

ОРИГИНАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ

УДК 582.261.1+574.9

Репродуктивная совместимость европейских популяций у двух видов
Ulnaria (Bacillariophyta)Ю.А. Подунай* , О.И. Давидович , Н.А. Давидович 

Карадагская научная станция имени Т.И. Вяземского – природный заповедник Российской академии наук, филиал Института биологии южных морей имени А.О. Ковалевского, Российская академия наук, Россия, 2988188, г. Феодосия, п. Курортное, ул. Науки, д. 24
*e-mail: yu.podunai@yandex.ru

Из проб, отобранных на территории Европы, изолированы в культуру клоны двух морфотипов, соответствующих двум видам пеннатных бесшовных диатомовых водорослей – *Ulnaria ulna* и *U. acus*. Клоновые культуры вступили в гетероталлическое половое воспроизведение в комбинациях, соответствующих их типам спаривания. Следуя концепции биологических видов, мы проверили репродуктивную совместимость между всеми представителями географически удаленных популяций. Изолированные клоны в пределах каждого из видов оказались репродуктивно совместимыми, потомки (поколение F1) были жизнеспособными и фертильными, свободно вступая в возвратное скрещивание. Случаев межвидовой гибридизации не обнаружено. Отсутствие внутривидовой репродуктивной изоляции между удаленными популяциями у этих двух видов позволяет говорить о конспецифичности популяций как *U. ulna*, так и *U. acus*.

Ключевые слова: диатомовые водоросли, популяция, биогеография, жизненный цикл, система скрещивания, репродуктивная совместимость

Род *Ulnaria* (Kützing) Compère был описан для группы пресноводных видов диатомей, которые ранее были отнесены к большому и гетерогенному роду *Synedra* Ehrenberg [1]. В настоящее время известно 44 вида рода *Ulnaria* [2], типовым видом является *U. ulna* (Nitzsch) P. Compère. Бентосная диатомовая водоросль *U. ulna*, выделена немецким естествоиспытателем Х.Л. Нитцшем в 1817 г. как *Bacillaria ulna*, типовой местностью являются донные иловые отложения Виттенбергского рва (Германия) [3]. Вид рассматривался в родах *Navicula* Bory, *Frustulia* Rabenhorst, *Exilaria* Greville, *Fragilaria* Lyngbye, *Synedra* Ehrenberg [4]. В 2001 г. был выделен род *Ulnaria* (Kütz.) Compère, в котором *U. ulna* стал типовым видом. Вид обитает в пресноводных и солоноватых водоемах Европы, Юго-Западной и Юго-Восточной Азии, Северной и Южной Америки, Австралии и Новой Зеландии [2].

Пресноводная бесшовная диатомовая водоросль *U. acus* (Kützing) Aboal [5] является одним из доминирующих видов фитопланктона и фитобентоса многих пресных водоемов. В настоящее время необходимо рассматривать *U. ulna* и *U. acus* в широком смысле, поскольку эти видовые комплексы, как и весь род *Ulnaria*, подвергается тщательной ревизии с типификацией видов [3], с выделением новых видов, как например, *U. ferefusiformis* Kulikovskiy & Lange-Bert., *U. pilum* Kulikovskiy & Lange-Bert. [6], *U. verhaegeniana* Van de Vijver, M. de

Naan, Mertens & Cocquyt [7], с перемещениями видов между родами *Ulnaria* и *Fragilaria* Lyngb. [8]. Однако описание новых видов зачастую идет только на основании небольших отличий по морфологическим признакам или даже одному признаку. Выделение таких морфовидов не учитывает ни достаточно широкий диапазон варьирования морфологических признаков [9], ни политипичность видов, которые приводят к возникновению трудностей в определении видовых границ. В таких случаях на первый план должен выходить комплексный подход к описанию видов, который будет включать в себя морфологические и молекулярно-генетические критерии, а также изучение скрещиваемости/нескрещиваемости популяций.

Широкое распространение *U. ulna* и *U. acus* несомненно ставит вопрос о том, действительно ли эти виды являются космополитами или под одним и тем же названием может скрываться целый комплекс видов. Обширная группа диатомовых водорослей содержит, с одной стороны, космополитические, широко распространенные виды [10], с другой – видовые комплексы, содержащие криптические и псевдокриптические виды [11]. Для разрешения проблемы понимания видовых границ и степени расхождения популяций, обитающих в географически удаленных водоемах, используются морфологические и молекулярные методы, а также методы репродуктивной биологии, основанные на биологической концепции вида

[12]. Изучение механизмов и степени репродуктивной изоляции в сочетании с методами молекулярно-генетического анализа дает возможность разграничить криптические виды.

Половое воспроизведение и система скрещивания *U. ulna* и *U. acus* изучены и описаны [13–15], что позволяет использовать эти виды для изучения репродуктивных барьеров между популяциями. Настоящая работа посвящена вопросу наличия или отсутствия репродуктивной изоляции между клоновыми культурами, полученными из водоемов Европы.

Материал и методы

Клетки, относящиеся к морфотипу *Ulnaria ulna*, были изолированы из проб, отобранных с 2009 по 2013 гг. в водоемах европейской части Евразийского континента: маленькой речке в г. Кардифф (Великобритания), канале в г. Гент (Бельгия), реке Сарт (La Sarthe, г. Ле-Ман, Франция), реке Днепр (г. Киев, Украина), горном ручье в Крыму и Москве-реке в г. Звенигород (Россия). Клоны *U. acus* были выделены из проб, отобранных в реке Эрдр (L'Erdre, г. Нант, Франция) и озере Рица (Абхазия) в разное время с 2015 по 2020 гг. Расстояние между популяциями измерено с помощью ресурса Google Maps (<https://www.google.ru/maps/>). Пробы отобраны путем соскоба обрастающих с камней и талломов макрофитов.

Клетки для клоновых культур выделяли микропипеточным методом [16], очищая с помощью многократного пересева в свежую среду. Культуры содержали на среде, близкой по составу к среде Dm (с увеличенной концентрацией силиката натрия и витаминов группы В) [17]. Культивирование проводили в стеклянных чашках Петри диаметром 5–9 см, высотой 0,9–1,4 см при наполнении средой в объеме от 8 до 45 мл соответственно размеру чашки. Экспоненциальную фазу роста поддерживали еженедельным пересевом в свежую питательную среду. Монокультуры постоянно просматривали под микроскопом на предмет обнаружения случаев гомоталлического воспроизведения. Чашки находились в изолированной комнате при естественном освещении у окна, обращенного на север. Для наблюдения и манипуляций использовали микроскоп Nib-100 (Китай), для фотографирования – микроскоп Biolar PI (PZO, Польша), настроенный по методу дифференциально-интерференционного контраста и освещения по Кёлеру [18]. Фотографии выполнены с помощью цифровой фотокамеры Canon PowerShot A640. Размер клеток определяли с помощью окулярной линейки, калиброванной по объект-микрометру. Морфологию створок диаметром изучали с помощью сканирующей электронной микроскопии (СЭМ), электронные микрофотографии получали в центре коллективного пользования Института биологии внутренних вод

имени И.Д. Папанина Российской академии наук на сканирующем электронном микроскопе JEOL JSM-6510LV (Jeol, Япония). Терминология используется в соответствии со словарями [19, 20].

Результаты и обсуждение

Клетки, соответствующие морфотипу *U. ulna*, были изолированы из шести европейских популяций. Самые отдаленные популяции (Кардифф, Великобритания и Москва-река, Звенигород) расположены на расстоянии около 2650 км, самые близкие (Ле-Ман, Франция и Гент, Бельгия) – 420 км. В естественных популяциях *U. ulna* росла либо отдельными клетками, либо группами клеток, прикрепленными к субстрату с помощью общей слизистой подушки, реже встречалась в планктоне. В культурах, если условия были хорошими, быстрорастущие клоны образовывали колонии на дне чашек Петри.

Клетки *U. ulna* палочковидные, створки линейные, немного сужающиеся к концам. Вставочные ободки обычно имеются. На каждом из концов створки по одной римопортуле, они располагаются на стернуме под углом к апикальной оси. Римопортул обычно две, может быть одна. С наружной стороны панциря римопортулы открываются эллипсоидным отверстием. Осевое поле узкое, линейное (рис. 1). Центральное поле прямоугольное, может содержать слабо заметные следы штрихов или отсутствовать. Плотность расположения штрихов 5–9 в 10 мкм. Достоверных морфологических отличий между популяциями не отмечено [9].

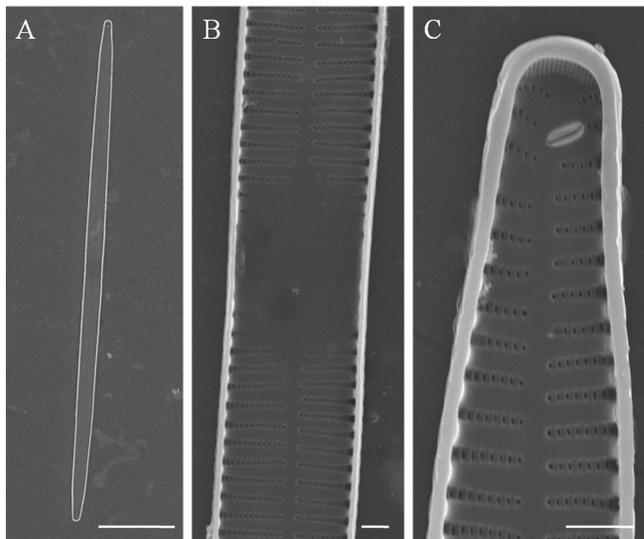


Рис. 1. Микрофотографии внутренней стороны створок *Ulnaria ulna* из французской популяции (СЭМ). Масштаб – 50 мкм (А); 2 мкм (В, С)

Была измерена апикальная длина клеток в популяциях на момент отбора проб (табл. 1). Ни в одной из популяций не встречались клетки с размером, близким к максимальному видоспецифическому [14], и во всех популяциях присут-

ствовали клетки, размер которых позволял вступить в половое воспроизведение.

Таблица 1

Апикальная длина клеток *Ulnaria ulna* в пробах из европейских популяций

Место обитания	Время отбора проб	Средняя апикальная длина, мкм	Диапазон размеров, мкм
г. Кардифф, Уэльс	Апрель, 2012	148,0±3,2 N = 104	62,3–235,3 N = 104
г. Гент, Бельгия	Ноябрь, 2012	146,0±4,9 N = 72	81,6–283,7 N = 72
г. Ле-Ман, Франция	Декабрь, 2012	203,0±6,2 N = 40	110,7–249,1 N = 40
Крым, Россия	Апрель, 2010	91,4 ± 2,4 N = 658	11,2–176,0 N = 658
г. Звенигород, Россия	Сентябрь, 2012	188,0±4,6 N = 144	90,0–290,6 N = 144

Примечание: средние значения представлены как среднее ± ошибка среднего; N – количество измерений

Клоны, изолированные из всех изученных популяций, оказались способными к гетероталлическому воспроизведению в своих группах, а также межпопуляционному скрещиванию. Всего в половое воспроизведение вступило 32 клон, часть из них представлены в табл. 2. Изученные клоны свободно скрещивались (рис. 2) в комбинациях соответственно своему половому типу, особенности полового воспроизведения соответствовали описанному ранее для *U. ulna* [14]. Поскольку

у представителей *Ulnaria* мужские и женские гаметы различаются морфологически и по поведению, можно вести речь о двух полах, а не типах спаривания. Клоны из европейских популяций дали жизнеспособное и фертильное потомство, которое в свою очередь также успешно скрещивалось между собой и с родительскими клонами, что свидетельствует о полном отсутствии репродуктивной изоляции между этими популяциями.

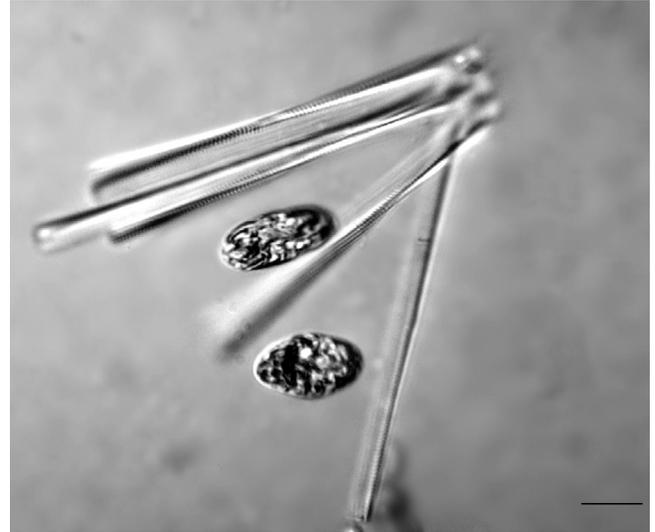


Рис. 2. Ауксоспоры *Ulnaria ulna* на ранних этапах развития. Межпопуляционное воспроизведение подтверждается разными размерами клеток в клонах, используемых для скрещивания. Масштаб – 20 мкм

Таблица 2

Репродуктивная совместимость клонов из европейских популяций *Ulnaria ulna*

Популяция	Имя клона	Пол	2.0419-J	2.0423-C	2.0419-A	2.0419-C	2.0903-A	2.0903-E	2.0903-H	2.1130-C	2.1130-H	2.1130-D	2.1130-E	9.0427-B	0.0421-A	9.0424-E	0.0416-C	0.0513-B	0.0513-A	0.0513-C	1.0929-F	1.0929-A	1.0929-D	1.0929-G
			F	F	M	M	F	M	M	F	F	M	M	F	F	M	M	F	M	M	F	F	M	M
г. Кардифф, Уэльс	2.0419-J	F																						
г. Кардифф, Уэльс	2.0423-C	F	0																					
г. Кардифф, Уэльс	2.0419-A	M	3	2																				
г. Кардифф, Уэльс	2.0419-C	M	2	2	0																			
г. Гент, Бельгия	2.0903-A	F	0	0	3	3																		
г. Гент, Бельгия	2.0903-E	M	2	2	0	0	3																	
г. Гент, Бельгия	2.0903-H	M	3	2	0	0	2	-																
г. Ле-Ман, Франция	2.1130-C	F	0	0	3	-	-	2	2															
г. Ле-Ман, Франция	2.1130-H	F	0	0	2	2	0	1	3	-														
г. Ле-Ман, Франция	2.1130-D	M	3	2	0	0	2	-	-	2	2													
г. Ле-Ман, Франция	2.1130-E	M	2	2	0	-	2	0	0	2	2	0												
Крым, Россия	9.0427-B	F	0	0	2	2	0	2	-	0	0	2	3											
Крым, Россия	0.0421-A	F	0		1	2	0	3	-	0	0	2	3	0										
Крым, Россия	9.0424-E	M	3	2	0	0	3	0	-	2	2	0	0	1	2									
Крым, Россия	0.0416-C	M	2	3	0	0	3	0	-	2	2	0	0	2	3	0								
г. Киев, Украина	0.0513-B	F	0	0	-	3	0	2	-	0	0	3	3	0	0	3	3							
г. Киев, Украина	0.0513-A	M	-	2	0	0	-	-	-	3	2	2	0	-	2	-	1	2						
г. Киев, Украина	0.0513-C	M	2	2	0	0	2	0	0	2	1	0	0	2	3	0	2	2	0					
г. Звенигород, Россия	1.0929-F	F	0	0	2	2	0	2	3	0	0	2	3	0	0	2	2	0	-	2				
г. Звенигород, Россия	1.0929-A	F	0	0	-	2	0	2	2	0	-	2	-	-	-	2	3	0	-	2	0			
г. Звенигород, Россия	1.0929-D	M	2	2	0	0	2	0	0	2	3	0	0	-	2	-	0	3	0	0	2	3		
г. Звенигород, Россия	1.0929-G	M	2	2	0	0	-	0	0	-	-	0	0	2	3	-	0	2	0	0	3	3	0	

Примечание: частота (обилие) случаев воспроизведения оценена в баллах: 0 – нет воспроизведения, 1 – редкие случаи, 2 – нередко, 3 – массовое воспроизведение, - – не проверяли; F – клоны женского пола, M – клоны мужского пола.

Клетки *U. acus* обнаружили в пробах, отобранных на расстоянии примерно 3280 км друг от друга (оз. Рица, Абхазия – г. Нант, Франция). По морфологии вегетативные клетки обеих популяций соответствуют *U. acus*, они прикрепляются к субстрату одним концом с помощью слизи, располагаясь по одной клетке или образуя небольшие колонии. Достаточно большое количество клеток остается неприкрепленным к субстрату, находясь в среде во взвешенном состоянии. Клетки вытянутые, имеют узко-ланцетную форму створок. На концах створки, так же, как и у *U. ulna*, находится по одной римопортуле, которые располагаются на стернуме под углом к апикальной оси. С наружной стороны панциря римопортулы открываются эллипсоидным отверстием. Осевое поле узкое, иногда неровное, центральное поле прямоугольное (рис. 3). Штрихов 9–13 в 10 мкм.

Все изученные клоны *U. acus* оказались способными к гетероталлическому половому воспроиз-

ведению при внутривидовых и межвидовых скрещиваниях в смесях клонов противоположного пола (табл. 3), соответственно своему половому типу [15]. Таким образом, никаких очевидных презиготических барьеров не было обнаружено между клонами в обеих популяциях.

Для описания новых видов из рода *Ulnaria* используется обычно ряд следующих основных морфологических критериев: длина и ширина створки клетки, плотность расположения штрихов, наличие и количество римопортул, форма створок, а также форма осевого и центрального поля. Видоспецифический апикальный размер клеток при этом часто оказывается заниженным, так как не берется во внимание биология вида и фаза жизненного цикла, в которой на момент описания находится клетка, тогда как важно учитывать, что в результате полового воспроизведения размер клеток может увеличиваться в несколько раз [14, 15].

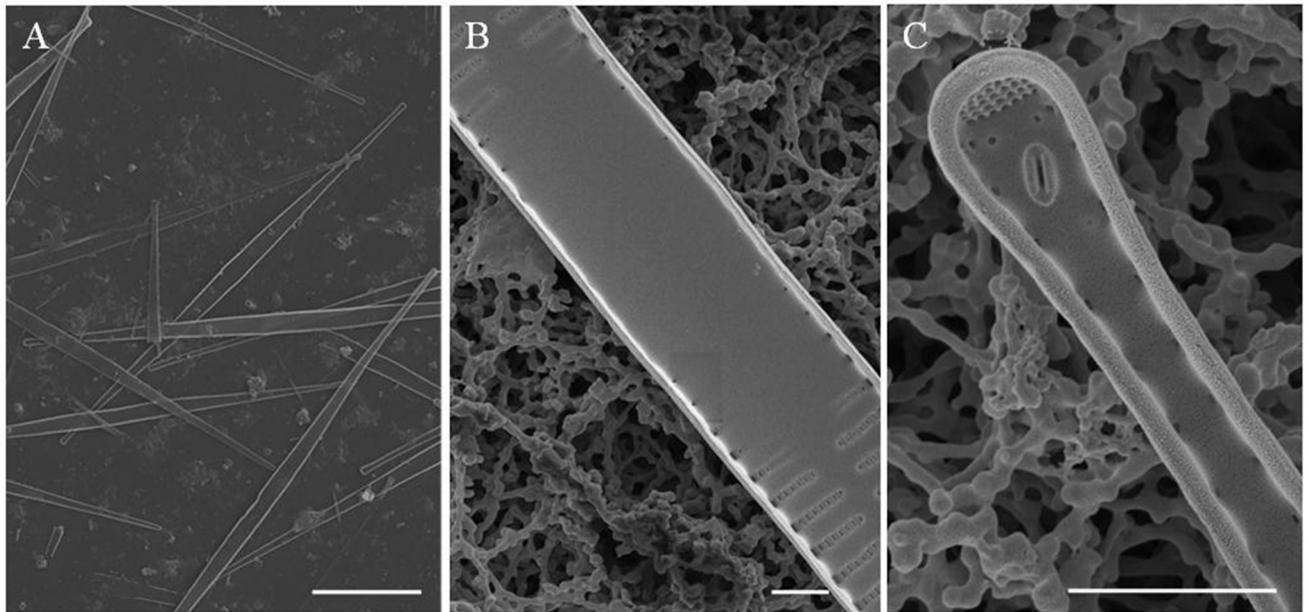


Рис. 3. Внутренняя сторона створок *Ulnaria acus* из озера Рица (СЭМ). Масштаб – 50 мкм (А); 2 мкм (В, С)

Таблица 3

Репродуктивная совместимость клонов из двух популяций *Ulnaria acus*

Популяция	Наименование клона	Пол	R 5.1015-B	R 5.1015-D	R 5.1015-C	0.0224-OE	0.0224-OD	0.0224-OJ	0.0304-YS	0.0304-YD	0.0316-YE
			F	F	M	F	F	F	F	F	M
оз. Рица, Абхазия	R 5.1015-B	F									
оз. Рица, Абхазия	R 5.1015-D	F	0								
оз. Рица, Абхазия	R 5.1015-C	M	3	3							
р. Эрдр, Франция	0.0224-OE	F	0	0	2						
р. Эрдр, Франция	0.0224-OD	F	0	0	2	0					
р. Эрдр, Франция	0.0224-OJ	F	0	0	3	0	0				
р. Эрдр, Франция	0.0304-YS	F	0	0	3	0	0	0			
р. Эрдр, Франция	0.0304-YD	F	0	0	3	0	0	0	0		
р. Эрдр, Франция	0.0316-YE	M	3	2	0	3	3	1	3	3	

Примечание: частота (обилие) случаев воспроизведения оценена в балах: 0 – нет воспроизведения, 1 – редкие случаи, 2 – нередко, 3 – массовое воспроизведение, F – клоны женского пола, M – клоны мужского пола

Была показана широкая внутривидовая вариабельность таких признаков, как плотность расположения штрихов, ширина клеток, частота расположения ареол для многих диатомовых, например, *Nitzschia rectilonga* Takano [21], *Tabularia fasciculata* (C.A. Agardh) Williams & Round [22]. Для вида *T. fasciculata*, близкородственного к *Ulnaria* [23], отмечено, что существенные различия по морфологическим критериям могут не являться основанием для разграничения видов, так как репродуктивные барьеры между двумя морфологическими группами отсутствовали [22]. Также и европейские популяции *U. ulna*, несмотря на некоторые морфологические различия, свободно скрещиваются между собой.

Одним из критериев описания видов рода *Ulnaria* является форма колоний [8], однако наблюдения за клоновыми культурами *U. acus* показывают, что в зависимости от стадии жизненного цикла клетки могут вести себя по-разному. В дорепродуктивной фазе жизненного цикла, когда клетки имеют большую длину, они в основном находятся в среде во взвешенном состоянии, лишь часть клеток оседает на дно. При достижении клетками приблизительно половины максимально видоспецифического размера и готовности вступить в половой процесс большая часть клеток встречается на дне, образуя плотные колонии, содержащие от нескольких до десятков клеток. В смешанном посеве в одной колонии часто оказывались клетки разных клонов, в которых в большинстве и наблюдали половое воспроизведение (рис. 4).

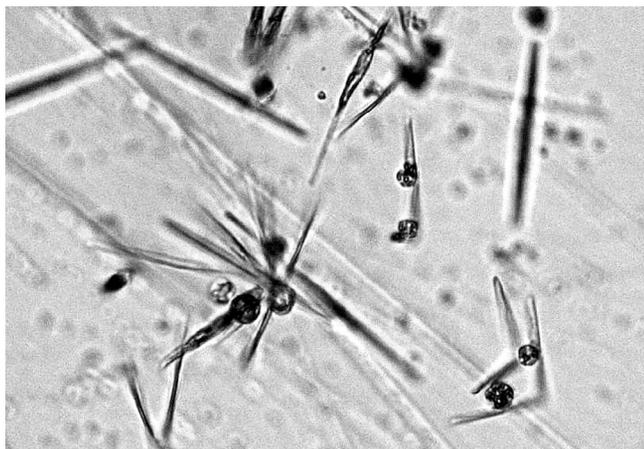


Рис. 4. Процесс полового воспроизведения *Ulnaria acus* в смешанном посеве клонов из двух популяций. Масштаб — 50 мкм

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Compère P. *Ulnaria* (Kütz.) Compère, a new genus name for *Fragilaria* subgen. *Altera-synedra* Lange-Bertalot with comments on the typification of *Synedra* Ehrenb. // Lange-Bertalot Festschrift. Studies on diatoms dedicated to Prof. Dr. h.c. Horst Lange-Bertalot on the occasion of his 65th birthday / Eds. R. Jahn, J.P. Kociolek, A. Witkowski, and P. Compère. Ruggell: A.R.G. Gantner Verlag K.G., 2001. P. 97–101.

2. AlgaeBase [Электронный ресурс]. 2021. URL: <http://www.algaebase.org> (дата обращения: 26.01.2021).

Если говорить о генетической границе между видами, можно отметить, что даже при наличии достаточно большого генетического расстояния между популяциями, может отмечаться их полная репродуктивная совместимость, например, как у *T. fasciculata* [22] и *Pseudo-nitzschia pungens* (Grunow ex P.T. Cleve) Hasle [10]. У *P. pseudodelicatissima* (Hasle) Hasle и *P. arenysensis* S. Quijano-Scheggia, E. Garcés & N. Lundholm in Quijano-Scheggia et al. [24] были установлены случаи межвидовой гибридизации. Однако, как отметили авторы, из всех клонов с известным типом спаривания только у 10% спаривания были успешными, а из 60 изолированных постинициальных клеток только одна смогла поделиться и сформировать жизнеспособный клон. В случае с изучаемыми нами видами *Ulnaria* все скрещивания репродуктивно совместимых клонов оказались успешными, а изолированные потомки от межпопуляционного скрещивания были жизнеспособными и фертильными. В смешанных посевах *U. ulna* и *U. acus* не было обнаружено случаев межвидовой гибридизации.

Таким образом, показано широкое распространение *Ulnaria ulna* и *U. acus* на европейской части Евразийского континента. Отсутствие внутривидовой репродуктивной изоляции между удаленными популяциями у этих двух видов позволяет, опираясь на биологическую концепцию вида, говорить о конспецифичности популяций как *U. ulna*, так и *U. acus*.

Исследование выполнено в рамках госзадания Карадагской научной станции имени Т.И. Вяземского — природного заповедника Российской академии наук, филиала Института биологии южных морей имени А.О. Ковалевского Российской академии наук «Изучение фундаментальных физических, физиолого-биохимических, репродуктивных, популяционных и поведенческих характеристик морских гидробионтов», номер гос. регистрации 121032300019-0. Настоящая статья не содержит описания каких-либо исследований с использованием людей и животных в качестве объектов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

3. Lange-Bertalot H., Ulrich S. Contributions to the taxonomy of needle-shaped *Fragilaria* and *Ulnaria* species // *Lauterbornia*. 2014. Vol. 78. P. 1–73.

4. Morales E.A., Hamsher S.E., Manoylov K.M., Gillett N., Hamilton P.B., Potapova M.M., Ponader K.C., Winter D.M., Spaulding S., Hagan E.E., Lavoie I. *Synedra ulna* (Nitzsch) Ehrenb. and allies from rivers in the United States // Thirteenth NAWQA Workshop on Harmonization of Algal Taxonomy (9–12 December 2004, Rep. N 07-03.) /

Eds. E.A. Morales, S.H. Hamsher, and J.M.W. Mantell. Philadelphia, 2007. P. 6–29.

5. *Aboal M., Alvarez Cobelas M., Cambra J., Ector L.* Floristic list of non-marine diatoms (Bacillariophyceae) of Iberian Peninsula, Balearic Islands and Canary Islands. Updated taxonomy and bibliography // *Diatom Monographs*, vol.4 / Ed. A. Witkowski. Germany: A.R.G. Gantner Verlag K.G., 2003. 639 pp.

6. *Kulikovsky M., Lange–Bertalot H., Annenkova N., Gusev E., Kociolek J.P.* Morphological and molecular evidence support description of two new diatom species from the genus *Ulnaria* in Lake Baikal // *Fottea*, Olomouc. 2016. Vol. 16. N 1. P. 34–42.

7. *Van de Vijver B., De Haan M., Mertens A., Cocquyt C.* *Ulnaria verhaegeniana*, a new diatom (Bacillariophyta) species from Belgium // *Phytotaxa*. 2017. Vol. 326. N 3. P. 221–226.

8. *Van de Vijver B., Alexson E.E., Reavie E.D., Straub F., Jónsson G.S., Ector L.* Analysis of the type of *Synedra acus* var. *ostenfeldii* (Bacillariophyta) and its transfer to the genus *Fragilaria* // *Botany Letters*. 2021. Vol. 168. N 1. P. 85–95.

9. *Подунай Ю.А., Шоренко К.И., Андреева С.А., Давидович Н.А.* Морфологическая вариабельность клонов *Ulnaria ulna* (Bacillariophyceae) из удаленных популяций Евразийского континента [Электронный ресурс] // *Вопр. совр. альгол.* 2017. № 1 (13). URL: <http://algology.ru/1103> (дата обращения: 21.01.2021).

10. *Casteleyn G., Chepurnov V.A., Leliaert F., Mann D.G., Bates S.S., Lundholm N., Rhodes L., Sabbe K., Vyverman W.* *Pseudo-Nitzschia pungens* (Bacillariophyceae): a cosmopolitan diatom species? // *Harmful Algae*. 2008. Vol. 7. N 2. P. 241–257.

11. *Mann D.G., Thomas S.J., Evans K.M.* Revision of the diatom genus *Sellaphora*: a first account of the larger species in the British Isles // *Fottea*, Olomouc. 2008. Vol. 8. N 1. P. 15–78.

12. *Mayr E.* Populations, species, and evolution. Cambridge: Belknap Press, 1970. 453 pp.

13. *Geitler L.* Gameten- und Auxosporenbildung von *Synedra ulna* im Verleich mit anderen pennaten Diatomeen // *Planta, Archiv für wissenschaftliche Botanik*. 1939. Vol. 30. N. 3. P. 551–566.

14. *Podunay Yu.A., Davidovich O.I., Davidovich N.A.* Mating system and two types of gametogenesis in the fresh

water diatom *Ulnaria ulna* (Bacillariophyta) // *Algologia*. 2014. Vol. 24. N 1. P. 3–19.

15. *Подунай Ю.А., Давидович Н.А., Куликовский М.С., Гусев Е.С.* Особенности полового воспроизведения и система скрещивания *Ulnaria acus* (Bacillariophyta) // *Журн. Сиб. фед. ун-та. Сер. биол.* 2018. Т. 11. № 1. С. 75–87.

16. *Andersen R.A., Kawachi M.* Traditional microalgae isolation techniques // *Algal culturing techniques* / Eds. R.A. Andersen. L.: Elsevier Academic Press, 2005. P. 83–100.

17. *Mann D.G., Chepurnov V.A.* What have the Romans ever done for us? The past and future contribution of culture studies to diatom systematic // *Nova Hedwigia*. 2004. Vol. 79. N 1–2. P. 237–291.

18. *Федин Л.А., Барский И.Я.* *Микрофотография*. Л.: Наука, 1971. 220 с.

19. *Давидович Н.А.* Определения и понятия репродуктивной биологии диатомовых водорослей (терминологический словарь) // *Новости сист. высш. раст.* 2017. Т. 51. С. 71–105.

20. *Гогорев Р.М., Чудаев Д.А., Степанова В.А., Куликовский М.С.* Русский и английский терминологический словарь по морфологии диатомовых водорослей // *Новости сист. высш. раст.* 2018. Т. 52. Ч. 2. С. 265–309.

21. *Shorenko K.I., Davidovich N.A., Kulikovskiy M.S.* The variability of the morphological and structural elements of the frustule in genetically homogeneous and heterogeneous groups of the diatom *Nitzschia rectilonga* Takano, 1983 (Bacillariophyta) // *Russ. J. Mar. Biol.* 2014. Vol. 40. N 5. P. 354–363.

22. *Kaczmarek I., Ehrman J.M., Moniz M.B.J., Davidovich N.* Phenotypic and genetic structure of interbreeding populations of the diatom *Tabularia fasciculata* (Bacillariophyta) // *Phycologia*. 2009. Vol. 48. N 5. P. 391–403.

23. *Williams D.M., Round F.E.* Revision of the genus *Synedra* Ehrenb // *Diatom Res.* 1986. Vol. 1. N 2. P. 313–339.

24. *Amato A., Orsini L.* Rare interspecific breeding in *Pseudo-nitzschia* (Bacillariophyceae) // *Phytotaxa*. 2015. Vol. 271. N 2. P. 145–154.

Поступила в редакцию 16.02.2021 г.

После доработки 14.04.2021 г.

Принята в печать 26.04.2021 г.

RESEARCH ARTICLE

Reproductive compatibility of European populations of two species of *Ulnaria* (Bacillariophyta)

Y.A. Podunay* , O.I. Davidovich , N.A. Davidovich 

Vyazemsky Karadag Scientific Station – Nature Reserve of Russian Academy of Sciences, Branch of A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas, Russian Academy of Sciences, ul. Nauki 24, p. Kurortnoe, 298188, Feodosiya, Russia

*e-mail: yu.podunay@yandex.ru

Clones of two morphotypes corresponding to two species of pennate araphids diatoms, *Ulnaria ulna* and *U. acus*, were isolated from samples taken in Europe. Clonal cultures entered heterothallic sexual reproduction in combinations appropriate to their mating types.

Following the concept of biological species, we tested reproductive compatibility between all representatives of geographically distant populations. Isolated clones turned out to be reproductively compatible within the limits of each of the species, the progeny (generation F1) were viable and fertile, freely entering into backcrossing. No cases of interspecies hybridization were found. The absence of intraspecific reproductive isolation between distant populations in these two species suggests that the populations of both *U. ulna* and *U. acus* are conspecific.

Keywords: *diatoms, population, biogeography, life cycle, mating system, reproductive compatibility*

Funding: This study was performed under the state assignment of Vyazemsky Karadag Scientific Station – Nature Reserve of Russian Academy of Sciences, project number 121032300019-0.

Сведения об авторах

Подунай Юлия Александровна – науч. сотр. лаборатории водорослей и микробиоты Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского – природного заповедника РАН, филиал Института биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН. Тел.: 8-36562-26-212; e-mail: grab-ua@yandex.ru; ORCID <https://orcid.org/0000-0002-0519-2908>

Давидович Ольга Ивановна – канд. биол. наук, ст. науч. сотр. лаборатории водорослей и микробиоты Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского – природного заповедника РАН, филиал Института биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН. Тел.: 8-36562-26-212; e-mail: olivdav@mail.ru; ORCID <https://orcid.org/0000-0003-3024-0104>

Давидович Николай Александрович – докт. биол. наук, гл. науч. сотр., зав. лабораторией водорослей и микробиоты Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского – природного заповедника РАН, филиал Института биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН. Тел.: 8-36562-26-212; e-mail: karadag-algae@yandex.ru; ORCID <https://orcid.org/0000-0002-3510-0453>