являются водорастворимыми, термин красители к ним не применяется.

Химическая природа и структура молекулы пигмента до конца не выяснена [14]. Противовирусная и антибактериальная активность мареннина по сведениям из литературных источников объясняется нахождением в его структуре β-глюкана [4, 10, 15–17]. В фотосинтезе мареннин участия не принимает, предполагается его фотопротекторная роль [18]. В цитоплазме пигмент распределен диффузно, концентрируясь у концов клетки. Мареннин и мареннин-подобные пигменты существуют в двух формах: внутриклеточной (IMn, intracellular marennine) и внеклеточной (EMn, extracellular marennine) [19]. Жабры устриц, питающихся *H. ostrearia*, окрашиваются в голубовато-зеленый цвет, а если в рационе присутствовал *H. karadagensis*, ткани приобретают зеленовато-серый оттенок [20]. Оптические спектры пигментов, синтезируемых представителями рода *Haslea*, различны [5, 21].

Жизненный цикл и репродуктивная система диатомей рода *Haslea*

Основными методами классической селекции являются отбор и гибридизация. Если в отношении отбора существенных препятствий в случае диатомовых водорослей не возникает – в природе они представлены огромным количеством клонов, то гибридизация возможна только при наличии полового воспроизведения. Особенностью диатомовых водорослей является диплонтический жизненный цикл [12, 22]. Основную часть жизненного цикла они проводят в диплоидном состоянии, гаплоидными являются короткоживущие гаметы.

Ввиду особенностей строения клетки диатомей в процессе вегетативного деления уменьшаются в размерах. Достигнув критического размера, называемого кардинальным пунктом [23], они переходят в генеративную фазу жизненного цикла. Находясь в генеративной фазе, при благоприятных условиях, а также при наличии полового партнера клетки могут вступить в процесс полового воспроизведения с последующим образованием специализированной клетки – ауксоспоры. Ауксоспоры способны за несколько часов увеличиться до видохарактерного размера, тем самым восстанавливая максимальный размер клеток в популяции. Следует подчеркнуть, что у подавляющего большинства диатомовых водорослей, в том числе и у *Haslea*, в соответствии с принципом уменьшения и восстановления исходных размеров клеток, называемым правилом Макдональда–Пфитцера [24], половое воспроизведение является необходимым этапом жизненного цикла.

К настоящему времени описаны схемы полового процесса у шести представителей *Haslea*: *H. crucigera* (W. Smith) Simonsen [25], *H. ostrearia* [26, 27], *H. subagnita* (Proshkina-Lavrenko) Makarova & Karayeva [28, 29], *H. karadagensis* [30], *H. provincialis* [21], *H. silbo* [31]. Системы скрещивания у всех изученных видов *Haslea*, включая не продуцирующую мареннин *H. subagnita*, похожи. Представители рода *Haslea*, как и большинство изученных диатомовых группы пеннатных [32], являются разнополюми организмами. Они имеют два пути полового воспроизведения: гомоталлический и гетероталлический. Базовым является гетероталлический путь, в то время как гомоталлическое воспроизведение происходит редко и случайно [33].

При проведении классической селекции пеннатных диатомовых раздельнополость особей и генотипическая детерминация пола являются определенным преимуществом, позволяющим проводить скрещивание разных штаммов с заданным полом, не изменяющимся на протяжении всей жизни, в отличие от центральных диатомей, у которых пол контролируется эпигенетически [34]. Раздельнополость сама по себе подразуме-

вает гетерогенность особей и, более того, может обуславливать наследование признаков по полу. В настоящее время нет данных, свидетельствующих о зависимости продукции мареннина от половой принадлежности. При этом, например, известно, что наследование митохондрий у *H. ostrearia* осуществляется по линии одного пола [35].

Важное место в селекции организмов занимает получение чистых линий. Добившись генетической гомозиготности, можно осуществить скрещивание чистых линий для получения эффекта гетерозиса. При этом надо помнить о низкой жизнеспособности и плодовитости инбредного потомства [12].

Теоретически можно допустить образование полиплоидных гибридов, учитывая способность некоторых пеннатных диатомовых [36–38], в том числе *H. provincialis* [21], к формированию триплоидных ауксоспор.

Практические рекомендации для проведения селекции видов рода *Haslea*

В традиционной селекции выделяют массовый, индивидуальный (клонный) отбор и отбор по чистой линии [39]. Массовый отбор представляет собой отбор и выделение очень большого количества особей (штаммов) с последующим отсеиванием наименее продуктивного материала. В нашем случае возникает проблема из-за того, что в природе вид представлен огромным количеством клонов, из которых в процессе практической работы можно выделить лишь небольшую часть. Такой отбор будет очень трудоемок из-за необходимости выделения сотен клонов и выявления наиболее продуктивных штаммов. В отношении диатомовых такой отбор не подходит.

Применение понятий индивидуального и клонного отборов нуждается в уточнении, когда речь идет о микроорганизмах, отдельные генетические линии которых представлены диффузно распределенными генетически идентичными клетками. С точки зрения генетики эти понятия эквивалентны. Нет единого мнения в отношении употребле-

ния терминов «клон» и «штамм». Мы рассматриваем клон как все потомство одной исходной клетки (у диатомовых это инициальная клетка), полученное в процессе вегетативного (митотического) деления. Штамм – это лабораторная культура, представляющая собой часть клона.

Благодаря генетической однородности ценным материалом при проведении классической селекции служат чистые линии. Как известно, наследование количественных признаков подчиняется второму закону расщепления, однако анализ наследования таких признаков значительно затруднен [40]. На сегодняшний день нет информации о передаче в поколениях такого количественного признака, как продуктивность в отношении синтеза мареннина и мареннин-подобных пигментов.

После первоначального отбора наиболее продуктивных клонов следующим этапом выступает гибридизация. Для гибридизации важным фактором является гетерогенность особей (клонов). В случае *Haslea* – гетерогенность по признаку интенсивности синтеза мареннина. По нашим наблюдениям, при одинаковых условиях содержания, клоновые культуры *H. karadagensis* заметно отличаются по интенсивности окрашивания внеклеточным мареннин-подобным пигментом (рисунок).

Таким образом, представители рода *Haslea* обладают всеми необходимыми репродуктивными особенностями, позволяющими осуществить классическую селекцию (табл. 1).

Разобрав теоретическую часть проведения селекции рода *Haslea*, стоит дать ряд практических рекомендаций. Из природной популяции следует выделить необходимое для формирования репродуктивно совместимых пар количество штаммов. Из них отбираются наилучшие продуценты мареннина. В интересующих штаммах измеряют апикальную длину клеток для определения их готовности к половому воспроизведению. Для мареннин-продуцирующих представителей рода *Haslea* границы перехода из вегетативной фазы в генеративную фазу жизненного цикла установлены экспериментально (табл. 2).



Рисунок. Вариабельность интенсивности окрашивания среды внеклеточным мареннин-подобным пигментом у разных клонов *Haslea karadagensis* при одинаковых условиях содержания и равной начальной концентрации клеток в культурах.

Таблица 1

Свойства представителей рода *Haslea*, обуславливающие возможность проведения классической селекции

Искусственный отбор		Гибридизация	
Массовый	Индивидуальный	Аутбридинг	Инбридинг
Подразумевает выбраковку непродуктивных особей (штаммов). Благодаря огромному генетическому разнообразию, носителями которого выступают отдельные клоны, этот метод осуществим, но крайне трудоемок из-за необходимости выделения сотен штаммов для его осуществления.	Отбор наиболее перспективных в отношении интересующих признаков штаммов для проведения гибридизации и получения потомков следующего поколения. Этот метод пригоден для объекта нашего исследования, так как не требует большого количества штаммов.	Представителям рода <i>Haslea</i> свойственна раздельнополость, и половое воспроизведение является облигатным этапом их жизненного цикла. Гаметогенез и аутокоспоруляция у видов этого рода при благоприятных условиях достаточно интенсивны, что позволяет получить необходимое количество потомков. Ввиду преобладания гетероталлизма в системе скрещивания осуществление аутбридинга не вызывает затруднений.	Для проведения инбредной гибридизации потребуются скрещивание клонов, являющихся потомками одной родительской пары клонов, или сестринских клеток – потомков одной гаметангиальной пары. В результате инбридинга потомки ослабевают и в большинстве случаев не дают потомства.

Таблица 2

Максимальная длина клеток и границы перехода из вегетативной в генеративную фазу жизненного цикла (кардинальный пункт) у представителей рода *Haslea* – продуцентов мареннина

Вид	Максимальный видоспецифический размер, мкм	Кардинальный пункт, мкм	Источник
<i>Haslea karadagensis</i>	97	52	[30]
<i>Haslea ostrearia</i>	143	68	[30]
<i>Haslea silbo</i>	138	75	[31]
<i>Haslea provincialis</i>	114	50	[21]

В экспериментах по скрещиванию целесообразно использовать пары штаммов, различающихся размерами клеток, чтобы быть уверенными, что в смешанных посевах происходит гетероталлическое воспроизведение. Ускорить достижение генеративной фазы можно, регулируя световой режим (продолжительность фотопериода и интенсивность освещения), температуру и соленость.

Как было показано для *H. karadagensis*, вступлению в половой процесс благоприятствуют повышение солености (вплоть до уровня, вдвое превышающего привычный для данного вида [30]) и световой период 8–12 ч при умеренной освещенности. У близкородственного вида *H. ostrearia* наибольшую интенсивность полового воспроизведения наблюдали при 8-часовом фотопериоде и интенсивности света $60 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ [41]. Помимо подходящей среды для культивирования и необходимых условий содержания, для осуществления успешного скрещивания важно использовать культуры, находящиеся в экспоненциальной фазе роста [24].

Наличие генеративной фазы в жизненном цикле диатомовых имеет свои положительные и отрицательные стороны. С одной стороны, для проведения селекции штаммы необходимо содержать в культуре до достижения клетками критических размеров. С другой стороны, это дает возможность сохранить штамм – генетическую линию – растянув вегетативную фазу, обеспечив необходимые для этого пониженную температуру и сумеречные условия освещенности.

Таким образом, благодаря своим репродуктивным особенностям, виды *Haslea* потенциально могут выступать объектами для селекционных работ, обладая такими ключевыми признаками, как раздельнополость и гетероталлический путь воспроизведения. Остается неизвестным механизм наследования признака продуктивности клетки по мареннину. До настоящего времени никто не занимался селекцией диатомовых, включая представителей рода *Haslea*, синтезирующих пигмент, обладающий рядом ценных качеств, хотя для этого имеются все предпосылки с точки зрения репродуктивной биологии.

Работа выполнена в рамках государственного задания (проект №121032300019-0) Карадагской научной станции имени Т.И. Вяземского – природного заповедника РАН – филиала Федерального исследовательского центра «Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН» «Изучение фундаментальных физических, физиолого-биохимических, репродуктивных, популяционных и поведенческих характеристик морских гидробионтов». В работе были использованы материалы Научно-образовательного центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра «Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского» «Коллекция диатомовых водорослей Мирового океана». Работа выполнена без использования лабораторных животных и без привлечения людей в качестве испытуемых. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ward O.P., Singh A. Omega-3/6 fatty acids: Alternative sources of production. *Process Biochem.* 2005;40(12):3627–3652.
2. Patil V., Kallqvist T., Olsen E., Vogt G., Gislerød H.R. Fatty acid composition of 12 microalgae for possible use in aquaculture feed. *Aquac. Int.* 2007;15:1–9.
3. Gastineau R., Davidovich N.A., Hansen G. *Haslea ostrearia*-like Diatoms: Biodiversity out of the Blue. *Advances in Botanical Research*, vol. 71. Ed. N. Bourgougnon. Academic Press; 2014:441–465.
4. Pouvreau J.-B., Morançais M., Taran E., Rosa P., Dufosse L., Guerard F., Pin S., Fleurence J., Pondaven P. Antioxidant and free radical scavenging properties of marennine, a blue-green polyphenolic pigment from the diatom *Haslea ostrearia* responsible for the natural greening of cultured oysters. *J. Agr. Food. Chem.* 2008;56(15):6278–6286.
5. Gastineau R., Turcotte F., Pouvreau J.-B. Marennine, promising blue pigments from a widespread *Haslea* diatom species complex. *Mar. Drugs.* 2014;12(6):3161–3189.
6. Sprat T. *History of the Royal Society*. London: J. Martyn; 1667. 438 pp.
7. Lankester E.R. On green oysters. *J. Cell Sci.* 1885;26(101):71–94.
8. Давидович О.И., Давидович Н.А. Диатомовая водоросль *Haslea karadagensis* Davidovich, Gastineau & Mouget за пределами Карадагского заповедника. *Сборник тезисов II Всероссийской научно-практической школы-конференции «Наземные и морские экосистемы Причерноморья и их охрана» 28 сентября – 02 октября 2020 года пгт Курортное, Феодосия, Республика Крым, ЮФО.* 2020:58–60.
9. Gastineau R., Davidovich N.A., Bardeau J.-F., Caruso A., Leignel V., Hardivillier Y., Jacqueline B., Davidovich O.I., Rincé Y., Gaudin P., Cox E.J., Mouget J.-L. *Haslea karadagensis* (Bacillariophyta): a second blue diatom, recorded from the Black Sea and producing a novel blue pigment. *Eur. J. Phycol.* 2012;47(4):469–479.
10. Gastineau R., Pouvreau J.-B., Hellio C., Morançais M., Fleurence J., Gaudin P., Bourgougnon N., Mouget J.-L. Biological activities of purified marennine, the blue pigment produced by the diatom *Haslea ostrearia* and responsible for the greening of oysters. *J. Agric. Food Chem.* 2012;60(14):3599–3605.
11. Chepurnov V.A., Mann D.G., Dassow P., Vanormelingen P., Gillard J., Inzé D., Sabbe K., Vyverman W. In search of new tractable diatoms for experimental biology. *BioEssays.* 2008;30(7):692–702.
12. Chepurnov V.A., Chaerle P., Roef L., van Meirhaeghe A., Vanhoutte K. Classical breeding in diatoms: scientific background and practical perspectives. *The Diatom World, Cellular Origin, Life in Extreme Habitats and Astrobiology*, vol. 19(2). Eds. J. Seckbach and J.P. Kociolek. Sleidinge: Springer; 2011:171–194.
13. Chepurnov V.A., Chaerle P., Vanhoutte K., Mann D.G. How to breed diatoms: examination of two species with contrasting reproductive biology. *The Science of Algal Fuels: Phycology, Geology, Biophotonics, Genomics and Nanotechnology*, vol. 25. Eds. R. Gordon and J. Seckbach. Springer; 2012:323–340.
14. Zebiri I., Jacqueline B., Francezon N., Herbaut M., Latigui A., Bricaud S., Tremblay R., Pasetto P., Mouget J.-L., Dittmer J. The polysaccharidic nature of the skeleton of marennine as determined by NMR spectroscopy. *Mar. Drugs.* 2023;21(1):42.
15. Yusuf M., Baroroh U., Nuwarda R.F., Prasetya F.S., Ishmayana S., Novianti M.T., Tohari T.R., Hardianto A. Subroto T., Mouget J.-L., Pasetto P. Theoretical and experimental studies on the evidence of 1,3-β-glucan in marennine of *Haslea ostrearia*. *Molecules.* 2023;28(15):5625.
16. Falaise C., Francois C., Travers M-A. Antimicrobial compounds from eukaryotic microalgae against human pathogens and diseases in aquaculture. *Mar. Drugs.* 2016;14(9):159.
17. Turcotte F., Mouget J.-L., Genard B., Lemarchand K., Deschênes J.S., Tremblay R. Prophylactic effect of *Haslea ostrearia* supernatant culture containing the pigment marennine to stabilize bivalve hatchery production. *Aquat. Living Resour.* 2016;29(4):401.
18. Schubert H., Tremblin G., Robert J.-M., Saget S., Rincé Y. *In-vivo* fluorescence measurement of photosynthesis of *Haslea ostrearia* Simonsen in relation to marennine content. *Diatom Res.* 1995;10(2):341–349.
19. Pouvreau J.-B., Morançais M., Fleury F., Rosa F., Thion L., Cahingt B., Franck Zal F., Fleurence J., Pondaven P. Preliminary characterisation of the blue-green pigment “marennine” from the marine tythropelagic diatom *Haslea ostrearia* (Gaillon/Bory) Simonsen. *J. Appl. Phycol.* 2006;18(6):757–767.
20. Gastineau R., Hardivillier Y., Leignel V., Tekaya N., Morançais M., Fleurence J., Davidovich N.A., Jacqueline B., Gaudin P., Hellio C., Bourgougnon N., Mouget J.-L. Greening effect on oysters and biological activities of the blue pigments produced by the diatom *Haslea karadagensis* (Naviculaceae). *Aquac.* 2012;368–369:61–67.
21. Gastineau R., Hansen G., Davidovich N.A., Davidovich O.I., Bardeau J.-F., Kaczmarek I., Ehrman J.M., Leignel V., Hardivillier Y., Jacqueline B., Poulin M., Morançais M., Fleurence J., Mouget J.-L. A new blue-pigmented hasleoid diatom, *Haslea provincialis*, from the Mediterranean Sea. *Eur. J. Phycol.* 2016;51(2):156–170.
22. Gastineau R., Davidovich N.A., Hallegraef G.M., Prober I., Mouget J.-L. Reproduction in Microalgae. *Reproduction in Microalgae*. Eds. K.G. Ramawat, J.M. Mérillon and K.R. Shivanna. Boca Raton: CRC Press; 2014:1–28.
23. Geitler L. Der Formwechsel der pennaten Diatomeen (Kieselalgen). *Arch. Protistenkd.* 1932;78(1):1–226.
24. Chepurnov V.A., Mann D.G., Sabbe K., Vyverman W. Experimental studies on sexual reproduction in diatoms. *International Review of Cytology: A Survey of Cell Biology*, vol. 237. Ed. K.W. Jeon. Academic Press; 2004:91–154.
25. Karsten G. Untersuchungen über Diatomeen. *Flora oder Allgemeine botanische Zeitung*, vo. 83. Ed. K. Goebel. Marburg: Elwert'sche Verlag.; 1897:203–221.
26. Neuville D., Daste P. Premières observations sur la reproduction, par division binaire, de la diatomée *Navicula ostrearia* (Gaillon) Bory cultivée *in vitro*. *C. R. Acad. Sci. Paris Sér. I Math.* 1972;274:1083–1085.
27. Davidovich N.A., Mouget J.-L., Gaudin P. Heterothallism in the pennate diatom *Haslea ostrearia* (Bacillariophyta). *Eur. J. Phycol.* 2009;44(2):251–261.

28. Чепурнов В.А. Половой процесс у двудомной водоросли *Haslea subagnita* (Proshkina-Lavrenko) Makarova & Karayeva (Bacillariophyta). *Альгология*. 1993;3(4):37–40.
29. Рошин А.М. *Жизненные циклы диатомовых водорослей*. Киев: Наукова думка; 1994. 171 с.
30. Davidovich N.A., Gastineau R., Gaudin P., Davidovich O.I. Sexual reproduction in the newly-described blue diatom, *Haslea karadagensis*. *J. Czech Phycol. Soc.* 2012;12(2):219–229.
31. Gastineau R., Hansen G., Poulin M., et al. *Haslea silbo*, a novel cosmopolitan species of blue diatoms biology. *Biology*. 2021;10(4):328.
32. Давидович Н.А., Давидович О.И. *Репродуктивная биология диатомовых водорослей*. Симферополь: ИТ «АРИАЛ»; 2022. 194 с.
33. Davidovich N.A., Mouget J.-L., Gaudin P. Heterothallism in the pennate diatom *Haslea ostrearia* (Bacillariophyta). *Eur. J. Phycol.* 2009;44(2):251–261.
34. Davidovich N.A. Sexual heterogeneity of the clones of *Nitzschia longissima* (Bréb.) Ralfs (Bacillariophyta). *Int. J. Algae*. 2002;4(3):104–116.
35. Gastineau R., Leignel V., Jacqueline B., Hardivillier Y., Wulff A., Gaudin P., Bendahmane D., Davidovich N.A., Kaczmarek I., Mouget J.-L. Inheritance of mitochondrial DNA in the pennate diatom *Haslea ostrearia* (Naviculaceae) during auxospore formation suggests a uniparental transmission. *Protist*. 2013;164(3):340–351.
36. Chepurnov V.A., Mann D.G., Vyverman W., Sabbe K., Danielidis D.B. Sexual reproduction, mating system, and protoplast dynamics of *Seminavis* (Bacillariophyceae). *J. Phycol.* 2002;38(5):1004–1019.
37. Chepurnov V.A., Mann D.G., Sabbe K., Vannerum K., Casteleyn G., Verleyen E., Peperzak L., Vyverman W. Sexual reproduction, mating system, chloroplast dynamics and abrupt cell size reduction in *Pseudo-nitzschia pungens* from the North Sea (Bacillariophyta). *Eur. J. Phycol.* 2005;40(4):379–395.
38. Poulíčková A., Mayama S., Chepurnov V.A., Mann D.G. Heterothallic auxospore formation, incunabula and perizonium in *Pinnularia* (Bacillariophyceae). *Eur. J. Phycol.* 2007;42(4):367–390.
39. Вавилов Н.И. *Теоретические основы селекции*. М.: Наука; 1987. 511 с.
40. Hartl D.L., Jones E.W. *Genetics: Principles and Analysis*. Jones and Bartlett Publishers; 1998. 1366 pp.
41. Mouget J.-L., Gastineau R., Davidovich O.I., Gaudin P., Davidovich N.A. Light is a key factor in triggering sexual reproduction in the pennate diatom *Haslea ostrearia*. *FEMS Microbiol. Ecol.* 2009;69(2):194–201.

Поступила в редакцию 24.03.2023

После доработки 01.11.2023

Принята в печать 08.11.2023

REVIEW

Features of the reproductive biology of representatives of the genus *Haslea* Simonsen (Bacillariophyta), allowing the use of classical breeding methods

E.S. Kirienko* , N.A. Davidovich 

T.I. Vyazemsky Karadag Scientific Station – Nature Reserve of the Russian Academy of Sciences – Branch of A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS,
24 Nauki st., Kurortnoye, Feodosia, Republic of Crimea, 298188, Russia

*e-mail: esk-00@bk.ru

The application of the classical selection of diatoms on the example of the genus *Haslea* is considered. The ability of some representatives of this genus to synthesize marennine and marennine-like pigments is interesting to researchers and owners of oyster farms because these unique pigments can colorise the tissues of mollusks in a greenish color and improve their organoleptic properties. It has been shown that marennine has antibacterial, antiviral, antioxidant and other biological activities. It is assumed that the efficiency of marennine biosynthesis can be increased by obtaining highly productive strains by selection, which was not previously carried out in diatoms. The assessment of the possibility and prospects of applying the methods of classical breeding in relation to representatives of the genus *Haslea* is given. It is shown that significant success has been achieved to date in the study of the life cycle, crossing systems and other features of the reproductive biology of representatives of the genus *Haslea*, which allows them to carry out classical selection by selection, hybridization and obtaining descendants of the next generation.

Keywords: *Haslea*, diatoms, classical breeding, marennine, aquaculture, heterothallism

Funding: The work was carried out within the framework of the state task of T.I. Vyazemsky Karadag Scientific Station – Nature reserve of the Russian Academy of Sciences – Branch of A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS “Study of fundamental physical, physiological and biochemical, reproductive, population and behavioral characteristics of marine hydrobionts,” project number 121032300019-0. The materials of the Scientific and Educational Center for Collective Use of FRC IBSS “Collection of diatoms of the World Ocean” were used in this work.

Сведения об авторах

Кириенко Екатерина Сергеевна – инженер лаборатории водорослей и микробиоты Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского. Тел.: 8-36562-2-62-12; e-mail: esk-00@bk.ru; ORCID: <https://orcid.org/0009-0002-4110-8424>

Давидович Николай Александрович – докт. биол. наук, зав. лабораторией водорослей и микробиоты Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского. Тел.: 8-36562-2-62-12; e-mail: nickolaid@yandex.ru; ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3510-0453>