

ОРИГИНАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ

УДК 582.261.5+581.162

ПОЛОВОЕ ВОСПРОИЗВЕДЕНИЕ ЧЕРНОМОРСКОЙ ДИАТОМОВОЙ ВОДОРΟΣЛИ *CLIMACONEIS SCALARIS* (BRÉBISSON) E.J. COXО.И. Давидович^{1,*}, Н.А. Давидович^{1, 2}, Р. Гастиньо², А. Витковски²

¹Карадагская научная станция имени Т.И. Вяземского — природный заповедник РАН, филиал Института биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН, ул. Науки, д. 24, п. Курортное, г. Феодосия, 298188, Россия;

²Institute of Marine and Environmental Sciences, University of Szczecin, Mickiewicza 16a, Szczecin, 70-383, Poland

*e-mail: olivdav@mail.ru

В лабораторных условиях инициирован и исследован процесс полового воспроизведения черноморской диатомовой водоросли *Climaconeis scalaris* (Brébisson) E.J. Cox, 1982. Система скрещивания этого вида допускает гомо- и гетероталлическое воспроизведение. Половой процесс аллогамный. Во время активного скопления друг относительно друга диплоидные материнские клетки-гаметангии выделяли слизь, образуя слизистую дорожку. Каждый гаметангий в паре продуцировал две вытянутые цилиндрические с закругленными краями гаплоидные гаметы, которые были в значительной степени морфологически и поведенчески изогамными. Деление протопласта гаметангиальной клетки происходило в трансапикальной плоскости без перегруппировки гамет. Растущие ауксоспоры располагались параллельно створкам родительских клеток. Получены данные об изменении размеров клеток, количества хлоропластов, а также положении кардинальных точек в жизненном цикле изучаемого вида.

Ключевые слова: диатомовые водоросли, *Climaconeis scalaris*, клоновые культуры, вегетативный рост, половое воспроизведение, ауксоспорообразование

Систематика рода *Climaconeis* Grunow, 1862 долгое время оставалась спорной. На сегодняшний день известно и описано 18 видов из этого рода [1]. Существенный вклад в изучение таксономии внесли Кокс [2, 3], Прасад [4] и Лоббан с соавт. [5]. Кокс в 1982 г. рассмотрела номенклатурную и таксономическую историю рода. Выполняв обширный и тщательный анализ литературных и оригинальных материалов, она обнаружила значительное структурное сходство между представителями родов *Okedenia* Eulenstein ex G.B.De Toni, 1891 и *Climaconeis* и предложила объединить их в один род *Climaconeis*, который имеет номенклатурный приоритет над *Okedenia* [3]. Большинство видов *Climaconeis* являются тропическими, и только три — *C. delicatula* (Cleve) E.J. Cox, *C. inflexa* (Brébisson ex Kützinger) E.J. Cox и *C. scalaris* — встречаются в умеренных широтах [6, 7]. Створки *Climaconeis* могут быть изогнутыми или прямыми, большинство видов легко узнаваемы в живом материале под световым микроскопом по наличию и расположению

хлоропластов характерной H-образной формы с центральным пиреноидом [2, 4].

Группа шовных пеннатных, к которой относится род *Climaconeis*, является самой большой из основных филогенетических линий диатомовых водорослей, она объединяет большинство современных видов и родов, однако системы скрещивания и даже сам процесс полового воспроизведения у 99% из них не описаны. Ни у одного из представителей рода *Climaconeis* половое воспроизведение ранее не изучалось. В данной статье мы впервые приводим данные о половом воспроизведении *C. scalaris* из Черного моря.

Материалы и методы

Естественная популяция *C. scalaris* обитает в сублиторальной зоне вблизи Карадагской биологической станции. Из проб в виде скоба обрастаний с камней, взятых с глубины 20–50 см вблизи Кузьмичева Камня (44°54'41"N, 35°12'45"E), были выделены при помощи микро-

пипетки отдельные клетки, давшие начало клоновым культурам. Культуры содержались в стеклянных чашках Петри и колбах Эрленмейера

на модифицированной среде ESAW [8] при естественном освещении со стороны северного окна и постоянной температуре 20 ± 2 °С. Изначально

клоновые культуры находились в среде, соленость которой соответствовала черноморской и составляла 18‰. Для экспериментов по скрещиванию использовали среду с более высокой соленостью (30‰), так как ранее нами было экспериментально установлено, что вид является эвригалинным и оптимумы солености для полового воспроизведения и вегетативного роста у черноморской популяции находятся вблизи 30‰. В экспериментах по скрещиванию были задействованы 24 клон. В качестве посевного материала использовали культуры в экспоненциальной стадии роста, для этого их пересевали в свежую среду каждые 5–6 сут.

Размеры клеток определяли, используя микроскоп Biolar-PI (PZO, Польша), оборудованный окуляром (увеличение 12×) с окулярной линейкой, цена деления которой составляла 1,60 мкм при использовании водоиммерсионного объектива 40× и 6,92 мкм при увеличении объектива 9×. Кроме того, размер клеток вычисляли по цифровым фотографиям с использованием программы ImageJ v.1.43d (<http://rsb.info.nih.gov/ij>). Измеряли не менее десяти клеток, сохраняя принцип случайности выбора.

Фотографии выполнены с помощью цифровых фотокамер Olympus C-5050, Canon PowerShot A95, Canon PowerShot A640. Электронные микрофотографии, сделанные с использованием подготовленного нами материала, были получены с помощью микроскопа Jeol JSM-6390 LA (Япония).

Результаты

Черноморская двушовная пеннатная диатомовая водоросль *C. scalaris* на субстрате располагается в виде одиночных подвижных клеток с характерными Н-образными хлоропластами (рис. 1А), иногда выстраивается в ряды и никогда не образует слизистых трубок, подобных тем, которые наблюдаются у представителей рода *Berkeleya* Greville [9]. Створки линейные, слегка ланцетные с медиальным расширением. Апикальные концы створки широко округлены или

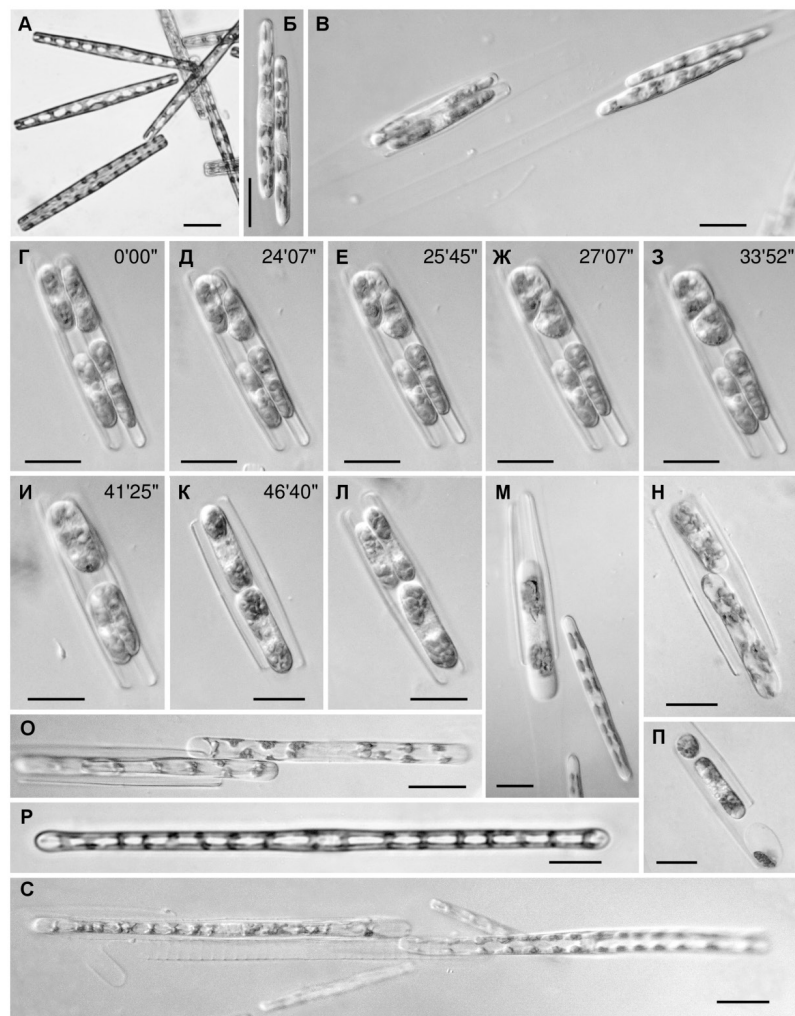


Рис. 1. Половой процесс и формирование аукоспор у *Climaconeis scalaris* (Brébisson) E.J. Сох. Клетки, в зависимости от их апикального размера, содержат от 3 до 18 характерных Н-образных хлоропластов (А). Репродуктивно совместимые клетки формируют гаметангиальную пару (Б). В парах клетки перемещаются друг относительно друга, образуя слизистую дорожку; хлоропласты концентрируются вблизи апикальных полюсов, клетки приступают к мейотическим делениям (В). В паре гаметангиальных клеток формируются четыре гаметы (Г), которые попарно сливаются (Д–И, время указано в минутах и секундах), образуя две зиготы (К). Иногда слияние одной пары гамет запаздывает (Л). Аукоспоры увеличиваются в размерах; хлоропласты в них распределяются вдоль апикальной оси, делятся, количество их удваивается (М–О). В некоторых случаях гаметы и зиготы абортируют (П). Инициальные клетки в два-три раза длиннее родительских, их размер близок к максимальному для вида, число хлоропластов в них всегда четное, вдвое большее этого показателя для родительских клеток, в постинициальных клетках оно начинает уменьшаться (Р). Инициальные клетки покидают перизониум, хорошо видимый в световой микроскоп (С). Световая микроскопия, светлое поле (А, Р), дифференциально-интерференционный контраст (остальные). Масштабная линейка 20 мкм.

слегка головчатые. Дистальные окончания шва заканчиваются перед концами створки. Трансапикальные штрихи параллельны по всей длине створки, порядка 20 штрихов в 10 мкм (рис. 2). При содержании водоросли в культуре клетки постепенно уменьшались в размерах. Отмечались случаи скачкообразного уменьшения. Размеры клеток измеряли в двенадцати клонах на протяжении от 2 до 42 мес. Всего было измерено 880 вегетативных

клеток и 395 инициальных клеток. Размеры клеток в культуре варьировали по длине от 29 до 229 мкм, по ширине — от 6,4 до 8,0 мкм. Клетки становились сексуально индуцируемыми после того, как их размер в длину достигал 114 мкм. Нижняя граница размерного диапазона клеток, пригодных для скрещивания, находилась в пределах от 30 до 42 мкм. Клоны, имевшие размеры клеток по длине 29 мкм, были неспособны к размножению половым путем. С уменьшением размеров клеток уменьшалось количество содержащихся в них хлоропластов, от 12–18 у инициальных клеток до 3–4 у самых мелких клеток в конце жизненного цикла (рис. 3).

Половое воспроизведение. У *C. scalaris* отмечено как гетероталлическое, так и гомоталлическое половое воспроизведение. Гетероталлизм легко определялся, если для скрещивания использовали клоны с различающимся размером клеток, и при этом во всех гаметангиальных парах наблюдались разноразмерные клетки.

Образование пар гаметангиальных клеток (родительские клетки, в которых впоследствии образуются гаметы) было первым видимым признаком вступления в половой процесс (рис. 1Б). Подвижность половых партнеров позволяла им встречаться в смешанных культурах даже с малой плотностью клеток. Во время взаимодействия гаметангиальные клетки активно скользили друг относительно друга. Выделяемая слизь формировала общую для каждой пары слизистую дорожку (рис. 1В), которой у вегетативных клеток не наблюдали. На 3–4-е сут после посева

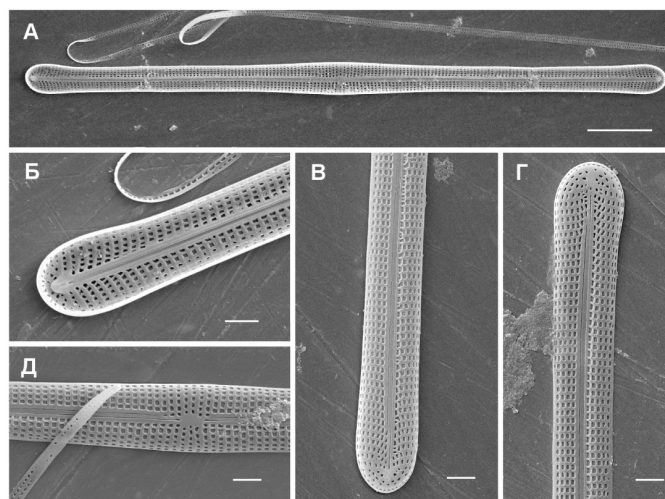


Рис. 2. Микроструктура панциря *Climaconeis scalaris* (Brébisson) E.J. Сох. Створка (вид изнутри) и поясковые ободки (А). Апикальные концы клетки, вид изнутри (Б) и снаружи (В, Г). Центральная часть створки, вид снаружи (Д). Сканирующая электронная микроскопия. Масштабная линейка 10 (А) и 2 (Б–Д) мкм.

в смесях репродуктивно совместимых клонов начинался гаметогенез, и можно было наблюдать гаметы. Каждая гаметангиальная клетка в паре продуцировала две гаметы — вытянутые, с закругленными концами (рис. 1Г). В процессе подготовки к делению хлоропласты группировались, перетекая к апикальным концам клетки. Деление протопласта происходило в трансапикальной плоскости. Перегруппировка гамет отсутствовала, они располагались друг за другом вдоль

апикальной оси. Гаметы были изогамными не только морфологически, но и поведенчески. Их слияние происходило в пространстве между тесно прижатыми друг к другу, параллельно расположенными створками двух гаметангиальных клеток. Процесс сингамии относительно быстротечен, от момента, когда может быть зафиксировано движение гамет, до их слияния проходит не более 20 мин (рис. 1Д–И). Перед слиянием гаметы могли иногда слегка укорачиваться, но это не было обязательным условием. Гаметы сливались попарно, что приводило к появлению двух зигот (рис. 1К). Сингамия не всегда бывает синхронной, наблюдались случаи, когда одна пара гамет уже слилась, образовав зиготу, а слияние второй задерживалось (рис. 1Л). Некоторые гаметы вообще не сливались, иногда происходило абортирование зигот, в результате в паре гаметангиев могла сформироваться единичная ауксоспора (рис. 1М). Ауксоспоры удлинялись вдоль апикальной оси (рис. 1Н, О). Неслившиеся гаметы и абортированные зиготы, погибая, раздувались и приобретали форму шара, в котором хлоропласты группировались в одном месте у стенки (рис. 1П). Молодые ауксоспоры находились между гаметангиальными створками и по форме мало отличались от гамет и зигот. Растущие ауксоспоры располагались параллельно створкам родительских клеток. В процессе роста ауксоспор происходило деление хлоропластов, таким образом их количество удваивалось по отношению к суммарному количеству, полученному от гамет (рис. 1Р). Иници-

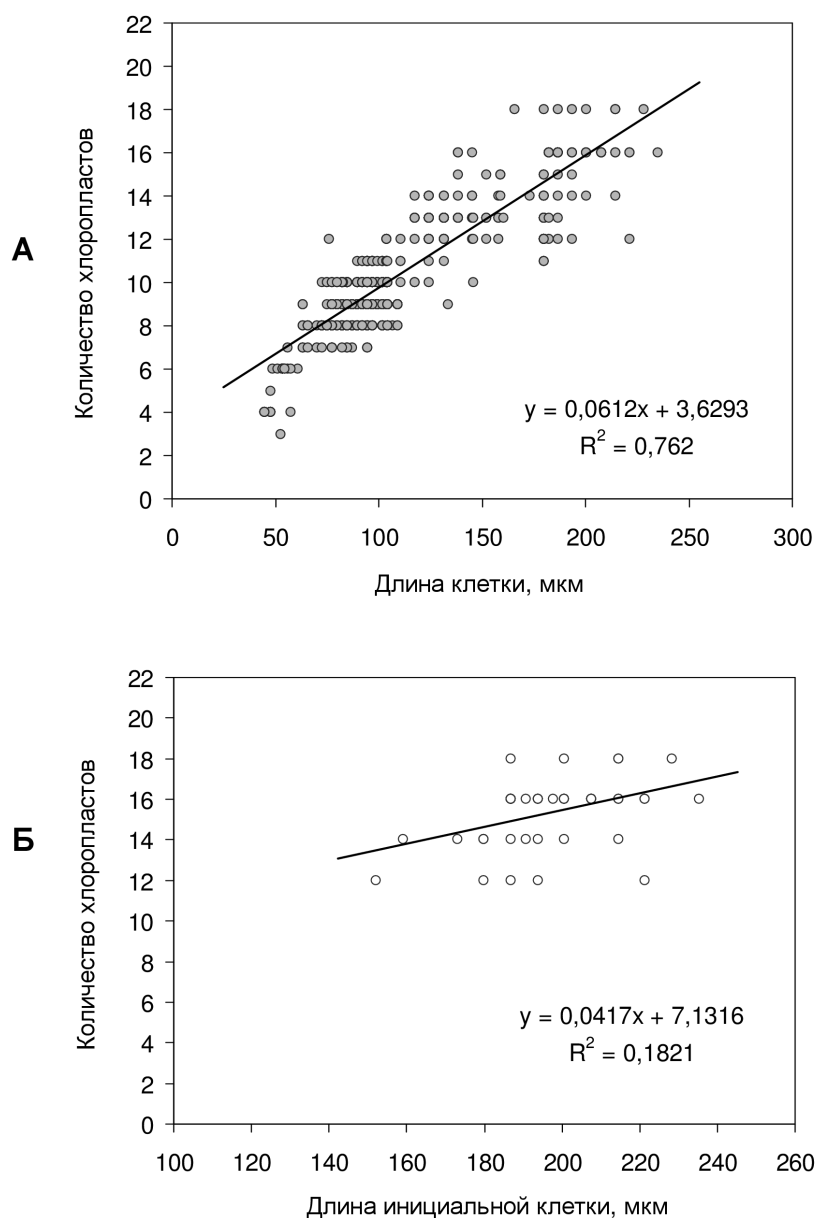


Рис. 3. Зависимость количества хлоропластов от длины клеток в целом (А) и от длины инициальных клеток (Б) у *Climaconeis scalaris*. Аппроксимация выполнена прямыми, для которых указаны уравнения и квадраты коэффициентов корреляции.

альные клетки высвобождались из перизониума путем активного скольжения. Перизониум хорошо развит, с заметными в световом микроскопе поперечными полосами (рис. 1С).

Внутриклоновое воспроизведение у *C. scalaris* было редким явлением и наблюдалось только в двух клонах. В моноклоновой культуре 5.0716-В воспроизведение отмечено только один раз. Внутриклоновое воспроизведение клона 5.0720-Z было отмечено в смесях этого клона с тихоокеанскими клонами 5.0630-F и 5.0630-D, выделенными из проб, взятых у побережья Новой Зеландии. Черноморский клон имел меньший размер клеток, и поскольку в процессе

полового воспроизведения в смешанных посевах участвовали исключительно клетки меньшего размера, сделано заключение о происходящем гомоталлическом воспроизведении. При этом клон 5.0720-Z в моноклоновой культуре, находившейся тех же условиях, не воспроизводился. Вероятнее всего, стимулом к внутриклоновому воспроизведению клона 5.0720-Z было присутствие в смесях тихоокеанских клонов. Остальные исследованные нами клоны демонстрировали исключительно гетероталлический способ воспроизведения.

Обсуждение

Диатомовые водоросли основную часть жизненного цикла находятся в диплоидном состоянии, гаплоидны только гаметы. У большинства диатомовых половое воспроизведение является облигатной стадией жизненного цикла [9, 10]. Изучение систем скрещивания показало, что у пennisных диатомей преобладает гетероталлическое половое воспроизведение [11, 12], в котором предполагается участие двух клонов. У некоторых видов диатомовых процесс воспроизведения может сопровождаться поведенческими, а иногда и морфологическими различиями между гаметами, продуцируемыми клонами различных типов спаривания, как, например, у *Tabularia tabulata* (C.A. Agardh) Snoeijs, *T. fasciculata* (C.A. Agardh) D.M. Williams [13], *Nitzschia longissima* (Brébisson) Ralfs [14]. У этих видов клетки одного

клона производят только активные «мужские» гаметы, тогда как клетки другого, репродуктивно совместимого клона производят исключительно пассивные «женские» гаметы — так называемая цис-анизогамия. В этом случае можно вести речь не о типах спаривания, а о проявлении пола. Анизогамия может наблюдаться и у тех видов, у которых в гаметангии формируется по одной гамете, например, у двушовных диатомовых рода *Sellaphora* Mereschkovsky [15] или моношовных — отдельных представителей рода *Cocconeis* Ehrenberg [16]. У ряда видов в гаметангиальной клетке формируется по две гаметы, но одна из них является активной, а другая — пассивной, в таком случае говорят о

транс-анизогамии, как, например, у *Schizostauron* Grunow [17].

У *C. scalaris* различий в морфологии и поведении гамет, образующихся в спарившихся гаметангиях, не наблюдалось. Гаметы морфологически и поведенчески были строго изогамными. Схема процесса полового воспроизведения *C. scalaris* соответствует типу IB2a по классификации Гайтлера [18]. Каждая из пары гаметангиальных клеток производила по две функциональные гаметы, результатом их слияния было образование двух зигот (рис. 1К). Апикальные оси гаметангиальных клеток и ауксоспор были параллельными, это хорошо прослеживалось на ранних этапах биполярного расширения ауксоспор (рис. 1Н, О). Параллельному расположению, очевидно, способствовала слизь, которая выделялась на этапах формирования гаметангиальных пар, что позволяло клеткам удерживаться на близком расстоянии. Слизистая капсула, которая предохраняет гаметы от воздействия извне, позволяет осуществить их тесную физическую близость и, тем самым, увеличивает вероятность сингамии, у *C. scalaris* отсутствовала, хотя у представителей более двадцати родов шовных диатомовых, включая *Craticula* Grunow, *Lyrella* Karajeva, *Placoneis* Mereschowsky и других, она представлена [20–21].

Морфологическая и поведенческая изогамия довольно широко распространена среды шовных пеннатных диатомовых. По нашим и литературным данным она имеет место у представителей как минимум пятнадцати родов, включая шовных и бесшовных; анизогамное воспроизведение описано у одиннадцати родов. По такой же схеме, как у *C. scalaris* (IB2a), половое воспроизведение протекает у представителей шести родов диатомовых (все они относятся к двушовным пеннатным). Филогенетически наиболее близкими к *Climaconeis* являются роды *Amphipleura* Kützing, *Berkeleya* и *Frustulia* Rabenhorst [22]. Половое воспроизведение, наблюдавшееся у *Berkeleya micans* (Lyngbye) Grunow, соответствует типу IB2a [9], в то время как у *Amphipleura pellucida* (Kützing) Kützing и *Frustulia rhomboides* var. *saxonica* (Rabenhorst) De Toni было существенно иным — отмечена транс-анизогамия типа IA1aβ, сопровождавшаяся формированием копуляционных каналов [23]. Схема полового воспроизведения в эволюционном плане является консервативной — будучи неизменной, она сохраняет единство вида, обеспечивая передачу генетической информации из поколения в поколение. Модификация ее важнейших характеристик свидетельствует о существенном эволюционном расхождении, что мы и наблюдаем в

эволюционной ветви, идущей от *Climaconeis* к *Amphipleura* и *Frustulia*.

Формирование копуляционных каналов характерно для представителей таких родов, как *Eunotia* Ehrenberg, *Neidium* Pfitzer, *Nitzschia* Hassall. Эволюционная дистанция, пройденная этими родами от момента разделения с предковыми формами до настоящего времени, составляет, согласно последним филогенетическим построениям, основанным на молекулярных данных и калиброванным по времени появления-исчезновения ископаемых диатомовых [22], порядка 30, 55 и 70 млн лет соответственно. Согласно этим же данным, род *Berkeleya* существует немногим более 75 млн лет, *Climaconeis* выделился в самостоятельный род около 70 млн лет тому назад, а чуть позже, около 55 млн лет тому назад, появились *Amphipleura* и *Frustulia*. Возникновение у последних копуляционных каналов и сопряженной с этим транс-анизогамии может рассматриваться в этой связи как эволюционный прогресс и, в то же время, как более узкая специализация.

Причина абортирования гамет и зигот, наблюдавшаяся у *C. scalaris*, не совсем ясна и требует дальнейшего изучения. Известно, что инбридинг и размер родительских клеток может влиять на число ауксоспор, создаваемых гаметангиальной парой. В отношении *C. scalaris* можно заметить, что все клоны были получены из природной популяции, выделены случайным образом, и размер клеток составлял 50–60% от максимального видового размера, т.е. они находились в начале генеративной фазы [24], и, следовательно, не было оснований для депрессивных явлений.

Н-образные хлоропласты встречаются у представителей многих родов, в частности, *Amphora* Ehrenberg ex Kützing, *Biremis* D.G. Mann & E.J. Cox, *Didymosphenia* M. Schmidt, *Gomphonema* Ehrenberg, *Hantzschia* Grunow. Виды *Climaconeis* всегда могут быть отделены по этому признаку от представителей ближайшего родственного рода *Berkeleya*, имеющих в клетке всего лишь два пластинчатых хлоропласта [5]. Для разграничения видов *Climaconeis* Рейд и Уильямс [5] использовали такую характеристику, как количество хлоропластов в клетке. Однако следует заметить, что ввиду описанной выше корреляции между длиной клеток и числом хлоропластов, этот признак следует использовать с осторожностью, тем более, что для многих видов диатомовых отсутствуют данные о диапазонах размеров, отвечающих полному жизненному циклу, и соответственно о возможном количестве хлоропластов в клетке.

Количество хлоропластов в инициальных клетках — ввиду удвоения в растущей ауксоспоре — может быть только четным числом (если при этом отсутствовали нарушения в ходе их деления). По мере уменьшения клеток в процессе повторяющихся митотических делений количество содержащихся в них хлоропластов со временем убывает, и как показывают наблюдения, их число может быть как четным, так и нечетным. Вышеописанная закономерность позволяет предположить существование механизма регуляции количества хлоропластов в клетке, связанного с уменьшением ее апикального размера в жизненном цикле. При этом для инициальных клеток достоверной корреляции между размерами и числом хлоропластов не было обнаружено (см. рис. 3Б).

Итак, половой процесс у двушовой пеннатовой диатомовой водоросли *C. scalaris* — ал-

логамный, включает как гетероталлическое, так и гомоталлическое половое воспроизведение, и соответствует типу IB2a по классификации Гайтлера. В жизненном цикле с уменьшением размеров клеток уменьшается и количество находящихся в них хлоропластов.

Исследования выполнены в рамках государственного задания по теме «Изучение фундаментальных физических, физиолого-биохимических, репродуктивных, популяционных и поведенческих характеристик морских гидробионтов», № госрегистрации АААА-А19-119012490045-0.

Исследования выполнены без использования животных и без привлечения людей в качестве испытуемых. Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Lobban C.S. *Climaconeis desportesiae* and *C. leandrei* (Bacillariophyta, Berkeleyaceae), two new curved species from Guam, Western Pacific // Cryptogamie Algal. 2018. Vol. 39. N 3. P. 349–364.
2. Cox E.J. Studies on the diatom genus *Navicula* Bory. *Navicula copulorum* Bréb. and a further comment on the genus *Berkeleya* Grev. // Brit. Phycol. J. 1979. Vol. 14. N 2. P. 161–174.
3. Cox E.J. Taxonomic studies on the diatom genus *Navicula*: *Climaconeis*, a genus including *Okedenia inflexa* and members of the *Navicula* section *Johnsoniae* // Brit. Phycol. J. 1982. Vol. 17. N 2. P. 147–168.
4. Prasad A.K.S.K., Riddle K.A., Nienow J.A. Marine diatom genus *Climaconeis* (Berkeleyaceae, Bacillariophyta): two new species, *C. koenigii* and *C. colemaniae* from Florida Bay, USA // Phycologia. 2000. Vol. 39. N 3. P. 199–211.
5. Lobban C.S., Scheffter M., Jordan R.W., Arai Y., Sasaki A., Theriot E.C., Ashworth M., Ruck E.C., Pennisi C. Coral-reef diatoms (Bacillariophyceae) from Guam: new records and preliminary checklist, with emphasis on epiphytic species from farmer-fish territories // Micronesica. 2012. Vol. 43. N 1. P. 237–479.
6. Reid G., Williams D.M. The marine diatom genus *Climaconeis* (Berkeleyaceae, Bacillariophyta): Two new species from Abu Dhabi, United Arab Emirates // Diatom Res. 2002. Vol. 17. N 2. P. 309–318.
7. Lobban C.S., Jordan R.W. Diatoms on coral reefs and in tropical marine lakes // The Diatoms: Applications for the Environmental and Earth Sciences / Eds. J.P. Smol and E.F. Stoermer. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2010. P. 346–356.
8. Давидович Н.А., Давидович О.И. Использование среды ESAW в опытах по изучению полового воспроизведения диатомовых водорослей // Сборник трудов, посвященный 95-летию Карадагской научной станции и 30-летию Карадагского природного заповедника Национальной академии наук Украины / Под ред. А.В. Гаевской и А.Л. Морозовой. Севастополь: ЭКО-СИ-Гидрофизика, 2009. С. 538–544.
9. Davidovich N.A. Sexual reproduction of *Berkeleya micans* (Lyngb.) Grun. (Bacillariophyta) // Int. J. Algae. 2001. Vol. 3. N 3. P. 1–12.
10. Round F.E., Crawford R.M., Mann D.G. The Diatoms. Biology and morphology of the genera. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1990. 747 pp.
11. Chepurinov 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. San Diego: Elsevier Academic Press, 2004. P. 91–154.
12. Роштин А.М. Жизненные циклы диатомовых водорослей. К.: Наук. думка, 1994. 171 с.
13. Davidovich N.A., Davidovich O.I. Sexual reproduction and mating system of the diatom *Tabularia tabulata* (C. Agardh) Snoeijs (Bacillariophyta) // Int. J. Algae. 2011. Vol. 13. N 1. P. 18–36.
14. Davidovich N.A. Sex inheritance during

- intraclonal reproduction in the obligatory dioecious species *Nitzschia longissima* (Bréb.) Ralfs (Bacillariophyta) // Int. J. Algae. 2005. Vol. 7. N 2. P. 136–149.
15. Mann D.G. The diatom genus *Sellaphora*: separation from *Navicula* // Brit. Phycol. J. 1989. Vol. 24. N 1. P. 1–20.
16. Mizuno M., Okuda K. Seasonal change in the distribution of cell size of *Cocconeis scutellum* var. *ornata* (Bacillariophyceae) in relation to growth and sexual reproduction // J. Phycol. 1985. Vol. 21. N 4. P. 547–553.
17. Davidovich N.A., Davidovich O.I., Witkowski A., Li C., Dqbek P., Mann D.G., Zgłobicka I., Kurzydowski K.J., Gusev E., Górecka E., Krzywda M. Sexual reproduction in *Schizostauron* (Bacillariophyta) and a preliminary phylogeny of the genus // Phycologia. 2017. Vol. 56. N 1. P. 77–93.
18. Geitler L. Auxosporenbildung und Systematik bei pennaten Diatomeen und die Cytologie von *Cocconeis*-Sippen // Österr. Bot. Z. 1973. Vol. 122. N 5. P. 299–321.
19. Mann D.G., Stickle A.J. The genus *Craticula* // Diatom Res. 1991. Vol. 6. N 1. P. 79–107.
20. Mann D.G., Stickle A.J. Life history and systematics of *Lyrella* // Nova Hedwigia. 1993. Vol. 106. P. 43–70.
21. Mann D.G., Stickle A.J. Sexual reproduction and systematics of *Placoneis* (Bacillariophyta) // Phycologia. 1995. Vol. 34. N 1. P. 74–86.
22. Nakov T., Beaulieu J.M., Alverson A.J. Accelerated diversification is related to life history and locomotion in a hyperdiverse lineage of microbial eukaryotes // New Phytol. 2018. Vol. 219. N 1. P. 462–473.
23. Geitler L. Untersuchungen über Kopulation und Auxosporenbildung pennaten Diatomeen : II. Wander- und Ruhegameten bei *Amphipleura pellucida* // Österr. Bot. Z. 1952. Vol. 99. N 2–3. P. 385–395.
24. Davidovich N.A. Species-specific sizes and size range of sexual reproduction in diatoms // Proceedings of the 16th International Diatom Symposium (Athens & Aegean Islands, 25 August – 1 September 2000) / Eds. A. Economou-Amilli. Athens: University of Athens, 2001. P. 191–196.

Поступила в редакцию 26.07.2019 г.

После доработки 04.09.2019 г.

Принята в печать 17.09.2019 г.

RESEARCH ARTICLE

SEXUAL REPRODUCTION OF THE BLACK SEA DIATOM *CLIMACONEIS SCALARIS* (BRÉBISSON) E.J. COX

O.I. Davidovich^{1,*}, N.A. Davidovich^{1,2}, R. Gastineau², A. Witkowski²

¹T.I. Vyazemsky Karadag Scientific Station – natural reserve of the Russian Academy of Sciences, Branch of the A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas, Russian Academy of Sciences, Science str. 24, Kurortnoe, Feodosia, 298188, Russia;

²Institute of Marine and Environmental Sciences, University of Szczecin, Mickiewicza 16a, Szczecin, 70-383, Poland

*e-mail: olivdav@mail.ru

In laboratory conditions, the process of sexual reproduction of the Black Sea diatom *Climaconeis scalaris* (Brébisson) E.J. Cox, 1982 was initiated and studied. A crossing system of this species allows both homo- and heterotallic reproduction. The sexual process is allogamous. During active gliding of diploid mother gametangial cells relative to each other, mucilage was excreted, forming a mucilage track. Each gametangium in a pair produced two elongated cylindrical with rounded ends haploid gametes, which were largely morphologically and behaviorally isogamous. The division of the protoplast of the gametangial cell occurred in the transapical plane without rearrangement of gametes. Growing auxospores were located parallel to the parent frustules. Data on changes in the cell size, number of chloroplasts, as well as the position of cardinal points in the life cycle of the investigated species were obtained.

Keywords: diatoms, *Climaconeis scalaris*, clonal cultures, vegetative growth, sexual reproduction, auxosporulation

Сведения об авторах

Давидович Ольга Ивановна — канд. биол. наук, ст. науч. сотр. лаборатории водорослей и микробиоты Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского — природный заповедник РАН — филиал ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН». Тел.: 8-365-622-62-12; e-mail: olivdav@mail.ru

Давидович Николай Александрович — канд. биол. наук, вед. науч. сотр. лаборатории водорослей и микробиоты Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского — природный заповедник РАН — филиал ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН». Тел.: 8-365-622-62-12; e-mail: karadag-algae@yandex.ru

Гастиньо Роман (Gastineau Romain) — Ph.D., науч. сотр. научно-образовательного центра естественных наук и отдела палеоокеанологии, факультет геологических наук Щецинского университета (Institute of Marine and Environmental Sciences, University of Szczecin, Szczecin, Poland). Тел.: +48-91-444-1000; e-mail: gastineauromain@yahoo.fr

Витковски Анджей (Witkowski Andrzej) — профессор, зав. палеоокеанологическим отделением факультета геологических наук Щецинского университета (Institute of Marine and Environmental Sciences, University of Szczecin, Szczecin, Poland). Тел.: +48-91-444-1000; e-mail: witkowsk@univ.szczecin.pl